

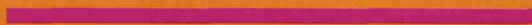
AGRONOMIE MODERNE

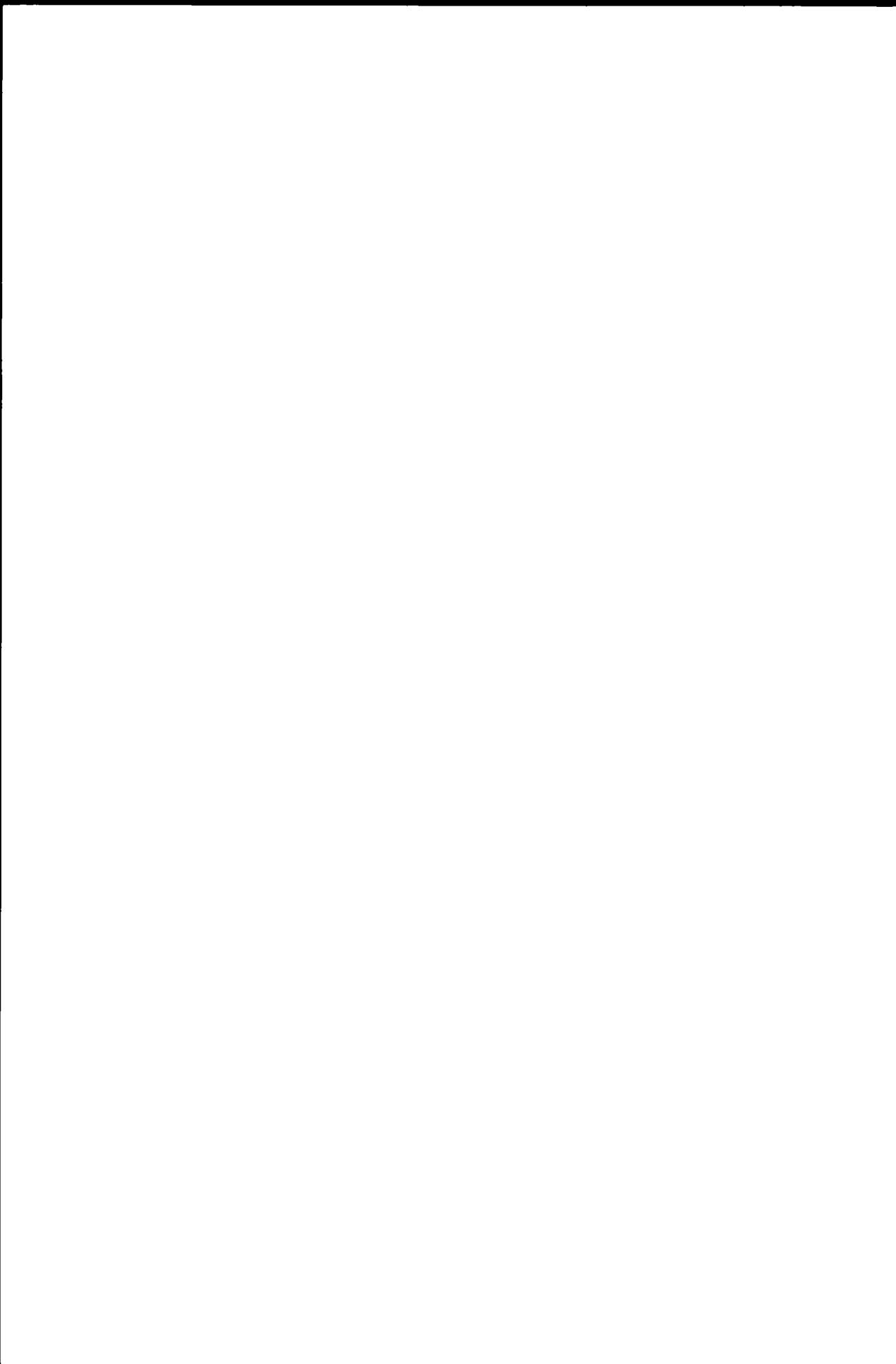
Bases physiologiques et agronomiques
de la production végétale

Ouvrage collectif

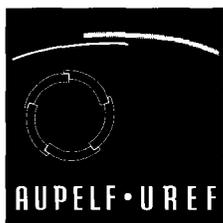
Coordinateurs :

Tayeb Ameziane El Hassani - Étienne Persoons





UNIVERSITÉS FRANCOPHONES



AGRONOMIE MODERNE

Bases physiologiques et agronomiques
de la production végétale

Ouvrage collectif

Coordinateurs :

Tayeb Ameziane El Hassani - Étienne Persoons

HATIER - AUPELF • UREF

Coordination éditoriale : Claire-Marie La Sade
Mise en page : Véronique Chabert d'Hières

© HATIER 1994
ISBN : 2-218-6815-X
ISSN : 0993-3948

Diffusion ELLIPSES ou EDICEF selon pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorise, aux termes des alinéas 1 et 3 de l'article 41, que les "copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective d'une part, et, d'autre part, que les analyses et courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration".
Toute représentation ou reproduction, intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur, ou de ses ayants-droit ou ayants-cause, est illicite (loi du 11 mars 1957, alinéa 1er de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal.

AVANT-PROPOS

La diffusion de l'information scientifique et technique est un facteur essentiel du développement. Aussi dès 1988, l'Agence francophone pour l'enseignement supérieur et la recherche (AUPELF-UREF), mandatée par les Sommets francophones pour produire et diffuser revues et livres scientifiques, a créé la collection **Universités francophones**.

Lieu d'expression de la communauté scientifique de langue française, **Universités francophones** vise à instaurer une collaboration entre enseignants et chercheurs francophones en publiant des ouvrages, coédités avec des éditeurs francophones, et largement diffusés dans les pays du Sud, grâce à une politique tarifaire préférentielle.

Quatre séries composent la collection :

- Les manuels : cette série didactique est le cœur de la collection. Elle s'adresse à un public de deuxième et troisième cycles universitaires et vise à constituer une bibliothèque de référence couvrant les principales disciplines enseignées à l'université.
- Sciences en marche : cette série se compose de monographies qui font la synthèse des travaux de recherche en cours.
- Actualité scientifique : dans cette série sont publiés les actes de colloques organisés par les réseaux thématiques de recherche de l'UREF.
- Perspectives francophones : s'inscrivent dans cette série des ouvrages de réflexion donnant l'éclairage de la Francophonie sur les grandes questions contemporaines.

Lors des journées agronomiques tenues à Laval en 1992, la Conférence internationale des directeurs et doyens des établissements d'enseignement supérieur d'expression française des sciences de l'agriculture et de l'alimentation (CIDEFA), réseau institutionnel de l'AUPELF-UREF, a inscrit parmi ses priorités la formation des ressources humaines en agriculture et en agro-alimentaire. C'est dans cet esprit que la collection Universités francophones a publié *Initiation à l'économie agro-alimentaire* et fait paraître aujourd'hui *Agronomie moderne, bases physiologiques et agronomiques de la production végétale*.

Notre collection, en proposant une approche plurielle et singulière de la science, adaptée aux réalités multiples de la Francophonie, contribue efficacement à promouvoir la recherche dans l'espace francophone et le plurilinguisme dans la recherche internationale.

Professeur Michel Guillou
Directeur général de l'AUPELF
Recteur de l'UREF

SOMMAIRE

	Avant-propos	3
	M. Guillou (AUPELF-UREF, Paris, France)	
	Remerciements	6
	T. Ameziane El Hassani (IAV Hassan II, Rabat, Maroc)	
	E. Persoons (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
	Présentation	
	Histoire sommaire de l'agronomie et présentation de l'ouvrage	7
	A. Conesa (Agropolis, Montpellier, France)	
	M. Sedrati (IAV Hassan II, Rabat, Maroc)	
Partie I	Introduction	
Chapitre 1	Agronomie, agriculture et développement	13
	J. Boulaine (INA-PG, Paris, France)	
Partie II	Environnement des plantes cultivées	
Chapitre 2	Les rayonnements solaires et le fonctionnement du couvert végétal	25
	R. Bonhomme (INRA, Grignon, France)	
Chapitre 3	Échanges d'énergie, de chaleur et de masse dans un couvert végétal	49
	R. Bonhomme (INRA, Grignon, France)	
Chapitre 4	Estimation de l'évapotranspiration à partir du flux de chaleur latente	67
	L.W. De Backer (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
	J. Van Berwaer (Fondation luxembourgeoise, Belgique)	
Chapitre 5	Biologie du sol et cycles biogéochimiques	85
	C.N. Chiang (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
	B. Soudi (IAV Hassan II, Rabat, Maroc)	
Partie III	Bases physiologiques de l'élaboration du rendement	
Chapitre 6	Croissance et développement	119
	T. Ameziane El Hassani (IAV Hassan II, Rabat, Maroc)	
Chapitre 7	Photosynthèse et photorespiration	153
	S. Mauro, J.F. Ledent, M.F. Scharll et R. Lannoye (ULB, Bruxelles, et UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
Chapitre 8	Respiration et autres catabolismes	193
	P. du Jardin (FSAGx, Gembloux, Belgique)	
Chapitre 9	Translocation et relations source-puits	213
	D. Michaud et S. Yelle (FSAA, Laval, Québec, Canada)	

Chapitre 10	Relations hydriques sol-plante-atmosphère	239
	M. Badji, J. Feyen (KUL, Louvain, Belgique)	
Chapitre 11	Nutrition minérale des plantes cultivées	269
	J. Lambert (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
	N. Tremblay (Agriculture Canada)	
	Ch. Hamel (IRBV, Montréal, Canada)	
Chapitre 12	Fixation biologique de l'azote	293
	M. Ismaili (Faculté des sciences, Meknès, Maroc)	
 Partie IV Bases agronomiques de la production végétale		
Chapitre 13	Création variétale et choix du génotype	311
	J. Bouharmont (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
Chapitre 14	Le travail du sol	339
	A. Berrada, M. Gandah (INRAN, Niger)	
Chapitre 15	Irrigation et ressources en eau	361
	E. Persoons (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
Chapitre 16	La fertilisation minérale et organique	377
	A. Falisse (FSAGx, Gembloux, Belgique)	
	J. Lambert (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
Chapitre 17	La protection des cultures	399
	J. Semal et P. Lepoivre (FSAGx, Gembloux, Belgique)	
	M. Besri (IAV Hassan II, Rabat, Maroc)	
Chapitre 18	Le contrôle des mauvaises herbes	427
	A. Peeters (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
	J.F. Salembier (CRA, Gembloux, Belgique)	
Chapitre 19	La conservation des céréales	465
	E.H. Bartali (IAV Hassan II, Rabat, Maroc),	
	E. Persoons (UCL, Louvain-la-Neuve, Belgique)	
	Ch. Verstraeten (CRA, Gembloux, Belgique)	
Chapitre 20	Les systèmes de culture	487
	P. Bergeret, J. Deniaud, G. Ducret, J.L. Schafer	
	(Centre universitaire de Dschang, Cameroun)	
 Partie V Tendances actuelles et perspectives de l'agriculture		
Chapitre 21	Agriculture et environnement	519
	J. Semal (FSAGx, Gembloux, Belgique)	
Chapitre 22	Biotechnologies et agriculture	527
	A. Sasson (UNESCO, Paris, France)	
	Conclusion générale	543
	T. Ameziane El Hassani (IAV Hassan II, Rabat, Maroc)	

REMERCIEMENTS

Cet ouvrage est une œuvre collective destinée à l'enseignement agronomique dans les grandes écoles, instituts supérieurs et facultés des sciences agronomiques et de l'alimentation dans les pays francophones. Les auteurs d'*Agronomie moderne* appartiennent à des structures d'enseignement et de recherche ; en Belgique : Université catholique de Louvain (avec ses deux centres), Faculté des sciences agronomiques de Gembloux, Centre de recherche agronomique de Gembloux, Université libre de Bruxelles ; au Canada : Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation de l'Université Laval, Institut de recherche en biologie végétale de Montréal, Agriculture Canada ; au Cameroun : Centre universitaire de Dschang ; en France : Institut national agronomique Paris-Grignon, Institut national de recherche agronomique ; au Maroc : Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, Faculté des sciences de Meknès ; au Niger : Institut national de recherche agronomique de Niamey ; ainsi qu'à une organisation nationale (Fondation luxembourgeoise, Belgique) et à un organisme international (Unesco, Paris).

Les coordinateurs de l'ouvrage, professeurs T. Ameziane et E. Persoons, voudraient vivement remercier l'ensemble de leurs collègues pour les efforts louables qu'ils ont consentis à cette tâche importante, pour la qualité des textes qu'ils ont rédigés et l'intérêt des illustrations qu'ils ont proposées. Ils ont su, sans vulgarisation extrême, simplifier la présentation de concepts et de mécanismes fort complexes et communiquer les bases de raisonnement, qui sont nécessaires aux futurs ingénieurs agronomes. L'élaboration d'un ouvrage collectif est toujours délicate dans la mesure où il faut concilier les manières différentes de traiter les thèmes proposés aux auteurs, sans perdre de vue la cohérence de l'ensemble de l'ouvrage. Les coordinateurs ont accompli cette tâche avec un réel plaisir et espèrent qu'ils n'ont pas trop trahi les versions originales de certains chapitres où des changements se sont avérés nécessaires.

Au moment de l'initiation de l'ouvrage et au cours du suivi de sa réalisation, les coordinateurs se sont faits aider par leurs collègues les professeurs P. André, M. Carel, F. Devillez et S. Ouattar. Qu'ils soient remerciés de leurs efforts. Les professeurs Alfred Conesa et M'Hamed Sedrati sont également vivement remerciés d'avoir aimablement accepté de faire la présentation synthétique de l'ouvrage, tout en le plaçant dans un contexte historique.

Lorsque le nombre de chapitres est élevé comme dans le cas présent, un travail considérable de suivi, de coordination et d'édition est requis avant la phase finale de publication. *Agronomie moderne* n'aurait pas vu le jour dans des délais de production aussi courts depuis la remise du manuscrit sans la compétence et la disponibilité de l'équipe éditoriale de Hatier.

Si ce manuel permet de contribuer à la formation des étudiants et futurs ingénieurs agronomes de l'espace francophone, l'équipe ayant concouru à sa publication aura largement atteint son objectif.

PRÉSENTATION

HISTOIRE SOMMAIRE DE L'AGRONOMIE ET PRÉSENTATION DE L'OUVRAGE

Alfred Conesa¹ et M'Hamed Sedrati²

1. Président d'Agropolis, Montpellier, France
2. Directeur de l'Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc
Président de la Cidefa

HISTOIRE SOMMAIRE DE L'AGRONOMIE ET PRÉSENTATION DE L'OUVRAGE

Depuis l'époque où les bases scientifiques manquaient à la pratique agricole jusqu'à nos jours où l'agriculture met à contribution l'analyse précise des phénomènes biologiques et de leurs interactions avec les facteurs techniques et les conditions de milieu, la pensée agronomique est passée par quatre étapes très contrastées sur le plan épistémologique :

- l'époque de l'encyclopédisme empirique depuis l'Antiquité jusqu'au x^e siècle,
- l'époque de l'empirisme raisonné, qui va jusqu'au xvi^e siècle,
- l'époque des études analytiques et expérimentales, marquée par la "parcellisation" du savoir agronomique, et qui va jusqu'au xix^e siècle,
- l'époque moderne qui se caractérise par une rupture radicale avec les périodes précédentes à travers un effort de synthèse et de réflexion méthodologique ; et l'émergence d'une théorie agronomique ayant son propre objet d'étude, le champ cultivé, et ses propres méthodes d'investigation : l'expérimentation, l'enquête culturelle et la modélisation.

Les deux premières phases sont marquées par des noms célèbres tels que Xénon pour l'agriculture de la Grèce ancienne, Columelle pour l'agriculture de l'époque romaine, l'agronome arabe Ibn Al Awam pour la tradition agricole andalouse avec son traité rédigé avant 1145, le fameux *Livre de l'Agriculture* dont l'agronome espagnol Alonso de Herrera s'est largement inspiré pour rédiger son *Agricultura General* en 1515. Deux autres événements ont marqué cette période d'empirisme raisonné : la publication en France de l'encyclopédie agricole *La Maison Rustique* en 1564 et du célèbre ouvrage *Théâtre d'agriculture et mesnage des champs* d'Olivier de Serres en 1600.

L'époque "analytique" doit son essor, entre autres, aux travaux de Lavoisier (1792), de Saussure (1804) et de Liebig (1840) dans le domaine de la nutrition minérale des plantes et de la photosynthèse. C'est ainsi que des progrès remarquables ont été réalisés dès le début du xviii^e siècle en Allemagne, en Belgique, en France, en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas.

C'est à partir des années 50 que les fameux travaux des chercheurs anglais de Rothamsted et français de Grignon ont permis à l'agronomie de s'ériger en discipline scientifique, au sens où nous l'entendons aujourd'hui. Grâce à l'effort de synthèse et de réflexion sur les tâches de l'agronome mené, notamment en France, par Henin et Sebillotte, le champ d'investigation de l'agronomie est maintenant bien défini, les concepts sont forgés et les méthodes d'étude clarifiées. Actuellement, de nombreuses équipes d'agronomes, enseignants et chercheurs se sont constituées au sein des institutions francophones d'enseignement supérieur et de recherche agronomique, tant dans les pays du Nord que du Sud.

En 1968, Henin et Sebillotte écrivaient dans *Encyclopedia Universalis* : “On verra probablement dans l’avenir les agronomes se diviser en deux groupes, ceux qui abordent les problèmes fondamentaux grâce à une spécialisation toujours plus poussée, et ceux qui les appréhendent d’une manière globale qui, seule, permettra de rendre compte des multiples conséquences d’une décision de l’agriculteur.”

Le présent ouvrage que nous avons le plaisir de présenter a pour souci majeur de montrer que les deux approches sont nécessaires pour outiller l’agronome d’une théorie opératoire lui permettant à la fois de comprendre les mécanismes fondamentaux de l’élaboration du rendement des plantes cultivées, et sur cette base, d’agir sur le système sol-plante-climat en utilisant des techniques appropriées pour le modifier dans le sens de l’obtention d’un objectif de production donné.

Pour tenir compte des nouvelles exigences en matière de gestion des ressources naturelles, les modifications du milieu devraient se faire en préservant la qualité de l’environnement, et en mettant à contribution l’apport des nouvelles biotechnologies pour le développement agricole.

Cette préoccupation n’a pas échappé à la conception générale de l’ouvrage, dont l’articulation entre les cinq parties complémentaires suit la séquence logique suivante :

- Dans une première partie introductive, traitée par un professeur français bien connu, l’agronomie est présentée en tant que théorie du champ cultivé, dont les concepts et les méthodes sont nécessaires à la compréhension des techniques agricoles et à leur mise en œuvre. Le lien y est également fait entre l’agriculture, le développement économique et la protection de l’environnement. La nécessité de former des agronomes capables de maîtriser les techniques et d’agir dans le sens d’une agriculture durable termine le chapitre premier.
- La deuxième partie correspond aux quatre chapitres suivants et concerne l’étude de l’environnement des plantes cultivées dans ses relations avec le fonctionnement du couvert végétal. Des spécialistes confirmés de France, de Belgique et du Maroc y traitent successivement des rayonnements solaires et des échanges d’énergie, de chaleur et de masse dans un couvert ; de l’estimation de l’évapotranspiration potentielle et de la compréhension de la biologie du sol et des cycles biogéochimiques, en développant les concepts actuels de la recherche en la matière. Les conséquences de l’utilisation non raisonnée de certains facteurs de production, plus particulièrement la pollution des nappes souterraines et l’eutrophisation des eaux, y sont également abordées.
- Les bases physiologiques de l’élaboration du rendement des végétaux cultivés font l’objet de la troisième partie de l’ouvrage. Sept chapitres, rédigés par des professeurs et des chercheurs de Belgique, du Canada et du Maroc, traitent de la croissance et du développement des plantes en faisant référence aux mécanismes fondamentaux qui sous-tendent les processus mis en jeu : photosynthèse et photorespiration, respiration et autres catabolismes, translocation et relations source-puits, relations hydriques au sein du système sol-plante-atmosphère et nutrition minérale des plantes. L’analyse quantitative de certains processus est considérée à la lumière des connaissances actuelles en la matière, y compris l’apport de la modélisation. Cette partie physiologique serait incomplète si elle ne traitait pas de la fixation biologique de l’azote, un chapitre entier lui est donc consacré.

- Les bases agronomiques pour raisonner la conduite technique des cultures sont présentées dans la quatrième partie de l'ouvrage, qui est composée de huit chapitres rédigés par des scientifiques et spécialistes de Belgique, du Cameroun, du Maroc et du Niger. Les sept premiers chapitres de cette partie traitent de l'itinéraire technique d'une culture pris dans son ensemble, depuis le choix de la variété jusqu'à la récolte finale. Les auteurs considèrent successivement la création variétale et l'amélioration du génotype, le travail du sol et l'installation des cultures, les besoins en eau et l'irrigation, les besoins en éléments minéraux et la fertilisation minérale et organique, la protection des cultures contre les maladies et ravageurs, le contrôle des mauvaises herbes, et la conservation des produits récoltés en prenant les céréales comme étude de cas.

Le caractère synthétique de l'agronomie est matérialisé dans le chapitre "Les systèmes de culture" qui termine cette partie et où, partant d'exemples concrets, les auteurs font ressortir les deux idées clefs suivantes concernant un thème central de l'agronomie :

1° Le système de culture, production de la théorie agronomique.

2° Le système de culture, résultat des décisions prises à différents niveaux d'organisation de l'exploitation agricole.

Le premier volet de cette réflexion a trait à la présentation des concepts fondamentaux régissant les règles dans la succession des cultures qui visent à maintenir un état moyen du sol et à éviter la dégradation du milieu. C'est ainsi que les concepts d'effet précédent, d'effet cumulatif et d'effet suivant sont définis, pour présenter ensuite le concept d'itinéraire technique, basé sur les règles de liaison entre les opérations techniques pour une même culture. Grâce à leur pouvoir analytique, ces concepts sont utiles pour :

– faire un diagnostic de situations culturales et porter un jugement technique sur la manière de cultiver ;

– proposer des alternatives de conduite des cultures.

Le deuxième volet montre la liaison qui existe entre le système de culture, le système de production et le système agraire ainsi que l'articulation des décisions prises à ces différents niveaux concernant le fonctionnement de l'exploitation agricole. Le chapitre se termine par une discussion des critères d'évaluation de l'efficacité des systèmes de culture, et propose une démarche générale d'analyse de ces systèmes.

- La cinquième et dernière partie est consacrée aux tendances actuelles et à l'évolution future de l'agriculture, avec deux chapitres rédigés par des spécialistes de Belgique et du Maroc. Le premier propose une philosophie binomiale "Agricultures - Environnements" en considérant séparément le cas des pays en développement et celui des pays industrialisés, étant donné que les problèmes de développement agricole et leurs conséquences sur l'environnement se posent en des termes différents selon ces pays. Le second chapitre considère l'apport des biotechnologies à la recherche agronomique et au développement de l'agriculture en analysant le rôle de l'ingénierie génétique et les résultats prometteurs pour certaines plantes cultivées.

La majorité des 22 chapitres qui composent les 5 parties de l'ouvrage sont abondamment illustrés par des schémas et figures, et appuyés par des analyses quantitatives permettant de faciliter la compréhension générale du texte par des étudiants

de 2^e cycle universitaire et du cycle d'agronomie générale des facultés, des grandes écoles et des instituts d'enseignement supérieur agronomique. Chaque chapitre est également enrichi par une bibliographie sélective comprenant des références classiques et récentes, permettant au lecteur l'acquisition de plus amples connaissances sur le sujet traité. La spécialisation de certains textes rend les chapitres correspondants aussi utiles aux étudiants avancés de 3^e cycle qu'aux enseignants-chercheurs, aux agronomes praticiens, aux physiologistes et aux améliorateurs des plantes soucieux de suivre l'évolution de l'agronomie moderne.

Il s'agit là d'une référence nouvelle qui tient compte des progrès récents de la bioclimatologie, de la physiologie végétale, de l'agronomie et de la biotechnologie. La parution de cet ouvrage permettra certainement de renforcer la bibliothèque agronomique de l'espace francophone.

BIBLIOGRAPHIE

- Académie d'agriculture de France (1990), *Deux siècles de progrès pour l'agriculture et l'alimentation : 1789-1989*, 45 articles de 54 auteurs, Lavoisier, Paris, 480 p.
- Bolens L. (1974), *Les Méthodes culturales au Moyen Age d'après les traités d'agronomie andalous : traditions et techniques*, Médecine et Hygiène, Genève.
- Bolens L. (1981), *Agronomes andalous du Moyen Age*, Droz, Genève, Paris, 305 p.
- Boulaine J. (1992), *Histoire de l'agronomie*, Lavoisier, Paris, 392 p.
- Ibn Al Awan M. (1145), *Kitab Al-Filaha* (Le livre de l'agriculture), tome 1 : *Agriculture générale*, 657 p. ; tome 2 : 1^{re} partie, "Agriculture spéciale", 460 p., 2^e partie, "Élevage", 293 p., traduit de l'arabe par J.-J. Clément-Mullet (1977), 2^e édition pour les éditions Bouslama, Tunis.

PARTIE I : INTRODUCTION

Chapitre 1

**AGRONOMIE, AGRICULTURE
ET DÉVELOPPEMENT**

Jean Boulaine

Professeur émérite
Institut national agronomique Paris-Grignon, France

Sommaire

- 1. Les progrès agricoles dans le passé**
- 2. Rôle de l'agriculture dans l'économie moderne**
 - 2.1. Fourniture de produits alimentaires
 - 2.2. Fourniture de matières premières et d'énergie
 - 2.3. Contrôle de la pollution
 - 2.4. Agriculture et environnement
- 3. Problèmes agronomiques et démarche de l'agronome**
 - 3.1. Les contraintes agronomiques
 - 3.2. Les contraintes économiques
 - 3.3. Autres contraintes
 - 3.4. Perspectives de l'agriculture
- 4. Conclusion**

Bibliographie

AGRONOMIE, AGRICULTURE ET DÉVELOPPEMENT

L'**agriculture** est "l'ensemble des travaux qui permettent la production des végétaux et des animaux utiles à l'homme" (dictionnaire Robert). La pratique de l'agriculture suppose la transformation du milieu naturel en milieu cultural.

L'**agronomie**, au sens large, est "l'étude scientifique des problèmes physico-chimiques, biologiques et économiques que posent la pratique de l'agriculture" (même source, modifiée). Mais l'agronomie, au sens strict (du grec *agros* : champ cultivé et du grec *nomos* : étude des lois), est "l'étude des relations entre un couvert végétal cultivé et les conditions de son environnement résultant des états du milieu physique (sol, climat) et biologique (flore, faune, parasites) transformées par les techniques en vue d'établir les lois de fonctionnement de ce couvert" (Jouve, 1993).

Le **développement** est la formation d'organes nouveaux dans un organisme. En matière agricole c'est l'ensemble des processus qui permettent, en transformant les techniques et les méthodes agronomiques, l'augmentation de la production agricole et la stabilité du monde rural.

On appelle **croissance** l'augmentation progressive des principaux paramètres d'une agriculture tels que : surface cultivée, volume de la production, rendement économique, etc.

Dans la plupart des régions agricoles, des **systèmes de culture**, ensembles cohérents de techniques agricoles plus ou moins complémentaires, ont été mis en place au cours d'une histoire de plusieurs millénaires. L'introduction de certains progrès, en particulier au cours des deux derniers siècles, permet presque toujours une certaine *croissance* de ces agricultures traditionnelles. Mais, le plus souvent, les limites de cette croissance sont atteintes et l'augmentation très rapide des populations qui est le caractère majeur de la fin du xx^e siècle, rend indispensable des transformations profondes, donc le développement de ces agricultures.

1. LES PROGRÈS AGRICOLES DANS LE PASSÉ

L'agriculture est apparue, il y a dix mille ans environ dans le nord de la Syrie, dans ce que l'on appelle le "croissant fertile" entre le plateau turc et le nord de l'Irak. D'autres foyers de civilisations agricoles se sont aussi développés, peut-être de façon autonome, en Inde, au Mexique et au Pérou.

Le discours qui transmet les connaissances acquises, objet des sciences agronomiques, a d'abord été oral et aucune trace n'est parvenue jusqu'à nous, si ce n'est quelques dessins souvent incompréhensibles.

C'est avec l'écriture que commence l'histoire de l'agronomie. Elle est très différente suivant les pays, suivant les cultures et les civilisations et personne encore n'a pu rédiger l'histoire de l'agriculture mondiale. Mais on trouve des caractères assez constants dans la suite des développements de l'emprise et de l'utilisation du milieu rural par l'homme.

L'élevage a presque toujours précédé la culture du sol ; celle-ci a commencé par les terres les plus faciles à mettre en culture : les terres légères riches en sables et en matière organique où l'incendie permet la destruction de la végétation après une saison sèche. Les premiers outils ont été le bâton à fouir, le croc à deux ou trois pointes qui se transforme en roue et en bêche. La charrue simple ou araire, puis la charrue à roue, d'abord en bois puis en métal permettent, avec la traction animale, la mise en culture de terres plus tenaces et plus riches en argile.

Les végétaux cultivés, réduits à quelques céréales (blé, orge, millet, etc.) et à quelques légumineuses comestibles (fève, pois-chiche) sont de plus en plus nombreux au fur et à mesure que l'agriculture se développe. L'amélioration des communications amène des cultures nouvelles venues d'Asie (riz, coton, aubergine, canne à sucre) et surtout d'Amérique (pomme de terre, maïs, tabac, tomate, légumes variés, etc.). La période moderne, depuis le début du xx^e siècle pour simplifier, augmente par la sélection la surface des zones de chaque culture.

Depuis plus d'un demi-siècle, le commerce international spécialise certaines régions et diffuse des techniques chimiques comme les engrais, les produits phytosanitaires, ou mécaniques comme les tracteurs ou les machines de récolte qui ont des effets importants sur la production agricole et sur les travaux des champs.

Suivant les régions l'état actuel des agricultures est arrivé à des stades très différents. Le développement a justement pour objet de les amener à des stades plus perfectionnés, en tous cas plus en accord avec les besoins des populations et avec la nécessité absolue de conserver ou même d'améliorer le potentiel de production et les équilibres avec les zones périphériques.

Cela est souvent possible quand les conditions naturelles n'opposent pas des limites infranchissables à l'augmentation de la production. Or *il y a des limites* à la production végétale. Il faut par exemple quatre à cinq cent grammes d'eau pour faire un gramme de matière sèche. La pluie est donc une limite infranchissable sauf à améliorer le rendement des plantes en matière d'utilisation de l'eau. Une autre limite est l'énergie lumineuse : le rendement maximal est en général moins du double du rendement de très bonnes cultures actuelles. La température est elle aussi une limite ; en dessous de six degrés bien peu de plantes ont une croissance utile.

Toute étude de développement doit donc commencer par l'appréciation de la distance entre l'état actuel et les possibilités potentielles du milieu. Si la différence est grande, il doit y avoir des possibilités de développement relativement économiques. Si la différence est faible, ces possibilités deviennent difficiles à obtenir et chères sur le plan économique.

Un exemple classique de développement historique est celui de la Mitidja, plaine située au sud du littoral algérien. Un léger drainage de surface a donné des prairies de fauche ; le drainage amélioré par fossés a permis ensuite la culture des céréales qui a été relayée par la vigne, quand un réseau de canaux et un tunnel ont abaissé le niveau de la nappe. L'emploi de pompes a permis d'irriguer alors des vergers

d'agrumes et des cultures maraîchères et florales. En un siècle les différents stades de développement possibles ont été parcourus. Des serres et des cultures sous tunnel permettaient, en 1960, des rendements sans commune mesure avec ceux du début du XIV^e siècle. On pourrait faire des analyses semblables avec les cultures de tomates de l'Oulja au sud de Casablanca ou de fraises au nord du Rharb au Maroc ou encore avec les vergers du Bas-Rhône ou les périmètres irrigables du Mezzogiorno au sud de l'Italie.

2. RÔLE DE L'AGRICULTURE DANS L'ÉCONOMIE MODERNE

Les États du monde actuel ont des économies de types variés, mais tous ont intérêt à nourrir leur population. Ceux dont les activités commerciales, industrielles ou de service sont de loin majoritaires, comme par exemple le Japon, maintiennent une agriculture efficace qui économise des devises et qui reste une assurance de nourriture et de survie en cas de crise grave. Le Royaume-Uni en a fait l'expérience de 1939 à 1945.

À côté de la fourniture de produits alimentaires auxquels s'ajoutent presque toujours celle de produits industriels et énergétiques, l'agriculture a pris conscience qu'elle jouait un rôle qui passait relativement inaperçu jusqu'à ces dernières années, celui qui consiste à contrôler la pollution et à préserver et maintenir un environnement acceptable pour la société des hommes dont une grande majorité vit désormais dans les villes.

2.1. Fourniture de produits alimentaires

Les pays industrialisés conservent donc une certaine sécurité d'approvisionnement pour la population. À l'extrême, des États dont la production pétrolière suffit à assurer une économie florissante font de grands efforts pour développer une agriculture productrice afin d'assurer leur avenir.

À l'opposé, il reste encore bien des États dont la plus grande partie des ressources économiques ne peuvent provenir que de la prospérité de leur agriculture. La Nouvelle-Zélande, les Pays-Bas furent dans ce cas-là au début du siècle et ont pu s'industrialiser grâce à leurs ressources agricoles. L'Argentine, l'Uruguay, la Côte-d'Ivoire sont de grandes puissances agricoles qui sont encore sous-industrialisées. En Afrique, en Amérique du Sud, on trouve de nombreux pays dont l'agriculture est la seule ressource, même si parfois des ressources minières à faible valeur d'exportation la complètent un peu.

Entre les deux cas extrêmes que nous avons évoqués, il existe des États, c'est le cas le plus général, dans lesquels l'agriculture suffit, au moins pour certains produits, à faire face aux besoins de la population en ravitaillement. C'est alors l'industrie et les activités secondaires ou tertiaires qui assurent le complément. Toute augmentation de la production agricole est alors bienvenue car elle soulage d'autant les achats extérieurs.

Il existe enfin des systèmes économiques dont le surplus de production agricole permet des investissements et des achats à l'étranger : la France et plus encore les

États-Unis d'Amérique sont dans ce cas. Malgré leur puissance industrielle et les bénéfiques de leurs activités tertiaires, ces pays équilibrent leurs achats de matières premières ou d'énergie par la vente de leurs surplus agricoles et peuvent ainsi maintenir un niveau de vie élevé à leur population.

La déficience de l'agriculture peut devenir dramatique. A l'époque où l'Europe connaissait le développement étonnant du Moyen Âge, l'empire des Mayas, au Mexique, dans la presqu'île du Yucatan s'est effondré et a complètement disparu. Il reste, dans la jungle tropicale actuelle, des villes en ruine, avec des palais, des temples dont seules la grandeur et la beauté rappellent l'efficacité d'une civilisation qui après plusieurs siècles d'exploitation intensive des sols n'a pas réussi à maintenir une agriculture efficace. Plus récemment, le démantèlement de l'URSS tient en grande partie au fait que les espérances de développement que les agronomes russes pouvaient légitimement projeter au vu des résultats du début du siècle, ont avorté par suite de méthodes inadéquates.

Les conséquences politiques et culturelles d'un bon développement de l'agriculture et de sa cohérence avec les autres activités du pays, sont évidentes dans le domaine de l'indépendance nationale, ou de l'influence extérieure. On a pu dire que la production agricole était du "pétrole vert" pour indiquer que la dépendance de certains États envers les producteurs de pétrole était équilibrée par l'exportation de produits alimentaires par les pays à forte production agricole.

2.2. Fourniture de matières premières et d'énergie

C'est une fonction économique de l'agriculture qui a eu beaucoup d'importance jusqu'au début de ce siècle dans les pays développés. La laine et le coton pour les vêtements et les textiles, la soie pour les teintures et les habits de luxe, la corne et les os pour une foule de petits objets, le bois pour la construction et le chauffage, le foin et les grains pour nourrir les bêtes de somme et les animaux de traction – formes rustiques de l'énergie – étaient des produits agricoles. Peu à peu des produits industriels ou miniers les ont remplacés. L'énergie provient maintenant en grande partie du charbon, de l'électricité, des hydrocarbures et des chutes d'eau, libérant ainsi l'agriculture d'une charge considérable.

Si bien des pays ont pu voir leur population augmenter, c'est que le remplacement ainsi effectué a libéré d'énormes surfaces cultivées qui ont pu être consacrées à des cultures vivrières. Par ailleurs, le développement de la chimie a eu pour conséquence la production de textiles artificiels, de matières plastiques, de produits pharmaceutiques ou de droguerie qui se sont substitués à autant de produits agricoles. L'industrie moderne a donc concurrencé l'agriculture, mais elle a permis, en même temps, de consacrer ses forces productives à la fourniture d'aliments pour les populations.

On voit cependant se dessiner un mouvement contraire. La société moderne a de plus en plus besoin de bois pour la pâte à papier, on envisage de plus en plus sérieusement de fabriquer des carburants liquides à partir de produits agricoles pour remplacer un pétrole de plus en plus cher et de plus en plus rare. Et les biotechnologies permettent de créer des organismes nouveaux qui sont capables de produire directement des produits chimiques mais avec des procédés qui sont encore pour l'instant trop chers et trop longs.

2.3. Le contrôle de la pollution

L'agriculture est une activité polluante sous certains aspects, et capable de résorber la pollution sous d'autres. Pendant très longtemps, pratiquement jusqu'au début de ce siècle, les déchets de l'activité humaine étaient surtout organiques (fumiers, gadoues) et ils étaient utilisés comme engrais, le sol les récupérant en restituant aux végétaux les éléments nutritifs.

Depuis quelques décennies, la nature des déchets, ou même des produits utilisés par l'agriculture, a changé profondément. Par exemple les engrais azotés risquent de passer dans les eaux des nappes phréatiques tandis que l'utilisation des déchets industriels et urbains "fournit" aux sols, à côté de substances organiques dégradables, de nombreux produits (verres, métaux, plastiques, etc.) dont certains peuvent être toxiques ou simplement dangereux pour les agriculteurs et leurs animaux.

Il y a donc pour les agronomes une action à mener pour diminuer la pollution agraire, pour augmenter et améliorer l'action épuratrice des sols et aussi pour protéger ceux-ci contre des apports qui, cumulés dans le temps, peuvent devenir nocifs. On en verra des exemples dans la suite de cet ouvrage.

Le grand problème est d'ordre économique car l'épuration des résidus urbains coûte cher ; il en est de même pour le contrôle de la pollution par certains engrais. Il faut donc s'efforcer de trouver des procédés abordables pour ces opérations. La contribution de la société et des utilisateurs des produits en question est naturellement souhaitable.

2.4. Agriculture et environnement

L'activité agricole passée et présente modèlent les paysages ruraux. En dehors des villes, les lieux de loisir prennent place dans des sites dont les traits sont essentiellement dus à l'agriculture : les structures agraires, les bois, les haies, les canaux et les fossés, les routes et les constructions agricoles constituent les éléments fréquents et permanents des paysages. Les couleurs changent avec les saisons, et les éléments observés, plantes, animaux, activités agraires, animent aussi ces paysages.

L'homme moderne, et surtout celui des villes, a besoin de trouver, en dehors de son cadre habituel de vie, une nature qui lui rappelle ses traditions, ses références historiques ou philosophiques et les éléments de sa culture qui sont une "mémoire" des habitudes de ses ancêtres. En outre, il sent plus ou moins confusément que la conservation d'une nature équilibrée et vivante reste une assurance sur l'avenir. De toute évidence, les agronomes et les agriculteurs ont un rôle important à jouer dans la conservation des ressources naturelles et la protection de l'environnement.

3. PROBLÈMES AGRONOMIQUES ET DÉMARCHE DE L'AGRONOME

L'agronomie n'est pas une simple science : c'est un domaine de la connaissance. Au XVIII^e siècle on disait "*l'agriculture est le premier de tous les arts*". L'agronome a une démarche éminemment pluridisciplinaire et doit associer dans ses recherches de très nombreuses sciences.

Les agronomes sont d'abord des gestionnaires qui pratiquent et administrent l'agriculture. Puis ce sont des techniciens de la croissance, c'est-à-dire de l'amélioration des techniques classiques, du traitement des problèmes dont les solutions sont connues. Ces tâches sont quotidiennes, classiques et s'apprennent auprès de ceux qui les pratiquent couramment.

Les agronomes doivent connaître les mécanismes de la production agricole dans ses détails, et procéder à la hiérarchisation des facteurs mis en jeu en reconnaissant les facteurs essentiels de ceux qui sont contingents. En effet, si les conclusions de leurs travaux peuvent se résoudre en formules souvent très simples, applicables par le plus grand nombre des agriculteurs, leur élaboration demande un esprit capable de dominer de très nombreuses variables et, la plupart du temps, le concours de toute une équipe. Aussi, les propositions des agronomes doivent intégrer des contraintes agronomiques, économiques et sociales.

3.1. Les contraintes agronomiques

On appelle **contrainte**, “**une entrave à la liberté d'action**”. C'est, en agronomie, un facteur de la production qui présente des limites. La plupart des techniques sont possibles uniquement dans un intervalle de variation des facteurs en jeu. Au-delà de ces limites, elles sont inefficaces voire nuisibles. Par exemple la température doit avoir des valeurs qui, pour la plupart des plantes, sont entre 10 et 50 °C avec, pour certaines, des intervalles bien plus resserrés. Le riz a besoin, pour végéter correctement, de 18 °C, et au-delà de 30 °C sa croissance est très ralentie. Il existe au Sahara des nappes profondes dont les eaux, relativement pures, sont trop chaudes à la sortie du forage, et pour les utiliser il faut les refroidir.

Les principales contraintes auxquelles se heurte l'agronome sont les contraintes naturelles, c'est-à-dire celles que la nature fixe et qu'il n'est pas possible d'éviter. Certaines d'entre elles peuvent être corrigées au prix d'investissements qui sont le plus souvent très coûteux.

Les **contraintes climatiques**, comme le froid et la sécheresse, sont les plus importantes. On peut les contourner par le chauffage (serres) ou par l'irrigation. Mais alors qu'il est possible techniquement et économiquement de faire des arrosages de complément quelques jours par an ou de contrecarrer une gelée par des fumigènes, dès que les périodes où ces techniques deviennent nécessaires s'allongent, le coût des installations restreint le nombre des cultures qui sont économiquement praticables. On réserve ces pratiques aux cultures industrielles, fruitières, maraîchères ou florales.

Le cas de l'irrigation est particulièrement net. Plus le climat est sec plus il faut arroser mais, en même temps, moins les ressources en eau sont grandes et plus leur qualité est mauvaise. Le cas extrême est celui du Sahara central (Tanesrouft) ; il ne pleut pratiquement pas, les seules ressources en eau sont profondes et en outre l'eau est salée. Le vent et la chaleur compliquent encore la production végétale. Le cas le plus favorable dans les déserts chauds et secs est celui d'une vallée dont le fleuve est alimenté par un amont humide, comme les vallées du Nil, de l'Indus ou de l'Euphrate.

Dans les situations moins extrêmes, la solution vient du choix de cultures résistantes aux contraintes. Concernant les contraintes édaphiques (dues aux sols), on en

trouvera une étude détaillée dans J. Boulaïne (1980). Les sols trop sableux retiennent mal l'eau, les sols trop argileux sont souvent engorgés. Les sols trop superficiels sont des réservoirs, et d'eau et d'éléments nutritifs insuffisants. Mais ces contraintes sont souvent relatives. Par exemple en climat tempéré pratiquement humide en permanence (plateaux du Jura), des sols peu épais peuvent être d'excellentes terres agricoles si leur fumure minérale est bien ajustée. Ces sols n'ont pas besoin de réserves d'eau puisqu'il pleut très souvent.

Le sol intervient par sa fertilité chimique. On en verra les diverses facettes dans la suite de cet ouvrage. Signalons qu'en dehors de problèmes de quantités d'éléments assimilables à la disposition des plantes, les caractéristiques physico-chimiques du sol ont une grande importance. Dans beaucoup de sols tropicaux et équatoriaux, la présence d'aluminium libre, toxique, interdit aux végétaux l'exploration des couches profondes. L'épaisseur utile du sol est réduite à quelques centimètres.

A l'extrême, certains oligo-éléments (*micronutrients*) agissent en très faibles quantités dans un temps de variation limité par la carence et par la toxicité. Des résultats spectaculaires ont été acquis dans le Bas-Rhône Languedoc, après levée des contraintes liées à ces oligo-éléments.

Comme dans les cas précédents, la solution vient souvent du choix de cultures tolérantes. En sols salés, par exemple on fait de l'orge comme céréale, du coton comme culture industrielle, des artichauts comme culture maraîchère.

3.2. Les contraintes économiques

Il est évident pour tous que la production agricole moderne doit aboutir à des prix de vente compatibles avec les prix d'un marché qui devient, chaque jour davantage, international.

Un seul exemple, déjà ancien d'un siècle, illustrera cette évidence. Au début du XVII^e siècle, Olivier de Serre, le grand agronome français, étudia, expérimenta, décrivit et vulgarisa la culture du mûrier et l'élevage des vers à soie. Cette nouvelle spéculation fut propagée à partir de 1600 et, durant trois siècles, ce système fut pratiqué par de nombreuses régions en France. Les collines qui bordent la vallée du Rhône, les régions du sud de la Loire, le Poitou connurent un développement important, particulièrement après avoir résolu les problèmes sanitaires du ver à soie.

Malgré ces victoires scientifiques et techniques, l'ouverture du canal de Suez et le développement des échanges avec l'Extrême-Orient ont ruiné, en moins d'un demi-siècle, la production française de la soie. L'industrie a survécu mais elle utilise soit des soies d'importation, soit des soies artificielles de synthèse.

3.3. Autres contraintes

Des facteurs sociaux peuvent empêcher certaines spéculations. L'existence de maladies empêchent d'autres activités. On sait que la présence de la mouche tsé-tsé, rend l'élevage aléatoire dans une grande partie du monde équatorial et tropical. Parfois, la découverte d'un procédé sanitaire change les conditions de la culture. Dès 1850, par exemple, les agronomes savaient que la Camargue, dans le delta du Rhône, pouvait cultiver 25 000 hectares de riz. Ce ne sera qu'un siècle plus tard,

dans les années 50, que l'invention du DDT et le contrôle des moustiques rendirent possible cette culture.

Des modifications dans les transports ou dans les circuits commerciaux interviennent aussi. Le développement du transport aérien a permis l'exportation des fraises du Maroc ou des fleurs de la Côte d'Azur vers le nord de l'Europe. On pourrait multiplier les exemples. Ils montreraient tous que le développement de l'agriculture n'est pas seulement une affaire d'agronomes techniciens mais qu'il est aussi déterminé par des circonstances extérieures au monde agricole. Nous devons le savoir, élargir notre champ de connaissances et accepter éventuellement l'arbitrage de personnalités non liées directement à l'agronomie, notamment les hommes politiques.

3.4. Perspectives de l'agriculture

Pendant des siècles le déplacement des limites dues aux contraintes a été très difficile. La plupart du temps, les cultivateurs se contentaient de pratiquer des cultures qui s'accommodaient plus ou moins bien de ces contraintes. On remplaçait le blé par l'orge dans les zones sèches ou dans celles où la présence de sels diminuait les rendements du blé. Actuellement encore, cette attitude qui coïncide assez bien avec l'agriculture extensive est parfois justifiée.

Mais les progrès de l'agronomie, les connaissances qui font l'objet de cet ouvrage et qui seront détaillées, expliquées et justifiées dans les chapitres suivants, permettent de libérer l'agriculteur de certaines contraintes ou d'élargir le champ de variations possible des facteurs de sa production.

L'irrigation, permanente ou de complément, rend les problèmes de fourniture d'eau plus faciles à résoudre. Les serres et les tunnels déplacent les limites dues au froid. L'emploi de machines à fort rendement libère le calendrier. Par exemple, en climat humide, l'emploi des rouleaux de fanage a donné une solution au problème du séchage des foins si difficile à réaliser autrefois.

L'emploi des variétés résistantes et le contrôle des mauvaises herbes permettent l'amélioration de la productivité. Enfin les percées récentes dans le domaine des biotechnologies promettent des perspectives intéressantes pour le développement de l'agriculture.

4. CONCLUSION

Depuis plus d'un siècle, des progrès importants dans les différentes sciences agronomiques et dans les techniques qui permettent de mieux les utiliser, ont été faits par les agronomes et sont passés, progressivement, dans les pratiques agricoles. Mais il reste encore bien des connaissances à acquérir et des applications à mettre en œuvre.

L'agriculture fournit les aliments, les matières premières et l'énergie pour l'homme dans la société moderne. La fonction nutritionnelle de l'agriculture est, dans un

pays donné, une composante majeure de la vie économique, un gage de sécurité en cas d'isolement politique, un élément permanent de stabilité sociale, une composante efficace de la balance économique et une condition essentielle de survie.

L'agriculture est une activité polluante sous certains aspects, et capable de résorber la pollution sous d'autres. Les agriculteurs et les agronomes ont un rôle important à jouer dans l'utilisation rationnelle des ressources naturelles et la protection de l'environnement. Les agronomes doivent connaître les mécanismes de la production agricole dans ses détails. L'élaboration de solutions aux problèmes liés au développement de l'agriculture demande un esprit capable de dominer de très nombreuses variables et nécessite, la plupart du temps, une démarche pluridisciplinaire intégrant des contraintes agronomiques, économiques et sociales.

Il est donc utile et nécessaire que chaque pays entretienne des spécialistes capables de détecter les nouveaux problèmes, de posséder les informations et les techniques, de percevoir les événements imprévus et de mettre en œuvre les procédés nouveaux. La prospérité de l'agriculture dépend étroitement de l'existence d'un corps d'agronomes formés, entraînés, en situation d'observer et d'agir pour corriger, maîtriser et améliorer les phénomènes agricoles.

BIBLIOGRAPHIE

- Académie d'agriculture de France (1961), *Les aspects et les étapes de la recherche agronomique en France*, 38 articles de membres de l'Académie, tome 47, Acad. d'Agric., Paris (livret tiré à part de 95 pages).
- Académie d'agriculture de France (1990), *Deux siècles de progrès pour l'agriculture et l'alimentation : 1789-1989*, 45 articles de 54 auteurs, Lavoisier, Paris, 480 p.
- AFAS (1981), "Les bases scientifiques de l'amélioration des ressources alimentaires", 99^e congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences, Amiens, 1980, 27 articles, *Revue du Palais de la Découverte* n° spécial 21, Paris.
- Bolens L. (1974), *Les Méthodes culturales au Moyen Age d'après les traités d'agronomie andalous : traditions et techniques*, Médecine et Hygiène, Genève.
- Bolens L. (1981), *Agronomes andalous du Moyen Age*, Droz, Genève, Paris, 305 p.
- Boulaine J. (1989), *Histoire des pédologues et de la science des sols*, INRA, Paris, 320 p.
- Boulaine J. (1990), *Deux siècles de fertilisation minérale*, Académie d'agriculture de France, Livre du bicentenaire n° 14, Lavoisier, Paris.
- Boulaine J. (1991), "La bataille des phosphates au XIX^e siècle, une victoire condition de toutes les autres", *Bulletin de l'INRA*, Paris.
- Boulaine J. (1992), *Histoire de l'agronomie*, Lavoisier, Paris, 392 p.
- Bourdé A. (1962), *Agronomes et agronomie en France au XVIII^e siècle*, trois tomes, PUF, Paris.
- Boze E. (1898), *Histoire de la pomme de terre*, Rotschild, Paris, 465 p.
- Braudel F. (1967), *Civilisation et Capitalisme*, A. Colin, Paris, 461 p.
- Braudel F. (1979), *Les Structures du quotidien ; le possible et l'impossible*, A. Colin, Paris.
- Bustaret J. (1954), "Botanique agricole" in *Histoire de la botanique en France*, SDES, Paris, 269-279.
- Ca de Mosto (XV^e siècle), cité dans *Studi in memoria di Luigui Pave*, publié à Bologne en 1982.

- Carrière P. (1980), "Le dessèchement et l'aménagement hydraulique de l'étang de Montady" in *Eaux et aménagement en Languedoc-Roussillon*, Soc. languedocienne de géographie, Montpellier, 199-224.
- Candolle A.L.P. de (1883), *Origine des plantes cultivées*, Germer et Baillière, Paris, 377 p.
- Cépède M. et Gounelle H. (1970), *La Faim*, coll. "Que sais-je ?" n° 719, PUF, Paris, 128 p.
- Cépède M. (1986), "Controverses et avatars historiques" in *Annales d'histoire des enseignements agricoles*, n°1, INRA, Dijon, 15-22.
- Davy de Virville (1954), *Histoire de la botanique en France*, SEDES, Paris, 389 p.
- Duby G. et Wallon A. (1975), *Histoire de la France rurale*, 4 tomes, Seuil, Paris.
- Gromas R. (1947), *Histoire agricole de la France, des origines à 1939*, Chaptal, Mende, 304 p.
- INRA (1986), *40 ans de recherches agronomiques*, INRA, Paris, 166 p.
- Jouve P. (1993), *Adaptation des systèmes de production à l'aridité au Maroc et au Sahel*, vol. 2 : *Publications et travaux*, thèse de doctorat, université Montpellier III, p. 4.
- Klatzmann J. (1972), *La Politique agricole : idées fausses et illusions*, PUF, Paris, 224 p.
- Klatzmann J. (1975), *Nourrir dix millions d'hommes ?*, PUF, Paris, 268 p.
- Kuhn T.S. (1983), *La Structure des révolutions scientifiques*, Flammarion, Paris, 286 p.
- Lhoste et Grison (1989), *La Phytopharmacie française*, INRA, Paris, 279 p.
- Lutard E. et Theret M. (1957), *200 ans de révolution dans l'élevage*, Chambres d'agriculture n° 125-126, 28^e année, Paris, 44 p.
- Moule C. (1972), *Plantes sarclées et diverses*, La Maison rustique, 252 p.
- Prat H. (1949), *L'Homme et le sol*, Gallimard, Paris, 243 p.
- Savoy E. (ed) (1952), *L'Agriculture à travers les âges*, 4 tomes : t. I. : *Les origines* par E. Savoy, t. II : *Le Moyen Age* par Legrand, t. III : *xvii^e et xviii^e siècles* par E. Soreau, t. IV : *Époque industrielle* par H. Noilhan, éd. de Boccard, Paris.
- Sebillotte M. (1974), "Agronomie et Agriculture, Essai d'analyse des tâches de l'agronome". *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., n°24, 3-25
- Sebillotte M. et Servettaz L. (1989) in *Fertilité et système de production*, Sebillotte M. (ed), INRA, Paris.
- Taton R. (1969), Direction de l'ouvrage collectif : *Histoire générale des sciences*, 4 tomes de 400 pages environ chacun, PUF, Paris.
- X. (1810), *Bibliographie agronomique*, anonyme mais rédigée par Musset-Pathay, J. Colas, Paris, 460 p.

**PARTIE II : ENVIRONNEMENT
DES PLANTES CULTIVÉES**

Chapitre 2

**LES RAYONNEMENTS SOLAIRES
ET LE FONCTIONNEMENT
DU COUVERT VÉGÉTAL**

Raymond Bonhomme

Institut national de la recherche agronomique,
Unité de recherches en bioclimatologie, Thiverval-Grignon, France

Sommaire

1. Généralités sur la cosmographie de la Terre et sur les rayonnements

- 1.1. Mouvement de la Terre. Le temps
- 1.2. Le repérage de la position du Soleil
- 1.3. La durée du jour
- 1.4. Formules approchées de calculs astronomiques
- 1.5. Grandeurs et unités relatives aux rayonnements

2. Les rayonnements solaires

- 2.1. Le rayonnement solaire extraterrestre
- 2.2. Les rayonnements solaires reçus au sol

3. Pénétration des rayonnements solaires dans un couvert végétal

- 3.1. Modifications qualitatives des rayonnements
- 3.2. Modifications quantitatives des rayonnements

4. Les rayonnements solaires et le fonctionnement du couvert végétal

- 4.1. Les rayonnements utiles à la photosynthèse (PAR)
- 4.2. Les rayonnements solaires et la photosynthèse de la culture
- 4.3. Les rayonnements solaires et la morphogénèse des plantes
- 4.4. Utilisation de sources artificielles de lumière pour la croissance des plantes

Bibliographie

LES RAYONNEMENTS SOLAIRES ET LE FONCTIONNEMENT DU COUVERT VÉGÉTAL

La connaissance des rayonnements solaires est importante pour comprendre le fonctionnement des cultures car ces rayonnements vont :

- être utilisés pour la photosynthèse (assimilation du gaz carbonique de l'air et fabrication de composés carbonés végétaux),
- jouer un rôle important dans la régulation de la croissance et du développement des plantes (photopériodisme, photomorphogénèse),
- apporter une grande part de l'énergie qui conditionne l'équilibre thermique des différentes composantes de la culture.

1. GÉNÉRALITÉS SUR LA COSMOGRAPHIE DE LA TERRE ET SUR LES RAYONNEMENTS

1.1. Mouvement de la Terre. Le temps

La Terre tourne sur elle-même, autour de son axe des pôles, en 23 h 56 min 4 s. En même temps elle tourne autour du Soleil en un an, soit environ 365,25 jours, selon une trajectoire très légèrement elliptique dont le Soleil constitue un des foyers ; le plan de cette trajectoire est le plan de l'écliptique (figure 2.1). La durée nécessaire pour que le Soleil se retrouve dans le plan du même méridien d'un lieu sur la Terre est donc égale, en moyenne, au temps de rotation de la Terre sur elle-même augmenté de $1/365,25$ tour supplémentaire (soit $23\text{ h }56\text{ min }4\text{ s} + 24\text{ h} / 365,25 = 24\text{ h}$) : c'est par définition le jour, et la seconde est égale à $1/86\,400$ jour moyen.

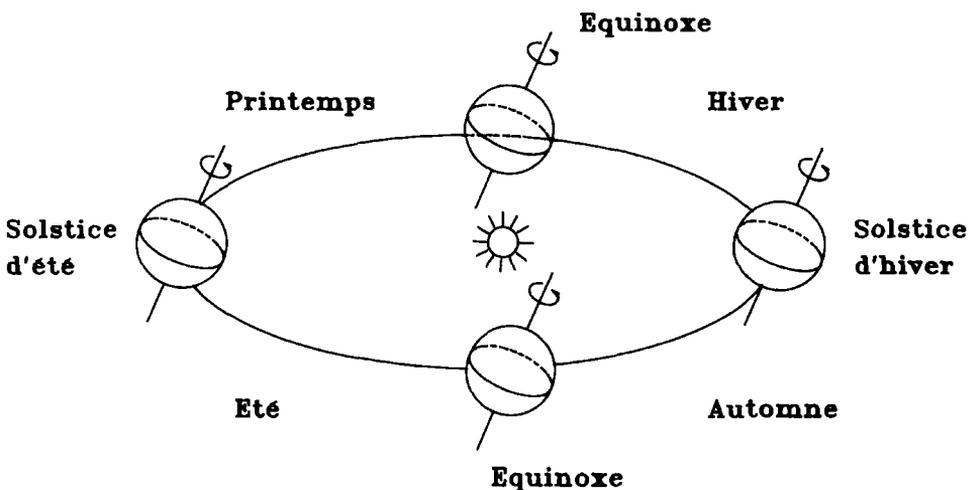


Figure 2.1. Trajet de la Terre autour du Soleil dans le plan de l'écliptique.

Cependant la vitesse de rotation de la Terre autour du Soleil n'est pas tout à fait régulière car c'est l'aire balayée par le rayon Terre-Soleil, durant un intervalle de temps donné, qui est constante (loi de Kepler) ; il en résulte que la vitesse de la Terre est plus élevée quand le Soleil est plus près de la Terre, en hiver, et plus faible en été. On peut donc dire que le Soleil va être tantôt en avance, tantôt en retard, sur l'heure officielle ; cette différence constitue ce que l'on appelle l'**équation du temps ET** (tableau 2.1). On peut donc définir plusieurs temps :

- le temps solaire vrai (TSV) qui est basé sur l'angle horaire du Soleil (angle entre le méridien du lieu, plan vertical passant par le Sud, et le méridien de la direction du Soleil, plan passant par l'axe de la Terre et par le Soleil ; 1 heure = 15°), il est indiqué par exemple par les cadrans solaires : il vaut 0 lors du passage du Soleil au méridien du lieu ;
- le temps solaire moyen (TSM) qui est l'angle horaire que l'on observerait si le mouvement apparent du Soleil était régulier :

$$ET = TSM - TSV$$

- le temps civil (TC) qui est le TSM augmenté de 12 h afin que le changement de jour ne se fasse pas au milieu de la phase diurne ;
- le temps universel (TU) qui est le temps civil du méridien de Greenwich, choisi comme méridien origine ; le TU d'un lieu est fonction de sa longitude exprimée en heures (Lo) et comptée positivement vers l'ouest et négativement vers l'est, par rapport au méridien de Greenwich (on passe des degrés en heures en multipliant par $24/360 = 1/15$) :

$$TU = TSV + ET + 12 + Lo$$

- l'heure légale (HL) ; chaque pays choisit une différence horaire (entière) en fonction de sa position par rapport au méridien de Greenwich (pour que le passage du Soleil au Méridien ait lieu aux environs de 12 h), soit un numéro de fuseau horaire FH (0 pour Greenwich, compté positivement vers l'est et négativement vers l'ouest, soit de sens opposé à la longitude), et aussi d'éventuelles différences saisonnières DS (DS = +1 par exemple en été en Europe) :

$$HL = TU + FH + DS.$$

Tableau 2.1. Variation de l'équation du temps (ET en min) et de la déclinaison du Soleil (D en degré) pour le premier jour de chaque mois de l'année.

Mois	ET	D	Mois	ET	D
Janvier	-3	-23,1	Juillet	-4	+23,2
Février	-14	-17,3	Août	-6	+18,3
Mars	-13	-8,0	Septembre	0	+8,6
Avril	-4	+4,1	Octobre	+10	-2,8
Mai	+3	+14,8	Novembre	+16	-14,1
Juin	+2	+21,9	Décembre	+11	-21,6

1.2. Le repérage de la position du Soleil

L'axe des pôles de la Terre, et donc le plan de l'équateur terrestre, est incliné de 23°27' sur le plan de l'écliptique. La **déclinaison** du Soleil, D , qui est l'angle entre la direction du Soleil et le plan de l'équateur, varie donc de -23°27' au solstice d'hiver (vers le 22 décembre), à 0° pour l'équinoxe de printemps (21 mars), puis à

+23°27' au solstice d'été (21 juin), et à 0° pour l'équinoxe d'automne (22 septembre) : voir la figure 2.1. A l'aide des lois astronomiques il est possible de calculer la position du Soleil pour n'importe quel lieu de la Terre à tout moment. Si B est la **hauteur du Soleil** (hauteur angulaire au-dessus de l'horizon d'un lieu) et A son **azimut** (angle entre le plan vertical passant par le Soleil et celui passant par le Sud, plan méridien du lieu), on a :

$$\begin{aligned} \sin B &= \sin La \sin D + \cos La \cos D \cos H \\ \sin A &= (\cos D \sin H) / \cos B \end{aligned}$$

avec B : hauteur du Soleil, comptée de -90° à $+90^\circ$; $(90^\circ - B)$ est la distance zénithale du Soleil,

A : azimut du Soleil, compté de -180° à $+180^\circ$ du nord vers l'est (-90°), le sud (0°), l'ouest ($+90^\circ$) puis le nord ($+180^\circ$) ; le signe de A est le même que celui de H ,

La : latitude du lieu (positive dans l'hémisphère Nord et négative dans l'hémisphère Sud),

D : déclinaison du Soleil, voir le tableau 2.1 ou formules du 1.4,

H : angle horaire du Soleil, correspondant au temps TSV.

Les variations de densité de l'air provoquent une courbure des rayons d'autant plus accusée que le Soleil est bas sur l'horizon : c'est la **réfraction atmosphérique**. Lorsque le soleil se lève ou se couche, son centre est en moyenne d'environ 36'36" au-dessous de l'horizon ; cet angle varie un peu avec la température, la pression atmosphérique et l'altitude du lieu.

1.3. La durée du jour

A l'aide des relations trigonométriques données ci-dessus il est possible de calculer les angles horaires du lever et du coucher du Soleil ($B = 0$) et donc la durée du jour ; la figure 2.2 donne les variations annuelles de cette durée du jour so pour différentes

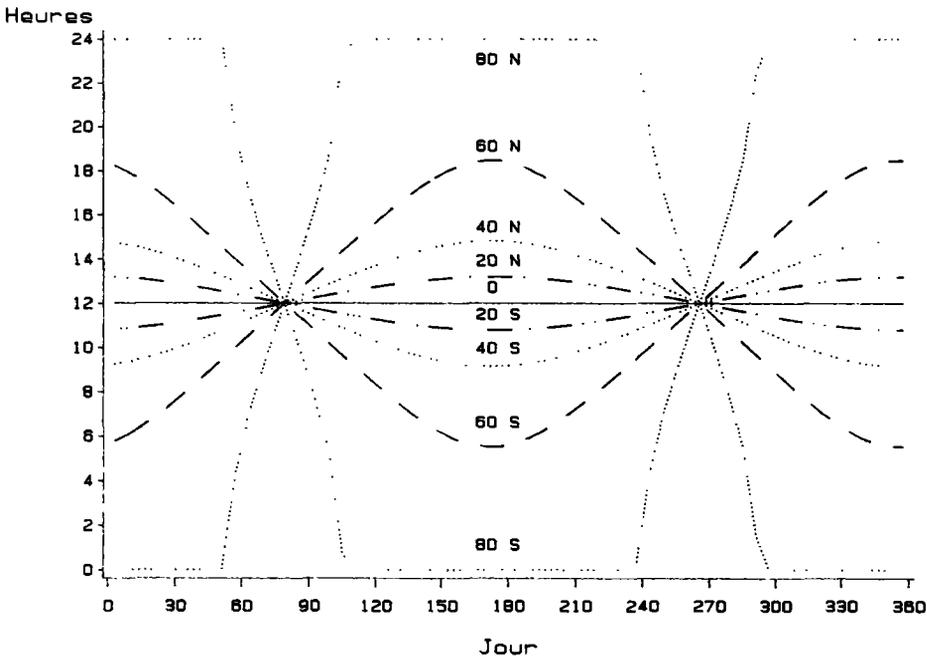


Figure 2.2. Variation annuelle des durées de jour so pour des lieux de latitude différente.

latitudes ; il est évidemment possible de tenir compte aussi de la réfraction atmosphérique dans l'évaluation de la durée du jour. De la même façon on peut estimer le passage du disque solaire sous l'horizon (durée officielle du jour aux USA : le centre du disque solaire est alors à $-50'$ sous l'horizon), la durée du crépuscule civil (centre du soleil à -6°), du crépuscule nautique (-12°) ou du crépuscule astronomique (-18°).

1.4. Formules approchées de calculs astronomiques

Pour des calculs ne nécessitant pas une très grande précision, il est possible d'utiliser des formules simples de calcul des différentes variables :

Déclinaison du soleil

$$D = 23,45 \sin(2\pi (NJ + 284) / 366) \quad (\text{Durand, 1974})$$

avec NJ : numéro du jour de l'année.

Durée du jour

$$DJ = 24 (\arccos (-\operatorname{tg} D \operatorname{tg} La)) / \pi$$

avec $DJ = 24$ si $(\operatorname{tg} D \operatorname{tg} La) > 1$, et $DJ = 0$ si $(\operatorname{tg} D \operatorname{tg} La) < -1$.

1.5. Grandeurs et unités relatives aux rayonnements

Le terme de rayonnement se rapporte à toute énergie électromagnétique émise, transportée ou reçue ; s'agissant des rayonnements d'origine solaire la plus grande partie de l'énergie est comprise entre 300 et 3 000 nanomètres (nm ; les rayonnements visibles par l'œil sont eux compris entre 350 et 750 nm) ; le terme radiation est réservé, en français, à un rayonnement monochromatique.

La quantité d'énergie transportée par un rayonnement s'exprime en joule (J) ; la puissance qui est émise, transportée ou reçue sous forme de rayonnement est un flux énergétique, il s'évalue en watt ($W = J \cdot s^{-1}$).

Les différentes grandeurs se rapportant à une **source** de rayonnement sont :

- l'intensité énergétique (flux énergétique émis par une source ponctuelle par unité d'angle solide et dans une direction donnée, $W \cdot sr^{-1}$),
- l'exittance énergétique (densité superficielle du flux énergétique rayonné par une source étendue dans un hémisphère, $W \cdot m^{-2}$),
- et la luminance énergétique (flux énergétique émis par une source étendue par unité d'angle solide dans une direction donnée et par unité de surface de la source vue dans cette direction, $W \cdot m^{-2} \cdot sr^{-1}$).

Pour une source parfaitement diffusante (elle est alors dite lambertienne car elle suit la loi de Lambert) la luminance est indépendante de la direction de visée ; on a alors

$$\text{Exitance} = \pi \times \text{Luminance.}$$

Pour ces sources lambertiennes l'indicatrice d'intensité énergétique est une sphère (tangente à la surface au point d'émission) et celle de luminance énergétique une demi-sphère centrée au point d'émission.

La puissance reçue par unité de surface d'un **récepteur** se nomme l'éclairement énergétique, elle correspond à une densité superficielle de flux énergétique et s'évalue en $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$. *Certaines mesures sont encore faites dans une ancienne unité d'éclairement énergétique, la $\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$; une donnée en cette unité doit être multipliée par 698 pour donner des $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$.* En physiologie végétale les éclairagements sont parfois donnés en lux, ce n'est pas une unité énergétique mais une unité photométrique d'éclairement qui est donc fonction d'une courbe de sensibilité spectrale de l'œil. Nous verrons au paragraphe 4.1 qu'il est aussi possible de définir des éclairagements photoniques, fonction du nombre de photons reçus sur une surface par unité de temps.

La quantité d'éclairement reçue par un récepteur pendant un certain temps s'évalue en $\text{J}\cdot\text{m}^{-2}$; c'est la valeur intégrée du produit de l'éclairement énergétique par sa durée. En énergétique le wattheure (Wh) est également utilisé comme unité à la place du J : une mesure faite en Wh doit être multipliée par 3 600 pour donner des joules.

2. LES RAYONNEMENTS SOLAIRES

2.1. Le rayonnement solaire extraterrestre

2.1.1. Caractérisation énergétique

L'éclairement énergétique fourni par le Soleil est caractérisé par la constante solaire I_0 qui est l'éclairement énergétique d'une surface perpendiculaire à la direction du Soleil, qui serait placée hors de l'atmosphère à l'équinoxe. Les valeurs proposées dans la bibliographie varient entre 1 350 et 1 400 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$, et les mesures récentes par satellite convergent vers 1 368 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$; compte tenu des variations de l'activité solaire la gamme de variation de cette "constante" reste cependant de quelques $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$.

Comme l'éclairement fourni par une source ponctuelle varie comme le carré de la distance au récepteur, les petites différences dans la distance Terre-Soleil, de 0,983 au solstice d'hiver à 1,017 au solstice d'été, se traduisent par des variations annuelles de $\pm 3,4\%$ de l'éclairement énergétique extraterrestre.

A l'aide des lois astronomiques déjà présentées et de la connaissance de l'éclairement énergétique extraterrestre il est possible de calculer la quantité d'éclairement reçue par des surfaces diversement orientées. En effet, l'éclairement fourni par le rayonnement solaire extraterrestre sur un plan incliné selon un angle i et d'azimut A_p (par rapport à la direction du Soleil), se calcule à l'aide de la formule :

$$I_0 (\sin i \cos B \cos A_p + \cos i \sin B)$$

où B est la hauteur du Soleil (cf. 1.2). Pour un plan horizontal ($i = 0$) l'éclairement énergétique est $I_0 \sin B$. La figure 2.3 donne les variations annuelles de la quantité d'éclairement extraterrestre reçue par jour sur une surface horizontale, pour différentes latitudes ; une formule approchée, donnant R_{so} en $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{jour}^{-1}$, est (Durand, 1974) :

$$R_{so} = C [\sin D \sin La \arccos (-\text{tg } D / \text{tg } La) + \sqrt{((\cos La)^2 - (\sin D)^2)}] / \pi$$

avec $C = 118,368 (1 + 0,033 \cos (2 \pi (NJ - 4) / 366))$

où : D est la déclinaison du Soleil (formule approchée cf. 1.4) ;
 La , la latitude du lieu ;
 NJ , le numéro du jour de l'année.

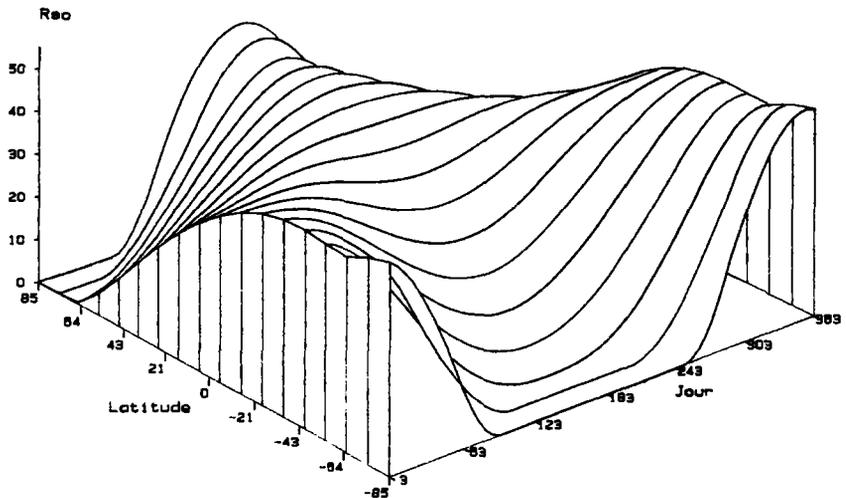


Figure 2.3. Variation annuelle des quantités d'éclairement extraterrestre R_{50} (en $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{jour}^{-1}$) reçues par jour sur un plan horizontal pour différentes latitudes.

2.1.2. Caractérisation spectrale

La formule de Wien donne la longueur d'onde maximale L_{max} (en nm) d'émission d'un corps noir à la température T (en kelvin, K) :

$$L_{\text{max}} T \cong 2,900 \cdot 10^6$$

Comme la température de couleur du Soleil est voisine de 6 000 K, l'éclairement monochromatique fourni par le Soleil passe donc par un maximum pour les longueurs d'onde voisines de 500 nm.

La formule de Plank, valable aussi pour des émissions assimilables à celles de corps noirs, donne la variation de l'éclairement énergétique monochromatique fourni par le Soleil, compte tenu aussi de sa seule température ; il en résulte que :

- 9 % de l'éclairement solaire extraterrestre a une longueur d'onde inférieure à 400 nm (ultraviolet) et 1 % est inférieure à 290 nm,
- 41 % est compris entre 400 et 700 nm (c'est-à-dire dans la gamme utile à la photosynthèse, voir 4.1),
- 50 % est supérieur à 700 nm (proche et moyen infrarouge), avec 1 % supérieur à 4 000 nm.

2.2. Les rayonnements solaires reçus au sol

La traversée de l'atmosphère modifie la composition spectrale du rayonnement solaire extraterrestre par des phénomènes d'absorption et de diffusion. Ces phénomènes sont proportionnels à la masse d'air traversée ; en négligeant les effets de la courbure de la terre et de la réfraction (sensibles seulement pour les faibles hauteurs de Soleil), cette masse d'air (en valeur relative par rapport à la masse d'air unité à la

verticale d'un point au niveau de la mer) est $P/(1\ 000 \sin B)$ où P est la pression atmosphérique en millibars et B la hauteur du Soleil au-dessus de l'horizon.

2.2.1. Le rayonnement solaire direct R_b

Une première modification du rayonnement solaire est due à l'**absorption sélective** par les composés gazeux et par la vapeur d'eau de l'atmosphère (figure 2.4) ; à noter particulièrement les absorptions par :

- la vapeur d'eau à 1 100, 1 400, 1 600, et 1 900 nm ; c'est quantitativement l'absorption la plus importante, aussi l'épaisseur d'eau condensable de l'atmosphère (pouvant atteindre quelques cm) est-elle un paramètre atmosphérique important,
- l'ozone qui absorbe fortement les radiations solaires inférieures à 300 nm et assure ainsi une protection contre les rayonnements ultraviolets nocifs pour les êtres vivants,
- le gaz carbonique à 2 750 et 4 250 nm,
- l'oxygène à 690 et 760 nm.

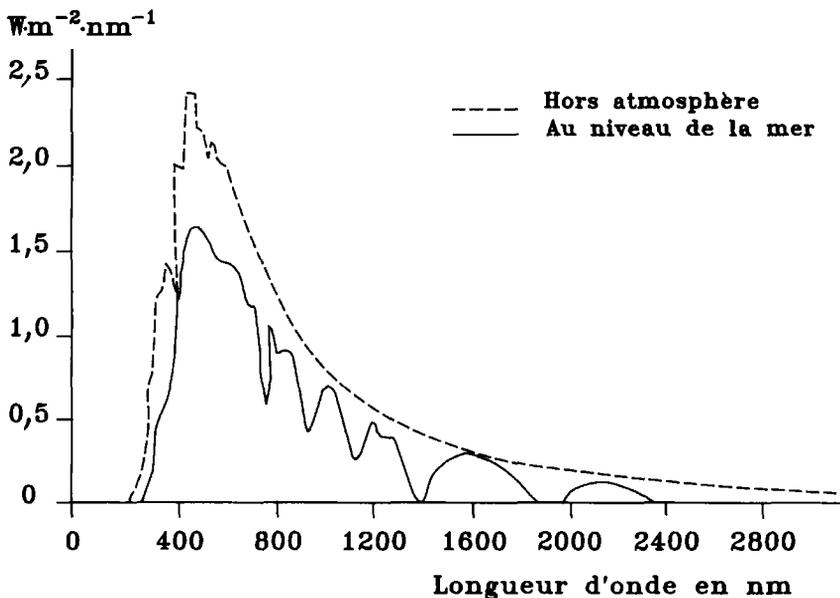


Figure 2.4. Distribution de l'éclairement énergétique monochromatique du rayonnement solaire direct à l'extérieur de l'atmosphère et au niveau de la mer.

La **diffusion atmosphérique**, qui est due à l'interaction des photons avec les molécules des constituants de l'atmosphère et avec les aérosols en suspension dans l'air, modifie également la composition spectrale du rayonnement solaire. Les molécules gazeuses qui ont des dimensions très inférieures aux longueurs d'onde des rayonnements solaires agissent par la diffusion de Rayleigh : cette diffusion est inversement proportionnelle à la puissance quatrième de la longueur d'onde ; ce sont donc surtout les courtes longueurs d'onde qui sont les plus diffusées (c'est pour cela que le Soleil paraît rouge à son coucher car les courtes longueurs d'onde sont très atténuées). Au contraire, pour des aérosols et de fines gouttelettes d'eau qui ont un diamètre supérieur de plusieurs ordres aux longueurs d'onde, la diffusion (dite diffusion neutre de Mie) va porter sur l'ensemble du spectre solaire.

Selon la taille des aérosols, la diffusion va donc être plus ou moins importante et plus ou moins fonction de la longueur d'onde des rayonnements solaires. Pour ca-

racteriser le trouble atmosphérique, différents coefficients ont été établis : les plus utilisés sont le facteur de trouble de Linke et le coefficient de trouble d'Angström.

2.2.2. Le rayonnement diffus du ciel et des nuages R_d

Le rayonnement solaire direct diffusé par les molécules gazeuses, les aérosols, et les gouttelettes d'eau contribue à créer un rayonnement diffus qui va provenir de l'ensemble de la voûte du ciel. Lorsque le ciel est clair, c'est la diffusion de Rayleigh qui prédomine et ce sont donc surtout les courtes longueurs d'onde qui sont diffusées : cela explique la couleur bleue du ciel. Lorsque le ciel est couvert on tend vers une diffusion neutre et la composition spectrale du rayonnement diffus est proche de celle du rayonnement solaire direct.

Le calcul du rayonnement diffus incident sur une surface nécessite de connaître la répartition des luminances selon les différentes zones de la voûte du ciel. Pour cela des lois empiriques de répartition de la luminance du ciel (R_a) ont été établies pour des ciels couverts :

$$R_a = R_d / \pi \quad (\text{« ciel de Walsh », nommé } \textit{Uniform Overcast Sky}, \text{ UOC})$$

$$R_a = (1 + 2 \sin l) (3 R_d / 7 \pi) \quad \text{où } l \text{ est la hauteur de la zone de ciel (« ciel de Moon et Spencer », nommé } \textit{Standard Overcast Sky}, \text{ SOC)}$$

Les lois de répartition des luminances utilisables dans le cas de ciels clairs sont beaucoup plus complexes car elles font intervenir, en plus de la hauteur de la zone de ciel, la distance angulaire au Soleil.

Pour connaître la contribution de l'ensemble de la voûte du ciel au rayonnement incident sur un plan horizontal il est nécessaire de faire une intégration de ces lois :

$$R_d = 2 \pi \int (R_a \sin l \cos l) dl$$

2.2.3. Le rayonnement global R_g

L'ensemble du rayonnement solaire direct R_b et du rayonnement diffus du ciel et des nuages R_d , reçu sur un plan horizontal, constitue le rayonnement solaire global R_g . La mesure de l'éclairement énergétique dû à ce rayonnement global s'effectue classiquement en climatologie à l'aide d'un **pyranomètre** ; le même pyranomètre équipé d'une bande pare-soleil permet la mesure du seul rayonnement diffus (par différence entre R_g et R_d on peut calculer le rayonnement solaire direct reçu sur un plan horizontal).

Sur l'ensemble de la surface de la Terre (figure 2.5), la moyenne journalière du rayonnement solaire extraterrestre (calculée sur l'année) est de 11 mégajoules·m⁻² ; sur cette quantité :

- 0,9 MJ·m⁻² est diffusée par les molécules et les aérosols vers l'espace,
- 0,7 est absorbé par les composants gazeux de l'atmosphère,
- 2,9 est diffusé par les nuages vers l'espace,
- 1,2 est absorbé par les nuages,
- 5,3 constitue le rayonnement solaire global qui est composé de $R_b = 3,3$ et $R_d = 2,0$.

Lorsque le rayonnement solaire global n'est pas disponible en un lieu, il est possible de l'estimer à partir de la durée d'insolation, mesurée par un héliographe. De

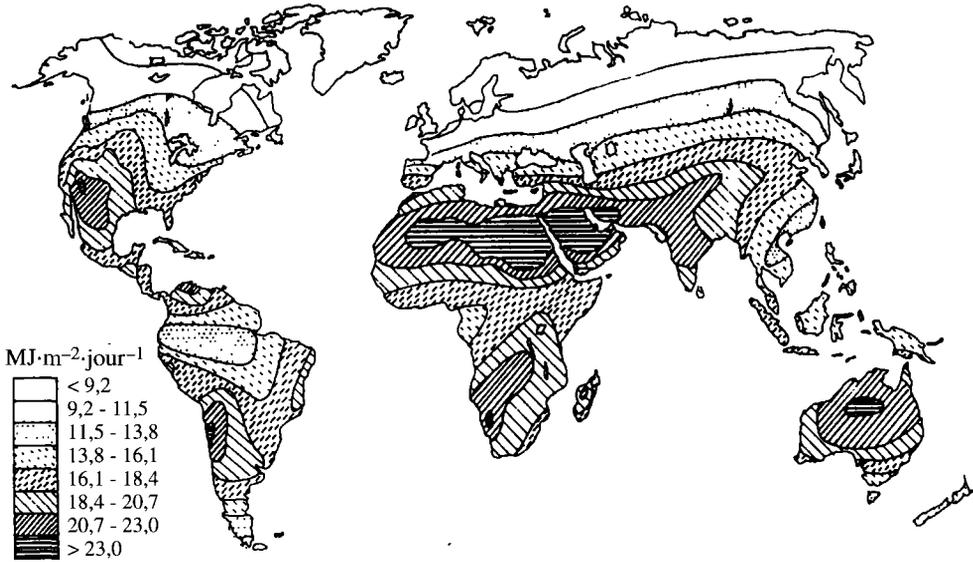


Figure 2.5. Moyenne annuelle des rayonnements solaires journaliers reçus à la surface de la Terre.

Source : Jones H G. (1992), *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, Cambridge University Press, p 27.

très nombreuses relations ont été établies suite aux travaux de Angström (1924) ; par exemple Durand (1974) propose pour des latitudes moyennes :

$$\frac{R_s}{R_{so}} = 0,24 + 0,45 \left(\frac{s}{so} \right)$$

avec R_s : rayonnement solaire global journalier,

R_{so} : rayonnement solaire global extraterrestre sur un plan horizontal (calculé, cf. 2.1.1.),

s : heures d'insolation mesurées par un héliographe,

so : durée du jour en heures (calculée en 1.3 et figure 2.2).

Le rayonnement solaire diffus journalier peut aussi être estimé à partir de formules du type :

$$\frac{R_d}{R_s} = a - b \left(\frac{R_s}{R_{so}} \right)$$

par exemple, Varlet-Grancher (1975) propose des coefficients a et b voisins de 1 lorsque $R_d / R_s < 0,75$.

La variation journalière des rayonnements solaires diffus et global peut être simulée selon Perrin de Brichambaut (1976) par des lois du type :

$$R_d = K (\sin B)^{0,4}$$

$$R_s = K' (\sin B)^{1,22}$$

où B est la hauteur angulaire du Soleil au-dessus de l'horizon (et K et K' des constantes).

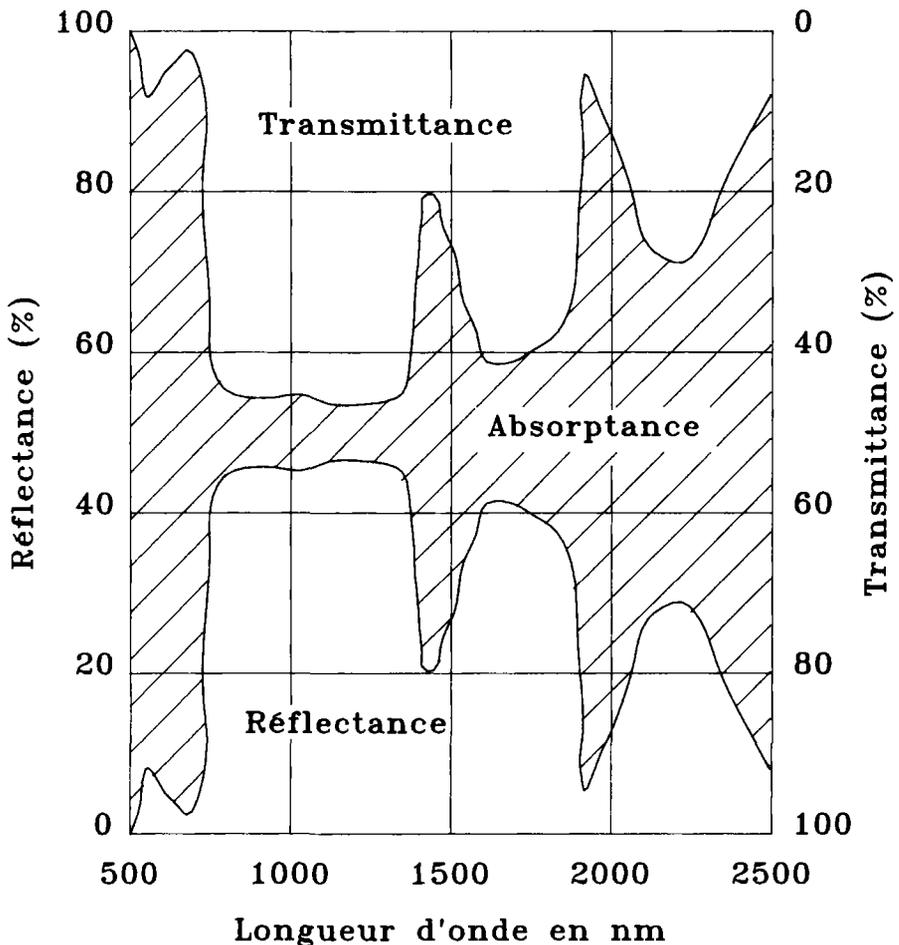
3. PÉNÉTRATION DES RAYONNEMENTS SOLAIRES DANS UN COUVERT VÉGÉTAL

3.1. Modifications qualitatives des rayonnements

Les modifications de composition spectrale des rayonnements solaires dans les couverts végétaux vont dépendre des propriétés optiques des obstacles rencontrés : essentiellement les feuilles et le sol.

3.1.1. Propriétés optiques des feuilles

La figure 2.6 représente, par exemple, les spectres de réflectance et de transmittance de feuilles. Il apparaît une très forte absorption dans le domaine du visible, elle est due à l'ensemble des pigments foliaires, les plus importants étant les chlorophylles a et b qui ont deux bandes d'absorption dans le bleu (450 nm) et le rouge (650 nm) : la couleur verte des feuilles provient de la moindre absorption (et donc aux plus fortes réflexion et transmission dans cette bande spectrale). Les propriétés optiques des autres pigments (carotènes, xanthophylles,...) sont mises en évidence seulement lorsque les teneurs en chlorophylle des feuilles diminuent après un stress ou lors de la sénescence des feuilles (colorations automnales du feuillage).



Dans le très proche infrarouge (700-1 300 nm) les pigments foliaires et la cellulose n'absorbent pratiquement pas, aussi les feuilles sont-elles très transparentes (absorption de l'ordre de 10 %). Plus loin dans le spectre infrarouge apparaissent des bandes larges d'absorption de l'eau.

3.1.2. Propriétés optiques du sol

La réflectance du sol croît régulièrement du visible à l'infrarouge moyen puis apparaissent là aussi les bandes d'absorption de l'eau (figure 2.7). La teneur en eau du sol affecte sa réflectance : un sol humide a un albédo (énergie solaire réfléchi / énergie solaire globale incidente) plus faible qu'un sol sec. La figure 2.7 montre aussi que le rapport des réflectances (visible) / (moyen infrarouge) va décroître très rapidement lorsque l'on passe d'un sol nu à un sol couvert de végétation : c'est le principe des différents "indices de végétation" utilisés en télédétection pour évaluer l'importance de la couverture du sol.

Compte tenu des propriétés optiques très différentes des feuilles et du sol dans les bandes spectrales (visible) et (infrarouge), les compositions spectrales des rayonnements dans la végétation vont être très variables entre ces deux domaines. Par exemple, les rayonnements dans une zone à l'ombre dans la culture, qui ont donc subi une interception par au moins une feuille, seront très appauvris dans la gamme visible et relativement enrichis dans l'infrarouge : nous verrons par la suite que ce type de modification peut avoir une grande importance photomorphogénétique.

Réflectance spectrale

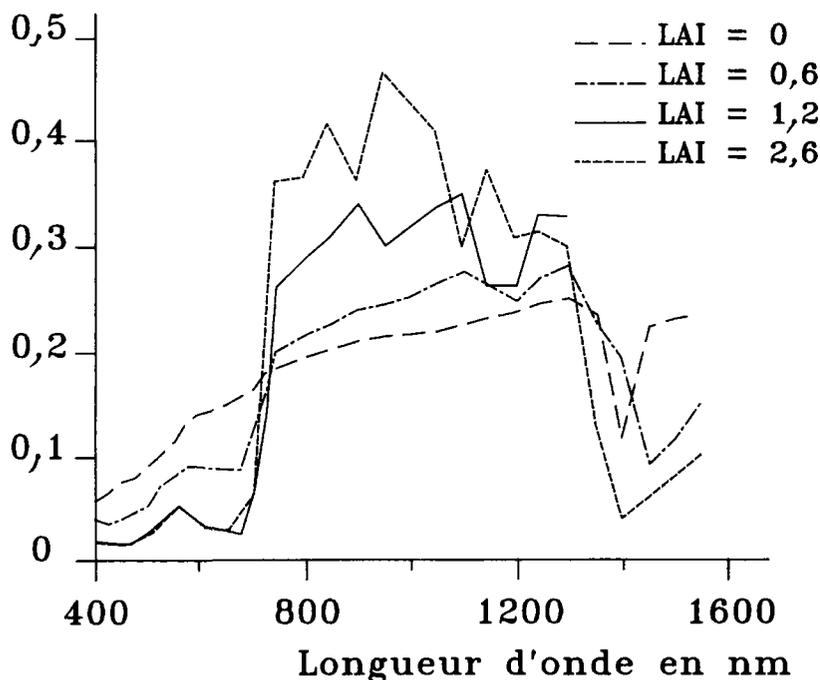


Figure 2.7. Spectre de réflectance d'un sol nu (LAI = 0) et d'un couvert de maïs d'indice foliaire (LAI) croissant. La hauteur du Soleil est d'environ 50° et le rapport R_d/R_s d'environ 0,3.

Source : d'après Varlet-Grancher C. (1974), "Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de maïs. V. Quantité et qualité de la lumière réfléchi", *Ann. agron.*, 25 (6) 797-810.

3.2. Modifications quantitatives des rayonnements

Les transferts radiatifs des rayonnements solaires dans un couvert végétal vont dépendre de facteurs déjà étudiés (caractéristiques des rayonnements incidents, propriétés optiques des feuilles et du sol,...) mais surtout de la quantité et de la disposition des éléments du couvert végétal dans l'espace ; en effet ce sont ces éléments qui provoquent l'interception des rayonnements et donc leur atténuation et leur modification de composition spectrale.

Pour des couverts homogènes sur le plan horizontal, il est possible de caractériser leur quantité de feuillage par la variable **indice foliaire** (souvent noté LAI, *Leaf Area Index*) qui est la surface de feuilles (une seule face) contenue dans un cylindre vertical dont la section est l'unité de surface ; ce paramètre s'exprime, par exemple, en m² de feuilles par m² de sol et est donc sans dimension. L'indice foliaire d'une culture varie selon les types de culture et aussi au cours de leur développement ; il est souvent maximal près de la floraison et peut alors atteindre des valeurs importantes (4 à 8).

Une autre caractéristique qui va influencer l'interception des rayonnements est l'inclinaison et l'azimut des feuilles. On suppose souvent que l'azimut du feuillage est aléatoire et qu'il est donc possible de caractériser la disposition spatiale des feuilles par leur inclinaison ; à côté d'une description simple par une valeur moyenne d'**inclinaison des feuilles** (i), il est possible d'utiliser des distributions de fréquence d'inclinaison : couverts planophiles (feuilles plutôt horizontales), érectophiles (feuilles dressées), sphériques (distribution d'inclinaison des feuilles analogue à celle des surfaces d'une sphère), etc.

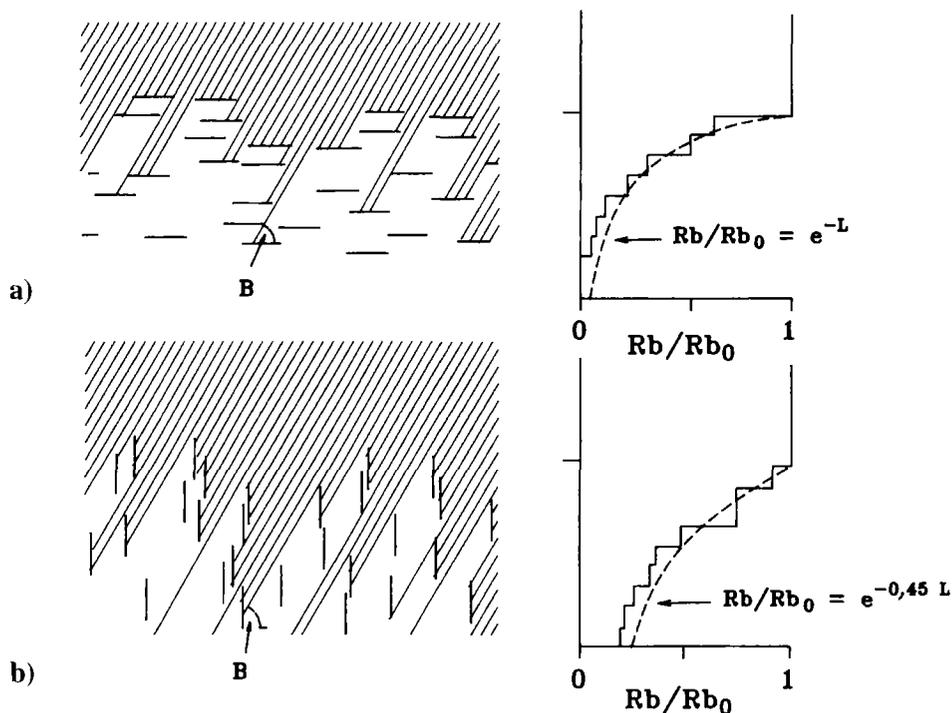


Figure 2.8. Pénétration du rayonnement solaire direct (Soleil à la hauteur B de 66° au-dessus de l'horizon) dans un couvert végétal homogène composé : a) de feuilles horizontales ($i = 0$), b) de feuilles verticales.

Source d'après Jones H G (1992), *op. cit.*, p. 34

Imaginons un couvert végétal très simple constitué d'un ensemble de feuilles horizontales ($i = 0$), réparties de façon homogène sur un plan horizontal (figure 2.8 a). Dans une couche mince, d'épaisseur dL d'indice foliaire, l'interception du rayonnement solaire direct R_b va être $R_b dL$; si les feuilles sont opaques ce rayonnement va donc subir une variation de $-R_b dL$. Si l'on intègre sur l'ensemble du couvert végétal d'indice foliaire total L , on en déduit facilement que l'éclairement solaire direct R_b à un niveau L est :

$$R_b = R_{b_0} e^{-L}$$

où R_{b_0} est le rayonnement solaire direct au-dessus de la culture ; c'est une loi analogue à une loi de Beer (avec un coefficient d'extinction de 1 et un "trajet optique" de L). A noter que R/R_{b_0} est la fraction de surface de sol ensoleillée sous une végétation d'indice foliaire L , et que donc

$$1 - \frac{R_b}{R_{b_0}} = 1 - e^{-L}$$

est l'indice foliaire ensoleillé pour l'ensemble de la culture (il tend vers 1 pour les forts indices foliaires).

Une démarche analogue dans le cas de feuilles non horizontales amène aussi à une loi de Beer mais avec un **coefficient d'extinction** (k) égal à la projection relative des ombres des feuilles sur un plan horizontal :

$$R_b = R_{b_0} e^{-kL}$$

Dans le cas de feuilles verticales (figure 2.8 b), on démontre facilement que le rapport entre surface de l'ombre projetée (par le Soleil de hauteur B) et surface réelle de la feuille est $\cos B / \sin B$ ($k = 0,45$ si $B = 66^\circ$). Ce coefficient d'extinction varie donc avec la hauteur du Soleil : il est inférieur à 1 lorsque le Soleil est élevé (et l'on a plus de rayonnement transmis au sol sous la culture), et peut devenir supérieur à 1 pour des hauteurs de Soleil inférieures à 45° . A noter que l'indice foliaire ensoleillé de l'ensemble de la culture est :

$$\frac{1 - e^{-kL}}{k}$$

qui tend vers un maximum de $1/k$ lorsque l'indice foliaire augmente. Pour des plantes à feuilles verticales (et pour des hauteurs de Soleil fortes), l'indice foliaire ensoleillé d'une culture est donc plus élevé que dans le cas de feuilles horizontales ; les feuilles verticales vont donc recevoir des éclaircissements moyens plus faibles, ce qui a une grande importance pour la photosynthèse de l'ensemble de la culture.

Pour des couverts végétaux réels, la modélisation des échanges radiatifs est beaucoup plus complexe que dans les exemples pédagogiques envisagés ci-dessus :

- à la pénétration du rayonnement solaire direct vient se superposer celle du rayonnement solaire diffus, arrivant de tous les points de la voûte du ciel ; compte tenu du caractère non directionnel de cette composante, sa pénétration dans le couvert végétal est généralement très forte ;

- les feuilles ne sont pas des organes opaques, et à chaque interception du rayonnement solaire direct ou diffus se produit une rediffusion non directionnelle qui peut avoir une distribution angulaire complexe (réflexion spéculaire + réflexion diffuse + transmission diffuse) ;

– les lois d'atténuation et de rediffusion des rayonnements solaires ne sont valables que de façon monochromatique, et l'importance des différences composantes va donc dépendre des propriétés optiques des feuilles et du sol. En particulier, dans une culture, les rayonnements visibles vont être très fortement absorbés comparativement à ceux de la bande infrarouge ; les rayonnements rediffusés vont eux aussi être relativement enrichis en infrarouge. En descendant dans le couvert végétal le rapport (visible)/(infrarouge) et donc (visible)/(rayonnement global) va donc décroître très rapidement (figure 2.9) ;

– les couverts végétaux ne sont que très rarement homogènes sur le plan horizontal ce qui impose de décrire les échanges radiatifs dans des structures bi- ou tri-dimensionnelles (cultures en rangs ou arbres isolés par exemple).

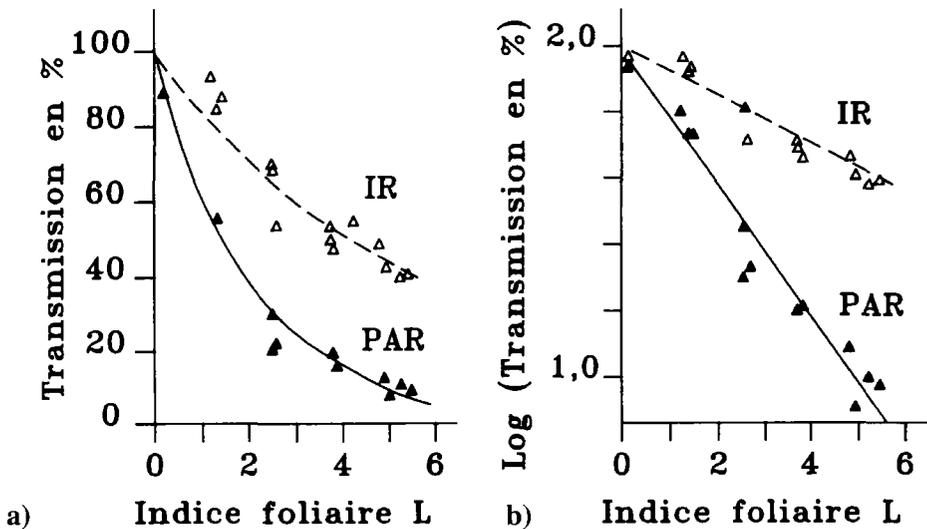


Figure 2.9. Moyennes journalières de transmission des rayonnements visible (PAR) et infrarouge (IR) dans une culture de blé début juin . a) en valeur relative, pour chaque domaine spectral, par rapport aux rayonnements incidents au sommet de la culture ; b) avec une transformation logarithmique.

Source : d'après Jones H.G. (1992), *op. cit.*, p. 39.

En fonction des hypothèses simplificatrices choisies, la modélisation des échanges radiatifs peut être plus ou moins complexe ; les méthodes de résolution des transferts radiatifs vont donc aller de solutions analytiques assez simples (type Bonhomme et Varlet-Grancher, 1977 : la culture est supposée être un milieu diffusant homogène) à des modèles numériques généralisables à des couverts hétérogènes mono- ou plurispécifiques (par exemple Sinoquet, 1989 ; Sinoquet et Bonhomme, 1991).

A noter que la part d'énergie solaire captée par un couvert végétal à l'échelle de la journée (E_c) peut être assez facilement estimée à partir de son indice foliaire L par une loi simple du type (Varlet-Grancher et al., 1989) :

$$E_c = E_{c_{\max}} (1 - e^{-KL})$$

La figure 2.10 montre l'allure des mesures effectuées, dans la gamme des rayonnements visibles, sur des couverts végétaux très différents ; le coefficient K va être plus faible pour des ports foliaires dressés (qui vont atteindre la captation maximale, voisine de 0,95, pour des indices foliaires plus élevés).

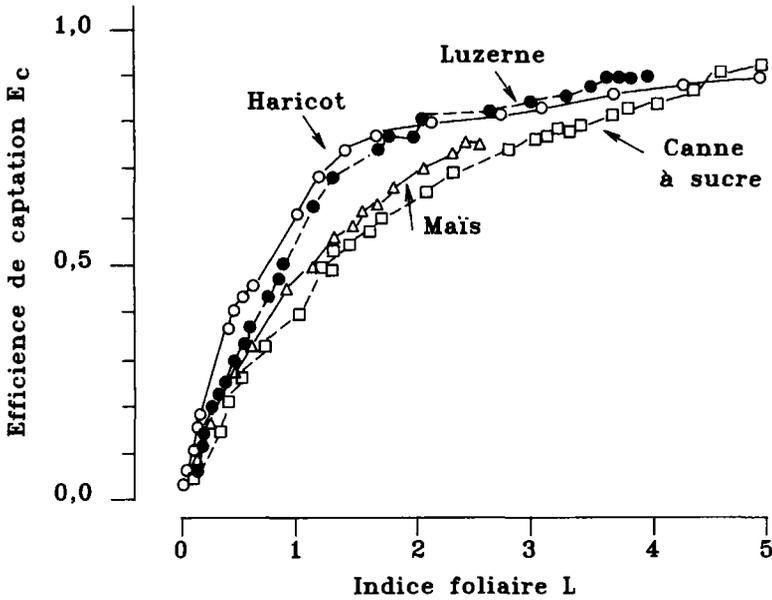


Figure 2.10. Variations de l'efficacité de captation du PAR en fonction de l'indice foliaire pour différentes cultures.

Source : d'après Varlet-Grancher C. (1982), *Analyse du rendement de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal*, thèse doct. sc nat, Paris-Sud-Orsay, 144 p

4. LES RAYONNEMENTS SOLAIRES ET LE FONCTIONNEMENT DU COUVERT VÉGÉTAL

4.1. Les rayonnements utiles à la photosynthèse (PAR)

Seule une partie des rayonnements solaires peut être absorbée par les feuilles et, de plus, la photosynthèse (réactions photochimiques) est mieux corrélée au nombre de photons qu'à l'énergie contenue dans un rayonnement. McCree (1972) a démontré que la meilleure unité pour caractériser le rayonnement pour des études de photosynthèse est donc la densité de flux de photons dans la bande spectrale 400-700 nm (les rayonnements contenus dans cette bande spectrale sont appelés "Photosynthetically Active Radiation", PAR). Cette densité de flux de photons ("Photosynthetic Photon Flux Density", PPF) est le nombre de photons incidents par unité de surface durant 1 s ; elle est exprimée en $\text{mole} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (1 mole est $6,023 \cdot 10^{23}$, nombre d'Avogadro). L'énergie d'un photon, E , varie avec sa longueur d'onde L :

$$E = \frac{hc}{L}$$

avec : $h = 6,63 \cdot 10^{-34} \text{ J} \cdot \text{s}$ (constante de Plank),
 $c = 3 \cdot 10^8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (vitesse de la lumière).

aussi une radiation de 1 J transporte-t-elle $(8,36L)$ moles de photons, nombre qui croît donc avec sa longueur d'onde L (en m).

Bien que le rayonnement diffus d'un ciel clair soit plus riche en PAR que le rayonnement solaire direct, sa contribution au rayonnement global est faible ; aussi dans

le rayonnement solaire global, le rapport entre l'éclairement quantique utile à la photosynthèse et l'éclairement énergétique varie-t-il peu (Varlet-Grancher et al., 1981), et l'on a à peu près la correspondance :

$$1 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2} \text{ de rayonnement solaire global} \cong 2 \text{ micromole}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} \text{ de PAR}$$

En énergie, l'éclairement énergétique utile à la photosynthèse (rayonnements compris entre 400 et 700 nm) représente environ 48 % de l'éclairement énergétique fourni par le rayonnement solaire global (Varlet-Grancher et al., 1982).

4.2. Les rayonnements solaires et la photosynthèse de la culture

4.2.1. La photosynthèse de la culture comme sommation des photosynthèses foliaires

Nous avons vu (dans le paragraphe 3) comment les rayonnements solaires pénètrent dans un couvert végétal et les modifications qu'ils subissent en quantité et en qualité. Une feuille soumise à un éclairement donné (éclairement quantique utile à la photosynthèse), va assimiler une certaine quantité de gaz carbonique de l'air (CO_2) et, suite à divers processus photochimiques et réactions obscures, produire des glucides, composés de base de la croissance de la plante. L'ensemble des feuilles d'une culture (ainsi qu'éventuellement les autres organes photosynthétiques : gaines, tiges, gousses,...) va donc contribuer à la photosynthèse totale de la culture en fonction de l'éclairement reçu (rôle de la disposition spatiale dans le couvert) et de la réponse photosynthétique à la lumière (photosynthèse de type C_3 ou C_4 , influence de la conductance stomatique, de la température, de l'âge de l'organe, etc.).

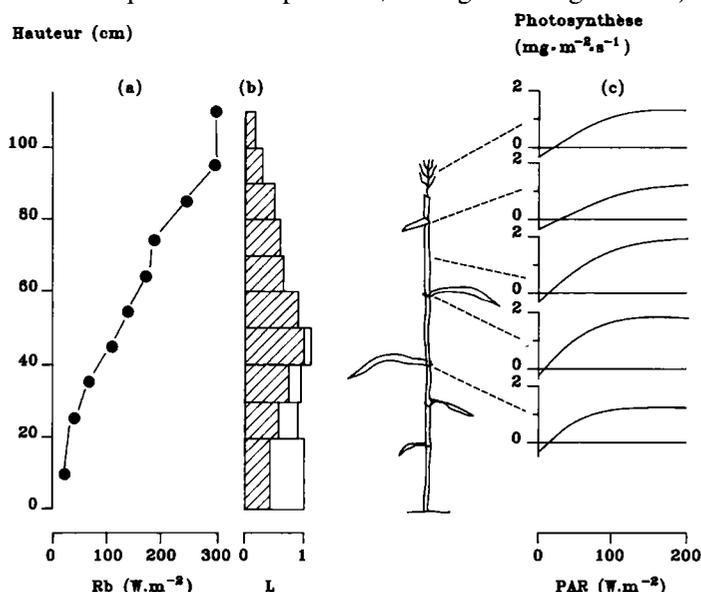


Figure 2.11. Schématisation du calcul de la photosynthèse instantanée d'une culture à partir . a) des rayonnements aux différents niveaux , b) de l'indice foliaire correspondant L , les feuilles vertes sont hachurées , c) des courbes de réponse photosynthétique des feuilles à l'éclairement utile à la photosynthèse.

Source : d'après Jones H.G. (1992), *op cit.*, p 39

Pour obtenir la photosynthèse diurne de la culture il faut prendre en compte les évolutions journalières des éclairements des différentes feuilles et les variations des réponses photosynthétiques à l'éclairement (figure 2.11). Le passage de la photo-

synthèse diurne au bilan journalier de CO₂ nécessite des hypothèses supplémentaires sur les pertes respiratoires. Le schéma le plus classique est celui de McCree (1972) qui sépare une respiration de croissance (proportionnelle à la photosynthèse antérieure) et une respiration d'entretien qui croît avec la biomasse accumulée au cours de la croissance (ce dernier terme est très sensible à la température). Enfin le passage des bilans de gaz carbonique à la production de biomasse est fonction de la nature des produits élaborés (Penning de Vries et al., 1974).

Cette approche analytique de la photosynthèse de la culture, suite en particulier aux travaux de de Wit (1965), nécessite un très grand nombre d'hypothèses et met en jeu de très nombreux paramètres (voir chapitres 6, 7 et 8 de cet ouvrage). La prise en compte des variations diurnes, puis sur des pas de temps plus longs, de l'ensemble de ces paramètres est difficile. Aussi, depuis Monteith (1972), s'est développée une approche plus empirique de la productivité d'une culture, considérée comme capteur et transformateur d'énergie solaire.

4.2.2. La production de biomasse de la culture fonction de l'énergie solaire captée

La production de biomasse par une culture peut être caractérisée par un rendement énergétique E : si R_s est le rayonnement global incident durant une période dt , et si dMS est l'accroissement de biomasse produite durant cette période, on a :

$$E = \frac{C \cdot dMS}{R_s}$$

où C est l'énergie calorifique de la biomasse (sa valeur est généralement peu variable pour l'ensemble d'une plante et égale à 17 MJ·kg⁻¹). Il est possible de décomposer cet équivalent calorifique de la production de biomasse en :

$$\begin{aligned} C \cdot dMS &= \left(\frac{C \cdot dMS}{PAR_c} \right) \left(\frac{PAR_c}{PAR} \right) \left(\frac{PAR}{R_s} \right) R_s \\ &= E_b \times E_c \times E_r \times R_s \end{aligned}$$

avec E_r : part du rayonnement solaire global utile à la photosynthèse (peu variable et voisin de 0,48, voir 4.1)

E_c : **efficacité de la captation** de PAR par la culture (PAR : PAR incident ; PAR_c : PAR capté) ; elle va varier fortement avec l'indice foliaire et un peu avec la géométrie de la culture (voir 3.2 et figure 2.10)

E_b : **efficacité (biologique) de la transformation** en biomasse du PAR capté par la culture ; elle dépend de la photosynthèse et de la respiration de la culture.

L'originalité de l'approche de Monteith, développée en France en particulier par Varlet-Grancher (1982), est de considérer que, sur des intervalles de temps assez longs, E_b reste stable, et que donc la production de biomasse d'une culture est une fonction linéaire du PAR capté :

$$\begin{aligned} MS &= (1/C) E_b \int (E_c E_r R_s) dt \\ MS &= K \int (PAR_c) dt \end{aligned}$$

Cette hypothèse est assez bien vérifiée par des résultats expérimentaux, obtenus en conditions optimales d'alimentations hydrique et minérale. Le coefficient K est sans dimension, il représente l'efficacité de transformation du PAR capté en éner-

gie contenue dans la biomasse ; pour une culture de maïs en pleine croissance cette efficacité peut dépasser 5 % (tableau 2.2 : résultats d'efficacité). Plus couramment l'équivalent calorifique de la biomasse (qui varie assez peu) est omis dans l'équation et la pente de la relation entre MS et le PAR_c cumulé est alors directement E_b (souvent improprement nommée "Radiation Use Efficiency" alors qu'elle est exprimée en g·MJ⁻¹). La figure 2.12 montre qu'une des causes importantes de variation de E_b est le type métabolique de la plante : les plantes en C₄ ont des valeurs de E_b supérieures à celles en C₃. Une discussion plus complète des causes de variations de E_b et de son intérêt pour l'analyse de croissance peut être trouvée dans Russell (1993), et dans le chapitre 6 de cet ouvrage.

Tableau 2.2. Efficacités E_r (PAR/R_s), E_c (captation), E_b (transformation), et totale E (énergie dans la biomasse / énergie solaire incidente) de différentes cultures.

Espèce	Efficacités partielles			Efficacité totale E
	E _r	E _c	E _b	
Canne à sucre	0,48	0,70	0,057	0,019
Maïs	0,48	0,41	0,057	0,011
<i>Vigna sinensis</i>	0,48	0,63	0,032	0,010
Luzerne	0,48	0,59	0,033	0,009

Source : Varlet-Grancher C (1982), *op. cit.*

MS_a (g·m⁻²)

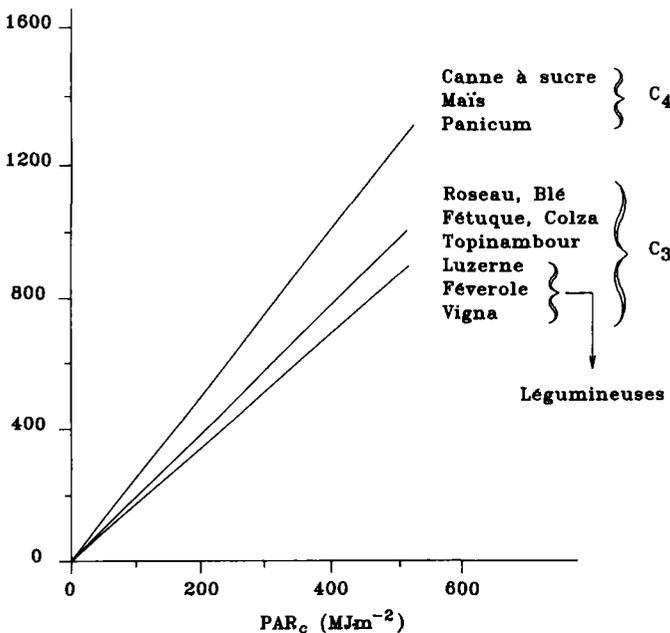


Figure 2.12. Production de matière sèche aérienne MS_a de différentes cultures en fonction du cumul du rayonnement utile à la photosynthèse capté (PAR_c) : la pente est E_b/C

Source : Gosse et al , (1986), "Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal", *Agronomie*, 6 47-56.

4.3. Les rayonnements solaires et la morphogénèse des plantes

Si les rayonnements solaires fournissent, par la photosynthèse, la biomasse nécessaire pour la croissance, ils interviennent également sur d'autres phénomènes de régulation du développement de la plante dont les plus importants sont :

- le photopériodisme, qui peut provoquer un passage à l'état reproducteur en fonction du rythme diurne jour/nuit,
- la photomorphogénèse qui est une modification de la structure de la plante en réponse à des stimuli lumineux non directionnels et non périodiques.

La perception des signaux lumineux responsables de ces phénomènes, sensibles à de très faibles niveaux d'éclairement, met en œuvre, au moins, un photorécepteur particulier : le phytochrome.

4.3.1. Le phytochrome et les rayonnements morphogénétiquement actifs

Le phytochrome est une chromoprotéine qui existe dans les végétaux supérieurs sous deux formes photo-réversibles. L'une, Pr, absorbe principalement dans le rouge clair (autour de 660 nm) pour se transformer (photoconversion) en une forme Pfr (forme active) qui absorbe surtout dans le rouge sombre (autour de 730 nm). Lorsqu'une plante est éclairée, le phytochrome tend vers un photo-équilibre entre ces deux formes. A noter que ces longueurs d'onde correspondent à des zones du spectre pour lesquelles les éclairagements varient beaucoup, en particulier en cas d'interception par une feuille (voir 3.1).

Les réactions des plantes vont donc dépendre de l'équilibre entre les formes Pr et Pfr ; cet équilibre peut être caractérisé de plusieurs façons :

- soit par l'**équilibre phytochromique**, $\Phi = \frac{Pfr}{Pfr + Pr}$, calculé à partir de la composition spectrale des rayonnements incidents et des caractéristiques photochimiques relatives de chacune des photoconversions (Pr \rightarrow Pfr et Pfr \rightarrow Pr) : voir par exemple l'article de Varlet-Grancher et al. (1993),
- soit par le simple rapport des densités de flux de photons dans le rouge (655-665 nm) et l'infrarouge (725-735 nm), nommé **rapport zéta** ; il existe une certaine relation entre zéta et Phi (figure 2.13), établie sur plante étiolée, elle est souvent généralisée.

4.3.3. La photomorphogénèse

Il s'agit des modifications de structure des plantes créées par les variations de composition spectrale, en particulier par le déséquilibre rouge/infrarouge. Le tableau 2.3 donne des indications semi-quantitatives sur les modifications de tailles de différents organes végétaux soumis à un enrichissement en proche infrarouge. Cet enrichissement correspond à une situation de zone ombragée dans une culture : il en résulte globalement un accroissement de l'élongation des feuilles, tiges, pétioles, et une réduction du nombre de talles et de ramifications.

Tableau 2.3. Modifications (positives, négatives ou nulles) de divers organes végétaux créées chez différentes espèces par un enrichissement relatif des rayonnements incidents en proche infrarouge.

	Monocotylédones	Dicotylédones	
		Plantes de soleil	Plantes d'ombre
Croissance foliaire	+++	+++	0
Chlorophylle foliaire	---	---	0-
Croissance tige et pétiole	+++	+++	0-
Ramification / tallage	---	---	?

Source Varlet-Grancher et al (1993), *op. cit.*

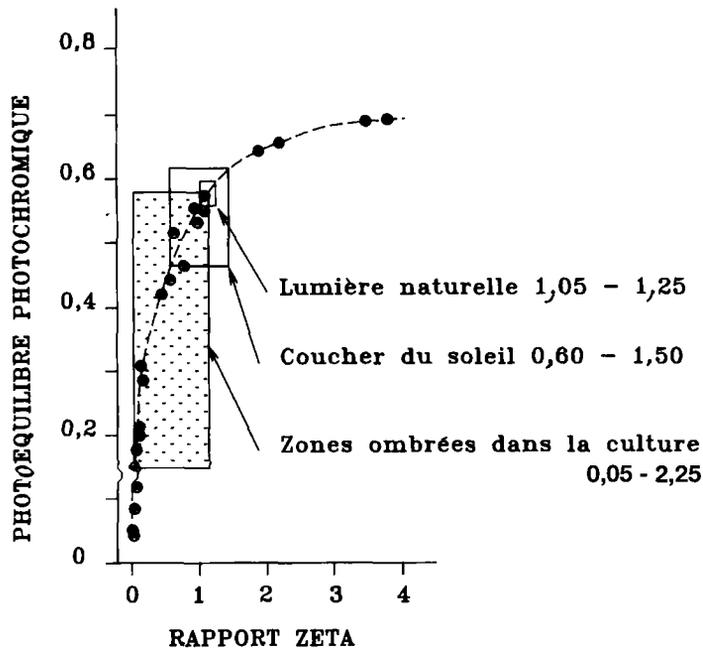


Figure 2.13. Relations entre le photoéquilibre phytochromique Φ_i et le rapport zéta (photons rouges / photons infrarouges) dans différentes conditions d'éclairage naturel ou artificiel. Les rectangles ombrés montrent les gammes de variations de zéta pour différentes conditions.

Source . d'après Varlet-Grancher et al (1993), "Spectral modification of light within plant canopies . how to quantify its effect on the architecture of the plant stand", in *Crop structure and light microclimate ; characterization and applications*, Varlet-Grancher C , Bonhomme R et Sinoquet H (eds), INRA, Paris, 427-451

4.3.3. Le photopériodisme

Le changement saisonnier de durée du jour (voir 1.3) est utilisé par beaucoup de plantes comme un signal pour passer d'un stade végétatif à un stade reproducteur ; les niveaux d'énergie nécessaires sont très faibles, aussi les durées de l'aube et du crépuscule doivent-elles être prises en compte dans la "durée du jour efficace".

Selon les espèces, mais aussi selon les génotypes d'une même espèce, il est possible de classer les plantes en plantes non-photopériodiques ou en plantes différant par leur sensibilité photopériodique :

- plantes de jours courts (dont la vitesse de floraison est ralentie par les jours longs et qui donc fleuriront plus vite en jours courts) : maïs, riz, soja, café, coton, canne à sucre,...
- plantes de jours longs (dont la floraison sera plus rapide en jours longs) : blé, avoine, orge, betterave,...

4.4. Utilisation de sources artificielles de lumière pour la croissance des plantes

Si la composition spectrale des rayonnements solaires est relativement stable, il n'en est pas de même pour les différentes sources de lumière utilisées pour la cul-

ture des plantes en conditions contrôlées (chambres de croissance, phytotrons, serres avec apport lumineux de complément). Ces différences de composition spectrale sont très importantes à prendre en compte pour juger :

- du rendement énergétique d’une source lumineuse (par rapport à la puissance consommée),
- de l’efficacité photosynthétique de l’éclairement émis (PAR/éclairage énergétique),
- des risques de modifications morphogénétiques dues à l’emploi de ces sources par rapport à des comportements en conditions naturelles (rapport zéta).

Le tableau 2.4 (Gaudillère et Chasles, 1986) donne les caractéristiques de quelques types de lampes classiquement utilisées pour la culture des végétaux.

Tableau 2.4. Tableau comparatif des caractéristiques d’émission de différentes lampes utilisées en culture artificielle. Le rendement électrique est le nombre de W de radiations visibles émises avec 100 W d’électricité

Type de lampe	% de photons visibles	Rapport zéta	Rendement électrique
Incandescence	6	0,7	6
Tube fluorescent	90	6,4	18
Fluorescence à décharge	50	3,7	16
Iodure métallique	42	2,0	18
Sodium haute pression	48	6,0	25
Éclairement solaire	48	1,1	

Source Gaudillère J.-P. et Chasles M. (1986), "Critères de choix de lampes pour la culture de plantes en conditions contrôlées", *Cahiers des techniques INRA*, 13 : 27-36

BIBLIOGRAPHIE

- Angström A.K. (1924), "Solar and terrestrial radiation", *Quart. J. Roy. Meteorol. Soc.*, **50** : 121-125.
- Baille A. (1993), "Artificial light sources for crop production", in *Crop Structure and light microclimate ; characterization and applications*, C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme et H. Sinoquet (eds), INRA, Paris, 107-119.
- Bonhomme R. et Varlet-Grancher C. (1977), "Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant. I. Établissement des lois et vérifications expérimentales", *Ann. agron.*, **28** : 567-582.
- Durand R. (1974), "Estimation du rayonnement global à partir de la durée d’insolation", *Ann. agron.*, **25** (6) : 779-795.
- Gaudillère J.-P. et Chasles M. (1986), "Critères de choix de lampes pour la culture de plantes en conditions contrôlées", *Cahiers des techniques INRA*, **13** : 27-36.
- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.-M. et Le-maire G. (1986), "Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal", *Agronomie*, **6** : 47-56.
- Jones H.G. (1992), *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, 2^e édition, Cambridge University Press, Cambridge, RU, 428 p.

- McCree K.J. (1972), "Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data", *Agric. Meteorol.*, **10** : 443-453.
- McCree K.J. (1974), "Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as function of dry weight, photosynthetic rate, and temperature", *Crop Science*, **14** : 509-514.
- Monteith J.L. (1972), "Solar radiation and productivity of tropical ecosystems", *J. appl. Ecol.*, **9** : 747-766.
- Penning de Vries F.W.T., Brunsting A.H.M., Van Laar H.H. (1974), "Products, requirements and efficiency of biosynthesis : a quantitative approach", *J. Theor. Biol.*, **45** : 339-377.
- Perrin de Brichambaut C. (1976), "Météorologie et énergie : l'évaluation du gisement solaire", *La Météorologie*, **5** : 129-158.
- Russell G. (1993), "Absorbed radiation and crop growth", in *Crop Structure and light microclimate ; characterization and applications*, C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme et H. Sinoquet (eds), INRA, Paris, 459-470.
- Sinoquet H. (1989), "Modélisation de l'interception des rayonnements solaires dans une culture en rangs. I. Aspects théoriques", *Agronomie*, **9** (2) : 125-135.
- Sinoquet H. et Bonhomme R. (1991), "A theoretical analysis of radiation interception in a two species plant canopy", *Math. Biosci.*, **105** (1) : 23-45.
- Varlet-Grancher C. (1974), "Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de maïs. V. Quantité et qualité de la lumière réfléchie", *Ann. agron.*, **25** (6) : 797-810.
- Varlet-Grancher C. (1982), *Analyse du rendement de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal*, thèse doct. sci. nat., université Paris-Sud Orsay, 144 p.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M. et Artis P. (1982), "Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal", *Acta œcol. Œcol. Plant.*, **17** (1) : 3-26.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R. et Sinoquet H. (eds) (1993), *Crop structure and light microclimate ; characterization and applications*, INRA, Paris, 518 p.
- Varlet-Grancher C., Chartier M., Gosse G. et Bonhomme R. (1981), "Rayonnement utile pour la photosynthèse des végétaux en conditions naturelles : caractérisation et variations", *Acta œcol. Œcol. Plant.*, **16** (2) : 189-202.
- Varlet-Grancher C., Gosse G., Chartier M., Sinoquet H., Bonhomme R., et Allirand J.-M. (1989), "Mise au point : rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal", *Agronomie*, **9** (5) : 419-439.
- Varlet-Grancher C., Moulia B., Sinoquet H. et Russel G. (1993), "Spectral modification of light within plant canopies : how to quantify its effect on the architecture of the plant stand", in *Crop Structure and light microclimate ; characterization and applications*, C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme et H. Sinoquet (eds), INRA, Paris, 427-451.
- de Wit C.T. (1965), "Photosynthesis of leaf canopies", *Agric. Res. Rept.*, n° 663, Center for Agric. Publ. and Doc., Wageningen, 57 p.

Chapitre 3

ÉCHANGES D'ÉNERGIE, DE CHALEUR ET DE MASSE DANS UN COUVERT VÉGÉTAL

Raymond Bonhomme

Institut national de la recherche agronomique,
Unité de recherches en bioclimatologie, Thiverval-Grignon, France

Sommaire

1. Les échanges radiatifs

- 1.1. Quelques définitions
- 1.2. Les rayonnements de grande longueur d'onde ou "rayonnements thermiques"
- 1.3. Rayonnement net d'une surface
- 1.4. L'effet de serre

2. Les échanges de chaleur par conduction

- 2.1. La diffusion de la chaleur
- 2.2. Exemple de la propagation d'une onde thermique dans un sol

3. Les échanges par convection

- 3.1. Profil de vent au-dessus et dans une culture
- 3.2. Généralités sur les flux convectifs

4. Bilan énergétique d'une surface évaporante

- 4.1. Énergie nécessaire pour l'évaporation de l'eau
- 4.2. Évaporation d'une surface d'eau libre
- 4.3. Transpiration d'une feuille et évapotranspiration d'une culture
- 4.4. Bilan d'énergie et température de la culture

Bibliographie

ÉCHANGES D'ÉNERGIE, DE CHALEUR ET DE MASSE DANS UN COUVERT VÉGÉTAL

La température d'équilibre des différents organes d'une culture résulte des échanges énergétiques entre la végétation et le sol et l'atmosphère qui l'environnent ; cette température a une grande influence sur les mécanismes physiologiques tels que la morphogenèse, la photosynthèse, la respiration, la transpiration, etc. Ces derniers mécanismes impliquent pour leur part des échanges de masse (CO_2 et vapeur d'eau) entre la plante et son milieu.

Ces différents types d'échanges peuvent être classés en trois catégories :

- les **échanges radiatifs** qui ne nécessitent pas de support matériel et peuvent donc s'effectuer dans le vide (entre le Soleil et la Terre par exemple),
- les **échanges par conduction** qui ont lieu au sein d'un milieu sans mouvement de matière,
- les **échanges par convection** qui s'effectuent par un changement de lieu du support ; nous ne considérerons ici que les transferts dans l'air.

Un autre type d'échanges intervient dans le fonctionnement d'une culture : les échanges avec changement de composition chimique du support, dans le cas de la photosynthèse, par exemple.

1. LES ÉCHANGES RADIATIFS

1.1. Quelques définitions

Un corps qui transforme parfaitement l'énergie thermique en énergie rayonnante est appelé **corps noir** ; il va, à l'inverse, convertir en chaleur toute l'énergie rayonnante reçue quelle que soit sa longueur d'onde ; aucun matériau ne correspond complètement à cette définition sur l'ensemble du spectre (la neige par exemple absorbe très peu dans le visible alors qu'elle est un très bon corps noir dans l'infrarouge lointain).

L'absorptance, la réflectance et la transmittance d'un matériau sont les fractions du rayonnement incident qui sont respectivement absorbée, réfléchie ou transmise ; si ces grandeurs se rapportent à une longueur d'onde elles sont nommées monochromatiques.

L'**émittance** énergétique est la puissance rayonnée, dans tout l'hémisphère, par unité de surface d'une source étendue ; elle s'exprime donc en $W \cdot m^{-2}$. L'émittance totale M d'un corps noir, dans l'ensemble des longueurs d'onde, est donnée par la **formule de Stephan-Boltzmann** (tableau 3.1) :

$$M = \sigma T^4$$

elle est donc seulement fonction de la température de ce corps noir (en kelvins, K) ; la valeur de la constante de Stefan-Boltzmann σ est de $5,67 \cdot 10^{-8} W \cdot m^{-2} \cdot K^{-4}$.

Tableau 3.1. Émittance énergétique totale M d'un corps noir en fonction de sa température en °C (formule de Stefan-Boltzmann).

Température °C	M en $W \cdot m^{-2}$ pour un corps noir parfait	M en $W \cdot m^{-2}$ pour un corps noir d'émissivité 0,95
-40	167	159
-35	182	173
-30	198	188
-25	215	204
-20	233	221
-15	252	239
-10	272	258
-5	293	278
0	315	300
5	339	322
10	364	346
15	391	371
20	419	398
25	448	425
30	479	455
35	511	486

Tout corps à une température donnée T (supérieure à 0 K !) va donc émettre un flux énergétique. On définit l'**émissivité** de ce corps, ε , comme le rapport entre le flux émis par ce corps et celui qui serait émis par un corps noir à la même température :

$$M = \varepsilon \sigma T^4 = \sigma T_c^4$$

et T_c est la température radiative ; l'émissivité de ce corps est égale à son absorptance. Pour un corps noir l'émissivité et l'absorptance sont égales à 1, et donc la température radiative et la température du corps sont égales.

1.2. Les rayonnements de grande longueur d'onde ou "rayonnements thermiques"

Les rayonnements provenant au sol directement ou indirectement du soleil ont des longueurs d'onde comprises principalement entre 300 et 5 000 nm ; ils sont étudiés dans le chapitre 4.

Mais un autre type de rayonnement est également incident au sol : il s'agit du **rayonnement atmosphérique** M_{\downarrow} dû aux composants de l'atmosphère (vapeur d'eau, CO₂, ozone, aérosols, ...). Ce rayonnement est émis dans des gammes de grande longueur d'onde (de 5 000 à 100 000 nm), que l'on appelle parfois le "domaine thermique". La température de couleur de l'atmosphère est voisine de -20 °C

par ciel clair et air sec, et $M\downarrow$ vaut environ $230 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$; pour un ciel couvert $M\downarrow$ est très élevé, de l'ordre de $360 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ce qui correspond à une température de la base des nuages d'un peu plus de $10 \text{ }^\circ\text{C}$. Cependant le spectre d'émission de l'atmosphère n'est pas continu car il est composé des bandes des différents composants, dont en particulier la vapeur d'eau et le gaz carbonique (figure 3.1).

La formule empirique de Brunt permet, par ciel clair, le calcul du rayonnement atmosphérique $M\downarrow$ en fonction de la tension de vapeur d'eau (e en millibar) et de la température T , mesurées dans un abri météorologique classique :

$$M\downarrow = (0,56 + 0,08 e^{0,5}) \sigma T^4.$$

Le sol se comporte comme un "corps gris" dont l'émissivité est voisine de 0,95 ; pour une température de $15 \text{ }^\circ\text{C}$ il émettra donc un **rayonnement terrestre** de :

$$M\uparrow = (0,95)(5,67 \cdot 10^{-8}) (15 + 273,13)^4 \approx 370 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}.$$

Une grande partie de ce rayonnement terrestre traversera l'atmosphère sans absorption compte tenu de la "fenêtre atmosphérique" dans la bande spectrale 8 000-13 000 nm (figure 3.1).

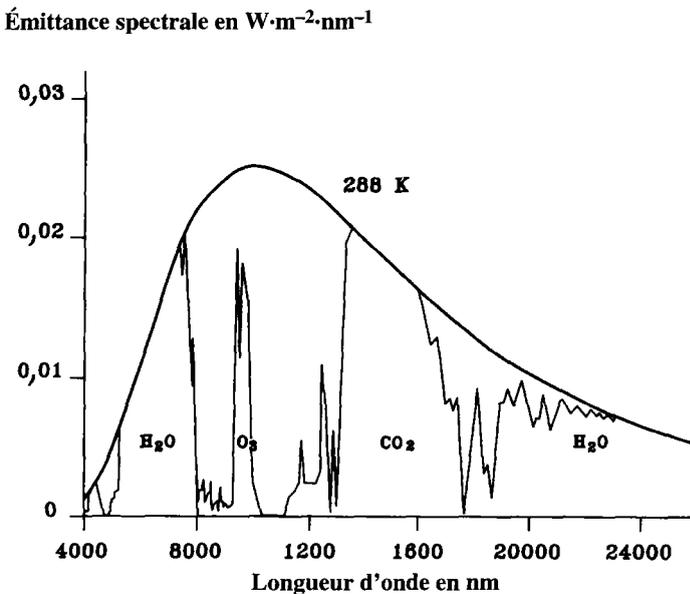


Figure 3.1. Émittance spectrale d'un corps noir à la température de 288 K ($15 \text{ }^\circ\text{C}$) et de l'atmosphère de la Terre.

Source : d'après Campbell G S. (1977), *An introduction to environmental biophysics*, Springer-Verlag, Heidelberg Science Library, New York, p. 57.

1.3. Rayonnement net d'une surface

Le rayonnement net d'une surface est le bilan de l'ensemble des rayonnements, de courte et de grande longueur d'onde, arrivant et quittant cette surface ; c'est l'énergie radiatrice disponible. Si l'on considère la surface horizontale du sol, ce rayonnement net E^* est :

$$E^* = (R_s - a R_s) + (M\downarrow - M\uparrow).$$

Le premier terme est le bilan net de courte longueur d'onde ; R_s est le rayonnement solaire global incident sur la surface et $a R_s$ le rayonnement solaire réfléchi par cette surface (a est l'albédo ; un ordre de grandeur de cet albédo est de 0,20 pour un sol et 0,25 pour une culture couvrante). Le deuxième terme est le bilan des rayonnements de grande longueur d'onde (descendant-ascendant).

De jour ce rayonnement net est toujours positif car le bilan des rayonnements de grande longueur d'onde varie de -140 à $-10 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, selon que l'on a un ciel clair ou couvert, et il est donc facilement contrebalancé par l'apport net du rayonnement solaire $(1-a)R_s$. Par contre, de nuit, il n'y a pas de rayonnement solaire et le rayonnement net sera très négatif par ciel clair : c'est ce qui explique le **refroidissement radiatif nocturne** pouvant conduire à des gelées. Ce risque est plus élevé par ciel clair et avec un air sec.

1.4. L'effet de serre

L'effet de serre est dû à la modification du bilan radiatif d'une surface par un matériau transparent dans le visible (donc modifiant peu les rayonnements solaires) et opaque dans l'infrarouge lointain (et donc "piégeant" les rayonnements thermiques émis par la surface sous le matériau). La figure 3.2 montre, par comparaison entre une situation de plein air et une situation sous un matériau parfaitement absorbant les rayonnements de grande longueur d'onde, que le gain sur le bilan net de ces rayonnements peut être assez important ; c'est donc l'absorption du matériau dans l'infrarouge lointain qui sera déterminante pour l'importance de l'effet de serre. Une serre recouverte de verre (très absorbant dans l'infrarouge lointain) subira donc un échauffement beaucoup plus important qu'une autre recouverte de polyéthylène.

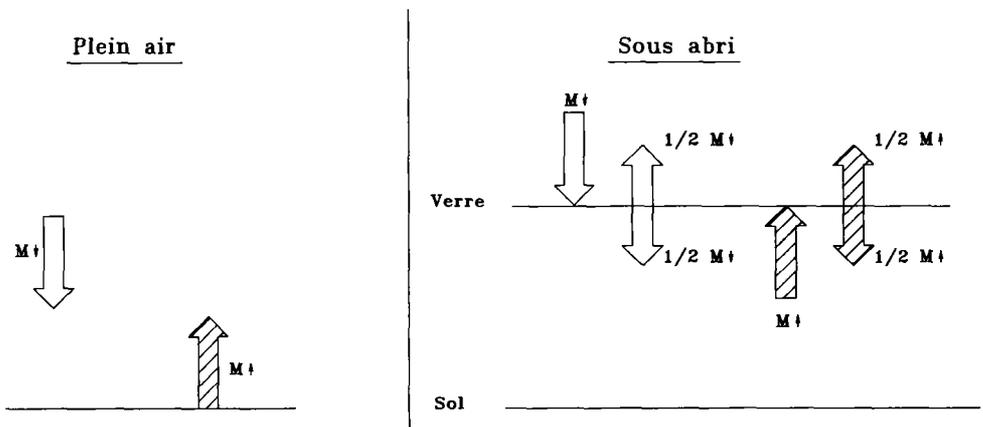


Figure 3.2. Schéma du mécanisme de l'effet de serre par comparaison d'une situation de plein air et d'une situation avec un matériau (tel le verre) transparent dans le visible, donc ne modifiant pas les échanges des rayonnements solaires, mais absorbant les rayonnements de grande longueur d'onde. En plein air le bilan des rayonnements thermiques est $M\downarrow - M\uparrow$, soit environ $-140 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ par ciel clair. Sous le verre il est de $0,5 M\downarrow - 0,5 M\uparrow$, soit seulement de $-70 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ dans les mêmes conditions. L'effet de serre produit donc un gain radiatif de $70 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$.

C'est également par effet de serre que les gaz présents dans l'atmosphère de la Terre permettent d'avoir à sa surface une température compatible avec la vie ; sans

atmosphère sa température serait de $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ alors qu'elle est de l'ordre de $15\text{ }^{\circ}\text{C}$. La contribution à cet échauffement est de 60 à 70 % pour la vapeur d'eau (présente à 1 % environ), et celle du gaz carbonique (à la concentration de 0,035 %) est de 25 %. C'est d'ailleurs l'augmentation actuelle de ce gaz carbonique dans l'atmosphère, ainsi que celle d'autres gaz à très fort effet de serre (dont le méthane CH_4 , l'oxyde d'azote N_2O , et les chlorofluorocarbures CFC) qui alimente les discussions autour des changements climatiques globaux de notre planète.

2. LES ÉCHANGES DE CHALEUR PAR CONDUCTION

Ce sont des échanges d'énergie qui ont lieu au sein de solides, donc sans mouvement du matériau dans lequel ils se produisent. Dans le domaine agronomique naturel, l'exemple le plus classique concerne les échanges thermiques dans le sol.

2.1. La diffusion de la chaleur

La conduction de la chaleur dans un milieu est le transfert de chaleur d'une région à haute température vers une région à température plus basse, sans qu'il y ait transfert de masse dans ce milieu. Ce transfert de chaleur par conduction est décrit par la loi de Fourier ; la densité de flux thermique (en $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$) est proportionnelle au gradient de température :

$$C = -k \frac{\partial T}{\partial x}$$

où k est la **conductivité thermique** qui s'exprime donc en $\text{W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$. Par homogénéité avec la formulation générale des échanges par diffusion qui sont proportionnels à un gradient de concentration, le coefficient de proportionnalité étant une diffusivité (voir paragraphe 3), on peut écrire :

$$C = -D_h \rho C_p \frac{\partial T}{\partial x}$$

où : D_h est une diffusivité thermique (en $\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$),

ρ est la masse volumique (en $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$),

C_p est la chaleur massique (ou capacité thermique massique $\text{J}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$).

Le tableau 3.2 donne quelques valeurs de ces différentes caractéristiques pour l'air, l'eau et différents sols.

Tableau 3.2. Caractéristiques thermiques de quelques milieux naturels.

Milieu	Masse volumique ρ en kg m^{-3}	Chaleur massique C_p en $\text{J}\cdot\text{kg}^{-1}\text{ K}^{-1}$	Conductivité thermique k en $\text{W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$	Diffusivité thermique D_h en $\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$
Air à $20\text{ }^{\circ}\text{C}$	1,204	1 010	0,025 7	$21,1\cdot 10^{-6}$
Eau à $20\text{ }^{\circ}\text{C}$	998,2	4 182	0,59	$0,14\cdot 10^{-6}$
Sol argileux sec	1 600	890	0,25	$0,18\cdot 10^{-6}$
Sol argileux humide	2 000	1 550	1,58	$0,51\cdot 10^{-6}$

2.2. Exemple de la propagation d'une onde thermique dans un sol

La température de la surface du sol T dépend de son bilan d'énergie ; de façon très simplifiée il est possible de la schématiser, à l'échelle de la journée, par une variation sinusoïdale autour de la température moyenne T_m :

$$T = T_m + A \cos(\omega t)$$

où : A est l'amplitude thermique,

ω est la fréquence de l'oscillation (elle est égale à $2\pi/\tau$ où τ est la période ; à l'échelle de la journée $\omega = 2\pi/24$ si le temps est mesuré en heures),

t est le temps supposé égal à zéro pour $T = T_m$.

Le maximum journalier de température est $T_m + A$ et le minimum $T_m - A$. On démontre, à l'aide du principe de conservation de l'énergie (la différence entre les flux thermiques entrant et sortant dans un volume est égale à la quantité de chaleur stockée dans ce volume pendant l'intervalle de temps considéré), que la température $T(z, t)$, à une profondeur z et à un instant t , peut s'écrire (si les caractéristiques thermiques du volume sont supposées constantes) :

$$T(z, t) = T_m + A \exp(-z/Z_d) \cos(\omega t - z/Z_d)$$

$$Z_d = \sqrt{\frac{2D}{\omega}} \quad \text{étant la profondeur d'amortissement.}$$

On constate donc que la pulsation (et donc la période) de l'onde thermique reste identique mais que *son amplitude va décroître avec la profondeur de façon exponentielle* (terme $A \exp(-z/Z_d)$). A une profondeur $z = Z_d$ l'amplitude thermique est égale à $0,37A$; elle est réduite à 5 % de A pour une profondeur $z = 3Z_d$ et à 1 % de A pour $z = 5Z_d$. L'onde thermique s'atténue donc mais elle se *déphase également par rapport à la surface* (terme $\omega t - z/Z_d$) lorsque l'on s'enfonce dans le sol (figure 3.3) ; à la profondeur πZ_d elle sera en opposition de phase (elle passera donc, par exemple, par un minimum alors que la surface atteindra sa température maximale).

Cette relation permet de décrire l'influence des caractéristiques du sol sur la pénétration de la chaleur : pour un milieu de faible diffusivité thermique D_h , donc de faible profondeur d'amortissement Z_d , on aura une atténuation très rapide de l'onde thermique dans le sol ; cette atténuation sera, par exemple, plus rapide dans un sol sec : cela se traduira par des gradients thermiques plus forts dans ce type de sol.

Il résulte également de cette loi qu'une variation de température de courte durée (passage nuageux par exemple) ne se répercutera de façon sensible qu'à faible profondeur. Il est possible de donner des ordres de grandeur des variations diurnes de température du sol ; pour un sol de limon de Versailles (France) l'amplitude thermique dans le sol est de l'ordre d'un degré à 0,4 m de profondeur, et de seulement 0,1 degré à 0,7 m, pour une amplitude journalière de température de 23 °C (INRA, 1984). Dans ces mêmes conditions, l'onde thermique est en opposition de phase avec la surface pour une profondeur voisine de 0,35 m.

De la même façon on peut assimiler grossièrement la **variation annuelle de température de surface du sol** à une sinusoïde de période 365 jours. Compte tenu de sa définition, la profondeur d'amortissement de l'onde thermique annuelle sera $\sqrt{365/1}$ fois plus importante que celle de l'onde journalière, soit environ 2,25 m

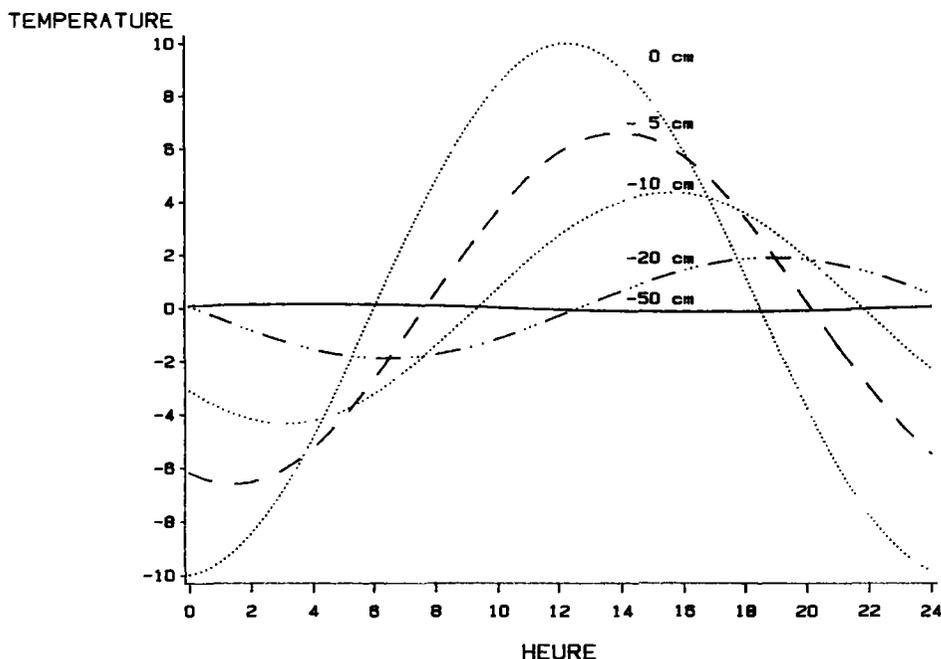


Figure 3.3. Représentation de l'évolution de la température du sol en fonction du temps et de la profondeur. La température à la surface du sol est supposée suivre une sinusoïde d'amplitude 10 °C.

dans les mêmes conditions que ci-dessus. La profondeur à laquelle l'amplitude thermique annuelle sera amortie de plus de 100 fois se situe donc aux environs de 11 m de profondeur : la température dans des caves profondes ou des habitations troglodytiques ne varie donc que très peu au cours de l'année.

3. LES ÉCHANGES PAR CONVECTION

Ce sont les échanges de chaleur et de masse (vapeur d'eau, CO₂) qui se produisent entre la végétation et l'air circulant à son voisinage. Il y a donc déplacement de fluide et selon les conditions on se trouve en :

- convection libre s'il n'y a pas de moteur externe, les mouvements de fluide sont alors provoqués par des différences de densité dues généralement à des gradients de température ;
- convection forcée, le moteur externe pour les échanges atmosphériques auxquels on s'intéresse est alors le vent ;
- convection mixte qui correspond au cas le plus fréquent avec mélange des deux phénomènes précédents.

Ces échanges convectifs vont provoquer des écoulements qui seront de type laminaire si les couches d'air glissent les unes sur les autres (comme dans la fumée près d'une cigarette), et de type turbulent s'il y a création de tourbillons (en s'éloignant de la cigarette !). La transition du régime laminaire au régime turbulent est repérée par le nombre de Reynolds, et celle de convection forcée à convection libre par le nombre de Richardson.

Près de toute surface il y a une zone dans laquelle les écoulements sont fortement modifiés par les forces de viscosité du fluide, c'est la **couche limite** ; son épaisseur sera différente selon les variables considérées. En ce qui concerne la vitesse du fluide, elle passe de zéro au contact de la paroi à la vitesse du fluide à la frontière de cette couche limite.

3.1. Profil de vent au-dessus et dans une culture

Le vent étant le moteur externe des échanges, la connaissance du profil de répartition de sa vitesse a une grande importance. Au-dessus du couvert, la vitesse du vent au niveau z , $u(z)$, suit une loi dite **loi logarithmique** au-dessus d'une hauteur virtuelle dans la végétation D (voisine de 0,65 fois la hauteur de la culture) :

$$u(z) = \frac{u^*}{k} \ln \left(\frac{z-D}{z_0} \right)$$

où z_0 est un paramètre de rugosité qui dépend de la surface (de moins d'un cm pour un sol nu ou un gazon ras, à une dizaine de cm pour une culture de blé adulte ; on l'estime à environ 0,15 fois la hauteur de la culture) ; u^* est la vitesse de frottement et k la constante de von Karman.

Dans les couches plus profondes de la culture l'atténuation du vent est plus complexe, et la mesure plus difficile ; le paramètre surface foliaire est alors à prendre en compte (figure 3.4).

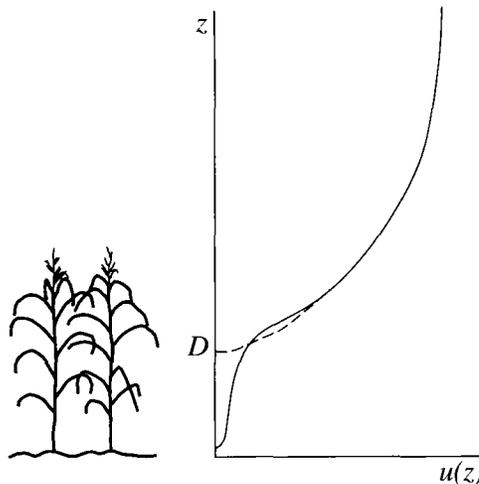


Figure 3.4. Profils de vitesse de vent au-dessus et dans une culture.

Source : d'après Perrier A. (1967), "Approche théorique de la microturbulence et des transferts dans les couverts végétaux en vue de l'analyse de la production générale", *La Météorologie*, série 5, 4, 527-550

3.2. Généralités sur les flux convectifs

La densité de flux d'une variable est proportionnelle au gradient vertical de concentration de cette variable (ce flux va des concentrations fortes vers les faibles).

Le **flux convectif de chaleur** correspondant à un certain gradient thermique s'écrit donc :

$$Q = -\rho C_p K_h \frac{\partial T}{\partial z}$$

avec ρ : masse spécifique ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$; voir tableau 3.2)

C_p : chaleur massique ($\text{J}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$; voir tableau 3.2)

K_h : diffusivité thermique turbulente ($\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ si Q en $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$).

En ce qui concerne le **flux de vapeur d'eau** il pourra s'exprimer comme proportionnel soit à un gradient de concentration de la vapeur d'eau dans l'air C_w ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$) soit à un gradient de pression partielle e (Pa) :

$$E = -K_w \frac{\partial C_w}{\partial z} = \frac{M}{RT} K_w \frac{\partial e}{\partial z}$$

avec K_w : diffusivité turbulente de la vapeur d'eau

R : constante des gaz parfaits ($8,3 \text{ J}\cdot\text{K}^{-1}$)

M : masse molaire de la vapeur d'eau ($0,018 \text{ kg}$).

e (en Pa) peut être estimée à partir de la température de rosée de l'air t_r (en °C ; température à laquelle la pression réelle de vapeur d'eau serait saturante) par la formule approchée de Tétens :

$$e(t_r) = 611 \exp\left(\frac{17,25t_r}{237,3 - t_r}\right)$$

Pour évaluer les flux de gaz carbonique de la culture, autre flux de masse important, on peut se servir du gradient de CO_2 et d'une diffusivité turbulente K_{CO_2} . Comme tous les transferts turbulents sont dus à des mécanismes analogues, toutes ces diffusivités sont supposées égales et sont généralement calculées à partir de la diffusivité de quantité de mouvement obtenue à partir des profils de vitesse de vent.

4. BILAN ÉNERGÉTIQUE D'UNE SURFACE ÉVAPORANTE

4.1. Énergie nécessaire pour l'évaporation de l'eau

Il faut fournir une certaine quantité de chaleur pour faire passer l'unité de masse d'un corps de l'état liquide à l'état vapeur : c'est la **chaleur massique de vaporisation** L . Pour l'eau cette valeur est très élevée : $2,47 \text{ MJ}\cdot\text{kg}^{-1}$; il faut la même énergie pour évaporer un gramme d'eau que pour en porter 10 g de 0 °C à 60 °C .

Si l'on raisonne sur une unité de surface de 1 m^2 , une lame d'eau de 1 mm correspond à un litre d'eau (soit 1 kg) ; son évaporation nécessite donc $2,47 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$. Si toute l'énergie apportée par le rayonnement solaire d'une belle journée ($25 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$) était utilisée à l'évaporation, la quantité évaporée serait seulement voisine de 10 mm .

Le flux de chaleur latente est donc le flux massique d'évaporation E ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) multiplié par la chaleur latente d'évaporation de l'eau ($\text{J}\cdot\text{kg}^{-1}$) ; il sera noté LE ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$).

4.2. Évaporation d'une surface d'eau libre

Dans le cas d'une surface saturée en eau, la tension de vapeur au niveau de la surface est égale à la tension de vapeur saturante à la température de la surface. Si l'on suppose que toute l'énergie radiative disponible (représentée par le rayonnement net E^*) est absorbée au niveau de cette surface (et que de plus le flux de conduction dans l'eau est négligeable), on peut écrire :

$$E^* = \text{flux de chaleur latente } (LE) + \text{flux de chaleur sensible } (Q)$$

Avec les hypothèses supplémentaires d'égalité des coefficients d'échanges turbulents pour la chaleur et la vapeur d'eau, et de linéarité (dans une petite gamme de température) de la loi de tension de vapeur saturante en fonction de la température, on obtient la **formule de Penman** (1948) donnant l'évaporation E en mm :

$$E = \frac{\Delta \frac{E^*}{L} + \gamma E_a}{\Delta + \gamma}$$

où : Δ est la pente moyenne de la courbe de tension de vapeur saturante près de la température de l'air (elle peut être calculée à partir de la formule de Tétens citée ci-dessus),

γ est la constante psychrométrique (voisine de $66 \text{ Pa}\cdot\text{K}^{-1}$ à 20°C),

E_a est le pouvoir évaporant de l'air, fonction du déficit de saturation de cet air D_a (écart entre la pression de vapeur saturante et la pression réelle, en $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$), et de la vitesse du vent u (qui influence les échanges convectifs) ; on l'écrit souvent sous la forme de la loi de Dalton : $E_a = f(u)D_a$.

Le calcul pratique de cette formule de Penman est développé dans le chapitre 4.

4.3. Transpiration d'une feuille et évapotranspiration d'une culture

La transpiration est un phénomène important à estimer car elle conditionne la consommation d'eau et aussi, par l'intermédiaire de la résistance stomatique (les stomates étant le passage obligé de la vapeur d'eau sortante mais aussi du gaz carbonique entrant dans la feuille), la photosynthèse de la plante. L'évapotranspiration d'une culture va être la combinaison des transpirations des plantes et de l'évaporation du sol dont la contribution va varier avec la couverture du sol.

Pour le calcul du flux de chaleur latente de la feuille, il est nécessaire d'introduire une résistance de surface tenant compte de l'ensemble des stomates des deux faces. De plus l'ensemble du couvert, de par sa structure plus ou moins compacte, oppose un frein aux échanges de vapeur d'eau. L'équation de Penman ci-dessus a été étendue aux cas des feuilles par Penman en 1953, et au cas du couvert végétal par Monteith en 1965 ; en introduisant :

- une conductance aérodynamique g_a dans la couche limite de la culture, fonction de la vitesse du vent,
- une conductance biologique g_l qui tient compte de l'ensemble des régulations stomatiques.

Cette **formule de Penman-Monteith** devient alors :

$$E = \frac{\Delta \frac{E^*}{L} + \gamma g_a D_a}{\Delta + \gamma \left(1 + \frac{g_a}{g_l}\right)}$$

Les figures 3.5 montrent les variations de cette transpiration instantanée E [$\text{g d'eau} \cdot (\text{m}^2 \text{ de sol})^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$] en fonction des différentes variables climatiques ou physiologiques de la culture. Les valeurs standard des variables sont :

I_0 (rayonnement solaire utile à la photosynthèse) = $250 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ soit un rayonnement solaire global de $500 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ environ,

H_r (humidité relative de l'air) = 50 %,

T_a (température de l'air) = $25 \text{ }^\circ\text{C}$,

c (fraction de couverture nuageuse du ciel qui intervient sur le rayonnement atmosphérique de grande longueur d'onde) = 0,2,

u_a (vitesse du vent mesurée à 2 m de hauteur) = $2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$

L (indice foliaire de la culture) = $3 (\text{m}^2 \text{ de feuilles}) \cdot (\text{m}^2 \text{ de sol})^{-1}$,

k (coefficient d'extinction du rayonnement dans la culture) = 0,5,

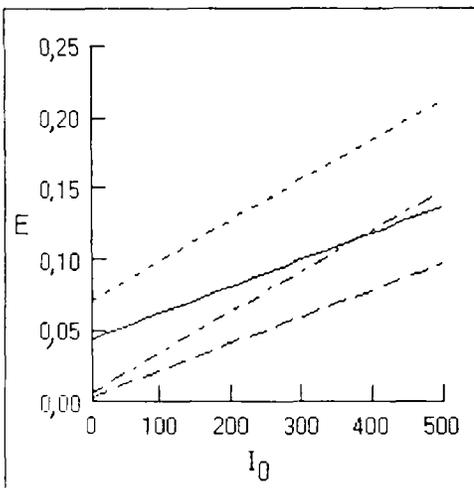
h (hauteur de la culture) = 0,5 m,

g_l (conductance stomatique de la feuille : $g_c = g_l L$) = $5 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$.

On constate que :

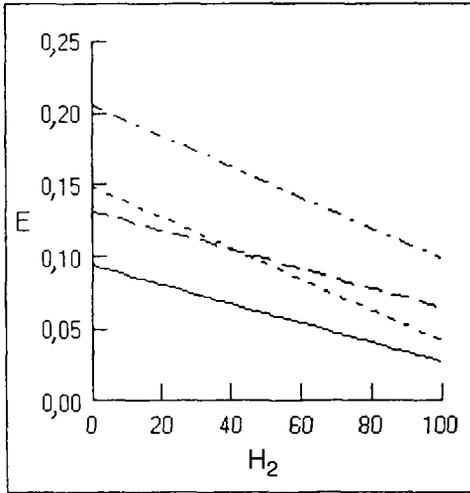
- la transpiration augmente avec le rayonnement solaire et la température de l'air,
- elle diminue pour des humidités croissantes,
- l'effet de la vitesse du vent est généralement positif mais avec une réponse qui dépend de la conductance stomatique.

Ces courbes ont été obtenues avec le logiciel Plantmod 2.0 (Johnson, 1993).



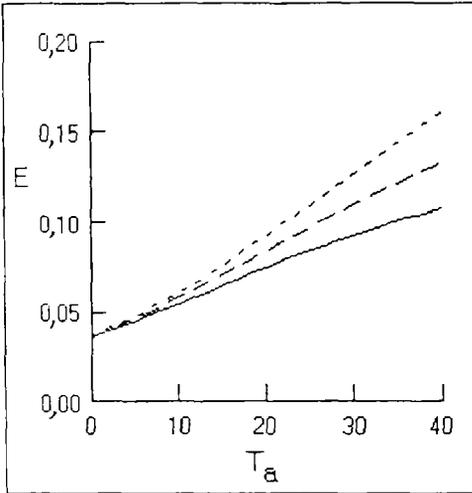
	—	- - -	· · ·	— — —
Hr	20,0	80,0	20,0	80,0
Ta	15,0	15,0	30,0	30,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
ua	2,0	2,0	2,0	2,0
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50
gl	5,0	5,0	5,0	5,0

Figure 3.5a. Transpiration E ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en fonction du rayonnement solaire I_0 ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{PAR}$).



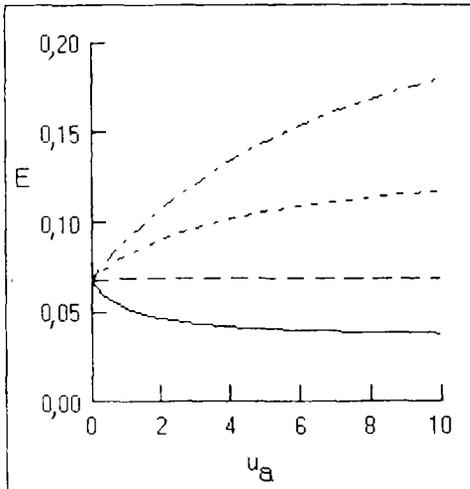
	—	- - -	- · - ·	- - - -
I0	200	400	200	400
Ta	15,0	15,0	30,0	30,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
ua	2,0	2,0	2,0	2,0
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50
gl	5,0	5,0	5,0	5,0

Figure 3.5b. Transpiration E ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en fonction de l'humidité relative H_r (%).



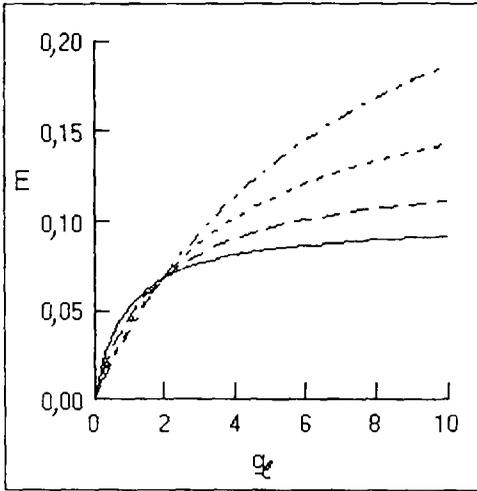
	—	- - -	- · - ·
I0	250	250	250
Hr	50,0	50,0	50,0
c	0,20	0,20	0,20
ua	2,0	2,0	2,0
L	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50
h	0,10	0,50	1,0
gl	5,0	5,0	5,0

Figure 3.5c. Transpiration E ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en fonction de la température de l'air T_a ($^{\circ}\text{C}$).



	—	- - -	- · - ·	- - - -
I0	250	250	250	250
Hr	50,0	50,0	50,0	50,0
Ta	25,0	25,0	25,0	25,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50
gl	1,0	2,0	4,0	8,0

Figure 3.5d. Transpiration E ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en fonction de la vitesse du vent u_a ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$).



	—————	- - - - -	- - - - -	- - - - -
I_0	250	250	250	250
H_r	50,0	50,0	50,0	50,0
T_a	25,0	25,0	25,0	25,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
u_a	1,0	2,0	4,0	8,0
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50

Figure 3.5e. Transpiration E ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en fonction de la conductance stomatique g_l ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$).

4.4. Bilan d'énergie et température de la culture

La formulation de l'équation de Penman-Monteith ci-dessus est obtenue en éliminant la température de surface de la culture ; il est au contraire possible d'éliminer la transpiration de l'équation et de faire apparaître la différence entre la température de l'air T_a et celle du couvert T_c :

$$T_c - T_a = \frac{E^* \left(\frac{1}{g_a} + \frac{1}{g_l} \right) - LD_a}{L \left[\Delta + \gamma \left(1 + \frac{g_a}{g_l} \right) \right]}$$

Les figures 3.6 montrent l'évolution de cet écart (entre la température d'une culture et la température de l'air) en fonction de différentes variables. Les valeurs standard des variables sont :

I_0 (rayonnement solaire utile à la photosynthèse) = $250 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ soit un rayonnement solaire global de $500 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ environ,

H_r (humidité relative de l'air) = 50 %,

T_a (température de l'air) = 25 °C,

c (fraction de couverture nuageuse du ciel qui intervient sur le rayonnement atmosphérique de grande longueur d'onde) = 0,2,

u_a (vitesse du vent mesurée à 2 m de hauteur) = $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$

L (indice foliaire de la culture) = $3 (\text{m}^2 \text{ de feuilles}) \cdot (\text{m}^2 \text{ de sol})^{-1}$,

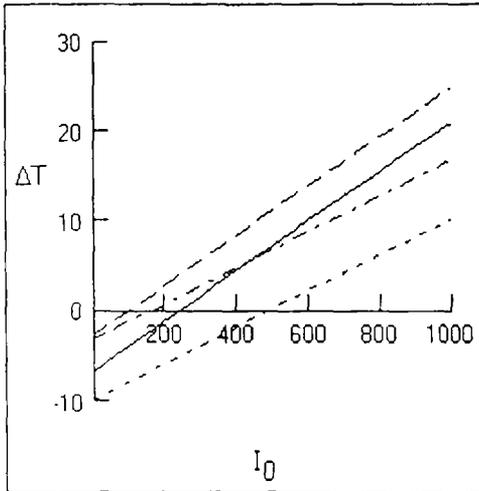
k (coefficient d'extinction du rayonnement dans la culture) = 0,5,

h (hauteur de la culture) = 0,5 m,

g_l (conductance stomatique de la feuille : $g_c = g_l \cdot L$) = $5 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$.

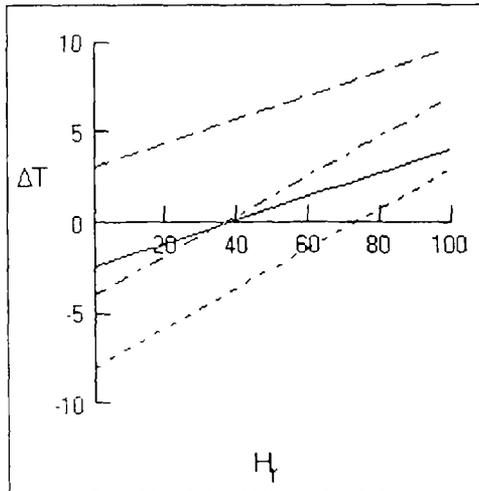
On constate que la température de la culture est plus faible que celle de l'air pour des rayonnements ou des humidités réduits, ou des températures de l'air ou des vitesses de vent fortes.

Ces courbes ont été obtenues avec le logiciel Plantmod 2.0 (Johnson, 1993).



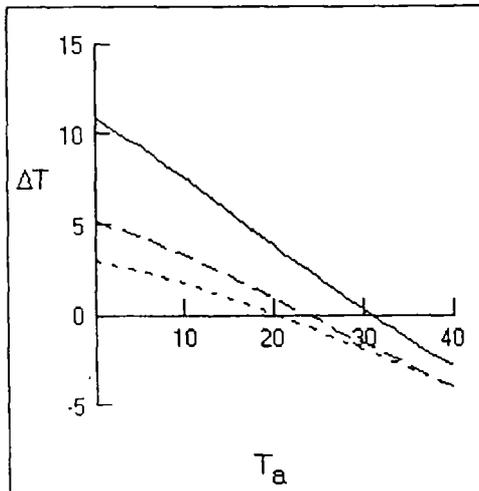
	—————	-----	-----	-----
Hr	20,0	80,0	20,0	80,0
Ta	15,0	15,0	30,0	30,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
ua	2,0	2,0	2,0	2,0
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50
gl	5,0	5,0	5,0	5,0

Figure 3.6a. Différence de température ΔT (culture - air, en °C) en fonction du rayonnement solaire I_0 ($W \cdot m^{-2} \cdot PAR$).



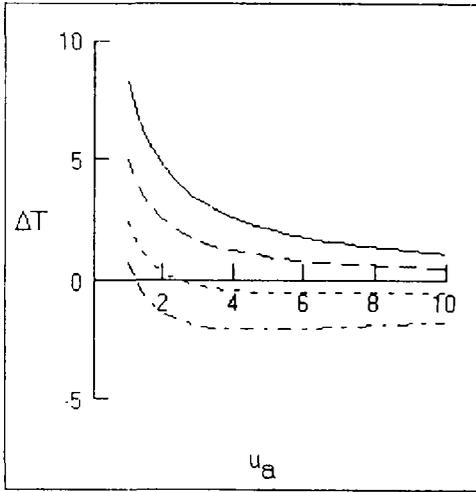
	—————	-----	-----	-----
I₀	200	400	200	400
Ta	15,0	15,0	30,0	30,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
ua	2,0	2,0	2,0	2,0
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50
gl	5,0	5,0	5,0	5,0

Figure 3.6b. Différence de température ΔT (culture - air, en °C) en fonction de l'humidité relative H_r (%).



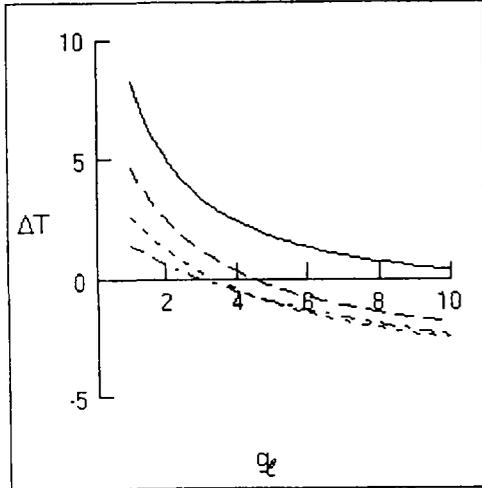
	—————	-----	-----
I₀	250	250	250
Hr	50,0	50,0	50,0
c	0,20	0,20	0,20
ua	2,0	2,0	2,0
L	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50
h	0,10	0,50	1,0
gl	5,0	5,0	5,0

Figure 3.6c. Différence de température ΔT (culture - air, en °C) en fonction de la température de l'air T_a (°C).



	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
I0	250	250	250	250
Hr	50,0	50,0	50,0	50,0
Ta	25,0	25,0	25,0	25,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50
g _l	1,0	2,0	4,0	8,0

Figure 3.6d. Différence de température ΔT (culture – air, en °C) en fonction de la vitesse du vent u_a ($m \cdot s^{-1}$).



	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —
I0	250	250	250	250
Hr	50,0	50,0	50,0	50,0
Ta	25,0	25,0	25,0	25,0
c	0,20	0,20	0,20	0,20
u _a	1,0	2,0	4,0	8,0
L	3,0	3,0	3,0	3,0
k	0,50	0,50	0,50	0,50
h	0,50	0,50	0,50	0,50

Figure 3.6e. Différence de température ΔT (culture – air, en °C) en fonction de la conductance stomatique g_l ($mm \cdot s^{-1}$).

BIBLIOGRAPHIE

- Campbell G.S. (1977), *An introduction to environmental biophysics*, Springer-Verlag, Heidelberg Science Library, New York, 159 p.
- INRA (1984), *Les bases de la bioclimatologie*, t.1 : *Bases physiques*, Paris, INRA, 166 p.
- Johnson I.R. (1993), *Plantmod 2.0. Exploring the physiology of plant communities*, Greenhat Software, PO Box 1590, Armidale NSW 2350 Australia, 136 p.
- Jones H.G (1992), *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, 2^e éd., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 428 p.

- Monteith J.L. (1965), "Evaporation and environment", *Symposia of the Society for experimental Biology*, **19** : 205-234.
- Monteith J.L. et Unsworth M.H. (1990), *Principle of environmental physics*, 2^e éd., Edward Arnold, London.
- Penman H.L. (1948), "Natural evaporation from open water, bare soil and grass", *Proceedings of the Royal Society, London A*, **193** : 120-145.
- Penman H.L. (1953), "The physical basis of irrigation control", *Report of 13th International Horticultural Congress*, **2** : 913-914.
- Perrier A. (1967), "Approche théorique de la microturbulence et des transferts dans les couverts végétaux en vue de l'analyse de la production végétale", *La Météorologie*, série 5, 4 : 527-550.

Chapitre 4

ESTIMATION DE L'ÉVAPOTRANSPIRATION À PARTIR DU FLUX DE CHALEUR LATENTE

L.W. De Backer¹ et J. Van Berwaer²

1. Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique
2. Fondation universitaire luxembourgeoise, Belgique

Sommaire

1. Introduction

2. Le bilan radiatif au champ

3. Le bilan énergétique global

4. Modélisation des flux de chaleur latente et sensible

4.1. Le flux de chaleur latente E

4.2. Le flux de chaleur sensible A

5. Théorie aérodynamique

6. Estimation de l'évapotranspiration

7. L'équation combinée de Penman

8. Conclusion

Bibliographie

ESTIMATION DE L'ÉVAPOTRANSPIRATION À PARTIR DU FLUX DE CHALEUR LATENTE

1. INTRODUCTION

Dans le concert d'une bonne gestion des ressources en eau, la définition d'un bilan hydrique regroupant les apports et les pertes au sein des différents systèmes qui composent le cycle de l'eau (figure 4.1), s'avère essentielle.

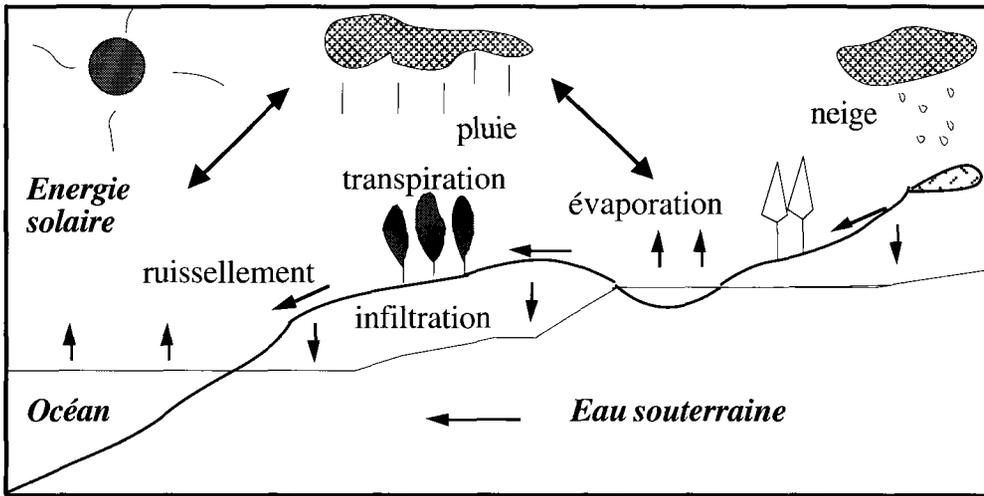


Figure 4.1. Le cycle de l'eau.

L'établissement d'un tel bilan demande que l'on se fixe des limites spatiales et temporelles qui dépendent des objectifs poursuivis.

Pour l'ingénieur agronome, le bilan hydrique doit servir principalement à avoir une meilleure compréhension du fonctionnement du système sol-plante-atmosphère. De cette manière, une quantification des échanges entre les différents constituants de ce système est possible. Entre autres, l'agronome va pouvoir évaluer les réserves d'eau disponibles pour la plante ainsi que les fluctuations de ces réserves, notamment dans le sol.

Un bilan peut être exprimé par application du principe de conservation de la masse. Pour le bilan hydrique du sol, la variation du stock d'eau dans le sol par période de temps, ΔS , est égale à la différence entre les apports par infiltration, I , et les pertes par évapotranspiration, E , et percolation profonde, D , pendant cette même période :

$$\Delta S = I - (E + D)$$

L'eau d'infiltration provient des précipitations atmosphériques, P , et des apports en irrigation, I_r , desquels il faut défalquer l'eau qui ruisselle à la surface du sol, R . Nous avons donc :

$$I = P + I_r - R$$

Dans ce bilan, les précipitations et l'évapotranspiration sont les deux termes les plus importants. En effet, au cours d'une année jusqu'à 80 % des apports par les précipitations sont "réutilisés" en évapotranspiration.

En outre, les pertes par drainage ou percolation profonde qui vont alimenter les nappes d'eau souterraine ne peuvent être estimées qu'indirectement, c'est-à-dire à partir des valeurs prises par les autres termes du bilan (Musy et Soutter, 1991). A ce niveau, il est aisé de comprendre l'importance des mesures concernant l'évapotranspiration.

L'évapotranspiration concerne à la fois l'évaporation de l'eau du sol et la transpiration par les plantes. Ces deux phénomènes sont la conséquence des effets combinés des radiations solaire et terrestre. Une partie importante du bilan radiatif sera utilisée pour assurer le flux de chaleur latente de vaporisation de l'eau au-dessus de la surface du sol. En effet, tous les phénomènes physiques impliqués dans le cycle de l'eau nécessitent de l'énergie. Le bilan hydrique au champ est donc intimement lié à un bilan énergétique qui répartit l'utilisation des calories reçues par radiation pour vaporiser l'eau, réchauffer l'air et le sol et pour le métabolisme des plantes.

Ce bilan énergétique global découle du principe de conservation de l'énergie qui peut être énoncé comme suit : "Dans un système donné, l'énergie est absorbée de, ou relâchée vers l'extérieur et peut changer de forme en cours de route, mais ne peut être ni créée ni perdue" (Hillel, 1988).

Dans le contexte du système sol-plante-atmosphère, ce principe va s'exprimer par l'égalité entre le bilan radiatif et le bilan énergétique au travers des échanges calorifiques (figure 4.2). La différence entre les énergies radiatives absorbées et émises par le système, soit le rayonnement net, correspond ainsi à la somme des énergies emmagasinées par le système et échangée avec l'extérieur, sous forme de chaleur sensible et latente.

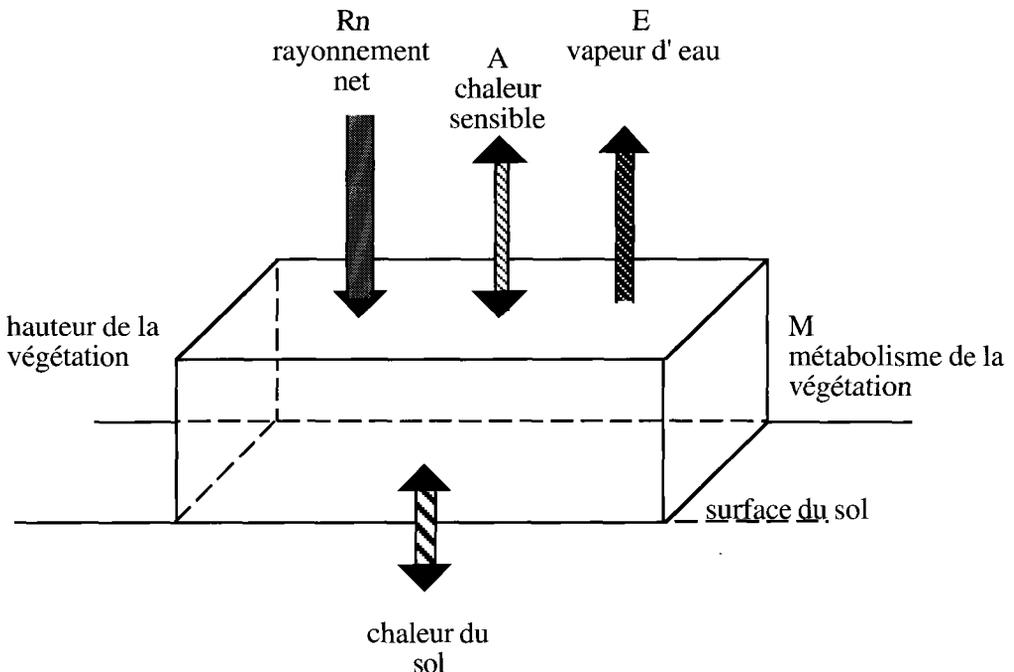


Figure 4.2. Échanges calorifiques au sein d'une surface cultivée.

Dans le présent travail, nous allons étudier le cheminement et les hypothèses qui permettent de calculer indépendamment le flux de chaleur latente, donc l'évapotranspiration, et celui de chaleur sensible pour montrer que combinés au flux radiatif on aboutit à l'équation combinée de Penman ainsi qu'à la définition de l'**évapotranspiration standard**, ET_0 , définie par la FAO.

2. LE BILAN RADIATIF AU CHAMP

L'énergie nécessaire au déroulement du cycle de l'eau provient essentiellement des radiations solaires. Par radiation, on entend l'émission d'énergie sous forme d'ondes électromagnétiques de tout corps à une température supérieure à 0 K.

Le flux de radiation solaire à la limite supérieure de l'atmosphère a une valeur presque constante de $2 \text{ cal/cm}^2 \text{ min}$ appelée la radiation absolue, R_a .

Ces radiations solaires correspondent approximativement au spectre d'émission d'un corps noir à une température de 6 000 K. D'après la loi de Wien, il s'agit de radiations à ondes courtes. En effet, la longueur d'onde d'intensité moyenne de radiation est inversement proportionnelle à la température absolue du corps :

$$\lambda_m = \frac{2900}{T}$$

où : λ_m = longueur d'onde moyenne en microns
 T = température en kelvins.

Pour le Soleil, λ_m est environ égal à $0,5 \mu\text{m}$. Cette longueur d'onde moyenne s'inscrit bien dans le spectre de radiation $0,3 \mu\text{m} < \lambda_m < 3 \mu\text{m}$, qui définit les ondes courtes.

Lors du passage à travers de l'atmosphère, ces radiations vont subir des phénomènes de réflexion et d'absorption, de manière que seulement une partie du flux original de la radiation solaire absolue atteint le sol. A cette fraction, il faut néanmoins ajouter une partie des radiations réfléchies par l'atmosphère en direction du sol (rayonnement diffus). On parlera dans les deux cas de radiations à ondes courtes R_c .

D'un autre côté, ces radiations à ondes courtes vont être absorbées ou réfléchies de manière différentielle et cela suivant la réflectivité de la surface de contact. C'est ainsi que l'on définit l'albédo, a , comme étant le coefficient de réflectivité de la surface aux ondes courtes. Les valeurs de ce coefficient varient de 5 à 10 % pour l'eau jusqu'à 90 % pour la neige. Le sol nu est caractérisé par des valeurs comprises entre 15 et 40 %, et lorsqu'il est couvert par la végétation entre 10 et 20 %.

Nous pouvons donc déterminer une expression de la radiation nette d'ondes courtes R_{nc} , qui exprime le régime d'absorption de l'énergie de radiation courte par le champ :

$$R_{nc} = R_c (1 - a)$$

où : R_{nc} = radiation nette d'ondes courtes
 R_c = radiation à ondes courtes
 a = albédo.

La Terre, comme le Soleil, émet une radiation dont le spectre d'émission peut être associé au corps noir à une température de 300 K. Étant donné que la température

est ici plus faible, la radiation terrestre a une intensité beaucoup moins importante et s'étale sur une gamme de longueurs d'onde beaucoup plus grande que la radiation solaire. De nouveau, d'après la loi de Wien :

$$3 \mu\text{m} < \lambda_m = 2900 / T \approx 10 \mu\text{m} < 50 \mu\text{m}$$

Ces radiations sont des radiations à ondes longues R_l .

Finalement, il est possible de mettre sous forme de bilan l'énergie disponible à partir des différentes radiations (Soleil, Terre), ce qui nous donne l'expression :

$$R_n = R_c (1 - a) - R_l \quad (1)$$

où : R_n = radiation nette

R_c = radiation à ondes courtes

R_l = radiation à ondes longues

a = albédo.

Ce bilan est représenté de manière schématique à la figure 4.3.

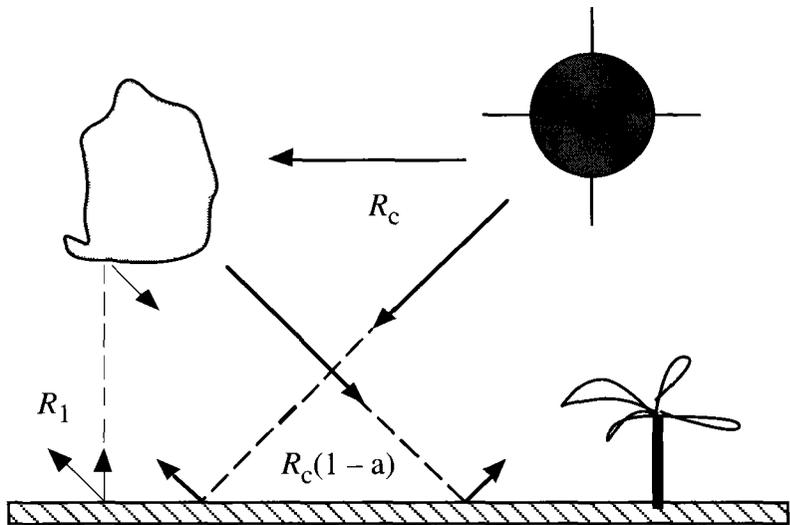


Figure 4.3. Le bilan radiatif.

Il faut signaler qu'une première hypothèse (*hypothèse n°1*) est admise dans une telle formulation du bilan radiatif. Outre un albédo résultant, souvent choisi constant, nous avons négligé les radiations à ondes longues émises par la Terre et réfléchies par l'atmosphère en direction du sol. Globalement, le bilan du rayonnement à ondes longues est négatif, et ceci du fait que ce rayonnement émis par la Terre est en grande partie absorbé par les gaz atmosphériques et réémis en direction de l'espace, sauf en présence d'une couverture nuageuse qui réfléchit le rayonnement terrestre.

3. LE BILAN ÉNERGÉTIQUE GLOBAL

Le bilan énergétique comptabilise l'utilisation de la radiation nette, équation (1), pour chauffer le sol (S) et l'air (A), pour le métabolisme (M) et pour vaporiser l'eau (E). Il repose sur le principe de conservation de l'énergie. La figure 4.4 illustre les

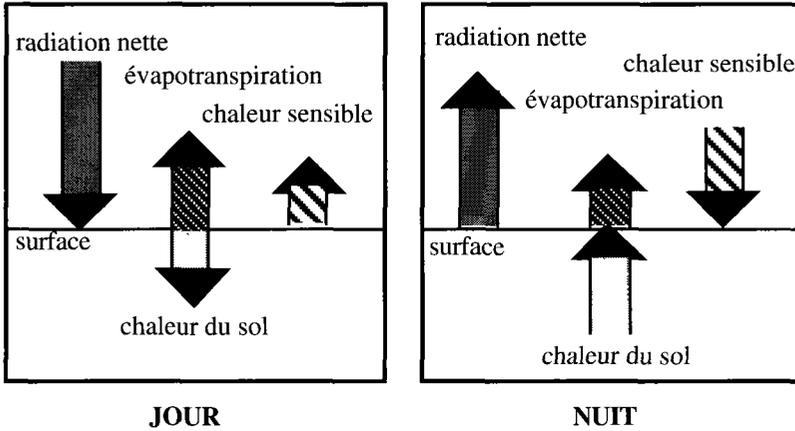


Figure 4.4. Le bilan énergétique journalier.

échanges journaliers d'énergie dans le système sol-plante-atmosphère. L'équilibre entre le bilan des échanges radiatifs et le bilan des échanges de chaleur peut s'énoncer alors comme suit :

$$H = S + A + M + E \quad (2)$$

où :

- H = flux d'énergie en provenance des radiations solaire et terrestre. C'est la radiation nette du bilan radiatif, R_n de l'équation (1), multiplié par le langley pour convertir des calories en millimètres d'eau qui sont les unités couramment utilisées en hydrologie.

$$1 \text{ langley (Ly)} = 1 \text{ cal/cm}^2$$

La chaleur latente de vaporisation = 580 cal/g de H_2O à pression et température normales

$$1 \text{ g de } H_2O = 1 \text{ cm}^2 \times 10 \text{ mm de } H_2O$$

et finalement : 58 Ly = 1 mm d'eau.

- S = flux d'emmagasinement de la chaleur dans le sol (voir chapitre 3). L'emmagasinement net au cours d'une période de 24 heures est peu important car le gain de chaleur du sol pendant la journée, S_j , annule la perte nocturne, S_n . Si le bilan est calculé par journée entière, c'est-à-dire, pour un intervalle de temps $\Delta t = 24$ heures, le terme :

$$S = S_j + S_n \quad \text{avec } S_j = -S_n$$

peut donc ne pas être pris en compte (*hypothèse n°2*).

- A = flux de chaleur sensible, c'est-à-dire le flux énergétique nécessaire au réchauffement de l'air auquel sont aussi liés les phénomènes physiques de convection.

- M = flux énergétique lié essentiellement au métabolisme (photosynthèse, respiration, ...) du couvert végétal du sol. Généralement, ce terme est inférieur à 5 % de la radiation nette H . Il est négligé dans la suite (*hypothèse n°3*), car son ordre de grandeur est inférieur à la précision avec laquelle on peut actuellement estimer le bilan énergétique.

- E = flux de chaleur latente ou flux d'utilisation d'énergie pour l'évapotranspiration, c'est-à-dire l'énergie nécessaire pour évaporer l'eau du sol et celle qui sert à la transpiration des plantes.

Tenant compte des hypothèses n°2 et n°3, le bilan énergétique global se limite à trois termes et s'exprime en *millimètres d'eau par 24 heures* (mm/j) :

$$H = A + E \quad (3)$$

Il correspond à l'énergie qui vient du Soleil et qui va servir à réchauffer l'air et à vaporiser l'eau du sol et des plantes.

Dans l'expression (3), les trois termes peuvent être estimés indépendamment. Ceci permet de démontrer la validité des hypothèses n°2 et n°3 dans les limites de précision des mesures hydro-météorologiques. Le terme H est mesuré par radiométrie. L'estimation de A et E par thermométrie et anémométrie est explicitée ci-après.

Dans le paragraphe 4 suivant, on établit les modèles des flux de chaleur latente, E , et sensible, A . Ensuite, dans le paragraphe 5, on fera appel à la théorie aérodynamique qui permet de tenir compte de la turbulence de l'air. Enfin, dans le paragraphe 6, on montre comment estimer séparément les flux de chaleur latente, E , et sensible, A , pour vérifier la validité de l'équation (3).

4. MODÉLISATION DES FLUX DE CHALEUR LATENTE ET SENSIBLE

Toute démarche de contrôle d'un système implique une modélisation du processus qui s'y déroule. Cette démarche nous a déjà conduit à réduire les échanges calorifiques au-dessus de la surface du sol aux trois termes du bilan énergétique modélisé par l'équation (3).

Il s'agit maintenant de trouver une expression simple pour modéliser le processus qui permet de calculer le flux de chaleur latente qui nous intéresse particulièrement et, par la même occasion, le flux de chaleur sensible qui permet de compléter le bilan.

4.1 Le flux de chaleur latente E

Le moteur du flux de chaleur latente est constitué par le gradient d'humidité absolue (h_a), en fonction de la cote altimétrique (Z), c'est-à-dire suivant une direction verticale.

Comme flux et gradient sont directement proportionnels mais de sens opposé, on a vectoriellement :

$$\bar{E}\alpha - \frac{\partial \bar{h}_a}{\partial Z}$$

où : E = flux de chaleur latente
 α = signe de proportionnalité
 h_a = humidité absolue
 Z = cote altimétrique.

L'analyse dimensionnelle ci-dessous montre que, pour homogénéiser les dimensions de part et d'autre de l'équation, il est nécessaire de multiplier le gradient par :
 (a) la chaleur latente de vaporisation de l'eau, L , et
 (b) un coefficient de proportionnalité, K_E .

En effet, l'analyse dimensionnelle permet d'écrire :

$$E\alpha - \frac{\partial \overline{h_a}}{\partial Z} \quad \text{équivalent à} \quad \frac{\text{cal}}{\text{cm}^2 \times \text{min}} \quad \alpha - \frac{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{cm}^3_{\text{vap}}} \times \frac{1}{\text{cm}}$$

$$(a) \quad E\alpha - L \frac{\partial h_a}{\partial Z} \quad \text{équivalent à} \quad \frac{\text{cal}}{\text{cm}^2 \times \text{min}} \quad \alpha - \frac{\text{cal}}{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}} \times \frac{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{cm}^3_{\text{vap}}} \times \frac{1}{\text{cm}}$$

$$(b) \quad E = -K_E L \frac{\partial h_a}{\partial Z} \quad \text{équivalent à} \quad \frac{\text{cal}}{\text{cm}^2 \times \text{min}} = - \frac{\text{cm}^2}{\text{min}} \times \frac{\text{cal}}{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}} \times \frac{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{cm}^3_{\text{vap}}} \times \frac{1}{\text{cm}}$$

et donc, on obtient l'expression suivante du flux de chaleur latente E :

$$E = -K_E L \frac{\partial h_a}{\partial Z} \quad (4)$$

Or, dans l'état actuel des techniques, il n'existe pas d'instrument de mesure directe de l'humidité absolue h_a . C'est pourquoi nous posons :

$$h_a = \frac{1}{p} \rho \varepsilon e \quad (5)$$

où : p = pression atmosphérique

ρ = densité de l'air

ε = densité relative de l'air, c'est-à-dire rapport de la densité de la vapeur à la densité de l'air sec = 0,622

e = pression de vapeur.

Ici de nouveau, une rapide analyse dimensionnelle permet d'observer que cette modification ne perturbe nullement l'équation (4).

$$h_a = \frac{1}{p} \rho \varepsilon e$$

$$\frac{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{cm}^3_{\text{vap}}} = \frac{1}{p} \times \frac{\text{g}_{\text{air}}}{\text{cm}^3_{\text{air}}} \times \frac{\frac{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{cm}^3_{\text{vap}}}}{\frac{\text{g}_{\text{air}}}{\text{cm}^3_{\text{air}}}} \times e$$

$$\frac{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{cm}^3_{\text{vap}}} = \frac{1}{p} \times \frac{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{cm}^3_{\text{vap}}} \times e$$

p et e étant deux valeurs de pression, elles ont les mêmes unités.

Et lorsque l'on remplace le terme d'humidité absolue, h_a , dans l'équation (4), on arrive à :

$$E = -K_E L \frac{\rho \varepsilon}{p} \frac{\partial e}{\partial Z} \quad (6)$$

dans laquelle : E = flux de chaleur latente

L = chaleur de vaporisation

K_E = constante de proportionnalité de E

$\varepsilon \rho / p$ = constante

$\frac{\partial e}{\partial Z}$ = gradient de pression de vapeur suivant la cote altimétrique.

Cette expression semble convenir pour calculer l'évapotranspiration, E . Cependant, elle comporte une seconde inconnue, K_E . En effet, les autres termes de l'équation (6) sont des valeurs connues et constantes L , ε , ρ et p , et des variables que l'on peut mesurer, e (mesures au psychromètre et/ou de températures sèches et humides en deux points au-dessus du sol ou de la culture). Il faut donc une seconde équation pour connaître E .

Examinons ce que peut nous apporter l'analyse dimensionnelle de A .

4.2 Le flux de chaleur sensible A

Pour obtenir une seconde équation et tenter de réduire le nombre d'inconnues, nous pouvons établir le flux de chaleur sensible, A , de la même manière que celui de chaleur latente.

Le moteur de ce flux A est constitué par le gradient de température suivant la direction verticale Z .

Comme pour le flux de chaleur latente, le flux et le gradient sont directement proportionnels mais de sens opposé. On a, vectoriellement :

$$\bar{A}\alpha - \frac{\partial T}{\partial Z}$$

où : A = flux de chaleur sensible
 α = signe de proportionnalité
 T = température
 Z = cote altimétrique.

L'analyse dimensionnelle montre que, pour homogénéiser les dimensions de part et d'autre de l'équation, il est nécessaire de multiplier le gradient par :

- (a) la chaleur spécifique de l'air à pression constante, C_p ,
- (b) la densité de l'air, ρ ,
- (c) et un coefficient de proportionnalité, K_A .

En effet, l'analyse dimensionnelle permet d'écrire :

$$A\alpha - \frac{\partial T}{\partial Z} \text{ équivalent à } \frac{\text{cal}}{\text{cm}^2 \times \text{min}} \alpha - \frac{\text{°C}}{\text{cm}}$$

$$(a) \quad A\alpha - C_p \frac{\partial T}{\partial Z} \text{ équivalent à } \frac{\text{cal}}{\text{cm}^2 \times \text{min}} \alpha - \frac{\text{cal}}{\text{g}_{\text{air}} \times \text{°C}} \times \frac{\text{°C}}{\text{cm}}$$

$$(b) \quad A\alpha - \rho C_p \frac{\partial T}{\partial Z} \text{ équivalent à } \frac{\text{cal}}{\text{cm}^2 \times \text{min}} \alpha - \frac{\text{g}_{\text{air}}}{\text{cm}^3} \times \frac{\text{cal}}{\text{g}_{\text{air}} \times \text{°C}} \times \frac{\text{°C}}{\text{cm}}$$

$$(c) \quad A = -K_A \rho C_p \frac{\partial T}{\partial Z} \text{ équivalent à } \frac{\text{cal}}{\text{cm}^2 \times \text{min}} = - \frac{\text{cm}^2}{\text{min}} \times \frac{\text{g}_{\text{air}}}{\text{cm}^3} \times \frac{\text{cal}}{\text{g}_{\text{air}} \times \text{°C}} \times \frac{\text{°C}}{\text{cm}}$$

De cette manière, et en considérant les flux uniquement dans la direction verticale, on obtient l'expression suivante pour le flux de chaleur sensible :

$$A = -K_A \rho C_p \frac{dT}{dZ} \quad (7)$$

ce qui avec l'équation (6) :

$$E = -K_E L \frac{\rho \varepsilon}{p} \frac{de}{dZ} \quad (6)$$

nous donne un système de 2 équations à 4 inconnues, A , K_A , E et K_E . A ce stade, nous ne semblons donc pas plus avancés.

Cependant, étant donné que les transferts dus à l'évaporation de l'eau du sol et de la transpiration par les plantes dans l'air sont soumis aux mêmes effets de turbulence, nous pouvons dire que (*hypothèse n°4*) :

$$K_E = K_A = K_M = \text{coefficient de turbulence (cm}^2/\text{min)}$$

Le système des 2 équations (6) et (7) ne possède maintenant plus que les 3 inconnues E , A et K_M .

Pour lever cette indétermination, il faut une troisième équation. Puisque les flux de chaleur latente et sensible se déroulent dans l'air, on peut penser la trouver dans une théorie qui traite de la dynamique de l'air.

Il est naturel que l'on cherche à appliquer à l'analyse de l'évaporation de l'eau du sol et à celle issue de la transpiration végétale, les résultats théoriques obtenus en mécanique des fluides et en aérodynamique, par Prandtl, von Karman et autres, en ce qui concerne les écoulements turbulents (Réménieras, 1980).

5. THÉORIE AÉRODYNAMIQUE

Au sein de la mince couche atmosphérique (10 à 20 km d'épaisseur) qui recouvre le globe, les mouvements de l'air apparaissent pour la plupart parallèles à la surface évaporante.

A partir de cette observation, nous allons supposer (*hypothèse n°5*) que seule la composante horizontale de la vitesse du vent, u , est différente de 0. Dans cette condition, le profil de vitesse moyenne du vent, u , selon une direction horizontale et parallèle à la surface évaporante peut être illustré comme le montre la figure 4.5.

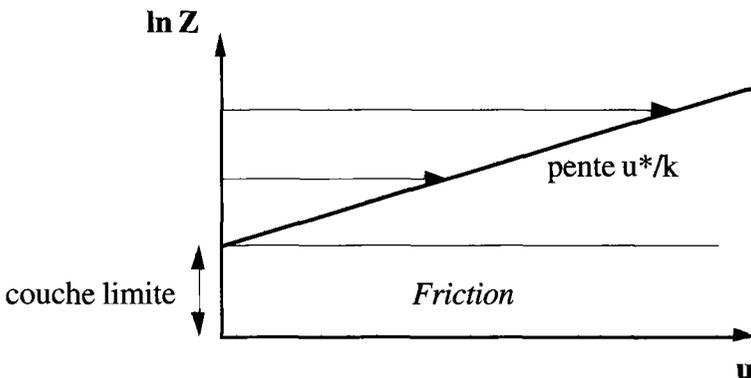


Figure 4.5. Profil de la composante horizontale de la vitesse du vent.

Ce profil de vitesse du vent $u(Z)$ est décrit par la relation aérodynamique suivante :

$$u = \frac{u^*}{k} \ln Z + \text{cte} \quad (8)$$

où : u^* = vitesse de frottement entre couches d'air

$$u^* = (\tau_0/\rho)^{1/2} \quad (9)$$

avec : τ_0 = force de cisaillement entre couches d'air

ρ = densité de l'air

k = constante de von Karman = 0,41.

En supposant la force de cisaillement constante à tous les niveaux de l'écoulement de l'air au-dessus de la couche limite, celle-ci est considérée proportionnelle au gradient de vitesse de l'air suivant la relation ci-après :

$$\tau_0 = K_M \rho \frac{du}{dZ} \quad (10)$$

où : K_M = coefficient de diffusivité turbulente = ku^*Z (11)

du/dZ = gradient vertical de la vitesse moyenne du vent.

La combinaison des équations (9), (10) et (11) donne ainsi :

$$\rho u^{*2} = K_M \rho \frac{du}{dZ} = ku^*Z \rho \frac{du}{dZ} \quad (12)$$

Après séparation des variables, l'intégration aux bornes de deux cotes altimétriques Z_1 et Z_2 auxquelles correspondent les mesures des vitesses du vent u_1 et u_2 :

$$\int_{Z_1}^{Z_2} \frac{dZ}{Z} = \frac{k}{u^*} \int_{u_1}^{u_2} du$$

donne
$$\ln \frac{Z_2}{Z_1} = \frac{k}{u^*} (u_2 - u_1)$$

soit
$$u^* = \frac{k(u_2 - u_1)}{\ln \frac{Z_2}{Z_1}} \quad (13)$$

La vitesse de frottement donnée par l'équation (13) à partir des mesures de 2 anémomètres placés de part et d'autre d'une cote Z dans un profil de vent permet d'ajuster le coefficient de turbulence de l'équation (11) à chaque période de temps pendant laquelle on mesure la vitesse moyenne du vent, soit :

$$K_M = k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\ln \frac{Z_2}{Z_1}} Z \quad (14)$$

On constate ainsi que la théorie de l'aérodynamisme permet de calculer le coefficient de turbulence grâce à l'équation (14), qui est la troisième équation recherchée pour lever l'indétermination entre les équations (6) et (7). L'estimation des flux de chaleur latente (évapotranspiration), E , et sensible, A , est donc réalisable.

6. ESTIMATION DE L'ÉVAPOTRANSPIRATION

Si la quatrième hypothèse ($K_A = K_E = K_M$) est considérée valable, on peut introduire la valeur de K_M , soit l'équation (14), dans l'équation (6), et le flux de chaleur latente devient :

$$E = - \left[L \frac{\rho \mathcal{E}}{p} k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\ln \frac{Z_2}{Z_1}} \right] \frac{Z}{dZ} de \quad (15)$$

Pour simplifier le calcul, désignons par F le terme entre crochet de l'équation (15), soit :

$$F = \left[L \frac{\rho \mathcal{E}}{p} k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\ln \frac{Z_2}{Z_1}} \right] \quad (16)$$

Après séparation des variables, on intègre l'équation (15) entre les mêmes cotes altimétriques Z_1 et Z_2 que celles de l'équation (13) et auxquelles correspondent les pressions de vapeur moyennes e_1 et e_2 mesurées pendant la même période de temps :

$$\int_{Z_1}^{Z_2} \frac{dZ}{Z} = - \frac{F}{E} \int_{e_1}^{e_2} de \quad (17)$$

$$\ln \frac{Z_2}{Z_1} = - \frac{F}{E} (e_2 - e_1)$$

ou

$$\ln \frac{Z_2}{Z_1} = \frac{F}{E} (e_1 - e_2) \quad (18)$$

De la combinaison des équations (16) et (18), on obtient le flux de chaleur latente recherché :

$$E = \left[L \frac{\rho \mathcal{E}}{p} k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\left(\ln \frac{Z_2}{Z_1} \right)^2} \right] (e_1 - e_2) \quad (19)$$

Posant,

$$B = \left[L \frac{\rho \mathcal{E}}{p} k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\left(\ln \frac{Z_2}{Z_1} \right)^2} \right] \quad (20)$$

l'équation (19) s'écrit plus simplement :

$$E = B (e_1 - e_2) \quad (21)$$

où tous les termes sont connus ou peuvent être obtenus par mesure anémométrique et psychrométrique.

Rappelons que le flux de chaleur latente E est équivalent à l'évapotranspiration définie dans l'équation (3). Comme le montre l'équation (21), l'évapotranspiration peut donc être obtenue indépendamment des flux radiatif et de chaleur sensible par

des mesures journalières de vent et de pression de vapeur à deux positions dans le profil aérodynamique au-dessus de la couche limite de la surface évapotranspirante.

De manière analogue, l'équation (7) devient :

$$A = - \left[C_p \rho k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\ln \frac{Z_2}{Z_1}} \right] \frac{Z}{dZ} dT \quad (22)$$

avec :

$$F' = \left[C_p \rho k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\ln \frac{Z_2}{Z_1}} \right] \quad (23)$$

donne, par intégration des variables séparées Z et T :

$$\int_{Z_1}^{Z_2} \frac{dZ}{Z} = - \frac{F'}{A} \int_{T_1}^{T_2} dT$$

$$\ln \frac{Z_2}{Z_1} = - \frac{F'}{E} (T_2 - T_1) = \frac{F'}{E} (T_1 - T_2)$$

le flux de chaleur sensible

$$A = \left[C_p \rho k^2 \frac{(u_2 - u_1)}{\left(\ln \frac{Z_2}{Z_1} \right)^2} \right] (T_1 - T_2) \quad (24)$$

soit encore, en comparant les équations (23) et (16), $F'/F = \gamma$

$$A = \gamma B (T_1 - T_2) \quad (25)$$

où : $\gamma =$ constante psychrométrique $= \frac{p C_p}{L \epsilon}$

$$\gamma \cong \frac{1\,000 \text{ mbar} \times 0,24 \frac{\text{cal}}{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}} \times ^\circ\text{C}}}{590 \frac{\text{cal}}{\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}} \times 0,622}$$

$$\gamma \cong 0,66 \frac{\text{mbar}}{^\circ\text{C}}$$

$$\gamma \cong 0,66 \frac{\text{mbar}}{^\circ\text{C}} \times 0,76 \frac{\text{mmHg}}{\text{mbar}} \cong 0,5 \frac{\text{mmHg}}{^\circ\text{C}}$$

En résumé, les deux principaux termes d'utilisation de l'énergie reçue par radiation peuvent être obtenus par 2 mesures anémométriques et 2 mesures de températures sèches et humides à 2 cotes altimétriques Z_1 et Z_2 caractérisant une cote Z du profil aérodynamique au-dessus de la couche limite étudiée, par le biais des équations :

$$E = B (e_1 - e_2) \quad (21)$$

$$A = \gamma B (T_1 - T_2) \quad (25)$$

7. ÉQUATION COMBINÉE DE PENMAN

En hydrologie, comme dans toute discipline de sciences naturelles, aucun événement ne se répète. Aussi, les mesures doivent être non seulement nombreuses mais surtout continues et souvent portant sur une période de temps très longue (au moins 20 ans) avant que des lois puissent décrire les phénomènes impliqués.

Dans cet ordre d'idées, il n'est pas étonnant que, suite à des difficultés instrumentales, Penman ait combiné les équations (3), (21) et (25) pour reconstituer la continuité de données manquantes de flux de chaleur latente sur la base de l'hypothèse suivante :

“A tout couple de valeur e_1 et T_1 (pression de vapeur-température) à une cote $Z = 0$ où $u = u_1 = 0$ (vitesse moyenne horizontale du vent dans la tranche correspondant à la cote $Z = 0$), est associé un couple de valeur e_1 et h_1 (pression de vapeur-humidité relative).

De même, pour e_2 et T_2 à une cote $Z \neq 0$ où $u = u_2 \neq 0$, est associé un couple de valeur e_2 et h_2 ” (hypothèse n°6).

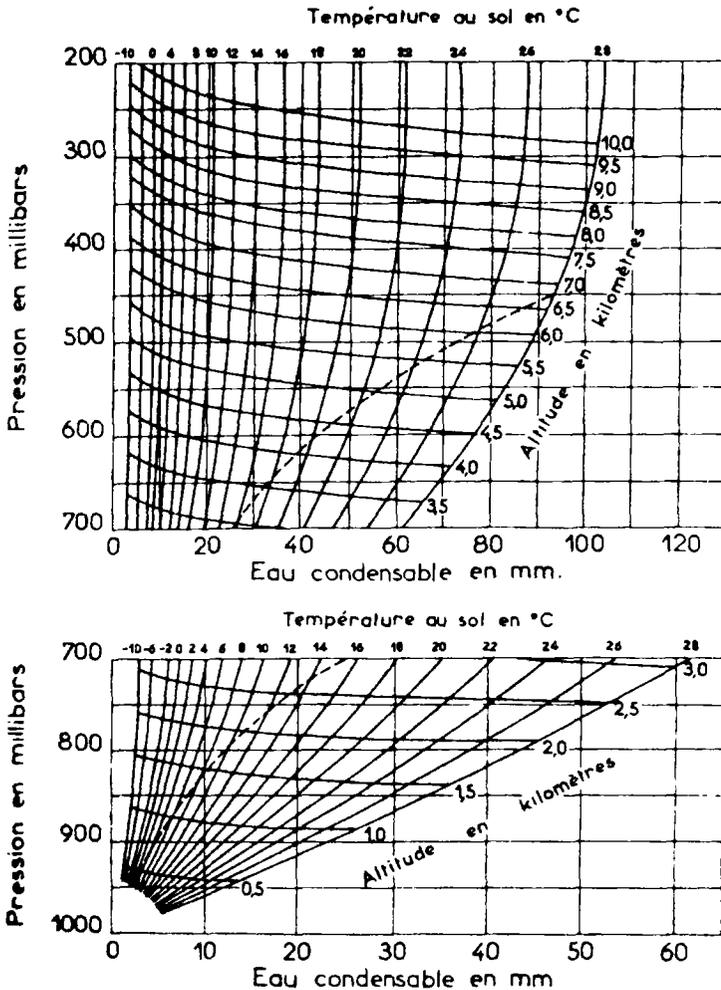


Figure 4.6. Hauteur d'eau condensable en fonction de la température de l'air saturé au sol.

Cette hypothèse n°6 découle directement de l'observation du diagramme thermodynamique (figure 4.6) reliant les grandeurs physiques suivantes :

- la pression de vapeur, e , en millibars,
- la température au sol, T , en °C,
- la cote altimétrique, Z , en kilomètres,
- l'eau condensable, m , en millimètres. Cette dernière peut être exprimée en termes d'humidité absolue à travers la relation :

$$dm = h_a \, dZ$$

Donc, si l'on prend l'équation (25) :

$$A = \gamma B (T_1 - T_2)$$

et sachant que $\Delta = de/dT$, on peut écrire :

$$A = \frac{\gamma B}{\Delta} \left(\frac{e_1 - e_2}{h_1 - h_2} \right) = \frac{\gamma B}{h_1 \Delta} \left[(e_1 - e_2) + e_2 \left(1 - \frac{h_1}{h_2} \right) \right]$$

En substituant $B = E/(e_1 - e_2)$ à partir de l'équation (21) dans le premier terme de droite, on obtient :

$$A = \frac{\gamma E}{h_1 \Delta} - \frac{\gamma B}{h_1 \Delta} e_2 \left(\frac{h_1}{h_2} - 1 \right)$$

$$A = \frac{\gamma E}{h_1 \Delta} - \frac{\gamma E_a}{h_1 \Delta} = \frac{\gamma}{h_1 \Delta} (E - E_a)$$

avec

$$E_a = B e_2 \left(\frac{h_1}{h_2} - 1 \right)$$

Si l'on introduit ceci dans l'équation (3) :

$$A = H - E = \frac{\gamma}{h_1 \Delta} (E - E_a)$$

on élimine A , et on aboutit à l'équation combinée de Penman :

$$E = \frac{\left(\frac{\Delta}{\gamma} \right) H + \frac{E_a}{h_1}}{\frac{\Delta}{\gamma} + \frac{1}{h_1}} \quad (26)$$

En admettant que $h_1 = 1$ (hypothèse n°7) et en choisissant une valeur de la constante psychrométrique γ (0,5 mm de Hg/°C), on arrive à définir une autre forme de l'équation combinée de Penman souvent trouvée dans la littérature, soit :

$$E = \frac{\Delta H + 0,5 E_a}{\Delta + 0,5} \quad (27)$$

8. CONCLUSION

L'évapotranspiration d'un sol nu, ou couvert de végétation, peut être obtenue par simple mesure anémométrique et psychrométrique à partir de l'équation (21). Par ailleurs, les hypothèses formulées au cours de l'analyse menant jusqu'à l'équation combinée de Penman ont permis à la FAO de définir une évapotranspiration standard, ET_0 .

En effet, l'évapotranspiration standard exprimée en millimètre d'eau par jour (mm/j) est définie par la FAO comme étant "le flux d'évapotranspiration d'une surface étendue de gazon vert, ayant une hauteur uniforme de 8 à 15 centimètres, poussant activement, ombrant complètement le sol et ne manquant pas d'eau" (Doorenbos, 1986).

Cette définition qui constitue une valeur de référence est une synthèse des hypothèses utilisées au cours de ce travail, à savoir :

- **Hypothèse n°1.** Lors de l'établissement du bilan radiatif, on tient compte des radiations à ondes courtes qui s'appliquent sur une surface dont la réflectivité est caractérisé par l'albédo. Dans la définition de l'évapotranspiration standard, le fait de spécifier que le *gazon est de couleur verte ombrant complètement le sol*, revient à choisir un albédo constant généralement considéré égal à 0,25. Cette valeur de référence permet la comparaison des résultats entre les méthodes de calcul et les stations expérimentales.

- **Hypothèses n°2 et 3.** Les hypothèses n°2 et 3 concernent le bilan énergétique global. En effet, l'hypothèse n°2 consiste à annuler le terme S , soit le flux d'emmagasinement de la chaleur dans le sol. Elle est basée sur le fait que sur une période de 24 heures, le gain diurne de chaleur du sol annule la perte nocturne. D'où l'obligation d'estimer l'évapotranspiration sur un jour complet, c'est-à-dire des millimètres par jour (mm/j). Si, en outre, la surface est *complètement couverte de gazon*, l'amplitude du flux de chaleur du sol est d'autant moins importante.

L'hypothèse n°3 consiste à négliger le terme M , soit le flux énergétique lié au métabolisme des plantes, et cela du fait que sa grandeur (5 %) est inférieure à la précision avec laquelle on peut estimer actuellement le bilan énergétique global. Pour limiter encore plus l'incidence du métabolisme, on veille à ce que le gazon ne dépasse pas une *hauteur de 8 à 15 centimètres*.

Sur une surface cultivée comme celle décrite dans la définition ci-dessus, l'estimation indépendante des termes restants dans l'équation (2), à savoir, H , le flux d'énergie en provenance des radiations solaire et terrestre, A , le flux de chaleur sensible, et E , le flux de chaleur latente, permet de valider expérimentalement les hypothèses n°2 et 3.

- **Hypothèse n°4.** Selon l'hypothèse n°4, étant donné que les transferts de vapeur dus à l'évaporation de l'eau du sol et de la transpiration par les plantes dans l'air sont supposés soumis aux mêmes effets de turbulence que ceux liés au flux de chaleur sensible de l'air, il a été possible de faire appel à la théorie de l'aérodynamique pour calculer le coefficient de turbulence à partir des seules mesures anémométriques et psychrométriques nécessaires à l'estimation de l'évapotranspiration (équation 21).

Pour que ces transferts de vapeur aient une importance proportionnelle suffisante, il

faut avoir une végétation qui *pousse activement* et donc, qui transpire, ainsi qu'un sol qui dispose d'une *quantité d'eau suffisante*.

• **Hypothèse n°5.** L'hypothèse n°5 stipule que seule la composante horizontale de la vitesse du vent est différente de 0. Cette hypothèse découle d'observations qui ont permis de constater que, dans la mince couche atmosphérique, les mouvements de l'air apparaissent pour la plupart parallèles à la surface évaporante.

C'est pour limiter l'effet de rugosité et avoir une vitesse de surface nulle ($u = u_1 = 0$ et hypothèse n°6) que s'inscrit dans la définition de l'évapotranspiration standard, le besoin d'avoir une végétation ayant une *hauteur uniforme* de 8 à 15 centimètres.

• **Hypothèses n°6 et 7.** L'hypothèse n°6 a été utilisée par Penman pour reconstituer la continuité de ses données manquantes de flux de chaleur latente, à partir du flux radiatif et du flux de chaleur sensible. Elle est à la base de l'équation combinée de Penman.

L'hypothèse n°7 explique la fin de la définition de l' ET_0 , car si la surface de gazon *ne manque pas d'eau*, son humidité relative est maximale et $h_1 = 1$ donne l'équation combinée de Penman sous sa forme la plus simple (équation 27).

Tous les mots impliqués dans la définition de l'évapotranspiration standard trouvent ainsi leur justification à travers les hypothèses de travail.

BIBLIOGRAPHIE

- Doorenbos J. (1986), "Les besoins en eau des cultures", *Bulletin FAO d'irrigation et de drainage*, n°24, FAO, Rome, 198 p.
- Hillel D. (1988), *L'eau et le sol : principes et processus physiques*, Academia, Louvain-la-Neuve, 288 p.
- Musy A. et Soutter M. (1991), *Physique du sol*, Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, 335 p.
- Remenieras G. (1980), *L'hydrologie de l'ingénieur*, Eyrolles, Paris, 456 p.

Chapitre 5

BIOLOGIE DU SOL ET CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES

Claude N. Chiang¹ et Brahim Soudi²

1. Unité AGRO/MBLA, Université catholique de Louvain, Belgique
2. Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc

Sommaire

1. Introduction

2. Les principaux organismes du sol

- 2.1. Les organismes de la faune du sol
- 2.2. Les organismes de la flore du sol

3. Les cycles biogéochimiques de transformations

- 3.1. Le cycle de l'azote
- 3.2. Le cycle du carbone
- 3.3. Le cycle du soufre
- 3.4. Le cycle du phosphore

4. Implications agronomiques et environnementales des cycles du carbone, de l'azote et du phosphore

- 4.1. Lixiviation des nitrates et pollution des eaux
- 4.2. Facteurs influençant la lixiviation des nitrates
- 4.3. Pollution nitrique des eaux souterraines
- 4.4. Phosphore et environnement
- 4.5. Gestion de la matière organique du sol

5. Conclusion

Bibliographie

BIOLOGIE DU SOL ET CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES

1. INTRODUCTION

Le sol est “le produit de l’altération, du remaniement et de l’organisation des couches supérieures de la croûte terrestre sous l’*action de la vie*, de l’atmosphère et des échanges d’énergie qui s’y manifestent” (Aubert et Boulaine, 1967). De ce fait, dans l’étude d’un sol, en dehors des connaissances sur les trois constituants classiques (solide, liquide et gazeux), il faut prendre en compte une partie vivante constituée par les organismes de la flore et de la faune développés dans les “micro-habitats” du sol. Cette partie vivante, dont les réactions sont difficiles à quantifier, joue cependant un rôle essentiel dans la formation d’un sol et dans la détermination de sa “qualité”.

En effet, à court terme, la teneur en éléments que les plantes peuvent assimiler est conditionnée par la libération de composés minéraux de l’azote, du phosphore et du soufre, provenant de la biodégradation de complexes organiques. En plus de ces décompositions, les micro-organismes sont responsables des réactions d’oxydo-réductions, sur des éléments comme le Fe, le S, le NH_4 , etc., modulant ainsi les réserves de ces éléments dans le sol. A toutes ces transformations, on peut ajouter l’action des bactéries et des champignons symbiotiques dans la croissance des légumineuses et autres plantes arbustives.

A plus long terme, l’action des organismes vivants est tout aussi importante. Ainsi, par des modifications du pH de la solution du sol, à travers des réactions d’acidification, les micro-organismes contribuent à l’altération des roches, alimentant ainsi le sol en particules grossières et fines. Par des synthèses de nouvelles formes de matière organique, plus résistantes à la dégradation, les organismes vivants participent à la reconstitution des réserves organiques du sol. Ces réserves de néo-formation, les substances humiques, tout en stabilisant et améliorant les agrégats, modifient les propriétés physico-chimiques d’un sol, ce qui permet la formation de nouvelles structures. En plus donc de la fertilité, la formation d’un sol est aussi sous la dépendance de l’activité biologique (figure 5.1).

En dehors de leurs actions bénéfiques dans un contexte agricole, les organismes vivants du sol participent, de manière déterminante, à la dégradation des déchets multiples épandus sur le sol. Ces résidus vont des plus connus, comme les résidus de cultures, le fumier de ferme et le lisier des élevages industriels, aux plus complexes, comme les composts d’ordures ménagères, les boues des stations d’épuration d’eau et les sous-produits des industries. Là aussi, ils interviennent pour dégrader, absorber, recycler et filtrer une partie importante de ces déchets.

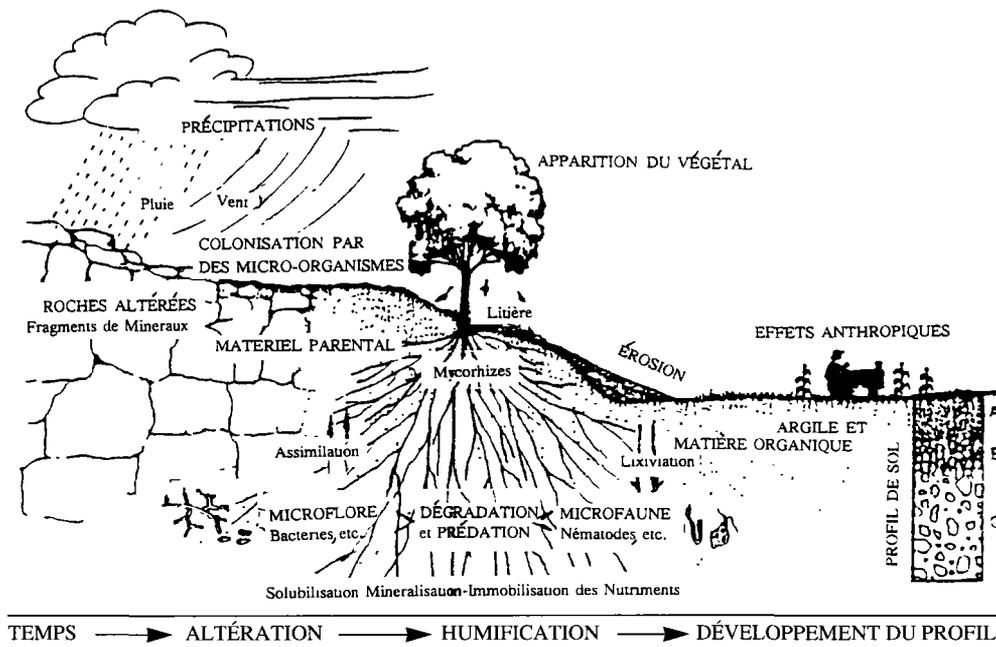


Figure 5.1. Illustration de l'activité biologique, y compris l'action humaine, ainsi que de l'action des facteurs climatiques, sur le matériel parental, conduisant à la formation du "sol".

Source : adapté de Paul E.A. and Clark F.E. (eds) (1989), *Soil Microbiology and Biochemistry*, Academic Press, San Diego, New York, Berkeley, p. 12.

Des divers exemples présentés plus haut, on voit que les organismes vivants interviennent non seulement dans l'alimentation des plantes et dans la formation du sol, mais jouent un rôle prépondérant dans le maintien de la qualité de l'environnement. C'est pourquoi l'étude d'un sol, basée sur l'examen de ses propriétés physiques, chimiques et/ou minéralogiques, doit être complétée par une étude biologique, et plus particulièrement par un examen plus détaillé des organismes et des micro-organismes qui y vivent, ainsi que des transformations dont ils sont les principaux agents.

Étant donné l'existence d'importants ouvrages récents en langue française traitant des sols dans leur dimension physico-chimique et minéralogique (par exemple : Chamayoux et Legros, 1989 ; Morel, 1989 ; Bonneau et Souchier, 1994), ce chapitre traitera essentiellement des développements classiques et récents relatifs à la biologie du sol. Une attention particulière est consacrée aux cycles biogéochimiques dont la connaissance est indispensable pour élaborer une pratique rationnelle de la fertilisation des cultures, plus particulièrement en ce qui concerne la gestion du cycle de l'azote.

Le but de la biologie du sol est précisément d'analyser les différentes actions des organismes sur les constituants du sol, sur les plantes, et les interactions existant entre les différentes communautés microbiennes. Elle a en outre pour objet l'étude des effets des facteurs abiotiques, tels que la température, l'humidité et l'aération etc., sur l'ensemble des transformations. Ces diverses actions/interactions sont schématisées dans la figure 5.2. L'examen de ce schéma permet de retrouver le concept fondamental de l'écologie qui peut s'énoncer de la manière suivante : dans un écosystème donné, les êtres vivants sont responsables de la modification des caractéristiques de l'environnement, mais réciproquement, ces êtres sont sous la dépendance directe des variations des facteurs de cet environnement.

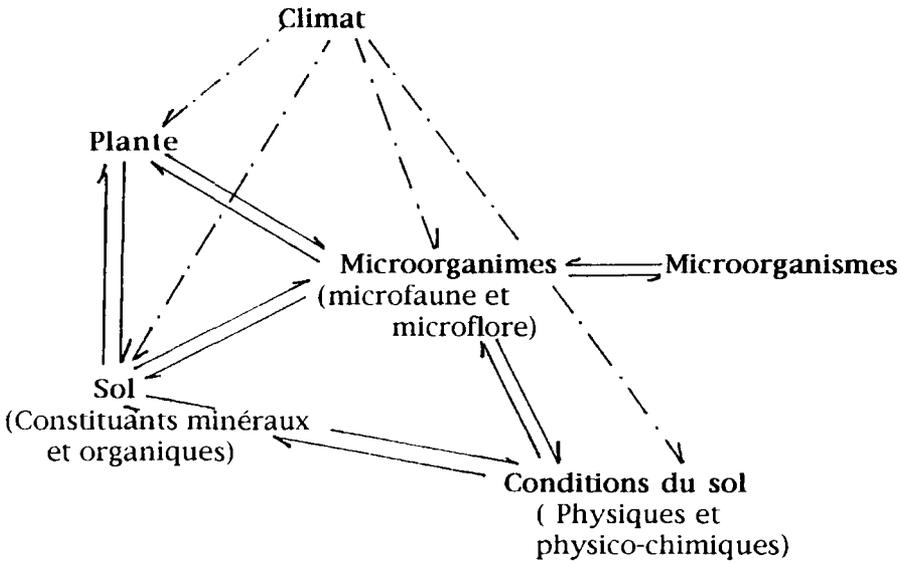


Figure 5.2. Interactions entre micro-organismes du sol et les divers constituants de l'écosystème sol-plante, sous l'influence des facteurs du climat et des conditions du sol.

Source : adapté de Dommergues Y. (1968), *La Biologie des sols*, coll "Que sais-je ?", PUF, Paris, p 6

2. LES PRINCIPAUX ORGANISMES DU SOL

La partie vivante du sol est constituée par des organismes appartenant aussi bien au règne animal que végétal. Cependant, comparée aux constituants solides et liquides, elle apparaît plus hétérogène et plus complexe.

On peut se faire une idée de cette hétérogénéité en songeant au nombre de microhabitats délimités par les agrégats et micro-agrégats du sol, ainsi qu'aux multiples substrats nutritifs qui s'y trouvent.

Quant à la complexité de cet ensemble, elle est surtout liée aux caractères cosmopolites et ubiquistes de ces populations. C'est pourquoi il est souvent difficile d'isoler et/ou de restituer l'action d'un individu dans son cadre naturel. L'étude des activités s'attachera donc plus à examiner des fonctions plus globales qui sont le fait d'un ensemble d'organismes souvent très différents.

Dans ce qui suit, une présentation succincte des grandes communautés d'organismes qui vivent dans le sol, et par le sol, sera faite. Cette présentation doit être considérée plus comme un inventaire rapide que comme une étude systématique.

2.1. Les organismes de la faune du sol

Le tableau 5.1. présente les organismes de la faune les plus souvent rencontrés dans les sols. A ces populations on aurait pu ajouter les petits mammifères rongeurs ou insectivores, mais cela nous éloignerait des préoccupations des biologistes et des microbiologistes du sol.

Tableau 5.1. La faune du sol classée selon la taille des organismes.

Taille	Exemples d'organismes représentatifs	Appellation
> 2 mm	<ul style="list-style-type: none"> • Larves de coléoptères et de diptères • Diplopodes et isopodes • Enchytreides (vers blancs) • Lombricides 	Macrofaune
de 0,2 mm à 2 mm	<ul style="list-style-type: none"> • Nématodes • Collemboles • Acariens 	Mésafaune
< 0,2 mm	<ul style="list-style-type: none"> • Protozoaires¹ Amibes Ciliés Flagellés 	Microfaune

¹ Classés ici dans la faune du fait de leur mobilité et de leur incapacité à la photosynthèse (excepté les *Euglena*)

Le regroupement par la taille des organismes, est surtout réalisé dans un but pratique, car il n'est pas rare de trouver des animaux d'un groupe aussi bien dans la mésofaune que dans la macrofaune. C'est le cas notamment des arthropodes qui sont aussi divisés en micro et macro-arthropodes.

2.1.1. Quantités et distribution

Le dénombrement des animaux rencontrés par mètre carré dans un sol de prairie d'Europe montre qu'en termes de composition les plus nombreux sont représentés par les nématodes (120 millions), suivis par les arthropodes qui sont en un plus grand nombre d'espèces parmi lesquelles les acariens sont les plus nombreux. Ces faits sont observés de manière assez courante dans les sols tempérés. Il va sans dire que les chiffres varient d'un sol à un autre, d'une saison à une autre, et bien souvent, dans un même sol, d'un point d'observation à un autre. De plus, suivant les méthodes d'estimation, des différences importantes dans les résultats peuvent être rencontrées. C'est pourquoi, au lieu du nombre d'organismes par mètre carré il est plus intéressant de connaître leur biomasse, c'est-à-dire le poids en organismes vivants par unité de surface. Cette quantification permet en outre une estimation de la quantité de matière organique due aux organismes vivants dans un sol.

Ainsi, en termes de biomasse globale, dans un sol forestier tempéré, on a trouvé 96 g/m², soit 960 kg/ha. Cette biomasse reste cependant inférieure à celle des micro-organismes tels que les bactéries ou les microchampignons, qui peut atteindre des valeurs de 7 à 10 t/ha.

Quant à la distribution de ces animaux dans le sol, on les trouve surtout dans les couches superficielles de 10 à 15 cm. Toutefois, les espèces fouisseuses peuvent s'enfoncer jusqu'à 2 m et plus. C'est le cas des vers de terre et de certains nématodes.

2.1.2. Besoins nutritionnels et activité des populations principales

Dans ce qui suit, une description succincte des besoins nutritionnels des organismes et par voie de conséquence de leurs activités de transformation sera faite, en nous limitant aux plus importants en nombre ou en action sur les propriétés du sol.

• **Les animaux faisant partie des arthropodes.** Ces animaux sont les plus représentés, en termes d'espèces dans le sols. Parmi eux, les plus répandus sont les acariens et les collemboles.

Les **acariens** sont surtout nombreux sur les litières et se présentent comme des "prédateurs" en se nourrissant de microchampignons et de bactéries. De ce fait, ils interviennent dans la chaîne de décomposition de la matière organique, en agissant sur le nombre des agents principaux. Subsidiairement ils jouent aussi un rôle important dans la réduction mécanique des débris végétaux et dans leur transport.

Les **collemboles** constituent la seconde population en nombre, parmi les arthropodes. Ce sont surtout des saprophytes et ils contribuent de manière importante à la décomposition des résidus de végétaux en les fractionnant finement.

Quant aux autres arthropodes du sol, notamment les **diplopedes**, et certains ordres d'insectes tels que les **diptères**, les **coléoptères** et les **hyménotères** (fourmis), ils sont en nombre beaucoup plus restreint, mais jouent cependant un rôle non négligeable dans la décomposition mécanique des débris organiques, produisant ainsi un substrat beaucoup plus facile à transformer par les micro-organismes du sol.

Un mot cependant des **termites** qui font partie des **isoptères** et que l'on rencontre dans la plupart des sols intertropicaux. Ce sont des organismes qui jouent un rôle actif dans la fertilité physique et chimique des sols en régions équatoriales et tropicales. Ce rôle est rendu possible par leur nombre (2 millions/termitière), mais aussi par l'étendue de leur activité. En effet, ils mélangent et transportent la matière organique dans les horizons du sol, tout en étendant cette activité dans l'espace (exemple de rayon d'action : 6 000 m²) où ils contribuent à décomposer de larges quantités de matières organiques, notamment de la cellulose.

• **Les animaux, autres que les arthropodes, les plus importants.** Parmi ces animaux, il faut citer les **annélides**, notamment les vers de terre qui participent directement à des transformations physiques et physico-chimiques dans les sols. En se nourrissant de débris végétaux qu'ils ingèrent mélangés à la terre, ils contribuent à mélanger des micro-organismes avec les débris végétaux prédigérés. D'autre part, ils entraînent aussi les matières organiques de la surface du sol dans des galeries profondes, pour les rejeter ensuite sous forme de turricules (leurs excréments) à la surface. Ces rejets constituent des agrégats riches en matière organique humifiée et de ce fait sont plus stables. C'est dans ces deux activités, formation d'agrégats "riches" et stables, ainsi que dans la construction de galeries, que les vers de terre contribuent à l'amélioration du drainage et de l'aération des sols.

En dehors des annélides, les **nématodes** constituent le groupe le plus nombreux et le plus ubiquiste des animaux du sol. Du point de vue nutritionnel, certains sont phytophages et causent ainsi d'importants dégâts dans les parties souterraines des plantes. Par contre, dans la majorité ils sont des mycophages ou des bactériophages, ils contribuent ainsi à une régulation des populations microbiennes des sols.

2.2. Les organismes de la flore du sol

A côté de la végétation, développée en surface du sol, une multitude d'organismes microscopiques appartenant aussi à la flore se rencontre pratiquement dans tous les échantillons de sol. Caractérisée par sa diversité et son nombre, cette population se

compose principalement des bactéries, des microchampignons, des actinomycètes, des algues et des protozoaires (tableau 5.2).

Tableau 5.2. Numération des micro-organismes dans un sol de la rhizosphère d'un blé de printemps et dans le sol voisin servant de témoin.

Micro-organismes	Sol de la rhizosphère	Sol témoin
Bactéries	$1\,200 \times 10^6$	53×10^6
Actinomycètes	46×10^6	7×10^6
Champignons	12×10^5	1×10^5
Protozoaires	24×10^2	10×10^2
Algues	5×10^3	27×10^3
Groupes physiologiques des bactéries		
Ammonifiants	500×10^6	4×10^6
Producteurs de gaz	39×10^4	3×10^4
Anaérobies	12×10^6	6×10^6
Dénitrifiants	126×10^6	1×10^5
Cellulolytiques		
aérobies	7×10^5	1×10^5
anaérobies	9×10^3	3×10^3
Azotobacters	$< 1\,000$	$< 1\,000$
Autres bactéries		
Sporulantes	930×10^3	575×10^3
Type " <i>Radiobacters</i> "	17×10^6	1×10^4

Source : d'après Gray T.R. and Williams S.T. (1971), in *Elements of Microbiology*, Pelczar M.J., Jr. and Chan E.C.S. (eds) (1981), McGraw-Hill, New York, p. 587.

Comme pour les populations de la microfaune, certains de ces micro-organismes peuvent jouer un rôle néfaste sur la végétation comme pathogènes, d'autres au contraire sont essentiels dans la production des composés nutritifs nécessaires à la croissance des plantes. Dans les paragraphes suivants, nous nous attacherons plus particulièrement à décrire les caractéristiques générales des populations les plus importantes.

2.2.1 Les bactéries

Ces micro-organismes constituent le groupe le plus important en nombre, alors qu'ils sont les plus petits en taille. En effet, ils ne dépassent que rarement 0,5 à 1 μm en diamètre et 2 μm en longueur. Cependant, ils jouent un rôle primordial dans les transformations multiples et complexes des constituants organiques et minéraux du sol.

• **Classification.** En termes de classification, on a tenté de les regrouper sur des critères *morphologiques*, d'après les observations en microscopie directe. On obtient ainsi :

- les cocci de 0,5 μm de diamètre ;
- les bâtonnets de 0,5 μm de diamètre avec 1 à 3 μm de longueur ;
- les vibrions qui sont des bâtonnets incurvés ;
- les bâtonnets ramifiés, longs, ou fins, avec moins de 0,5 μm de diamètre ;

A ces formes et dimensions différentes, la capacité de former des spores, cas des *Bacillus* et des *Clostridium*, a aussi été prise comme critère de distinction.

Cependant, cette classification morphologique souffre d'une assez grande variabilité. Suivant les conditions du milieu, la même bactérie peut prendre des formes

différentes. C'est pourquoi, d'autres regroupements, basés sur les critères *nutritionnels et physiologiques*, ont été tentés. Ces derniers critères offrent respectivement l'avantage de préciser, quelque peu, les besoins en constituants nutritifs et le type de transformation(s) qu'une, ou un groupe de bactéries, peut assurer.

Ainsi sur le plan *nutritionnel*, les bactéries, comme les autres micro-organismes, sont divisées en deux grandes catégories :

- les bactéries **autotrophes**, capables de se développer à partir d'un milieu purement minéral, en utilisant le CO₂ comme seule source de carbone ;
- les bactéries **hétérotrophes** qui se développent sur des milieux organiques, contenant des composés plus ou moins complexes.

Cette classification simple a été affinée par la suite, en définissant la source principale d'énergie utilisée et la nature du donneur d'électrons qui peut être un composé organique ou minéral. Ce qui donne les groupes suivants :

- les **photo-lithotrophes**, bactéries qui utilisent l'énergie des radiations lumineuses et des composés minéraux comme donneurs d'électrons. C'est le cas des bactéries photosynthétiques qui utilisent des sulfures comme donneurs d'électrons ;
- les **photo-organotrophes**, bactéries photosynthétiques qui utilisent des composés organiques tels que l'acide acétique, comme donneurs d'électrons ;
- les **chimio-lithotrophes**, bactéries qui utilisent l'énergie dégagée par les réactions d'oxydo-réduction et des composés minéraux spécifiques comme donneurs d'électrons, tels que l'ammonium, le sulfure, le fer ferreux ou l'hydrogène gazeux. Ce sont des autotrophes typiques ;
- les **chimio-organotrophes**, la source d'énergie est une réaction d'oxydo-réduction organique et le donneur d'électron aussi. Ce sont des hétérotrophes typiques.

• **Distribution et importance de la biomasse.** Les populations bactériennes se distribuent dans le sol suivant la distribution de la matière organique. Ceci en raison du caractère chimio-organotrophe de la majorité des bactéries. Ainsi, c'est sous couvert forestier et en présence d'une matière organique facilement décomposable que l'on a dénombré les populations les plus importantes. De même au contact des racines de plantes et se nourrissant de leurs exudats, les bactéries sont plus nombreuses que dans le sol avoisinant.

L'importance des populations bactériennes peut être estimée à partir des méthodes classiques de numération utilisées en microbiologie. C'est-à-dire les numérations de bactéries par microscopie directe, les comptages de colonies formées sur un milieu solide après inoculation avec une suspension diluée de sol, ou l'examen de la croissance dans des tubes de milieu liquide inoculé de la même manière. Les populations ainsi comptabilisées à partir des deux dernières méthodes, vont de 10⁶ à 10⁸/g de sol, avec dans certains cas exceptionnels, 10¹⁰/g.

Cependant, en fonction des milieux artificiels employés, seules les bactéries capables de se développer sur ces milieux sont comptabilisées. Ainsi, en règle générale, c'est une sous-estimation des populations qui est réalisée. De ce fait, grâce à l'amélioration des méthodes biocidales, l'importance des populations microbiennes est évaluée préférentiellement à partir de leur biomasse, c'est-à-dire la masse des micro-organismes vivants par unité de poids ou de surface de sol. Des biomasses

de l'ordre de 2t/ha dans les sols "pauvres" et de 7t/ha à 10t/ha dans les sols "riches", ont ainsi été mesurées.

Tableau 5.3. Classification nutritionnelle des micro-organismes, sur la base de la source d'énergie et de la nature du donneur d'électron¹.

	Donneur d'électrons minéral Lithotrophes	Donneur d'électrons organique Organotrophes
Énergie électromagnétique Phototrophes	Photolithotrophes Plantes vertes Algues Bactéries sulfureuses pourpres (Thiorhodacées) Bactéries sulfureuses vertes (Chlorobatiariacées) <i>Exemple</i> Réaction de photosynthèse $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ (le donneur d'électrons est H_2O)	Photo-organotrophes Bactéries pourpres non sulfureuses (Athiorhodacées)
Énergie chimique Chimiotrophes	Chimiolithotrophes Bactéries nitrifiantes Bactéries sulfo-oxydantes Ferrobactéries Bactéries hydrogène-oxydantes <i>Exemple.</i> Réaction de nitrification $\text{NH}_4^+ + \frac{3}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O} + 2 \text{H}^+$ (le donneur d'électrons est NH_4^+ ; l'accepteur d'électrons est O_2)	Chimio-organotrophes Animaux Végétaux non chlorophylliens Micro-organismes hétérotrophes <i>Réaction générale :</i> $\text{DH}_2 + \text{A} \rightarrow \text{D} + \text{AH}_2$ (DH_2 et D sont les états initial et final du donneur d'électrons organique, A et AH_2 sont les formes oxydée et réduite de l'accepteur d'électrons)

1. Suivant la nature des composés accepteurs d'électrons, on a les réactions suivantes

- respiration : l'oxygène est l'accepteur final d'électrons,
- respiration anaérobie : l'accepteur final est le nitrate, le sulfate... ,
- fermentation : l'accepteur final est un composé organique.

Source : selon Dommergues Y. et Mangenot F. (eds) (1970), *Écologie microbienne des sols*, Masson, Paris, p. 15.

Le tableau 5.3. illustre de manière synthétique ces divers groupes d'organismes. Pour les bactéries chimio-organotrophes, en outre, des milieux de cultures qui vont des plus simples aux plus complexes ont été testés. Ces bactéries peuvent ainsi se développer sur :

- un milieu de base contenant du sucre, de l'azote minéral et des sels minéraux ;
- un milieu de base plus des acides aminés ;
- un milieu contenant à la fois des acides aminés et des facteurs de croissance (vitamines B) ;
- un milieu constitué par un extrait de sol ;
- un milieu constitué par un extrait de levure ;
- un milieu composé par le mélange des deux derniers extraits.

Ces tests de cultures ont permis de mieux connaître les pouvoirs de synthèse, très différents, des chimio-organotrophes.

Sur la base des critères *physiologiques*, ou *écologiques*, plus illustratifs des transformations du sol, on a regroupé des bactéries, quelquefois très différentes, mais

capables d'une même biodégradation ou de biosynthèse à partir d'un substrat déterminé. On trouve, par exemple, dans le sol :

- les ammonifiants qui représentent un groupe capable de transformer les composés organiques azotés jusqu'au stade de l'ammonium ;
- les fixateurs libres d'azote qui sont des bactéries hétérotrophes, capables de se multiplier dans un sol en satisfaisant leur besoin en azote par une fixation libre du N atmosphérique ;
- les sulfo-oxydants qui regroupent les bactéries capables d'oxyder le soufre et les sulfures jusqu'au stade du sulfate.

2.2.2. Les actinomycètes

Ces micro-organismes sont reliés morphologiquement aux micro-champignons du sol par leur formation mycélienne. Cependant, l'examen de leurs constituants cellulaires montre qu'ils se rapprochent plus des bactéries que des champignons. En effet, leur appareil nucléaire est primitif. Leurs parois cellulaires sont composées, comme chez les bactéries, de sucres, d'amino-sucres et d'acides aminés. Tandis que chez les champignons, ces parois sont surtout constituées de chitine et de cellulose. En outre, le diamètre des filaments d'actinomycètes qui est de l'ordre de 1 à 1,5 μm se rapproche plus de la taille d'une bactérie en bâtonnet que de celle d'un filament de champignon.

Bien que la plupart des actinomycètes soient d'origine tellurique, les genres les plus connus et les plus représentés sont le genre *Streptomyces*, 70 à 90 % de l'ensemble des actinomycètes du sol, suivi du genre *Nocardia*. Malgré leur quantité plus restreinte, comparée à celle des bactéries, quelque dix fois moins, les actinomycètes jouent un rôle particulièrement important dans la transformation des composés organiques difficilement dégradables par les autres micro-organismes.

L'intérêt des chercheurs s'est aussi porté sur leur capacité de produire des antibiotiques, et des vitamines. Quelque 500 antibiotiques ont été isolés à partir des actinomycètes, dont les plus connus sont la streptomycine, l'auréomycine, la terramycine et la néomycine.

2.2.3. Les champignons

Les champignons du sol ou plus précisément les microchampignons du sol constituent une population caractérisée par une biomasse égale, sinon supérieure à celle des bactéries. Les milieux gélosés employés pour leur étude sont limités par le fait qu'ils favorisent plus les espèces sporulantes, et font penser de ce fait qu'il existe encore des espèces non connues dans le sol.

Ce sont des protistes eucariotes qui se présentent morphologiquement en organismes filamenteux. Ces filaments, ou hyphes, sont communément cloisonnés et forment le mycélium qui donne dans les cultures sur milieu solide un aspect cotonneux aux colonies.

En termes d'importance, la population fongique dans le sol peut atteindre de manière courante des biomasses de 100 à 1 000 kg/ha, bien que dans les comptages de populations microbiennes sur milieu gélosé, les champignons apparaissent souvent en nombre inférieur à celui des bactéries.

Comme pour ces dernières, la distribution des champignons suit celle des substances

organiques du sol. Ce sont des chimio-organotrophes principalement. Dans les populations du sol on trouve des champignons parasites, agents pathogènes des plantes ou des animaux et de nombreux saprophytes. Cependant, il existe aussi des champignons symbiotiques capables de favoriser la croissance des végétaux par la formation d'associations plante-champignon appelées **mycorhizes** (voir chapitre 11).

2.2.4. Les algues

Ce sont des micro-organismes aquatiques et photosynthétiques, que l'on rencontre dans les sols inondés, notamment dans les rizières. Cependant, il est vraisemblable que les algues telles que les algues vertes et algues bleues, ainsi que certaines diatomées, soient capables de se développer dans des sols suffisamment humides.

Du point de vue de leur importance quantitative, leur biomasse peut aller de quelques kg/ha à des centaines de kg/ha contribuant ainsi à un appoint en matière organique, notamment sous forme d'azote organique. On les rencontre surtout dans l'horizon de surface, là où la captation des rayons lumineux est encore possible.

2.2.5. Les protozoaires

Bien que classés dans le règne animal, en raison de leur mobilité et de leur incapacité à la photosynthèse (excepté les *Euglena*), les protozoaires sont des protistes eucaryotes, semblables aux champignons et aux algues.

D'une manière générale, ce sont des organismes aquatiques, bien qu'un nombre non négligeable puisse se développer normalement dans les sols et constitue ainsi une partie de sa biomasse.

Les trois classes principales rencontrées dans le sol sont : la classe des *Sarcodina*, ou rhizopodes, représentée par les amibes et les testacés ; la classe des *Mastigophora*, ou flagellés, enfin la classe des *Ciliophora*, ou ciliés.

Du point de vue nutritionnel, on distingue les protozoaires saprophytes qui se nourrissent de substances organiques solubles, des protozoaires holozoïques qui ingèrent les particules solides notamment les bactéries, les levures, voire même d'autres protozoaires. Dans le sol, les protozoaires se distribuent suivant la répartition d'autres micro-organismes, notamment celle des bactéries qui constituent un substrat pour bien des espèces. Leur importance numérique reste faible. Ainsi, on rencontre des populations de l'ordre de 10^3 à 10^5 unités par gramme de sol, soit des biomasses qui vont de 5 à 10 kg/ha.

2.2.6. Les virus

Les virus sont des organismes non cellulaires. Ils ne sont pas les habitants normaux du sol, car ce sont des parasites intracellulaires stricts des animaux et des végétaux. Cependant, amenés dans le sol après la mort de ces derniers, ils peuvent s'y conserver pendant des périodes prolongées.

Les microbiologistes du sol ont été surtout intéressés par les virus intervenant dans l'équilibre des populations microbiennes, notamment les parasites des bactéries, des actinomycètes et des cyanophycées, respectivement les batériophages, les actinophages et les cyanophages.

3. LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DE TRANSFORMATION

Dans le sol, le rôle le plus important joué par les micro-organismes est d'assurer les transformations de divers constituants chimiques en produisant des composés assimilables par la plante, ou à l'inverse en incorporant certains éléments minéraux dans des constituants cellulaires et dans des substances organiques nouvelles.

Au cours de ces transformations, un nombre non négligeable de changements en produits a lieu, suite à l'intervention d'un groupe de micro-organismes, ou d'un micro-organisme spécifique. Ces divers changements, ou ces séquences de transformations, peuvent être présentés comme un processus cyclique qui débute par une série de réactions métaboliques assurées par un groupe de micro-organismes qui amènent un élément de l'état minéral vers l'état organique. Ensuite, ces substances organiques nouvellement formées sont biodégradées à leur tour par un autre groupe de micro-organismes, conduisant à la production de composés minéraux. Le processus peut alors recommencer à nouveau.

Ces transformations sont définies comme des **cycles biogéochimiques de transformations**. Bio, car ce sont des organismes vivants qui sont les agents principaux. Géo, car elles ont lieu dans le sol. Les transformations de composés carbonés, azotés, phosphorés et soufrés sont ainsi décrites par des cycles biogéochimiques. Parmi eux, celui qui a fait l'objet d'études détaillées est le cycle de l'azote.

3.1. Le cycle de l'azote

3.1.1. Description du cycle

Du fait de son rôle dans la croissance des plantes, le cycle de l'azote a attiré, et attire encore, le plus d'attention des microbiologistes et des chercheurs du domaine agricole. Les diverses séquences de transformation sont résumées dans la figure 5.3.

Ainsi partant de l'azote atmosphérique N_2 , les différentes étapes de transformation sont les suivantes :

- Fixation de l'azote gazeux. Cette fixation est le fait de bactéries symbiotiques ou de bactéries fixatrices libres d'azote. Le tableau 5.4. donne quelques exemples de bactéries capables d'assurer cette fonction. Le résultat principal de ces fixations est l'incorporation de l'azote élémentaire dans les cellules des végétaux ou des micro-organismes.
- Formation de tissus végétaux et animaux. De la fixation d'azote, notamment symbiotique, une formation de tissus végétal a lieu. Elle sera par la suite consommée par des animaux herbivores qui vont l'utiliser pour la production de tissus animaux. Ces herbivores à leur tour seront consommés par les carnivores qui produiront d'autres tissus.
- Production de déchets organiques. Les plantes, par les racines, tiges et feuilles, et pour une part moindre les animaux, par les déjections et/ou les cadavres, seront les principaux producteurs de ces déchets.
- Dégradation des déchets organiques. Les déchets provenant de la séquence précédente, sous l'action des organismes de la microfaune et de la microflore sont dégradés en des composés organiques qui n'ont plus de formes particulières. Le résultat principal est la formation de la **matière organique du sol**, au sens pédologique du

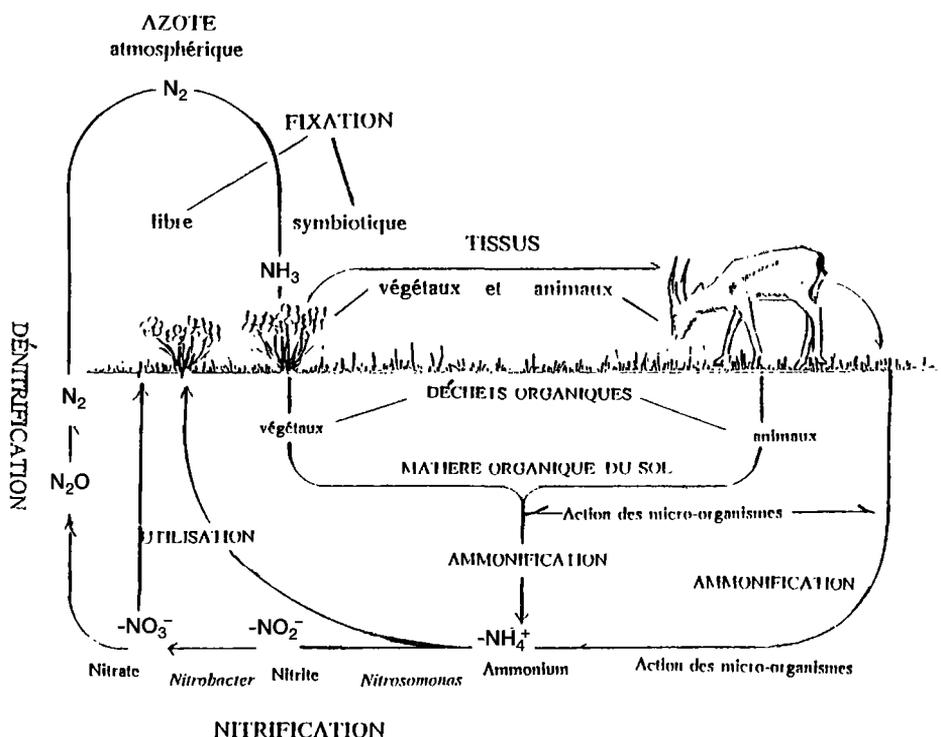


Figure 5.3. Cycle simplifié de l'azote.

Source : adapté de Alcamo I.E. (1987), *Fundamentals of Microbiology*, Benjamin/Cummings Pub. Compagny, Menlo Park, California, USA, p. 842.

terme, c'est-à-dire une substance organique, d'origine animale et surtout végétale, qui n'a plus de forme reconnaissable, et qui est dosée dans un échantillon de sol tamisé à 0,5 mm.

- **Ammonification.** Cette séquence de transformations de la matière organique azotée en matière minérale est assurée par un ensemble de micro-organismes aussi bien aérobies qu'anaérobies. On l'appelle aussi la **minéralisation de l'azote**. Le résultat est la production de l'ammonium ou l'azote ammoniacal, noté N-NH_4^+ .

- **Nitrification.** Elle consiste en la conversion de l'ammonium en nitrate, en passant par la formation intermédiaire du nitrite. Les principales bactéries capables d'assurer cette conversion sont des chimio-lithotrophes (autotrophes typiques) et aérobies obligatoires (tableau 5.5).

Les deux étapes de transformation sont illustrées par les réactions suivantes :

– Les bactéries nitreuses telles que *Nitrosomonas* vont transformer l'ammonium en nitrite suivant la réaction :



– Les bactéries nitriques comme *Nitrobacter* transformeront ensuite les nitrites en nitrate suivant la réaction :



7. Dénitrification. Cette transformation est la conversion en milieu anaérobie de l'azote nitrique, et éventuellement nitreux, en gaz azotés N_2O et N_2 , ce qui boucle le cycle. L'équation générale de transformation est la suivante :

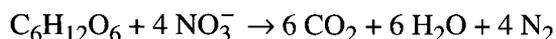


Tableau 5.4. Bactéries fixatrices de l'azote atmosphérique.

Type de fixation	Phototrophes	Chimiotrophes
Fixation libre aérobie	Cyanobactéries	Groupe d' <i>Azotobacter</i> <i>Mycobacterium</i> Oxydants de méthane <i>Thiobacillus</i>
Fixation libre anaérobie	Cyanobactéries Bactéries pourpres Bactéries vertes	<i>Clostridium</i> <i>Klebsiella</i> <i>Bacillus</i> <i>Desulfovibrio</i> <i>Desulfotomaculum</i> Bactéries méthanogènes
Symbiotique aérobie	Cyanobactéries (+ champignons, fougères)	<i>Rhizobium</i> (+ légumineuses) <i>Azospirillum</i> (+ graminées) <i>Frankia</i> (+ aulne)
Symbiotique anaérobie	Inconnu	<i>Citrobacter</i> (+ termites)

Source : d'après Stanier et al. (1986), *The Microbial World*, Prentice-Hall, Engelwood Cliffs, New Jersey, 5^e édition, p. 551

Tableau 5.5. Liste des bactéries chimiolithotrophes responsables de la nitrification.

Genres	Espèces	Habitat
Oxydants d'ammonium en nitrite		
<i>Nitrosomonas</i>	<i>europaea</i>	Sol, eau, effluent urbain
<i>Nitrospira</i>	<i>briensis</i>	Sol
<i>Nitrosococcus</i>	<i>nitrosus</i>	Mer
	<i>oceanus</i>	Mer
	<i>mobilis</i>	Sol
<i>Nitrosovibrio</i>	<i>tenuis</i>	Sol
Oxydants de nitrite en nitrate		
<i>Nitrobacter</i>	<i>winogradskyi</i>	Sol
	(<i>agilis</i>) ¹	Sol, eau
<i>Nitrospira</i>	<i>gracilis</i>	Mer
<i>Nitrococcus</i>	<i>mobilis</i>	Mer

1. *N. winogradskyi* comprenait, avant la 8^e édition, deux sérotypes, l'un d'eux était référé comme *N. agilis*.

Source : synthèse réalisée à partir de *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*, 8^e édition (1974) par Paul E.A. and Clark F.E. (eds) (1989), *op. cit.*, p. 141.

Il s'agit d'une réaction de transformation qui est le fait des chimio-organotrophes, cas de la majorité des micro-organismes dénitrificateurs. Cependant, il faut signaler les dénitrifications assurées par des bactéries chimiolithotrophes comme le *Thiobacillus dénitrificans* qui oxyde le soufre en utilisant le nitrate comme accepteur d'électrons, ou comme *Micrococcus dénitrificans*, un autotrophe facultatif qui oxyde l'hydrogène au dépens du nitrate.

8. Consommation des composés minéraux. Les composés comme le NH_4^+ et le NO_3^- peuvent être consommés dès leur apparition par les végétaux et par les micro-organismes du sol. Cette consommation, dans le cas des micro-organismes, est appelée **immobilisation** et constitue une réduction de N-minéral disponible à la plante.

Les séquences de transformation que nous venons de voir peuvent être regroupées en deux ensembles de la manière suivante :

1° La plante immobilise de l'azote minéral du sol et l'incorpore dans les tissus végétaux sous forme organique. Les résidus, litière, racines et feuilles mortes, déposés par la suite, sont dégradés par les micro-organismes pour redonner de l'azote minéral. Ce passage par le végétal suppose une sortie, voire une disparition, de l'azote hors du sol, notamment avec l'assimilation par la plante suivie de sa récolte.

2° Simultanément et de manière homologue, les micro-organismes peuvent assimiler les formes d'azote minéral du sol pour les incorporer dans leurs cellules, détournant ainsi une part de l'azote utilisable par la plante. C'est une **immobilisation brute**. Par la suite, les substances organiques excrétées ou les cadavres de micro-organismes sont à leur tour décomposés, et libèrent de nouveau des composés minéraux de départ. On parle alors de **minéralisation brute**.

Les transformations qui impliquent la plante, c'est-à-dire celles du premier ensemble, constituent le **cycle biogéochimique** proprement dit. Tandis que la succession de réactions d'immobilisation brute et de minéralisation brute qui sont le fait des micro-organismes dans les sols exclusivement, déterminent le **cycle interne de l'azote** ou le **cycle d'immobilisation-minéralisation** (voir figure 5.4).

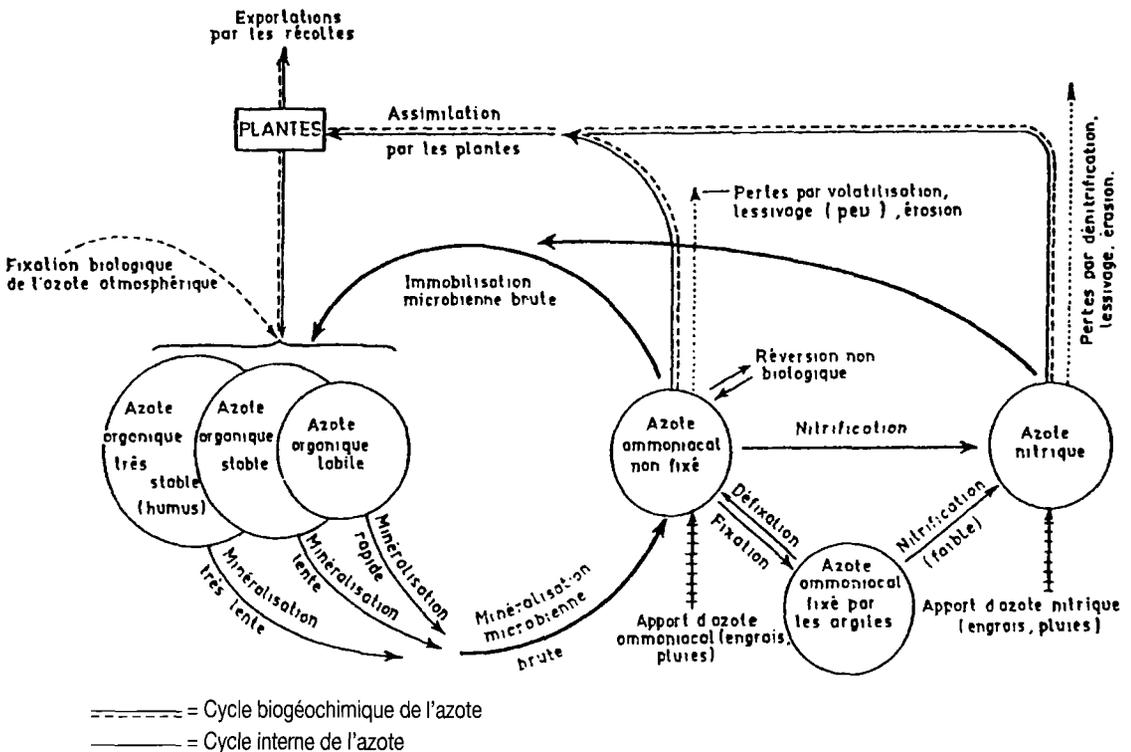


Figure 5.4. Cycle interne de l'azote ou cycle d'immobilisation-minéralisation.

Source selon Dommergues Y. et Mangenot F. (eds) (1970), *op. cit.*, p 213.

3.1.2. Conséquences pratiques du cycle interne de l'azote

Toutes les séquences de transformation dans le cycle interne ont une influence sur la dynamique de l'azote. Cependant nous insisterons plus particulièrement sur les conséquences des processus d'immobilisation et de minéralisation.

- Ces deux derniers processus sont d'autant plus importants qu'ils sont à la base du raisonnement de la fertilisation d'un sol. En effet, lorsqu'on veut connaître la quantité d'azote à ajouter à un sol pour obtenir un rendement donné d'une culture, il faut absolument tenir compte de la fourniture du sol à travers les processus de minéralisation. De ce fait une teneur en N-minéral déterminée dans un dosage ponctuel, c'est-à-dire sur un échantillon prélevé à un instant donné, ne représente que la différence entre les processus de minéralisation et d'immobilisation au moment du prélèvement. Dans le cas où cette différence évolue avec le temps vers une augmentation de l'azote minéral dans le sol, c'est une **minéralisation nette** qui a lieu. Dans le cas contraire, lorsque la teneur en N-minéral diminue, on est en présence d'une **immobilisation nette**. Dans le premier cas de figure, l'apport en engrais pourra être diminué de la teneur libérée dans le sol. Par contre, dans le deuxième cas, les quantités d'azote à apporter devront être augmentées afin de compenser la part d'azote détournée par l'immobilisation.

Pour prédire lequel des deux processus sera le plus important, on a recours à la valeur du rapport des teneurs en C total et en N total d'un substrat organique incorporé au sol. On admet ainsi que pour une valeur de C/N inférieure à 20-25, une minéralisation nette peut avoir lieu.

- De ce qui précède, le problème du *dosage de l'azote* dans les sols mérite d'être souligné. Comme on vient de le voir, les teneurs en azote dans le sol, plus particulièrement celles de l'azote minéral, sont sous la dépendance directe de l'activité microbienne. De ce fait tout changement de conditions du milieu qui a un impact sur cette activité se répercute immédiatement sur ces teneurs. Au cours du temps, ces changements sont aussi difficiles à prévoir. Le dosage de l'azote dans un sol suppose, de ce fait, une définition de l'objectif recherché. De là, on peut se demander si la (les) forme(s) d'azote dosée(s) classiquement répond(ent) bien à cet objectif. Trois formes d'azote au moins peuvent être déterminées expérimentalement : l'azote **total**, ou l'azote Kjeldahl ; l'azote **minéral**, somme de l'azote ammoniacal et nitrique ; l'azote **minéralisable**, ou l'azote **potentiellement minéralisable**. Il va sans dire qu'une répétition dans le temps du (des) dosage(s) doit être envisagée impérativement.

3.2. Le cycle du carbone

De tous les cycles biogéochimiques, le cycle du carbone est sans aucun doute le plus important, tant du point de vue quantitatif que du point de vue complexité. En effet, en dehors de la masse de carbone provenant du CO₂ de l'air, on doit y intégrer toutes les formes de matière carbonée appartenant à divers écosystèmes.

De plus, dans le sol, une majorité de micro-organismes de la flore et de la faune tirent leur principale source nutritive des transformations de composés organiques carbonés, des plus simples comme le sucre, aux plus complexes comme les lignines.

Comme pour le cycle de l'azote, nous décrirons, pour commencer, une forme simplifiée du cycle de transformation afin de dégager les étapes les plus importantes sur le plan de la biologie du sol et sur le plan agronomique (figure 5.5).

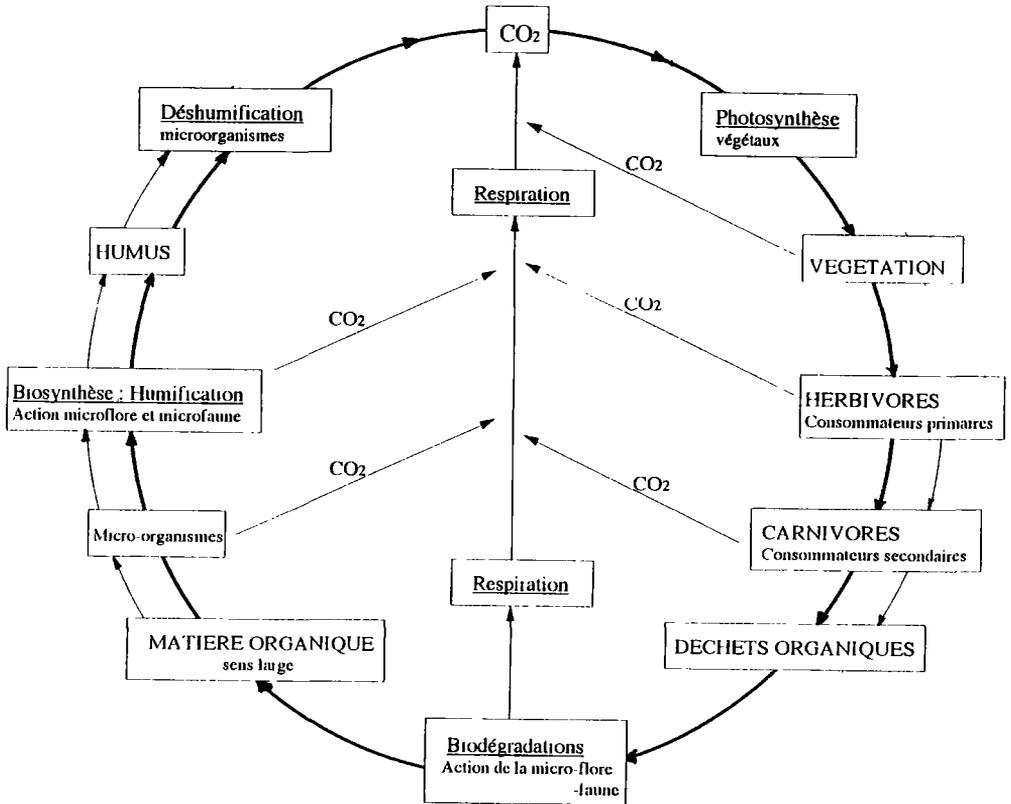
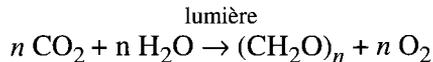


Figure 5.5. Cycle simplifié du carbone.

Source : inspiré du "schéma général du cycle du carbone" de Dommergues Y. et Mangenot F (eds) (1970), *op. cit.*, p 93.

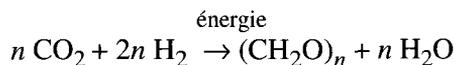
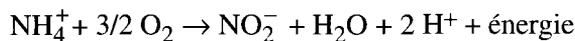
Partant donc du CO₂ de l'air on passe par les principales séquences suivantes :

- Immobilisation du CO₂. Sous l'action des organismes photolithotrophes, plantes vertes, algues et certaines bactéries, le gaz carbonique est converti en composés organiques grâce à la photosynthèse. Cette conversion peut être illustrée par une réaction simplifiée du type (voir chapitre 7) :



Le résultat principal de cette conversion est une "réorganisation" du CO₂ atmosphérique sous forme de composés complexes, tels que l'amidon, l'hémicellulose, la cellulose, la lignine et autres substances végétales. Le tout représentant une biomasse importante.

A l'action de ces organismes photolithotrophes, il faut ajouter une part moindre des réactions d'immobilisation du CO₂ par les chimiolithotrophes dans la synthèse de leurs constituants cellulaires. Dans ce cas, l'énergie mise en jeu provient de l'oxydation de composés minéraux. Par exemple pour les *Nitrosomonas* sp. :



- Consommation du carbone "immobilisé". Dans cette séquence, il s'agit d'une succession de consommations, débutant par l'action des herbivores au sens large.

Ces herbivores sont qualifiés de “consommateurs primaires” et sont attaqués par la suite par des carnivores, désignés comme des consommateurs secondaires.

Cette succession de consommations ne touche en fait qu’une faible quantité de la biomasse végétale. En effet, on estime pour un hectare de prairie une production annuelle de 5 à 15 tonnes de foin, tandis que la biomasse des herbivores sur cette surface ne dépasse que rarement les 200 kg. Quant à la biomasse des carnivores, elle est tout au plus équivalente à un dixième de celle des herbivores.

Au total, cette étape produit une faible minéralisation du C-organique, notamment à travers les réactions de respiration. Par contre, c’est un remaniement de la matière organique formée qui a lieu. La masse végétale se retrouve sous forme de déchets animaux riches en azote, auxquels il faut ajouter les feuilles, les branches, les exudats, les racines mortes, etc.

- **Décomposition des déchets organiques.** Les organismes du sol, faune et flore, vont dégrader toutes les substances organiques produites dans la séquence précédente. Au cours de cette décomposition, chaque étape fournit les substrats à l’étape suivante. Les produits de ces transformations sont, d’une part, la formation de la matière organique du sol comprenant les produits de néo-formation, et d’autre part un dégagement important du CO_2 dans l’atmosphère.

Les principales conséquences de cette succession de biodégradations sont, tout d’abord, une diminution de la quantité de carbone d’une étape à une autre, surtout due à la formation du CO_2 . Ensuite, on assiste à l’apparition de substances organiques de plus en plus résistantes à la dégradation. C’est notamment le cas de la cellulose, ou encore de manière plus évidente, de la lignine.

- **Mise en réserve du carbone organique.** Dans cette séquence, les débris végétaux, comme la lignine, ainsi que les produits résultant des séquences précédentes, peuvent être transformés en matière organique du sol et/ou simultanément en des substances plus polymérisées qui sont particulièrement résistantes à la dégradation par les micro-organismes. Ces substances peuvent être condensées avec les particules d’argile, avec lesquelles elles forment des agrégats ou tout simplement des complexes organo-minéraux. Ce sont des **substances humiques**, ou **humus** au sens large du terme (figure 5.6).

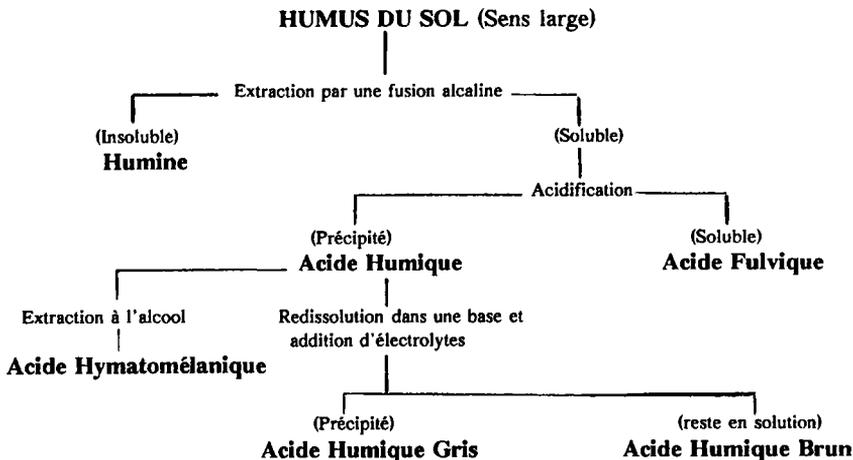
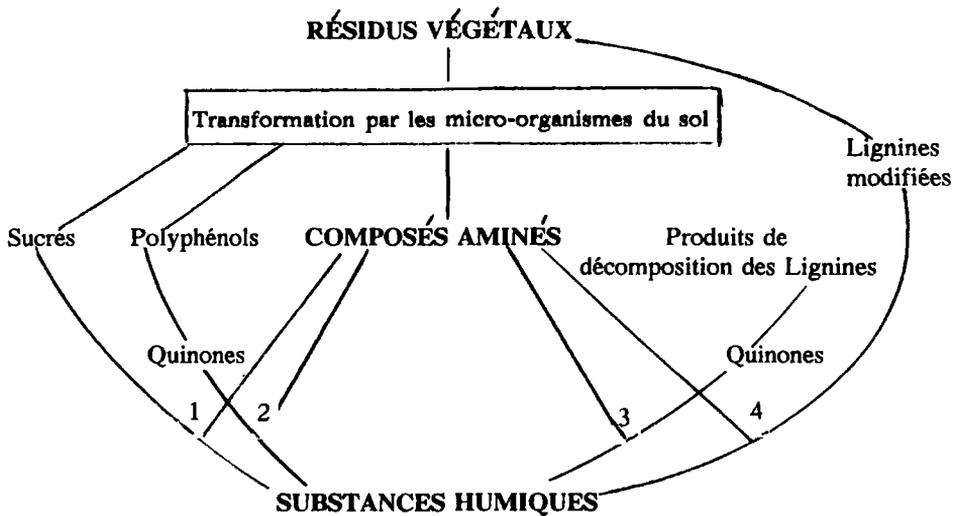


Figure 5.6. Substances humiques du sol définies d’après un fractionnement expérimental.

Source d’après Stevenson F.J. (1982), *Humus Chemistry, Genesis, composition, reactions*, John Wiley & Sons, New York, p. 43

Les séquences de transformations que nous venons de voir, peuvent se regrouper en deux sous-ensembles :

- Le premier comprend la réorganisation du CO₂ dans les tissus végétaux puis animaux, ainsi que dans certaines cellules de la microflore. Ensuite, d'autres micro-organismes utilisant des déchets organiques, en majorité d'origine végétale, fabriquent une nouvelle forme de matière organique du sol, l'humus. Il s'agit là d'une biosynthèse de composés complexes, et les processus de cette mise en réserve constituent l'**humification** (figure 5.7).



Les composés aminés synthétisés par les micro-organismes, réagissent avec :

- les lignines modifiées (réaction 4),
- les quinones (réactions 2 et 3),
- les sucres (réaction 1),

pour former des complexes polymérisés de couleur sombre, les substances humiques.

Figure 5.7. Schéma général de la formation des substances humiques.

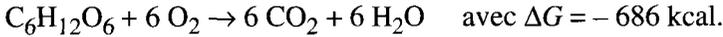
Source : d'après Stevenson F.J. (1982), *op. cit.*, p. 196.

- Le second sous-ensemble comprend surtout les réactions de **biodégradation** des composés formés au cours des diverses séquences. Ces dégradations touchent toutes les formes de matière organique présentes dans le sol, de la plus simple molécule naturelle aux chaînes complexes formées par des noyaux phénoliques, telles que les lignines, en passant par des polymères comme la chitine ou les tannins.

Il va sans dire que l'examen détaillé des transformations dans ces deux sous-ensembles sortirait du cadre de cet exposé. Cependant, il est important de souligner qu'ils sont fortement interdépendants et font intervenir la majorité des organismes vivants du sol, tel que le montre la synthèse suivante.

Partant des déchets végétaux qui représentent près de 90 % de la matière organique fraîche du sol, une majorité des organismes de la microfaune et de la microflore interviennent en associations synergiques pour produire des substances nouvelles. Les premiers, par des actions plus mécaniques de broyage et/ou de prédigestion, produisent des composés plus facilement dégradables par les représentants de la microflore. Ces derniers, à leur tour, grâce à leur importance en nombre d'individus et de groupes physiologiques, dégradent et convertissent les déchets multiples en des formes nouvelles de composés organiques qui constituent la matière organique

du sol au sens pédologique du terme. En même temps, et de manière essentielle, tout au long de ces transformations, les micro-organismes du sol régénèrent le CO₂ de l'atmosphère dans des réactions d'oxydation libératrices d'énergie, telles que :



En dehors des biodégradations, des actions de biosynthèse prennent place simultanément grâce aussi à l'action des micro-organismes. Les produits nouveaux synthétisés serviront par la suite de matières premières, aussi bien pour la formation des agrégats que pour la synthèse des substances humiques (figure 5.8).

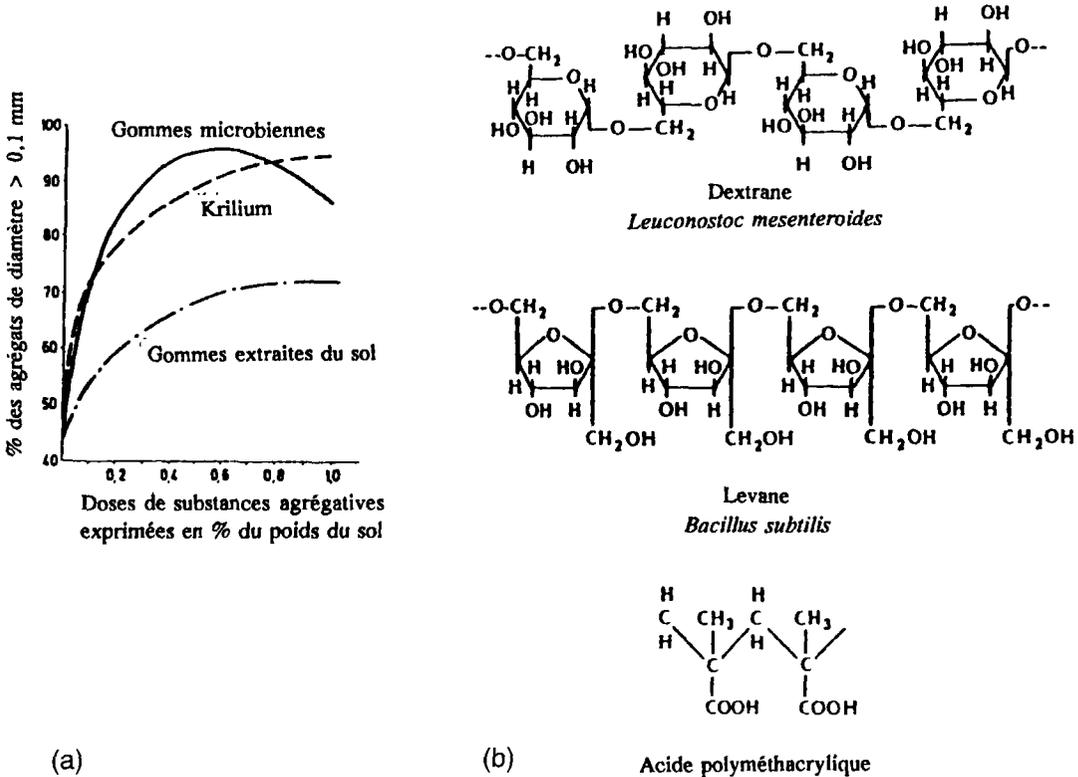


Figure 5.8. (a) Comparaison de l'effet agrégatif de colloïdes naturels produits par les micro-organismes du sol avec un produit artificiel.

(b) Exemples de produits agrégatifs d'origine microbienne et artificielle.

Source : (a) selon Rennie et al. (1954) in *Écologie microbienne des sols*, Dommergues et Manganot (eds.) (1970), *op. cit.*, p. 364. (b) Dommergues et Manganot (eds) (1970), *op. cit.*, p. 363.

3.3. Le cycle du soufre

Le soufre apparaît dans les matières vivantes surtout comme un composant des acides aminés, tels que la méthionine et la cystéine. De plus, on le retrouve aussi dans la composition des facteurs de croissance comme la thiamine et la biotine. Bien que ne faisant pas partie de la constitution de la chlorophylle, le soufre est indispensable à la croissance végétale. Les plantes carencées en soufre présentent des signes de chlorose et ne se développent pas bien.

3.3.1. Description du cycle de transformations

Comme pour le carbone et l'azote, le soufre subit dans le sol des transformations cycliques qui sont assurées par les micro-organismes du sol. Les séquences principales, synthétisées dans la figure 5.9, sont les suivantes :

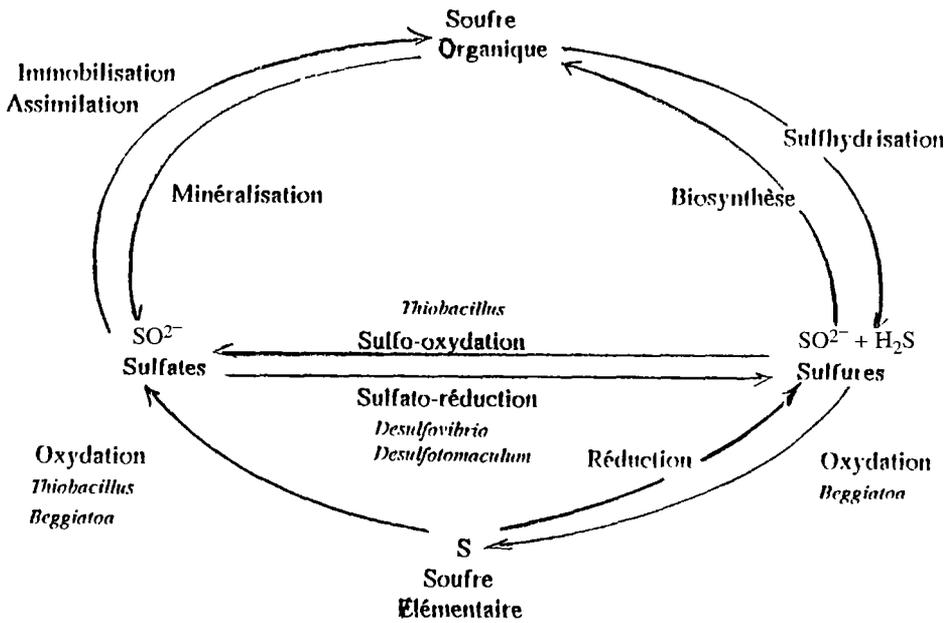


Figure 5.9. Cycle simplifié du soufre.

Source : adapté de Freney J.R. (1967) in *Soil Biochemistry*, McLaren A.D and Peterson G.H (eds.) (1967), Marcel Dekker, New York, p. 229. Pour plus de détails, voir aussi Germida J.J et al. (1992), "Biochemistry of Sulfur cycling in Soil", in *Soil Biochemistry*, vol 7, Stozky G. and Bollag J.-M; (eds), Marcel Dekker, New York, 1-38.

- La minéralisation des composés organiques soufrés. Sous l'action de nombreux organismes hétérotrophes, aussi bien des bactéries que des champignons, les composés organiques soufrés, provenant des déchets organiques frais ou liés à la fraction humique du sol, sont convertis en sulfates, sulfures ou produits volatils. Dans le cas où la minéralisation produit des sulfures on parle de **sulfhydrisation**. Cette forme de minéralisation peut avoir lieu aussi bien en aérobie qu'en anaérobie. Dans ce dernier cas, bien que les micro-organismes impliqués soient très différents, elle peut être confondue avec la sulfato-réduction qui est une réduction du sulfate en sulfure.

Il est donc important de noter que la nature des composés finaux, nés de la minéralisation, est non seulement déterminée par la composition des produits initiaux mais dépend aussi des conditions du milieu. Ainsi, en milieu aéré et avec une humidité proche de la capacité au champ, la minéralisation produit surtout des sulfates. Par contre en milieu confiné, on assiste à une production de sulfures, d'hydrogène sulfuré et éventuellement de mercaptans qui sont très toxiques pour les plantes.

- L'immobilisation du soufre. A l'inverse de la minéralisation, les composés minéraux du soufre peuvent être "consommés" par les micro-organismes du sol pour des synthèses cellulaires. Cette consommation/conversion, définie comme l'**immobilisation du soufre**, détourne une source non négligeable de soufre assimilable par les plantes. C'est notamment le cas des sulfates, seule forme de soufre utilisable directement par les végétaux.

Comme dans le cas de l'azote, on a défini les processus de minéralisation brute et d'immobilisation brute. Suivant que l'un des processus l'emporte, ou pas, sur

l'autre, on assiste à une minéralisation nette, ou à une immobilisation nette. En outre, on utilise la valeur du rapport des teneurs en C et en S d'un substrat incorporé dans le sol, pour prévoir lequel de ces processus aura lieu. Une minéralisation nette peut avoir lieu pour une valeur de C/S inférieure à 300 avec une paille riche en cellulose, tandis que pour un fumier, la valeur critique de ce rapport est de 110.

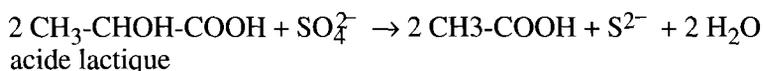
- Oxydation des formes réduites du soufre. Les composés minéraux soufrés, tels que les thiosulfates, les sulfures, le soufre élémentaire, les tétrathionates peuvent être transformés en sulfates par certains micro-organismes du sol. Ces derniers sont soit des bactéries chimolithotrophes, notamment du genre *Thiobacillus*, soit des chimio-organotrophes. Cette production de sulfate par oxydation est définie comme la **sulfo-oxydation**. Le tableau 5.6 présente une synthèse des bactéries responsables ainsi que leurs habitats favoris, tandis que le tableau 5.7 donne les principales réactions d'oxydation dont ces bactéries sont responsables.

Tableau 5.6. Bactéries responsables de la sulfo-oxydation.

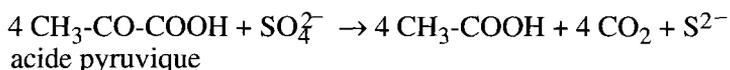
	Familles ou groupes	Principaux genres	Exigences vis-à-vis de l'oxygène	Sols habités
Autotrophes photosynthétiques	Chlorobactériacées (Bactéries sulfureuses vertes)	<i>Chlorobium</i>	Anaérobies	Hydromorphes
	Thiorhodacées (Bactéries sulfureuses pourpres)	<i>Chromatium</i> <i>Thiocystis</i> <i>Lamprocystis</i> <i>Thiospirillum</i>	Anaérobies	Hydromorphes
Autotrophes non photosynthétiques (chimolithotrophes)	Beggiatoacées	<i>Beggiatoa</i> <i>Thiopiaca</i> <i>Thiothrix</i> <i>Thiospirillopsis</i>	Aérobies	Hydromorphes
	Thiobactériacées	<i>Thiobacillus</i>	Aérobies à l'exception de <i>Thiobacillus aenitrificans</i> (anaérobie facultatif)	Exondés et parfois hydromorphes
Hétérotrophes	Genres divers dont <i>Pseudomonas</i> , <i>Microccus</i>		Aérobies et semi-anaérobies	Exondés et hydromorphes

Source : d'après Dommergues Y. et Mangenot F. (eds) (1970), *op. cit.*, p. 241

- Réduction des sulfates. A l'inverse de la séquence précédente, en milieu confiné comme un sol hydromorphe, les sulfates peuvent être réduits au stade sulfures ou soufre. Les bactéries responsables appartiennent à deux genres principaux, les *Desulfovibrio* et les *Desulfotomaculum*. Ces bactéries sont des anaérobies strictes qui consomment des substrats organiques tels que des acides, et utilisent le sulfate comme accepteur d'électrons. Les réactions de réduction sont du type :



ou encore :



En dehors de ces deux acides organiques, d'autres produits provenant de la décomposition anaérobie des composés, comme l'acide malique, l'acide formique, la choline et des alcools primaires simples ont été cités comme donneurs d'électrons.

Tableau 5.7. Réactions d'oxydations typiques de la sulfo-oxydation.

Réactions d'oxydation	Micro-organismes responsables	Caractéristiques particulières
(1) $2 \text{S} + 3 \text{O}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 2 \text{H}_2\text{SO}_4$	<i>T. thioporus</i> <i>T. denitrificans</i> <i>T. thiooxidans</i> <i>T. ferroxidans</i> Hétérotrophes ¹	neutrophile " " acidophile acidophile, oxyde aussi le Fe^{2+} en Fe^{3+}
(2) $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 + \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Na}_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4$	Les 4 bact précédentes + <i>T. novellus</i> Hétérotrophes ¹	neutrophile
(3) $2 \text{Na}_2\text{S}_4\text{O}_6 + 7 \text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 2 \text{Na}_2\text{SO}_4 + 6 \text{H}_2\text{SO}_4$	Les 3 premières bact + <i>T. novellus</i> Hétérotrophes ²	
(4) $\text{H}_2\text{S} + 1/2 \text{O}_2 \rightarrow \text{S} + \text{H}_2\text{O}$ puis $\text{S} + 3/2 \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{SO}_4$	<i>Beggiatoa</i> réactions uniquement du fait de <i>Beggiatoa</i>	fixent H_2S en S dans la cellule puis oxydent S en acide sulfurique

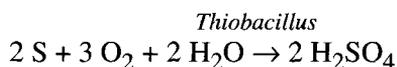
1. Oxydent le S en thiosulfates et polythionates.

2. Oxydent les polythionates en sulfates.

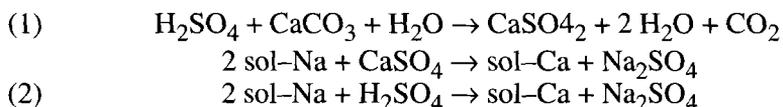
3.3.2. Importance de l'oxydation et de la réduction du soufre

• **Conséquences de la sulfo-oxydation.** Dès sa production par sulfo-oxydation le sulfate est consommé par les plantes et/ou lixivié en profondeur, c'est pourquoi d'une manière générale on n'assiste pas à une acidification sensible du sol. Par contre, cette réaction biologique peut être mise à profit pour l'amélioration des sols alcalin-sodiques et pour rendre plus disponibles les composés phosphatés minéraux.

– Dans le cas d'un sol alcalin-sodique, l'apport massif en soufre permet de stimuler l'activité des *Thiobacillus* et de là améliorer les conditions physico-chimiques de ce sol. Les réactions mises en jeu sont les suivantes :

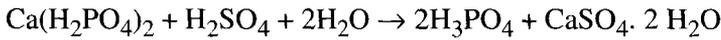
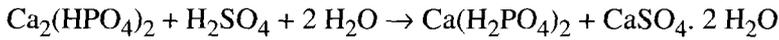
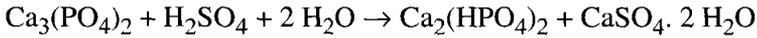


Cette réaction permet de développer deux voies possibles de transformation :



Dans la première voie, on suppose que le sol contient du carbonate de calcium et l'acide produit par la sulfo-oxydation permet une production de gypse. Dans la seconde, il s'agit d'une simple réaction d'échange, entre les ions H^+ produits dans la sulfo-oxydation et le Na^+ adsorbé. Dans les deux cas, l'excès de sodium sur le complexe d'échange est mis en solution et peut être ainsi éliminé par lixiviation sous forme de sulfate.

– Utilisant le même processus, les phosphates tricalciques peu solubles dans les sols peuvent être convertis successivement en phosphates dicalciques, monocalciques, voire en acide phosphorique, composés bien plus solubles et de là plus assimilables.



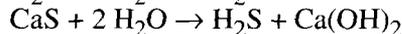
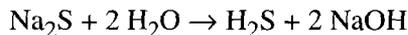
Ces réactions ont été mises à profit pour préparer des compostages comprenant du soufre et du phosphate naturel qui se sont révélés efficaces dans les essais. Cependant leur application à grande échelle n'a pas été testée.

– Subsidiairement, la sulfo-oxydation a été aussi utilisée pour le traitement des minerais à faible teneur. Ainsi pour l'uranium, son extraction a été améliorée par une incorporation du soufre aux minerais à raison de 2 %, suivie d'une perfusion du mélange avec une solution nutritive pour *Thiobacillus thiooxidans*.

– A l'inverse des "utilisations" précédentes, lors du drainage des sols riches en sulfures, cas des sols inondés par l'eau de mer (polders et sols de mangrove), le pH de ces sols peut baisser rapidement pour se situer à des valeurs de 3,2 à 2,2. Cette situation est particulièrement préjudiciable à la végétation par la libération de fortes teneurs en aluminium, résultant de la destruction des argiles.

• Conséquences de la sulfato-réduction

– Les sulfures hydrolisables tels que les sulfures de sodium et de calcium formés par la réduction des sulfates produisent, en présence de l'eau, des bases. Ces dernières, en réagissant avec l'acide carbonique résultant de l'activité microbienne ou de la respiration des plantes, conduisent à la formation de bicarbonates et de carbonates :



– Lors des irrigations des sols riches en sulfates mais mal drainés, la sulfato-réduction peut convertir ces sulfates en hydrogène sulfuré libre. La présence de ce gaz à des teneurs supérieures à 0,07 ppm peut déjà provoquer chez certaines plantes la pourriture des racines et limiter l'absorption d'éléments nutritifs, causant ainsi une déficience nutritionnelle ou favorisant une attaque de parasites. Ces troubles biologiques ont été observés notamment sur le riz, la fève et le coton.

– En dehors de ces conséquences agronomiques, les bactéries sulfato-réductrices sont responsables de la corrosion du fer ou de l'acier dans des sols argileux et confinés. Cette corrosion serait due à une dépolarisation cathodique induite par les *Desulfovibrio*, qui utilisent l'hydrogène dans les zones cathodiques du métal pour réduire les sulfates en sulfures, provoquant ainsi la formation de sulfure de fer.

3.4. Le cycle du phosphore

Le phosphore est un élément essentiel de la nutrition végétale car il entre dans la constitution et l'édification des nucléotides, dans l'accumulation et les transferts d'énergie dans les cellules. On le trouve dans les sols sous les formes suivantes :

- **phosphore organique**, provenant des déchets animaux, mais surtout végétaux, avec les formes identifiées telles que la phytine, les nucléoprotéines, les acides nucléiques et les phospholipides ;
- **phosphore minéral**, différents composés existent dans le sol et on les différencie suivant leur assimilabilité par les plantes. Dans les formes immédiatement assimilables on trouve l'ion phosphate, PO_4^{3-} , souvent adsorbé sur les colloïdes du sol par l'intermédiaire du calcium, de l'aluminium et du fer. Cette forme de phosphore se libère lentement en fonction des équilibres existant avec les phosphates dissous. Par contre les composés non assimilables sont surtout constitués de précipités tricalciques ainsi que les apatites tels que l'hydroxy-apatite et le carbonate-apatite.

De ce qui précède, on peut voir que la nutrition végétale dépend directement des variations des teneurs en ions phosphate de la solution du sol. Ces variations sont surtout déterminées par deux processus de transformations, la **minéralisation** des composés organiques et la **solubilisation** des composés minéraux. C'est pourquoi, la description des transformations cycliques du phosphore dans le sol sera surtout axée sur l'intervention des micro-organismes dans ces deux principaux processus (figure 5.10).

3.4.1. Minéralisation du phosphore

Les composés organiques du phosphore sont surtout des dérivés phosphorés de l'inositol, notamment, le mono-, le triphosphate d'inositol ainsi que l'hexaphosphate d'inositol qui est la phytine. Les teneurs de ces composés varient énormément dans les sols et peuvent représenter environ un tiers à deux tiers du phosphore organique d'un sol (tableau 5.8).

A ces formes, on peut ajouter le phosphore des acides nucléiques et des nucléoprotéines d'origine microbienne, qui représente quelque 10 % du phosphore organique.

Le mécanisme principal de minéralisation est une déphosphorylation des composés organiques. Ce processus est le fait de la majorité des micro-organismes ; 70 à 80 % des populations du sol sont capables de déphosphorylation. La minéralisation peut être très rapide lorsqu'il s'agit de composés organiques fraîchement incorporés au sol. Par contre, lorsqu'il s'agit de la matière organique préexistante dans le sol, la déphosphorylation peut être fortement ralentie. Ce ralentissement est surtout dû à la formation de complexes organiques qui enrobent l'inositol et qui le protègent de l'action microbienne.

Tableau 5.8. Quelques valeurs d'inositol dans les sols.

Pays	Phosphates d'inositol	
	µg/g	% du P-organique
Australie	1-356	0,5-38
Canada	10-150	10-30
Danemark	163	46
Angleterre	56-460	24-58
N. Zélande	22-340	5-26
Nigéria	25-145	16-25
Écosse	54-460	24-58
USA	30-38	10-25

Source : communication de Halstead R.L. and Mc Kercher R.B. in Stevenson F.J. (1982), *op. cit.*, p. 132

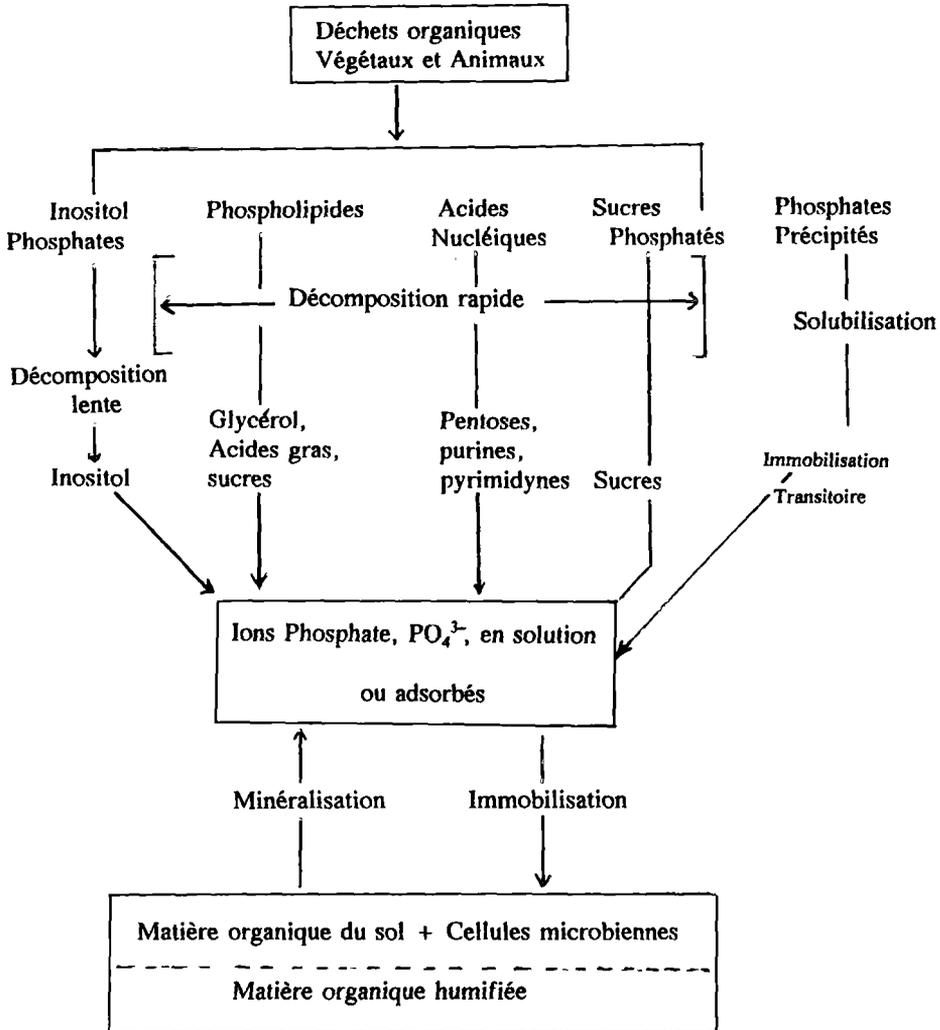


Figure 5.10. Cycle simplifié du phosphore.

Source : adapté de Dommergues Y. et Mangenot F (eds) (1970), *op. cit.*, p. 260 et de Stevenson F.J. (1982), *op. cit.*, p. 122

Une autre forme de complexation et de protection de la phytine réside dans la formation de complexes avec les ions Al et Fe : phytates de fer ou d'alumine dans les sols acides notamment. A ces deux causes de ralentissement, on peut ajouter une troisième qui est l'adsorption des composés sur les colloïdes du sol, adsorption d'autant plus marquée que le pH diminue.

Tout en assurant par la minéralisation la production des ions phosphates, les micro-organismes peuvent détourner une partie pour leurs propres besoins. Il s'agit dans ce cas d'une *immobilisation* du phosphore, au même titre que l'immobilisation de l'azote ou du soufre. Tout comme pour ces derniers, on a défini un seuil de minéralisation ou d'immobilisation qui tient compte des teneurs en C et en P des composés organiques du sol. La valeur critique de C/P pour une minéralisation est ainsi de l'ordre de 200. Pour des valeurs inférieures à 200 on peut assister à une minéralisation nette, avec un enrichissement du sol en ion phosphate. Toutefois il convient de souligner qu'une minéralisation nette ne signifie pas une augmentation en PO_4^{3-} dans le sol, car la disponibilité de cet ion est fortement dépendante des conditions physico-chimiques, notamment du pH.

3.4.2. Solubilisation microbienne des composés minéraux

Le rôle des micro-organismes sur la dissolution des formes précipités du phosphore a été mis en évidence par des expériences portant sur la croissance de plantes dans des pots de végétation, contenant du sol stérilisé ou non. Ainsi on a pu mettre en évidence deux mécanismes possibles :

- **Solubilisation directe par les métabolites.** Ce processus de dissolution est le fait des acides produits dans les multiples réactions du métabolisme microbien qui agissent directement sur les composés insolubles du phosphore. On peut citer notamment :
 - la sulfo-oxydation qui intervient par l'acide sulfurique produit au cours de l'oxydation du soufre ;
 - la nitrification, avec l'acide produit dans la phase d'oxydation de l'ammonium en nitrite ;
 - les fermentations, par la production des acides organiques qui séquestrent les ions Fe^{3+} et Al^{3+} (figure 5.11).

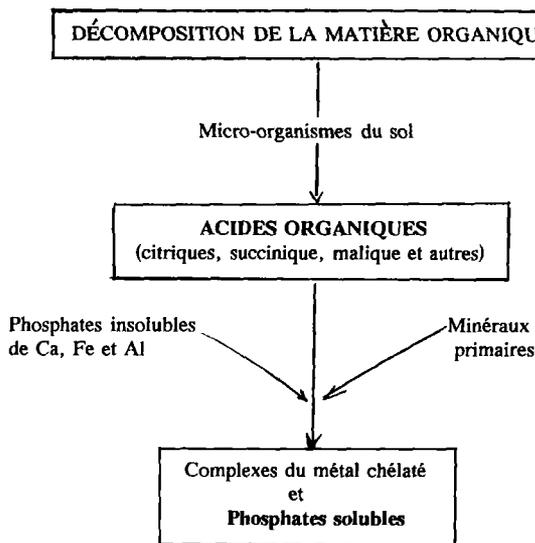


Figure 5.11. Schéma de la libération du P des précipités métalliques du sol. Source d'après Stevenson F.J (1982), *op. cit.*, p 125.

L'efficacité de "séquestration" de ces acides peut être classée en ordre décroissant de la manière suivante :

ac. citrique > ac. succinique > ac. malique > ac. oxalique.

- **Solubilisation indirecte du phosphore.** Certains micro-organismes du sol sont capables d'assimiler des quantités importantes de phosphore à partir de phosphates insolubles. Ce phosphore se retrouve sous forme de polyphosphates de réserve et en partie sous forme de composés de nucléotides. Lors de la lyse des cellules, les polyphosphates sont libérés dans le sol sous forme d'orthophosphates. C'est ce qu'on appelle une dissolution par **immobilisation transitoire** (voir la figure 5.10).

L'importance relative de ces deux mécanismes de dissolution est encore sujet à discussion. En effet, lorsqu'on se situe à l'échelle d'une micro-niche du sol on peut trouver des teneurs importantes en acides minéraux et organiques. De ce fait c'est à ce niveau que la dissolution directe est la plus importante.

Par contre, lorsqu'on prend en considération la croissance des micro-organismes dans le sol, on peut imaginer que chaque renouvellement de la biomasse libère inévitablement une nouvelle quantité d'orthophosphates.

4. IMPLICATIONS AGRONOMIQUES ET ENVIRONNEMENTALES DES CYCLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE

4.1. Lixiviation des nitrates et pollution des eaux

Les nitrates sont des anions qui suivent inévitablement le mouvement de l'eau et ne sont retenus qu'en quantités minimales par les colloïdes organo-minéraux du sol. Les nitrates résultent essentiellement de l'apport d'engrais minéraux azotés et des processus consécutifs d'ammonification et de nitrification. La quantité d'azote potentiellement lixiviable au-delà de la zone racinaire peut être facilement estimée par un bilan de masse au cours d'une saison de croissance. Ce bilan est calculé en faisant la différence entre les entrées et les sorties d'azote nitrique dans le système sol-plante. Il convient d'ajouter que le vecteur responsable de la mobilité des nitrates est l'eau.

Ainsi, la lixiviation des nitrates est tributaire de la présence des pluies ou des irrigations percolantes. En d'autres termes, la quantité excédentaire de l'eau par rapport au besoin d'évapotranspiration et par rapport à la capacité de rétention de l'eau par le sol, véhicule les nitrates vers des couches du sol pouvant être non accessibles à l'absorption racinaire.

4.2. Facteurs influençant la lixiviation des nitrates

Les principaux facteurs qui influencent la lixiviation des nitrates sont les suivants.

- **La texture du sol.** Ce facteur agit par le biais de la capacité de rétention de l'eau. Ainsi, la lixiviation des nitrates s'opère plus facilement dans un sol à texture fine que dans un sol à texture grossière. La teneur en matière organique intervient également dans la mesure où les colloïdes humiques contribuent à la grandeur de la capacité de rétention de l'eau par le sol.
- **Le volume d'eau appliqué au sol.** Il est clair que, pour une même texture, la lixiviation des nitrates est d'autant plus accentuée que la hauteur d'eau de pluies et/ou d'irrigation est élevée.
- **La concentration en nitrates dans la couche superficielle du sol.** La quantité de nitrates qui percole est d'autant plus importante que la teneur en nitrates du sol est élevée.
- **L'absorption de l'azote par la plante.** Les plantes les moins consommatrices d'azote laissent plus d'azote minéral dans le sol qui est sujet à la lixiviation et à d'autres pertes.
- **L'intensité d'ammonification et de nitrification.** L'intensité des processus d'ammonification et de nitrification détermine la quantité de nitrates dans le sol. Ainsi, les facteurs abiotiques : température, humidité, pH et le rapport C/N influencent de manière significative l'intensité de ces processus. Les fourchettes optimales de ces facteurs sont globalement :

Température : 25 °C

Humidité : 65 %-100 % de l'humidité à la capacité au champ

pH : 7,0-8,0

C/N : 10-20

Trois remarques peuvent être émises à ce niveau :

- L'ammonification supporte des fourchettes plus larges que la nitrification grâce à la diversité des micro-organismes impliqués dans le processus de conversion de l'azote organique à la forme ammoniacale. La nitrification, par contre, est optimale dans les fourchettes citées plus haut.
 - Les facteurs abiotiques, et particulièrement la température et l'humidité, subissent des variations saisonnières notables et par conséquent les quantités d'azote minéral, ammoniacal ou nitrique produites subissent également des fluctuations saisonnières.
 - D'autres facteurs influencent également l'intensité de ces processus. La salinité des sols et des eaux d'irrigation a un effet très net, plus particulièrement sur la nitrification. En effet, à une conductivité électrique de l'extrait de pâte saturée du sol de l'ordre de 2,5 S/m (25 mmhos/cm), la nitrification est totalement inhibée et l'ammonification est réduite d'environ 50 %. Toutefois, le taux d'inhibition est fonction des caractéristiques du sol. Ainsi, une teneur élevée du sol en argile et en matière organique atténue l'inhibition par le phénomène d'adsorption des cations et par conséquent par l'atténuation de la pression osmotique.
- **La dose et la forme d'engrais appliqué.** L'effet de la dose est évident. En effet, les doses élevées d'azote appliquées génèrent les formes à base de nitrates qui alimentent directement le pool nitrate et le risque de leur lixiviation immédiate est élevé. Les formes à base d'ammonium ou l'urée fournissent d'abord à la plante la forme ammoniacale et se convertissent en partie à la forme nitrique.

A côté de ces facteurs qui influencent la lixiviation des nitrates, il est important d'ajouter l'impact des pratiques culturales parmi lesquelles on peut citer : la rotation culturale et le mode de fractionnement de l'azote.

- **La rotation culturale.** La pratique de la rotation culturale influence la lixiviation des nitrates à deux niveaux :
 - la quantité et la nature des résidus restitués au sol et le reliquat d'azote minéral à la récolte ;
 - la nature des cultures qui se succèdent et leur pouvoir extractif de l'azote.
- **Le mode de fractionnement de l'azote.** Le mode de fractionnement de l'azote est généralement adopté sur la base des observations empiriques qui tiennent compte beaucoup plus des besoins de la culture à différents stades phénologiques que du rythme saisonnier de fourniture de l'azote par le sol. Il est donc recommandé de superposer le rythme de besoin à celui de fourniture d'azote minéral par le sol pour un meilleur pilotage de la fertilisation azotée. Ceci permet de pallier à l'asynchronisme qui existe généralement entre la fourniture du sol et le besoin de la culture au cours de la saison de croissance.

4.3. Pollution nitrique des eaux souterraines

L'azote nitrique qui échappe à l'absorption racinaire ou à d'autres voies de perte, comme la dénitrification, devient manifestement une source de pollution nitrique des eaux. Il appartient donc à l'agronome de considérer la rationalisation de la fertilisation azotée aussi dans le but d'éviter les risques de pollution des eaux souterraines qui représentent dans bien des cas une source précieuse d'eau potable. Ce problème commence à se poser avec beaucoup d'acuité dans plusieurs régions du monde.

Dans le but de montrer le danger de cette forme de pollution, rappelons que lorsque la concentration en ion nitrate dépasse 50 mg/l, l'eau n'est plus potable pour la consommation humaine et particulièrement pour les nourrissons. En effet les ions nitrates se réduisent dans l'estomac des nourrissons en nitrites. Ces derniers prennent la place du fer dans l'hémoglobine, laquelle se transforme en méthémoglobine. Il en résulte une asphyxie et une cyanose à cause de l'omission des possibilités de transport d'oxygène (figure 5.12).

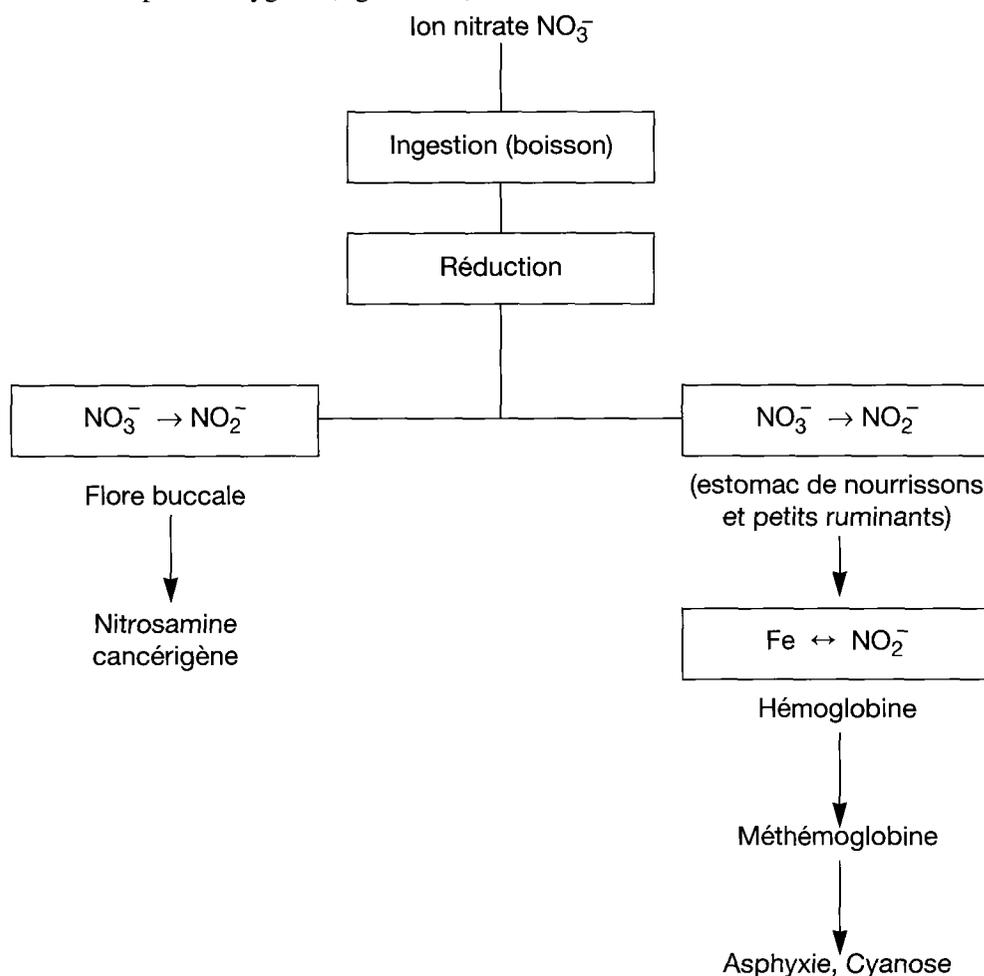


Figure 5.12. Risques sanitaires dus à l'ingestion de concentrations excessives d'ions nitrates.

4.4. Phosphore et environnement

Contrairement à l'azote nitrique, le phosphore est doté d'une faible mobilité, celle-ci étant de l'ordre de quelques centimètres par convection et de quelques millimètres par diffusion. Les pertes de phosphore dans les eaux souterraines demeurent faibles. Par contre, les pertes par ruissellement ou par une autre forme d'érosion du sol peuvent polluer les eaux de surface et provoquer avec l'azote le phénomène d'**eutrophisation**. A partir des sols, on estime généralement les pertes dans les sols de cultures entre 0,1 à 1,2 kg/ha. Les pertes sont plus importantes en sols forestiers.

En effet, le pH acide de ces sols et leur richesse en substances humiques augmentent les formes phosphatées solubles. Ceci est attribué au fait que les substances humiques chélatent des cations comme le calcium, susceptibles de rendre le phosphore insoluble.

4.5. Gestion de la matière organique du sol

Le cycle du carbone résume le schéma général d'évolution de la matière organique. Rappelons que la matière organique fraîche qui retourne au sol sous forme de résidus de cultures ou sous forme d'amendements organiques représente la source principale de substances humiques, appelées communément matière organique ou humus. Il convient donc de gérer le niveau de matière organique en veillant à combler les pertes par minéralisation en apportant une matière organique exogène ou en restituant au sol les résidus de cultures. Rappelons que la minéralisation primaire de la matière organique fraîche et la minéralisation secondaire des substances humiques sont des processus simultanés et concurrentiels du processus d'humification. Ainsi, l'établissement du bilan de l'humus est indispensable pour le maintien de l'équilibre.

L'équilibre en humus du sol se traduit à l'échelle annuelle par une égalité entre la quantité d'humus produite (H_p) et la quantité d'humus minéralisée (H_m).

La quantité d'humus produite est calculée comme suit :

$$H_p = K_h(\text{MOF})$$

où : K_h est le coefficient d'humification,

MOF est la quantité de matière organique fraîche qui retourne au sol.

La grandeur du coefficient d'humification dépend de la nature de la matière organique fraîche incorporée au sol. Ce coefficient varie considérablement entre 10 et 85 % selon la nature des résidus ou de la matière organique fraîche appliqués au sol. Ce coefficient est généralement élevé pour les matières organiques fraîches à C/N élevé, et faible dans le cas de produits verts non ligneux riches en azote comme les feuilles ou les engrais verts.

La quantité d'humus minéralisé s'écrit comme suit :

$$H_m = K_m H$$

où : K_m est le coefficient de minéralisation,

H est la quantité actuelle d'humus du sol.

Le coefficient de minéralisation de substances humiques dépend essentiellement des facteurs pédo-climatiques : particulièrement la température puis l'humidité. Ainsi, le coefficient de minéralisation est plus élevé dans les régions tropicales que dans les régions tempérées. Nous comprenons donc facilement les valeurs élevées du taux de minéralisation dans un périmètre irrigué dans les régions semi-arides. En effet, cette situation offre des conditions favorables d'humidité et de température pour la microflore minéralisatrice. Nous comprenons aussi l'importance d'une bonne surveillance du niveau de matière organique dans ces régions.

L'établissement du bilan de l'humus revient à comparer ces deux égalités. Ainsi, la

variation annuelle de l'humus (dH/dt) représente la différence entre ces deux égalités et s'écrit comme suit :

$$\frac{dH}{dt} = K_h(\text{MOF}) - K_m H$$

Trois cas sont possibles :

- Si $K_h(\text{MOF}) > K_m H$, on aura $dH/dt > 0$ et donc la teneur en matière organique du sol tend à augmenter.
- Si $K_h(\text{MOF}) < K_m H$, on aura $dH/dt < 0$ et donc la teneur en matière organique a tendance à diminuer.
- Si $K_h(\text{MOF}) = K_m H$, on aura $dH/dt = 0$; cette situation correspond à l'équilibre.

Dans ce dernier cas, on parle de teneur en humus à l'équilibre H_e .

Pour les deux premiers cas, correspondant à une perturbation de l'équilibre, on peut démontrer que la teneur en humus, H , à un moment donné, t , est estimée comme suit :

$$H = H_e - (H_e - H_0) \exp(-K_m t)$$

où : H_e : teneur en humus à l'équilibre,
 H_0 : teneur en humus initial,
 K_m : coefficient de minéralisation.

Cette équation montre que la teneur en humus augmente ou diminue exponentiellement selon que H_e est supérieur ou inférieur à H_0 . Nous pouvons remarquer que la perturbation de l'équilibre peut se solder soit par une augmentation soit par une diminution de la teneur en matière organique du sol. Ceci dépend du mode d'exploitation et d'utilisation du sol. Ainsi une mise en culture de parcours ou une déforestation s'accompagne généralement d'une chute de matière organique. Plusieurs exemples peuvent être cités dans plusieurs localités du monde. Signalons à titre illustratif qu'après 70 années de mise en culture des sols au Texas, une chute de 50 % de matière organique a été enregistrée. Il a été également constaté une perte de 57 % de matière organique après la mise en culture des sols forestiers de l'État de Georgia aux États-Unis.

Dans les exploitations agricoles, le problème de gestion de la matière organique du sol s'impose également pour préserver la fertilité physique et chimique de la matière organique. En effet, en plus de son rôle de réservoir d'éléments nutritifs, la matière organique a d'autres rôles clés notamment dans la préservation des entités structurales du sol et dans l'amélioration de la capacité de rétention en eau des sols, plus particulièrement à texture grossière.

5. CONCLUSION

L'étude biologique du sol et la compréhension du fonctionnement des cycles biogéochimiques sont indispensables dans la formation de l'ingénieur agronome de nos jours, qui doit concilier l'amélioration de la productivité agricole et la préservation de l'environnement. L'une des implications pratiques les plus importantes est la rationalisation de la fertilisation qui exige inéluctablement la compréhension des mécanismes mis en jeu dans la fourniture ou la libération des éléments nutritifs

par le sol. Pour cela, plusieurs aspects sont indissociables de l'activité biologique du sol. L'exemple de la dynamique de l'azote est très illustratif.

La rationalisation de la fertilisation azotée doit, en effet, passer par la quantification des processus de perte et de gain de l'azote par le système sol-plante, dont les intensités sont variables selon le contexte pédoclimatique. L'autre aspect important dans le cycle de l'azote se traduit par la nouvelle vision de la lixiviation des nitrates. Celle-ci n'est plus considérée comme une simple perte au niveau de l'économie de l'exploitation mais aussi une source de pollution des eaux souterraines.

Le cycle du phosphore montre aussi une dynamique complexe et, par conséquent, le simple dosage du phosphore à un moment donné n'est pas suffisant pour une fertilisation rationnelle. La dynamique du phosphore demeure toutefois peu élucidée comparée à celle de l'azote.

La compréhension des cycles biologiques et de la dynamique des éléments nutritifs dans le sol devient de plus en plus nécessaire. En effet, actuellement le recyclage et la valorisation des divers sous-produits domestiques (eaux usées épurées, composte des ordures ménagères) et industriels commence à s'opérer. Ainsi, la compréhension du devenir de ces produits et de leur impact sur le sol mérite une attention particulière.

BIBLIOGRAPHIE

- Alexander M. (1961), *Introduction to Soil Microbiology*, John Wiley, New York.
- Aubert G. et Boulaïne J. (1967), *La Pédologie*, PUF, Paris.
- Bonneau M. et Souchier B. (eds) (1994), tome 2 de *Pédologie* (dirigé par Ph. Duchaufour et B. Souchier) : *Constituants et propriétés du sol*, 2^e édition, Masson, Paris, 692 p.
- Burges Y. and Raw F. (1967), *Soil Biology*, Academic Press, New York.
- Chamayoux et Legros (1989), *Bases physiques, chimiques et minéralogiques du sol*, ACCT, Paris.
- Dommergues Y. (1968), *La Biologie des sols*, coll. "Que sais-je ?", PUF, Paris
- Dommergues Y. et Mangenot F. (eds) (1970), *Écologie microbienne des sols*, Masson, Paris.
- Donahue R.L., Miller R.W. and Schieluna J.C. (1977), *Soils : an Introduction to Soils and Plant Growth*, 4^e éd., Prentice-Hall, Engelwood Cliffs, New Jersey.
- Duchaufour P. et Souchier B. (dir.) (1979), *Pédologie*, tomes I et II, Masson, Paris.
- McLaren A.D. and Peterson G.H. (1967), *Soil Biochemistry*, Marcel Dekker, New York.
- Morel, R. (1989), *Les Sols cultivés*, Tec et Doc Lavoisier, Paris.
- Paul E.A. and Clark F.E. (1989), *Soil Microbiology and Biochemistry*, Academic Press, San Diego, New York, Berkeley.
- Stanier R.Y., Ingraham J.L., Wheels M.L. and Painter P.R. (1986), *The Microbial World*, Prentice-Hall, Engelwood Cliffs, New Jersey, USA.
- Stevenson F.J. (1982), *Humus Chemistry, Genesis, composition, reactions*, John Wiley & Sons, New York.
- Stotzky G. and Bollag J.-M. (1992), *Soil Biochemistry*, vol. 7, Marcel Dekker, New York.
- Tate R. III (1987), *Soil Organic Matter*, John Wiley & Sons, New York.

**PARTIE III : BASES PHYSIOLOGIQUES
DE L'ÉLABORATION DU RENDEMENT**

Chapitre 6

**CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT
DES PLANTES CULTIVÉES**

Tayeb Ameziane El Hassani

Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc

Sommaire

1. Introduction

- 1.1. Étapes de la vie d'une plante
- 1.2. Échelles d'étude

2. Croissance

- 2.1. Définition
- 2.2. Croissance cellulaire et différenciation des tissus
- 2.3. Croissance d'un organe et d'une plante entière
- 2.4. Croissance d'un couvert végétal

3. Développement

- 3.1. Définition
- 3.2. Germination, dormance et viabilité des semences
- 3.3. Développement des feuilles, des tiges et des racines
- 3.4. Floraison et développement reproducteur
- 3.5. Sénescence, maturité et mortalité des organes

4. Croissance, développement et rendement

- 4.1. Interdépendance de la croissance et du développement
- 4.2. Influences des facteurs et conditions du milieu
- 4.3. Rendement, résultante de la croissance et du développement

5. Régulation hormonale de la croissance et du développement

- 5.1. Concept de l'équilibre fonctionnel
- 5.2. Définition d'une hormone
- 5.3. Nature et fonctions des hormones naturelles
- 5.4. Régulation hormonale
- 5.5. Rôles des phytohormones en agriculture

6. Analyse quantitative de la croissance et du développement

- 6.1. Concepts de base
- 6.2. Lois fondamentales de l'analyse classique de la croissance
- 6.3. Développements récents
- 6.4. Analyse quantitative du développement
- 6.5. Modélisation de la croissance et du développement

7. Conclusion

Bibliographie

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DES PLANTES CULTIVÉES

1. INTRODUCTION

La croissance et le développement d'une culture représentent les transformations quantitatives et qualitatives qui accompagnent le parcours des différentes étapes de sa vie depuis l'implantation jusqu'à la maturité. Les connaissances actuelles en biologie et physiologie des plantes permettent de caractériser ces transformations pour chacune des étapes considérées et à différentes échelles.

Après avoir rappelé les étapes de la vie d'une plante et les échelles d'étude, on définira la croissance et le développement en insistant sur l'interdépendance des deux phénomènes et en présentant brièvement les facteurs et conditions de milieu qui les affectent. La prise en compte du concept de l'équilibre fonctionnel permet de comprendre la réaction des plantes, suite à des perturbations de leur fonctionnement, et d'introduire le domaine fort complexe de la régulation hormonale de la croissance et du développement.

La dernière partie de ce chapitre est consacrée à l'analyse quantitative de la croissance et du développement, en considérant à la fois la méthode classique et l'approche moderne de la modélisation.

1.1. Étapes de la vie d'une plante

Les étapes de la vie d'une plante et les échelles d'étude des phénomènes de croissance et de développement sont indiquées dans le tableau 6.1. L'évolution des phases de croissance et des stades de développement du blé, pris comme exemple, est présentée dans la figure 6.1.

Tableau 6.1. Étapes de la vie d'une plante et échelles d'étude de la croissance et du développement

<p>1. Étapes de la vie d'une plante</p> <ul style="list-style-type: none">• Germination et émergence des plantules• Période de croissance végétative• Phase de transition• Période de croissance reproductive• Sénescence progressive des organes et maturité du produit récoltable <p>2. Échelles d'étude</p> <ul style="list-style-type: none">• Croissance cellulaire• Croissance des méristèmes correspondant aux futurs feuilles, tiges et racines.• Croissance d'un organe d'une plante : feuille, tige, nœud, inflorescence, grain, racine• Croissance d'une plante entière : partie aérienne, partie souterraine.• Croissance d'un peuplement monospécifique ou plurispécifique.
--

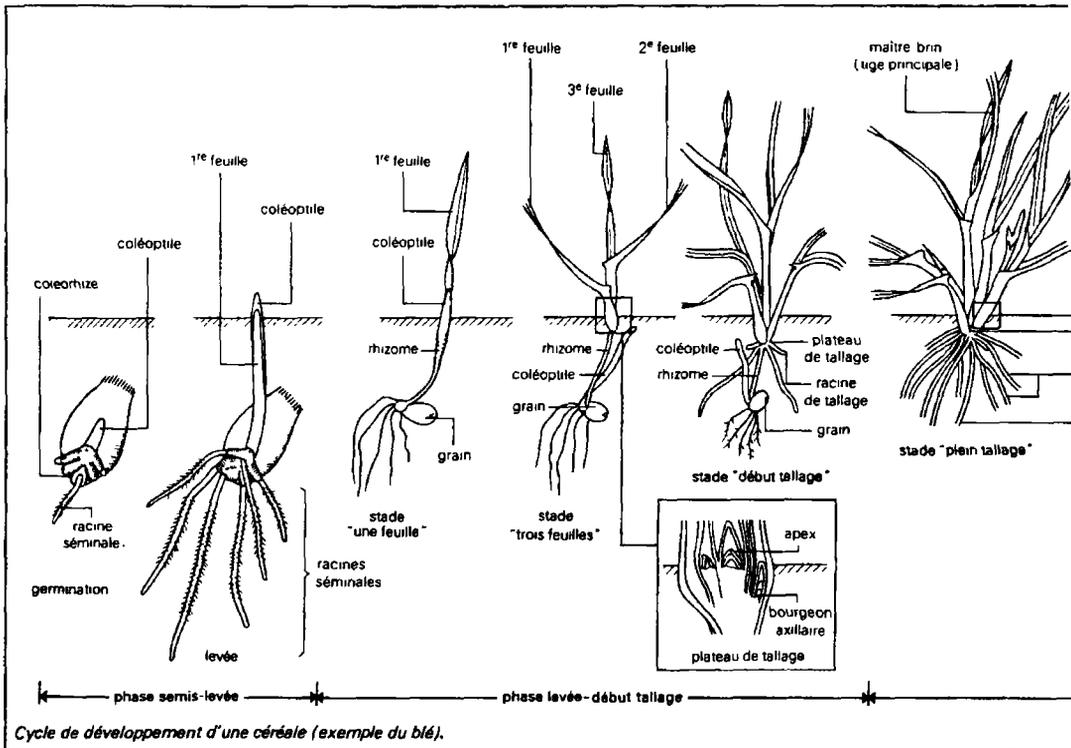


Figure 6.1. Évolution des phases de croissance et des stades de développement du blé.
 Source : Larousse agricole (1981), p 250 et 251

L'ensemble des étapes de croissance et de développement représente le cycle biologique naturel de la plante, qui va ainsi de l'implantation à la maturité. Dans le cas d'une plante **annuelle**, le cycle biologique se termine par la mort de tous les organes. Lorsque la plante est **pluriannuelle**, on observe une succession d'états végétatif et reproducteur qui alternent. Cette alternance assure la pérennité de la plante étant donné qu'avant la maturité des organes reproducteurs il y a apparition d'un nouvel état végétatif. La dissémination des plantes se fait par graines, par propagation végétative ou par les deux voies à la fois (voir chapitres 13 et 18).

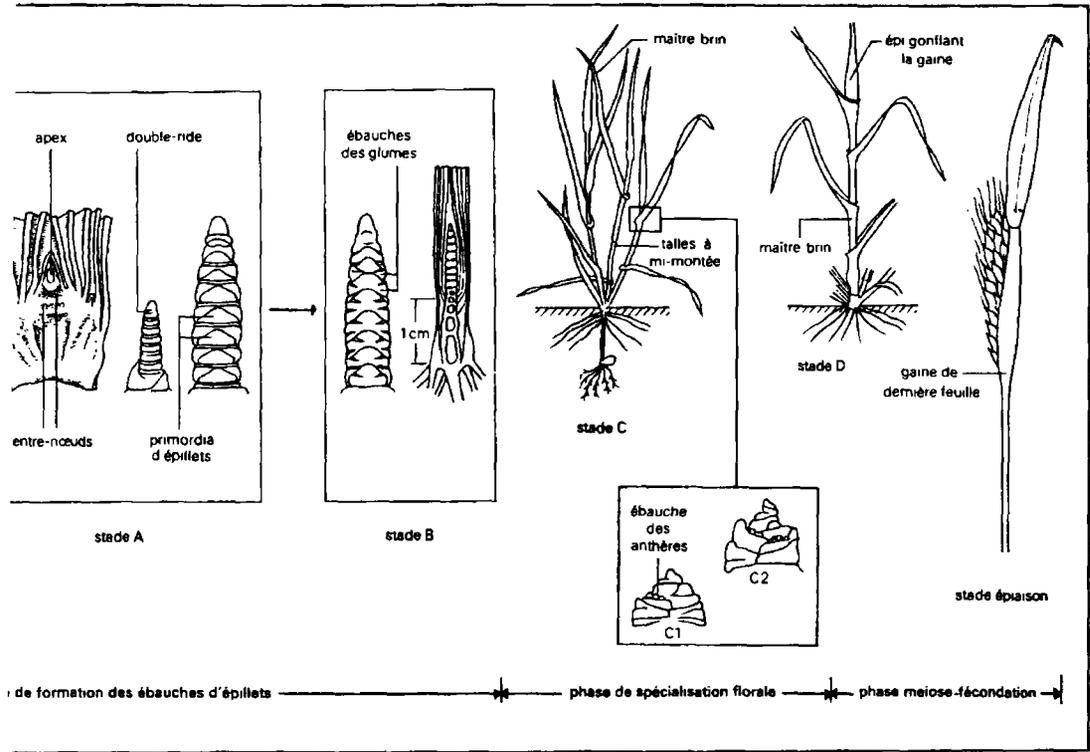
1.2. Échelles d'étude de la croissance et du développement

La notion d'échelle revêt une importance considérable car elle conditionne le choix des outils de l'analyse quantitative de la croissance et du développement, comme on le verra plus loin. Les différentes échelles d'étude de ces phénomènes sont indiquées dans le tableau 6.1.

2. CROISSANCE

2.1. Définition

La croissance est l'augmentation continue de toutes les dimensions de la plante : longueur, largeur, diamètre, surface, volume et masse. Cette augmentation est me-



surable dans le temps. La croissance d'une plante entière (ou d'un couvert végétal) fait intervenir en fait deux phénomènes concomittants :

- la croissance en dimension de chacun des organes après leur initiation : c'est la croissance au sens strict ;
- la multiplication du nombre de ces organes : c'est la liaison avec le développement.

2.2. Croissance cellulaire et différenciation des tissus

La croissance résulte de la division cellulaire, ou mitose, et de l'élongation des cellules. L'élongation est l'augmentation *irréversible* en volume selon une direction particulière. La croissance d'un organe est le résultat de l'augmentation du nombre de cellules qui le constituent et de la taille des cellules individuelles. La multiplication cellulaire présente généralement une allure exponentielle (figure 6.2.a).

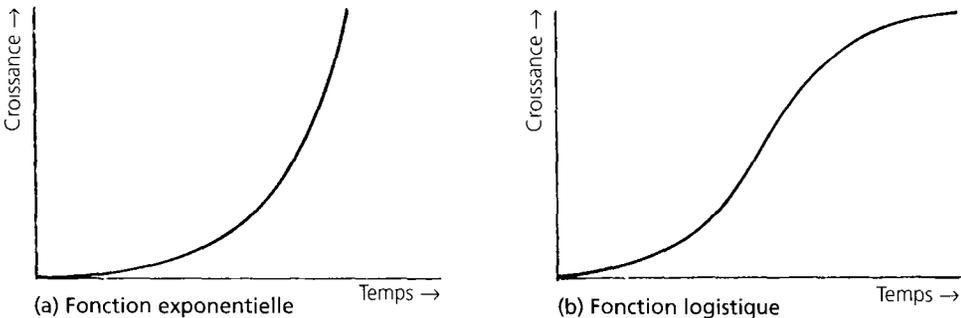


Figure 6.2. Allure générale de la courbe de croissance des plantes.

Les étapes de l'élongation cellulaire comprennent :

- l'augmentation de la flexibilité des parois cellulaires composées de cellulose (25 %) et d'hémicellulose (50 %), due à une action hormonale (voir plus loin) ;
- l'absorption de l'eau par **osmose** : l'eau remplit la vacuole ce qui augmente le volume cellulaire à cause de la pression de turgescence qui s'y exerce (voir chapitre 10) ;
- la synthèse de nouvelles parois cellulaires ou constituants pariétaux (cellulose, hémicellulose, lignine).

La différenciation correspond au changement qualitatif progressif des cellules dans le sens d'une *spécialisation* pour former les organelles et produits cellulaires. Le tableau 6.2. présente de manière simplifiée les différentes structures et les fonctions des organelles d'une cellule végétale, dont le détail est indiqué dans la figure 6.3.

L'activité méristématique joue un rôle important dans la différenciation des tissus et la formation des futurs organes de la plante. On distingue plusieurs types de méristèmes (du grec : *meristos* = divisible) :

- **méristème apical** : la taille d'une tige de monocotylédone est liée à la taille du méristème apical ;

Tableau 6.2. Représentation schématique des structures et fonctions d'une cellule végétale.

Lamelle pectique	Structure jouant le rôle de ciment entre cellules
Parois cellulaires	Constituées principalement de cellulose, lignine, elles jouent un rôle essentiel dans la croissance cellulaire
Protoplaste	
Cytoplasme	
* Membrane cytoplasmique	Perméabilité différentielle au mouvement de l'eau et des solutés
* Organelles du cytoplasme	Des fonctions multiples
<ul style="list-style-type: none"> • Plastides <ul style="list-style-type: none"> - Amyloplastes Synthèse et stockage d'amidon - Chloroplastes Siège de la photosynthèse - Chromoplastes Synthèse et stockage des caroténoïdes - Leucoplastes : Stockage d'amidon • Réticulum endoplasmique Connection noyau/membrane • Ribosomes Synthèse des protéines • Peroxisomes Photorespiration • Mitochondries Localisation des enzymes, respiration • Sphérosomes Stockage et transport des lipides • Vacuoles 90 % du volume d'une cellule mature • Appareil de Golgi Excrétion cellulaire 	
Noyau : Contrôle des activités cellulaires	
* Membrane nucléaire	
* Nucléole	
* Chromatine	

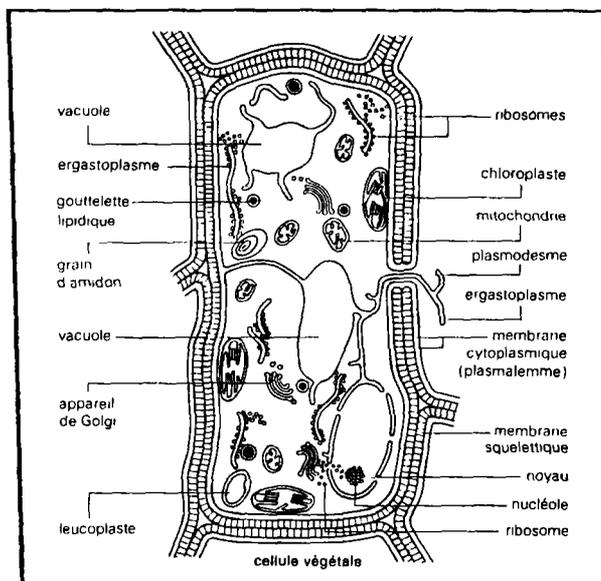


Figure 6.3. Structure d'une cellule végétale
 Source : Larousse agricole (1981), p. 244

- **méristème latéral** :
 - cambium chez les dicotylédones : racines, branches ;
 - bourgeons axillaires : nouvelles tiges, fleurs, branches ;
- **méristèmes intercalaires** (chez les monocotylédones) :
 - nœud ;
 - fabrication des cellules des entre-nœuds.

La régénération des méristèmes implique le renouvellement continu de l'activité méristématique. Chez les graminées, par exemple, le remplacement des méristèmes se fait au niveau des racines, de l'apex des tiges, des bourgeons axillaires, des rhizomes et stolons, et au niveau des talles.

La signification agronomique des méristèmes peut être illustrée par les exemples suivants :

- Luzerne : le collet donne naissance à de nouvelles tiges après défoliation grâce à l'activité méristématique à ce niveau.
- Trèfle blanc : les rhizomes donnent naissance à de nouvelles tiges après défoliation.
- Céréales à petits grains (blé, orge, avoine) : le tallage permet de réduire la dose de semis nécessaire et de faire ainsi des économies de semences.
- Canne à sucre (et autres plantes pérennes) : la reprise de la croissance peut se faire à partir des "yeux".
- Soja : reprise à partir des bourgeons axillaires.

2.3. Croissance d'un organe et d'une plante entière

La courbe de croissance typique d'un organe ou d'une plante entière suit une allure sigmoïde (voir la figure 6.2.b), qui présente généralement trois phases distinctes :

- une phase initiale de nature exponentielle ;
- une phase linéaire de croissance active ;
- une phase plateau caractérisée par la cessation de croissance.

On observe le même phénomène dans le cas de la croissance d'un peuplement végétal.

2.4. Croissance d'un couvert végétal

2.4.1. Notion de peuplement cultivé

Un peuplement végétal cultivé est un ensemble de plantes d'une seule espèce et d'une seule variété (ou population) cultivée pour récolter un produit spécifique désiré par l'homme. C'est le résultat des interactions multiples ayant lieu au cours du

développement de la culture entre les caractéristiques intrinsèques de celle-ci, les facteurs et conditions de son environnement, et les modifications imposées par les pratiques culturales sur ces caractéristiques et sur l'environnement des plantes cultivées. Le tableau 6.3 donne des exemples de ce type d'interactions.

Tableau 6.3. Caractéristiques, facteurs et conditions liées à la plante cultivée, à l'environnement et aux techniques culturales influençant l'établissement d'un peuplement végétal et son développement ultérieur.

<p>Caractéristiques intrinsèques de la plante</p> <ul style="list-style-type: none">• Types d'espèces et variétés, et autres caractères génétiques• Taille et qualité des semences utilisées• Caractéristiques physiologiques et réponses adaptatives aux contraintes de l'environnement <p>Facteurs et conditions de milieu</p> <ul style="list-style-type: none">• Caractéristiques physico-chimiques et biologiques du sol• Régime hydrique dans le système-plante-atmosphère• Température et contraintes thermiques au niveau du sol et de l'air• Photopériode, éclairage et autres composantes climatiques <p>Modifications imposées par les pratiques culturales</p> <ul style="list-style-type: none">• Type de lit de semence créé par le travail du sol• Date, mode et densité de semis• Structure du peuplement (écartement des lignes, espacement entre lignes, autre structure)• Fertilisation minérale et organique (nature des fertilisants, doses et modalités d'apport, dates d'apport selon les stades de développement)• Contrôle des mauvaises herbes, des maladies et ravageurs, et dates d'intervention• Apport d'eau par les précipitations naturelles ou l'irrigation dès la phase germination-levée
--

2.4.2. Caractérisation d'un peuplement

Un peuplement peut être **monospécifique** tel qu'il vient d'être décrit. C'est la situation la plus générale lorsqu'on contrôle les mauvaises herbes comme dans un champ de blé, de maïs, de betterave, de canne à sucre ou de luzerne.

Tableau 6.4. Caractérisation agronomique d'un peuplement cultivé.

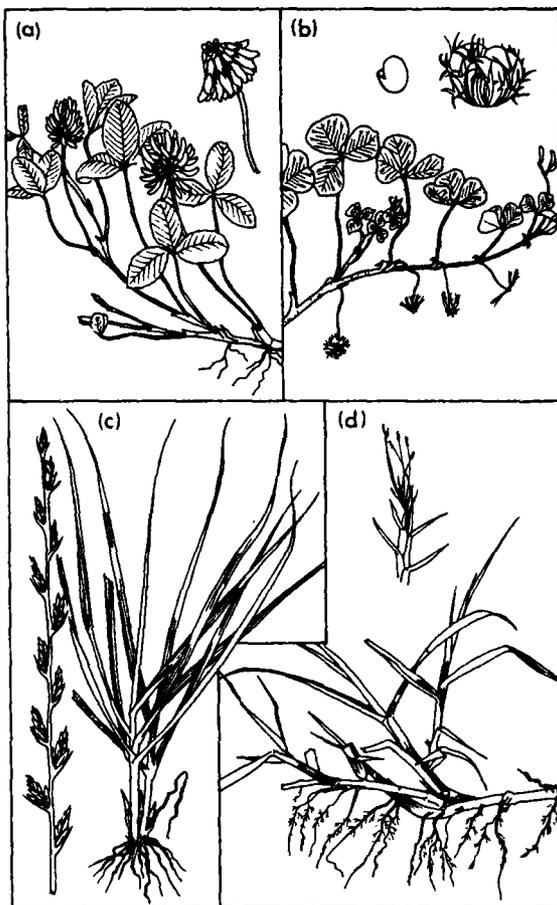
<p>Port du végétal</p> <ul style="list-style-type: none">• dressé, à croissance verticale cas des graminées• étalé ou prostré, à croissance horizontale cas de certaines légumineuses (Trèfle blanc) <p>"Profondeur" du couvert</p> <ul style="list-style-type: none">• liée au port et au rythme de croissance de la partie aérienne <p>Architecture du couvert</p> <ul style="list-style-type: none">• Densité de peuplement• Structure de peuplement• Inclinaison des feuilles• Indice foliaire du couvert <p>Système racinaire</p> <ul style="list-style-type: none">• Système racinaire fasciculé comme pour le blé• Système racinaire pivotant comme pour la luzerne• Système rhizomateux comme pour le gazon

Un peuplement peut aussi être **plurisécifique** comme l'association de deux ou plusieurs espèces pour mieux exploiter le milieu :

- meilleure utilisation de ressources limitées (terre, eau, fertilisation) ;
- répartition des risques face aux aléas (climat, parasitisme).

Par rapport à cette caractérisation globale, un peuplement végétal peut se caractériser par des critères plus agronomiques et physiologiques (tableau 6.4). Des exemples de port végétal et de systèmes racinaires sont illustrés par la figure 6.4.

Figure 6.4. Morphologie des plantes. (a) Trèfle blanc avec des stolons ; (b) Trèfle souterrain avec des tiges horizontales desquelles les pédoncules s'allongent et poussent les gousses dans le sol ; (c) Ray grass pérenne avec son port dressé , (d) Kikouyou avec des rhizomes
 Source : C.J Pearson and R.L Ison (1987), *Agronomy of grassland systems*, Cambridge University Press, Cambridge, p 32



3. DÉVELOPPEMENT

3.1. Définition

Le développement représente l'ensemble des transformations qualitatives de la plante liées à l'initiation et à l'apparition de nouveaux organes. Contrairement à la croissance, le développement est un phénomène repérable dans le temps. Il s'agit d'événements discrets qu'on peut observer à un instant donné : germination des graines suite à leur imbibition, émergence des plantules, initiation florale, maturité des graines, mort du végétal.

Comme pour la croissance, on distingue la phase de développement végétatif et la phase de développement reproducteur. Durant la première phase et après la germination, la plante passe de l'état juvénile à un état où elle se ramifie et multiplie ses organes végétatifs (feuilles, tiges, racines). La phase de développement reproducteur est marquée par la fabrication d'organes d'accumulation de la matière sèche.

3.2. Germination, dormance et viabilité des semences

La **germination** traduit le fait que lorsqu'une semence viable est placée dans des conditions adéquates de lumière, de température, d'oxygène et d'humidité, elle

donne lieu à une plantule qui émerge de la surface du sol, ou de tout autre médium utilisé dans les tests de germination (voir chapitre 18).

Pour la plupart des espèces cultivées et adventices qui se propagent par des graines, 7 à 30 jours après la germination, l'**embryon** puis la **plantule** sont entièrement dépendants, sauf pour l'eau, de la **réserve** d'éléments nutritifs stockés dans la semence (amidon, lipides, protéines et acides aminés, minéraux essentiels, etc.). Bien que toutes les semences contiennent des réserves, il existe une grande diversité d'organes de stockage : cotylédons dans le cas des légumineuses, endosperme dans le cas des céréales.

Les principales étapes de la germination sont les suivantes :

- imbibition ;
- gonflement de la semence ;
- accroissement des activités métaboliques ;
- croissance de l'embryon ;
- émergence des plantules.

On observe une grande variabilité de la **faculté germinative** des semences. La faculté germinative (ou pouvoir germinatif) est définie en % par le nombre de graines qui germent après une durée déterminée (généralement 7 jours pour beaucoup d'espèces) sur 100 graines mises à germer. Les différences de pouvoir germinatif peuvent être liées à des différences d'énergie germinative, de maturité physiologique, et de conditions de récolte et de conservation des semences.

Les processus métaboliques accompagnant la germination sont marqués par une activité enzymatique, respiratoire et hormonale accrue. Cette activité permet l'hydrolyse de l'amidon, des lipides et des protides en substances directement assimilables par l'embryon, comme les sucres, les acides gras et les acides aminés.

L'embryon fabrique différents types d'**hormones** qui sont transloquées dans l'endosperme ou dans les cotylédons, et qui jouent un rôle déterminant dans l'hydrolyse des réserves. Le rôle que joue l'acide gibbéréllique (GA, voir paragraphe sur la régulation hormonale) dans la stimulation de l'activité α -amylase est bien connu chez les céréales et les légumineuses. L'activité hormonale peut entraîner la production de substances promotrices ou inhibitrices de la germination.

La **dormance** est un phénomène très répandu dans la nature mais difficile à définir avec précision. Si, en conditions adéquates de germination, une semence ne germe pas, elle est soit morte soit dormante. La semence est dite dormante si, après un traitement qui lève la dormance, la germination a lieu. Si la germination n'a pas lieu, on dira que la semence est morte. La mort d'une semence résulte du fait que son embryon est détérioré par un choc mécanique, thermique ou autre.

Comme on le verra dans le chapitre 18, il existe plusieurs types de dormance : la dormance vraie ou dormance embryonnaire et/ou tégumentaire, la dormance induite et la dormance forcée.

Dans le cas de la dormance due aux inhibitions tégumentaires, la germination a lieu si l'embryon est dénudé. On parle alors de **graines dures** ou de dureté tégumentaire. La dormance tégumentaire dépend de la nature des enveloppes et de la localisation des substances inhibitrices dans ces enveloppes.

Concernant la **viabilité**, une semence est dite viable si, une fois la dormance levée et les graines placées dans des conditions adéquates de germination, la germination est normale. Sinon la semence est dite morte. Il existe des tests de viabilité qui donnent des résultats fiables.

La dormance peut être levée par un traitement thermique adéquat en jouant sur l'alternance de températures, par l'exposition à la lumière, par un traitement mécanique, ou **scarification**, permettant d'enlever l'inhibition tégumentaire, et par des traitements chimiques. Toutes ces techniques ont de larges applications agronomiques. Par ailleurs, la dormance revêt une *signification écologique* considérable dans la mesure où les plantes utilisent ce phénomène comme stratégie d'adaptation face à l'adversité de l'environnement.

3.3. Développement des feuilles, des tiges et des racines

Les futurs organes de la plante – comme les feuilles, les tiges et les racines – prennent leur origine dans la zone de croissance active, caractérisée par une division cellulaire intense au niveau des méristèmes apicaux. Le stade ultime de cette activité méristématique est l'**initiation** des primordia de feuilles et des autres organes qui sont des ébauches de ces organes (voir figure 6.1, plus haut).

On appelle **plastochrone** l'intervalle de temps séparant l'initiation successive des primordia. Le plastochrone varie entre espèces et sous l'effet des facteurs et conditions de milieu. Mais pour une courte période et un environnement peu changeant (faibles variations de température et d'éclairement), on peut considérer que le plastochrone reste relativement constant.

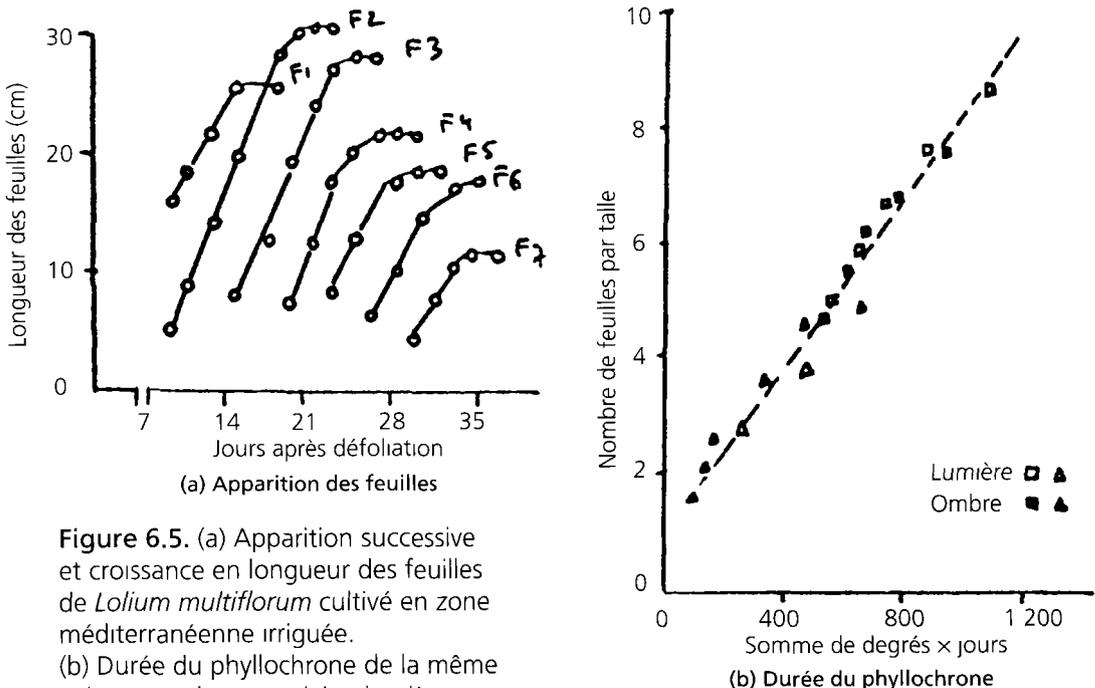


Figure 6.5. (a) Apparition successive et croissance en longueur des feuilles de *Lolium multiflorum* cultivé en zone méditerranéenne irriguée. (b) Durée du phyllochrone de la même culture conduite en pleine lumière et sous ombrage.

Source : T. Ameziane El Hassani, 1986

Sauf avortement éventuel, chaque primordia donnera naissance à un futur organe. Dans le cas des feuilles, l'intervalle de temps séparant l'apparition successive et l'émergence des feuilles est appelée **phyllochrone**. En l'absence de limitation à la croissance et au développement des plantes, on considère que le phyllochrone reste constant. La figure 6.5 permet de visualiser ce phénomène dans le cas de *Lolium multiflorum*. Pour ce fourrage cultivé et pour de nombreuses autres graminées la durée du phyllochrone, en somme de degrés \times jours, est d'environ 100 à 120 °C-jour (figure 6.5.b).

Les principaux facteurs du milieu qui agissent sur l'initiation et l'apparition des feuilles sont la température et l'intensité de l'éclairement.

Il existe un parallélisme entre le rythme d'apparition des feuilles et des tiges et le rythme d'apparition des autres organes. En particulier, on a pu montrer chez l'orge qu'à la dynamique de tallage (production de tiges) et de ramification aérienne correspond une dynamique souterraine de branchage et de ramification du système racinaire.

3.4. Floraison et développement reproducteur

La floraison commence par l'**induction florale** et l'initiation des organes reproducteurs. Le premier signe visible de l'initiation florale est le changement morphologique de l'apex (voir figure 6.1, stade A et stade B), dont les primordia évoluent du stade rides simples au stade **double ride**. L'apparition des premières doubles rides marque le début du stade reproducteur. Cependant, les mécanismes qui interviennent dans la phase de transition du développement végétatif au développement reproducteur ne sont pas encore clairement élucidés. Chez les céréales et les graminées fourragères, le nombre de doubles rides augmente rapidement avec le temps à partir de leur apparition ; ces doubles rides évoluent ensuite en inflorescences et épis dont le nombre d'épillets aura été fixé dès la phase végétative de l'apex.

Concernant l'écophysiologie de la floraison, l'induction florale fait intervenir différents mécanismes adaptatifs qui incluent :

- la levée de la dormance des bourgeons axillaires ;
- la réaction des plantes aux basses températures, ou vernalisation ;
- la réaction des plantes au photopériodisme.

La réaction à la photopériode permet de distinguer les plantes de jours courts, les plantes de jours longs et les plantes indifférentes à la longueur du jour pour fleurir. Par ailleurs, on peut induire la floraison par des traitements chimiques, notamment l'application d'hormones synthétiques dites de "maturation".

3.5. Sénescence, maturité et mortalité des organes

La sénescence est le phénomène par lequel les feuilles perdent progressivement leur chlorophylle, chutent et meurent. La sénescence a généralement lieu durant toute la vie de la plante bien que le processus soit plus accentué en phase reproductrice. En phase végétative, la plupart des graminées maintiennent un nombre de feuilles vivantes relativement constant, impliquant un équilibre entre le taux de formation des feuilles et le taux de leur disparition.

Avec l'avancement du développement reproducteur, la sénescence s'accélère, la chute des feuilles augmente et au stade ultime, pour une culture comme le blé, il ne

reste que la dernière feuille pour assurer la fourniture des assimilats nécessaires au remplissage des grains, avant qu'ils n'atteignent la maturité. Après cette phase, tous les organes d'une culture annuelle meurent alors que les plantes pérennes reprennent leur développement végétatif si les conditions de milieu sont favorables.

4. CROISSANCE, DÉVELOPPEMENT ET RENDEMENT

4.1. Interdépendance de la croissance et du développement

L'élaboration de la structure d'une plante, représentée par ses parties aérienne et racinaire, dépend du développement successif de ses différents organes et de l'accumulation de la matière sèche dans chacun de ces organes. Ces deux phénomènes sont concomitants et leur interdépendance peut être illustrée par les exemples suivants :

- En l'absence d'induction florale chez le blé, la montaison (qui relève du développement reproducteur) n'a pas lieu : dans ce cas la plante reste essentiellement feuillue et accumule peu de matière sèche relativement à une plante qui aurait des tiges.
- La teneur en matière sèche des racines d'une luzerne est un indicateur de leur état de croissance ; cette teneur est intimement liée au stade de développement de la luzernière.
- La montaison, ou développement des tiges, chez la betterave se traduit par une consommation accrue du sucre accumulé dans les racines et donc par une diminution de la matière sèche de celles-ci.

Cependant, pour un même stade de développement de la culture, les facteurs trophiques comme l'eau, la lumière, le gaz carbonique, l'azote, etc. peuvent profondément modifier l'état de la croissance.

4.2. Influences des facteurs et conditions du milieu

• **Facteurs de croissance.** Ils sont les éléments internes (liés à la plante) et externes (liés au milieu) qui interviennent dans la fabrication de la matière sèche ; ils ont une action quantitative donnant lieu à un bilan d'énergie et de matière :

- énergie solaire ;
- éléments minéraux ;
- eau ;
- température.

• **Conditions de croissance.** Les processus de fabrication de matière sèche, et donc l'utilisation des facteurs de croissance, peuvent se dérouler sous certaines conditions et être limités sous d'autres. Exemples :

- température suffisante permettant de déclencher les processus comme la germination, le développement foliaire et l'extension racinaire ;
- régulation thermique, conditions hydriques et ouverture stomatique ;
- aération autour des racines pour la diffusion de l'oxygène ;
- état structural permettant la croissance des racines ;
- forte concentration en sels entraînant la toxicité des plantes.

Ces conditions sont souvent en interaction ; leur *lois d'action sont mal connues* et

elles jouent fréquemment par des *effets seuils*. L'eau est à la fois facteur et condition de croissance. L'intérêt des études en **conditions contrôlées** pour déterminer les lois d'action des facteurs et conditions de croissance est évident, malgré les difficultés inhérentes au transfert des résultats au niveau du champ cultivé.

La plupart des plantes cultivées connaissent des phases sensibles et des stades critiques de croissance et de développement lorsque les états du milieu imposent des limitations à ces processus. Ces contraintes de milieu (stress hydrique, stress thermique, stress minéral, stress salin, etc.) peuvent entraîner des conséquences irréversibles et souvent dommageables pour le rendement. Une discussion détaillée de ces aspects est donnée dans Fowden et al. (1993).

4.3. Rendement, résultante de la croissance et du développement

Dans le cas d'un peuplement cultivé, la résultante des interactions entre les caractères propres d'un peuplement, les facteurs et conditions de l'environnement qu'il exploite et les modifications qu'il subit par les techniques culturales détermine le **rendement** et la **qualité** du produit, ou des produits, recherchés par l'homme. Le rendement est un concept relatif et il faut distinguer le "rendement biologique" du "rendement utile".

4.3.1. Rendement biologique

C'est l'accumulation de matière sèche totale au sein d'un peuplement végétal, système aérien et système racinaire compris, depuis l'établissement du couvert (émergence) jusqu'à la récolte. Une discussion intéressante de ce concept est donnée par Donald et al. (1976). La matière sèche accumulée est le résultat d'un bilan entre le *gain* de carbone à partir du CO_2 de l'air grâce à la photosynthèse, et la *perte* de carbone par respiration, autres catabolismes et sénescence. La respiration permet de satisfaire les besoins énergétiques du métabolisme, conduisant à la fabrication de glucides complexes, de lipides, de corps aromatiques, de protides et d'autres substances nécessaires à la croissance et au développement des plantes.

La sénescence qui correspond à la chute des feuilles et au dépérissement progressif des organes contribue aussi à la détérioration du bilan carboné de la plante.

4.3.2. Rendement utile ou rendement économique

Toute la matière sèche accumulée dans les parties aérienne et racinaire n'est pas récoltable et on distingue plusieurs groupes de peuplements.

- Groupe de plantes dont le rendement économique provient de la **croissance végétative** :

- Plantes à racines (ex. : betterave à sucre).
- Plantes récoltées pour leurs tiges (ex. : canne à sucre).
- Plantes récoltées pour leurs feuilles (ex. : tabac).
- Plantes récoltées pour leurs tubercules (ex. : pomme de terre).
- Plantes récoltées pour leurs parties aériennes (ex. : cultures fourragères).

- Groupe de plantes dont le rendement économique provient de la **croissance reproductrice**. La formation du rendement économique commence par l'induction florale et se termine par l'arrêt complet de la croissance (dessiccation). La plupart du rendement utile provient de l'assimilation photosynthétique réelle, c'est-à-dire parallèlement au développement des organes d'accumulation de matière sèche (tiges, inflorescences, grains).

Dans ce groupe on distingue deux classes phénologiques :

– Plantes à **croissance indéterminée** (oléagineux, coton), pour lesquelles les fruits et grains sont portés par des inflorescences latérales, le méristème apical ne devenant pas reproducteur. Il existe aussi des plantes à **croissance déterminée**, ayant un nombre réduit de branches ou de tiges et donnant pendant une courte période des fruits ; le méristème apical reste végétatif ou meurt.

– Plantes dont le rendement économique provient de la dernière partie du cycle biologique ; on y classe toutes les céréales (blé, orge, sorgho, millet, maïs) où l'inflorescence terminale est la principale source du rendement économique.

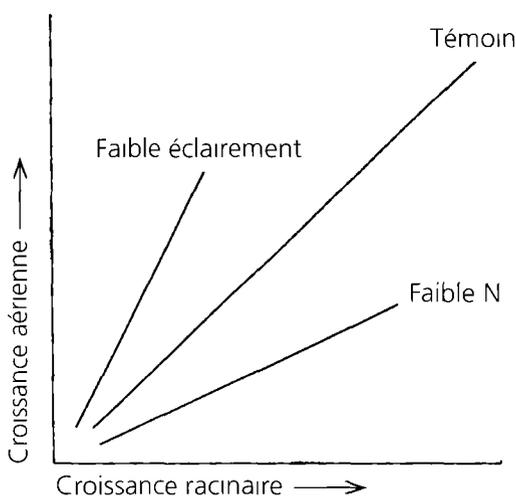
Dans tous les cas, le rendement utile est une fraction du rendement biologique. Le rapport rendement utile/rendement biologique est appelé **indice de récolte**.

5. RÉGULATION HORMONALE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT

5.1. Concept de l'équilibre fonctionnel

Le concept de l'équilibre fonctionnel d'une plante, proposé par Brouwer (1962, 1983) à partir de travaux sur les effets de différents facteurs nutritionnels sur le ratio partie racinaire/partie aérienne est illustré dans la figure 6.6.

Figure 6.6. Illustration du concept de l'équilibre fonctionnel entre la croissance aérienne et racinaire d'une plante, en considérant l'effet de la déficience en azote et du faible éclaircissement.



Par rapport à une plante témoin dont la croissance se déroule dans des conditions optimales et qui, de ce fait, est en situation d'équilibre, lorsque celui-ci est rompu à la suite de l'application d'une contrainte au niveau aérien ou souterrain, la plante tend toujours à rétablir son équilibre. En règle générale, si le stress intervient au niveau aérien (réduction d'éclaircissement, réduction de surface foliaire), l'ajustement de la croissance pour réaliser l'équilibre se fait au niveau souterrain. Inversement, si la contrainte entrave le développement racinaire (stress hydrique, déficience minérale, etc.) l'ajustement de croissance concerne le système aérien.

Les exemples abondent pour montrer qu'en conditions de nutrition phosphatée et d'alimentation hydrique non limitantes, l'application d'azote augmente la croissance aérienne et donc diminue le rapport partie racinaire/partie aérienne. Au contraire, ce ratio augmente si la fourniture d'eau et de phosphate est limitante, indiquant que la plante réagit en développant son système racinaire au détriment de

l'appareil aérien, pour explorer davantage de volume de sol et satisfaire ainsi ses exigences hydrique et minérale. Les mécanismes mis en jeu sont complexes et font intervenir, entre autres, le système hormonal de la plante.

5.2. Définition d'une hormone

Composé organique qui, synthétisé dans *une partie* de la plante et *transloqué* dans une *autre partie*, cause une réponse physiologique, à de *très faibles concentrations* ($1\mu\text{M}$ et moins). A titre de comparaison pondérale, les sucres, acides aminés, acides organiques et autres métabolites pèsent de l'ordre de 1mM à 50mM .

Il existe des composés qui entraînent des réponses physiologiques importantes mais qui ne sont pas des hormones naturelles, tels que :

- ion K^+ , inorganique,
- 2,4-D, auxine synthétique,
- saccharose, composé synthétisé puis transloqué mais jouant à forte concentration.

5.3. Nature et fonctions des hormones naturelles

Il existe cinq groupes d'hormones naturelles :

- au moins une auxine, ou acide indol-3-acétique (IAA),
- plusieurs gibbérellines ($\text{GA}_1, \text{GA}_2, \dots, \text{GA}_n$),
- plusieurs cytokinines (CK),
- acide abscissique (ABA) et composés inhibiteurs,
- éthylène.

• **Les auxines.** Celles-ci sont essentiellement produites dans les méristèmes et régions de croissance active au niveau des parties aériennes. Elles se trouvent dans la plupart des tissus de la plante y compris dans les feuilles en sénescence. Le transport des auxines se fait dans le phloème, des parties aériennes vers les parties racinaires, mais également de cellule à cellule (transport orienté).

Les auxines activent l'élongation des coléoptiles et des tiges et favorisent le phototropisme et le géotropisme. Elles jouent un rôle important dans l'initiation et la formation des racines adventives et dans la différenciation du xylème. Par contre, elles inhibent l'élongation racinaire. La croissance des bourgeons axillaires est également inhibée par le maintien de la **dominance apicale**, qui est sous le contrôle des auxines. Enfin elles retardent la sénescence des feuilles et la chute des fruits.

La production des auxines est inhibée par la déficience en zinc et en phosphore, elle est favorisée par les gibbérellines et les cytokinines, qui en stimulent le transport. L'effet des auxines peut varier selon leurs concentrations, le type de cellules et le stade de développement de la plante.

• **Les cytokinines.** Celles-ci sont synthétisées dans les apex des racines, mais on les trouve aussi dans les parties aériennes, les semences et les fruits n'ayant pas atteint la maturité physiologique. Elles sont transloquées dans le xylème depuis les racines jusqu'aux parties aériennes. Au niveau de celles-ci, les cytokinines circulent lentement de cellule à cellule.

Les cytokinines jouent un rôle important dans la germination et favorisent la division

cellulaire. Elles activent l'initiation des feuilles, des tiges et des stolons, et favorisent l'extension des feuilles et des cotylédons ainsi que la translocation des assimilats. Leur rôle dans la transpiration est également rapporté. Les cytokinines inhibent la sénescence des feuilles et permettent la levée de la dormance des graines ainsi que celle de la dominance apicale des bourgeons axillaires chez certaines plantes.

Les facteurs affectant la synthèse, la translocation et l'activité des cytokinines sont peu connus. Cependant le stress hydrique, les hautes températures et les conditions d'hydromorphie inhibent la production des cytokinines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes.

• **Les gibbérellines.** Celles-ci sont synthétisées dans les apex racinaires. On les trouve aussi dans les semences, les jeunes feuilles et les tiges. Leur transport des racines aux parties aériennes se fait dans le xylème. Le transport des gibbérellines au niveau des parties aériennes se fait aussi de cellule à cellule et, au niveau des feuilles, il se fait dans le phloème.

La germination des semences, l'élongation des tiges, l'expansion des feuilles, la floraison des plantes de jours longs et la croissance des fruits sont des processus physiologiques qui sont activés par les gibbérellines. Elles lèvent la dormance des semences et la dominance apicale. Mais elles inhibent la sénescence des feuilles et la maturation des fruits.

La synthèse des gibbérellines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes sont inhibés par l'excès d'eau et par l'effet des jours courts.

• **L'éthylène.** Celui-ci est produit par toutes les parties de la plante, plus particulièrement, dans les régions apicales en croissance active et au cours de la maturation des fruits. Étant donné sa nature volatile, son transport est peu connu, mais il circule des racines vers les parties aériennes.

La maturation des fruits, la sénescence des feuilles et la chute des organes ainsi que la levée de la dominance apicale des bourgeons axillaires sont les principaux effets produits par l'éthylène. Cette hormone inhibe la division cellulaire ainsi que le géotropisme des tiges et des racines.

La production de l'éthylène est stimulée par la maturation des fruits, la sénescence des feuilles et des fleurs, le stress hydrique et l'effet des autres hormones. Sa production est inhibée par la lumière et par des conditions d'anaérobiose. Le métabolisme de l'éthylène et son transport au sein de la plante sont peu connus.

• **L'acide abscissique.** La synthèse de l'acide abscissique se fait essentiellement dans la partie terminale des racines. On le trouve aussi dans les feuilles, les bourgeons, les semences, les fruits et tubercules. Cette hormone circule facilement au niveau des cotylédons, des feuilles et des racines. Le transport se fait de cellule à cellule dans les parties aériennes.

La fermeture des stomates, la sénescence des feuilles, l'abscission, la dormance des bourgeons, et la formation des tubercules et des racines adventives sont des effets bien connus de l'acide abscissique. Son rôle dans la régulation stomatique en relation avec les réponses adaptatives des plantes au stress hydrique est essentiel. L'acide abscissique inhibe la germination des semences, la croissance des bourgeons axillaires, l'élongation des tiges et des racines, et l'initiation florale.

Le stress hydrique, l'excès d'eau, la déficience en éléments minéraux et la salinité augmentent la production de l'acide abscissique. Mais le transport de cette hormone et son métabolisme ne sont pas encore clairement élucidés.

De plus amples informations sur la nature chimique, le site de production, le mode de transport et les actions promotrices ou inhibitrices des hormones naturelles se trouvent dans Wilkins (1984) et Salisbury et Ross (1985).

5.4. Régulation hormonale

Il est bien établi que les phénomènes de croissance et de développement dépendent de l'équilibre hormonal au sein de la plante. Cet équilibre est régi par :

- des rapports de concentrations,
- des gradients de concentrations.

• La régulation hormonale de la croissance et du développement s'exerce aux niveaux suivants :

- division cellulaire, expansion des cellules et leur différenciation,
- germination et dormance des graines et des bourgeons,
- initiation des feuilles, tiges, racines,
- production de grains, fruits et leur maturation,
- sénescence et mortalité des organes.

• Aux hormones de croissance (IAA, GA, CK) dont les effets, à concentration normale dans la plante, entraînent la *promotion* de la croissance, on oppose les hormones de stress (ABA, éthylène) dont les effets, à concentration élevée, entraînent l'inhibition de la croissance.

• A *même concentration* dans la plante, les hormones peuvent avoir des effets très contrastés sur les différents organes, en particulier sur la partie aérienne et racinaire.

5.5. Rôle des phytohormones en agriculture

Les activités promotrices et inhibitrices des différentes hormones naturelles, et leur implication dans la régulation de la croissance et du développement, ont suscité l'intérêt de fabriquer au laboratoire des molécules de synthèse ayant des effets spécifiques. Le cas le plus spectaculaire est celui de l'auxine synthétique ou 2,4-D, largement utilisé comme herbicide.

Plusieurs autres molécules de synthèse, de la famille des cytokinines, des gibbérelines et de l'acide abscissique sont actuellement disponibles pour diverses utilisations en agriculture : herbicides, régulateurs de croissance, inhibition de la germination, levée de la dormance, levée de la dominance apicale, retard de la sénescence, etc. L'application d'un produit tel que le cycocel (CCC) permet une meilleure répartition des assimilats entre les fruits qui sont, de ce fait, de tailles homogènes. Dans le cas des céréales, l'application des molécules de synthèse de cette nature permet un développement adéquat des épis et un remplissage homogène des grains.

D'autres exemples de l'utilisation des phytohormones en agriculture sont donnés au chapitre 18, et de plus amples informations sur le sujet peuvent être trouvées dans la bibliographie sélective en fin de ce chapitre.

6. ANALYSE QUANTITATIVE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT

6.1. Concepts de base

Malgré une large variabilité de comportement des plantes (plantes de lumière et plantes d'ombre, plantes de jours courts, de jours longs ou neutres, plantes à croissance déterminée ou indéterminée, etc.), les lois qui régissent leur croissance et par conséquent leur productivité ultérieure ont une validité très générale. Pour comprendre le fonctionnement global d'une plante (ou d'un peuplement), l'analyse quantitative et le formalisme mathématique sont devenus, à partir des années 1920, des outils fondamentaux.

Comme déjà dit, la phase initiale de croissance (cellule, organe, plante entière, peuplement) suit une loi **exponentielle** tant qu'il n'y a pas de limitations intrinsèques à la plante ou liées à l'environnement (figure 6.2.a). Dès que la limitation est imposée, la croissance dans le temps est modifiée selon une courbe **sigmoïde** (figure 6.2.b).

Durant la phase exponentielle, la croissance est analogue à une accumulation de capital selon la **loi des intérêts composés**. Le poids de l'embryon représente le "capital initial", W_0 , et l'efficacité photosynthétique de la plante représente le "taux d'intérêt", r . De cette analogie, le poids W devient après une période t de croissance :

$$\begin{aligned} W(t) &= W_0(1+r)^t \\ \text{soit} \quad \ln W(t) &= \ln W_0 + t \ln(1+r) \approx \ln W_0 + rt \end{aligned}$$

En échelle logarithmique, c'est une droite dont la pente correspond au taux d'intérêt, r . Ce concept est à la base de l'analyse quantitative classique de la croissance.

L'analyse requière la détermination de 2 variables importantes :

- mesure de la biomasse présente à chaque instant, $W(t)$;
- mesure des surfaces assimilatrices à chaque instant, $L(t)$.

Dans la pratique, W et L peuvent représenter le poids sec et la surface foliaire d'une plante isolée, comme ils peuvent se référer à la biomasse par unité de surface de sol (A) et à la surface foliaire par unité de surface de sol. Ce sont les fonctions de croissance de la biomasse et de l'indice foliaire (voir plus loin).

A partir des fonctions de croissance $W = f(t)$ et $L = f(t)$, on peut dériver les concepts qui suivent :

- **Vitesse absolue de croissance (CGR)**. La vitesse absolue de croissance à chaque instant (*growth rate*, *crop growth rate*) se définit comme étant l'augmentation de biomasse (ou de poids sec de la plante) par unité de temps :

$$\begin{aligned} \text{GR} &= \frac{dW}{dt} \quad [\text{kg}\cdot\text{j}^{-1}] \quad \text{plante isolée} \\ \text{CGR} &= \frac{1}{A} \frac{dW}{dt} \quad [\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}] \quad \text{peuplement} \end{aligned} \quad (1)$$

- **Vitesse relative de croissance (RGR)**. La vitesse relative de croissance (*relative*

growth rate) se définit pour une plante comme étant l'augmentation de poids sec par unité de poids existant par unité de temps :

$$\text{RGR} = \left(\frac{1}{W}\right) \left(\frac{dW}{dt}\right) = \frac{d(\ln W)}{dt} \quad [\text{kg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{j}^{-1} \text{ ou } \text{j}^{-1}] \quad (2)$$

Durant la phase de croissance exponentielle, RGR reste constant :

$$\ln W = \ln W_0 + rt \text{ soit } \text{RGR} = \frac{d(\ln W)}{dt} = r = \text{constante.}$$

Une fois cette phase initiale de croissance terminée, RGR n'est plus constant et diminue progressivement avec l'âge des plantes.

• **Taux d'assimilation nette (NAR).** Le taux d'assimilation nette (*net assimilation rate*) d'une plante se définit à chaque instant comme étant l'augmentation de biomasse par unité de surface assimilatrice existante par unité de temps :

$$\text{NAR} = \frac{1}{L} \frac{dW}{dt} \quad [\text{kg}\cdot\text{m}^{-2} \text{ feuille}\cdot\text{j}^{-1}] \quad (3)$$

Noter que NAR est différent du taux de photosynthèse brute en ce sens qu'il représente l'investissement net des assimilats dans la croissance, c'est-à-dire la différence entre gain de carbone par photosynthèse et perte de carbone par respiration.

• **Surface foliaire massique (LAR).** Ce ratio, appelé *leaf area ratio*, se définit pour une plante (ou un couvert) comme étant le rapport instantané des surfaces assimilatrices, L , par unité de biomasse présente, W .

$$\text{LAR} = \frac{L}{W} \quad [\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}] \quad (4)$$

Ce ratio est aussi appelé "surface efficace pour la croissance de l'unité de poids de la plante".

On peut démontrer (Radford, 1967) que ces différents paramètres instantanés peuvent faire l'objet de mesures directes entre 2 états successifs de la croissance (t_1, W_1, L_1) et (t_2, W_2, L_2), et ont pour valeurs moyennes dans l'intervalle $[t_1, t_2]$:

$$\overline{\text{CGR}} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1}$$

$$\overline{\text{RGR}} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

$$\overline{\text{NAR}} = \left(\frac{W_2 - W_1}{L_2 - L_1}\right) \left(\frac{\ln L_2 - \ln L_1}{t_2 - t_1}\right)$$

$$\overline{\text{LAR}} = \left(\frac{L_2 - L_1}{W_2 - W_1}\right) \left(\frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\ln L_2 - \ln L_1}\right)$$

• **Surface foliaire spécifique (SLA).** La surface foliaire spécifique (*specific leaf area*) se définit par le rapport de la surface foliaire présente à chaque instant (L) au poids sec des feuilles correspondantes (W_L) :

$$SLA = \frac{L}{W_L} \quad [m^2 \cdot kg^{-1}] \quad (5)$$

Le SLA définit “l’épaisseur” des feuilles et revêt une signification écologique, physiologique et agronomique particulière. Selon certaines théories, toutes les réponses des plantes aux variations internes ou externes sont intégrées dans le SLA (Charles-Edward, 1981).

• **Poids foliaire spécifique (LWR).** Le poids foliaire spécifique (*leaf weight ratio*) se définit par le rapport du poids sec des feuilles (W_L) au poids total de la plante (ou du couvert), W :

$$LWR = \frac{W_L}{W} \quad [\% \text{ ou sans dimension}] \quad (6)$$

Contrairement à SLA, LWR varie peu avec les fluctuations de l’environnement et avec les pratiques culturales.

• **Concept d’indice foliaire (LAI).** Par définition, l’indice foliaire (*leaf area index*) qui mesure la taille de l’appareil assimilateur représente le rapport entre la surface foliaire totale d’un couvert, L , et la surface de sol correspondante :

$$LAI = \frac{L}{A} \quad [\text{sans dimension}] \text{ ou } [m^2 \text{ feuilles}/m^2 \text{ sol}] \quad (7)$$

Si W_L est la masse foliaire (poids sec) contenue dans la surface A (sol), et SLA la surface spécifique des feuilles considérées, LAI est donné par le produit :

$$LAI = W_L \times SLA \quad (8)$$

Les méthodes de mesure de LAI sont diversifiées et leur précision variable (voir discussion dans Varlet-Grancher et al., 1993). On peut suggérer les méthodes suivantes :

– *Méthode des dimensions linéaires de Duncan.* Connaissant longueur (L) et largeur (l) des feuilles, on déduit leur surface $S = L \times l$ et on multiplie par un coefficient (voisin de 1 généralement). Cela donne la surface par plante ; il faut la densité de peuplement ou la surface de sol par plante pour calculer LAI. Cette méthode est typiquement utilisée sur maïs et sorgho.

– *Méthode du disque de Watson.* Elle est particulièrement utilisée pour les plantes à feuilles larges (letterave, tabac). Pour une surface fixée (celle du disque), on détermine le poids sec correspondant et donc le SLA. L’indice foliaire se déduit en multipliant par le poids total des feuilles/unité de surface de sol.

– *Méthode de cartographie des feuilles de poids connu,* utilisée sur diverses graminées et basée sur le même principe que le planimétrage électronique.

– *Mesure de surface foliaire par planimètre électronique* d’un échantillon de feuilles de poids sec connu ; en déterminant SLA et en multipliant par la quantité de matière sèche des feuilles par unité de surface, on obtient le LAI. Très utilisée chez les céréales et graminées fourragères, cette méthode sert aussi à mesurer la surface racinaire de nombreuses cultures.

• **Durée d’action foliaire (LAD).** La durée d’action foliaire (*leaf area duration*) intègre l’indice foliaire et la durée de persistance de la surface foliaire. C’est tout simplement l’intégrale de LAI par rapport à la durée de croissance considérée.

LAD représente la persistance du feuillage du couvert ou la durée photosynthétique de celui-ci, et de ce fait a une dimension de temps [j]. Si au lieu d'intégrer LAI on considère L (la surface foliaire), LAD admet pour dimension [$m^2 \cdot j$].

6.2. Lois fondamentales de l'analyse classique de la croissance

• **Décomposition du CGR.** Par définition, on a pour une communauté de plantes :

$$CGR = \frac{1}{A} \frac{dW}{dt} = \underbrace{\left(\frac{L}{A}\right)}_{LAI} \underbrace{\left(\frac{dW}{L dt}\right)}_{NAR}$$

soit $CGR = LAI \times NAR$ (9)

• **Décomposition du RGR.** Par définition,

$$RGR = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = \underbrace{\left(\frac{L}{W}\right)}_{LAR} \underbrace{\left(\frac{dW}{L dt}\right)}_{NAR}$$

soit $RGR = LAR \times NAR$ (10)

Remarques

– Les équations (9) et (10) sont valides à chaque instant mais les relations ne sont pas valables pour les valeurs moyennes des paramètres ($RGR \neq NAR \times LAR$) sauf dans des situations particulières (phase de croissance exponentielle ; phase de croissance linéaire, s'il y a relation de linéarité entre W et L).

– La première équation ($CGR = LAI \times NAR$) est généralement utilisée pour analyser la croissance d'un peuplement (communauté de plantes) et la seconde est plus appropriée pour l'analyse de la croissance de plantes isolées.

• **Décomposition du LAR.** Le paramètre LAR qui définit les capacités assimilatrices d'une plante (d'un couvert) peut être décomposé en deux autres paramètres importants à considérer pour analyser les réponses des plantes aux facteurs de l'environnement (température, éclaircissement, etc.) ou aux pratiques culturales (densité de peuplement, fertilisation, etc.). On peut écrire :

$$LAR = \frac{L}{W} = \underbrace{\left(\frac{W_L}{W}\right)}_{LWR} \underbrace{\left(\frac{L}{W_L}\right)}_{SLA}$$

soit $LAR = LWR \times SLA$ (11)

Les concepts de LWR et SLA permettent d'analyser les variations du LAR en termes de :
 – variations de la distribution des produits de photosynthèse entre la croissance foliaire (W_L) et la croissance des autres organes ;
 – variations de "l'épaisseur" des feuilles (L/W_L) c'est-à-dire de la surface foliaire par unité de poids sec de feuille.

Il est intéressant de noter que les équations fondamentales de l'analyse classique permettent d'analyser la croissance en termes de :

$$\text{taux de croissance} = \text{taux d'assimilation} \times \text{taille de l'appareil assimilateur}$$

Le tableau 6.5. résume les outils de l'analyse quantitative de la croissance dans sa forme classique et sous l'angle des développements récents.

Tableau 6.5. Analyse quantitative classique de la croissance et développements récents.

• Analyse quantitative classique		
Genèse		
Analogie avec la loi des intérêts composés :		
$W(t) = W_0(1 + r)^t$, $r = \text{taux d'intérêt}$		
Si $r \ll 1$, $\ln W(t) \approx \ln W_0 + rt$, soit $W(t) = W_0 e^{rt}$ croissance exponentielle		
Concepts de base		
$GR = dW/dt$	[kg j ⁻¹]	Vitesse absolue de croissance (plante)
$CGR = (1/A) (dW/dt)$	[kg m ⁻² j ⁻¹]	Vitesse absolue de croissance (peuplement)
$RGR = (1/W) (dW/dt)$	[kg kg ⁻¹ ·j ⁻¹ ou j ⁻¹]	Vitesse relative de croissance (plante ou peuplement)
$NAR = (1/L) (dW/dt)$	[kg m ⁻² feuille·j ⁻¹]	Taux d'assimilation nette
$LAR = L/W$	[m ² ·kg ⁻¹]	Surface foliaire massique
$SLA = L/W_L$	[m ² feuille kg ⁻¹]	Surface foliaire spécifique
$LWR = W_L/W$	[% ou sans dimension]	Poids foliaire spécifique
$LAI = L/A$	[m ² feuilles/m ² sol]	Indice foliaire
$LAD = \Sigma(LAI \times D)$	[m ² ·jour, ou jour]	Durée d'action foliaire
Lois classiques		
$CGR = LAI \times NAR$, $RGR = LAR \times NAR$; $LAR = LWR \times SLA$		
• Développements récents		
$CGR = \text{Biomasse} \times RGR$ Relation entre CGR et RGR		
$CGR = I_0 E_i E_u$ Relation entre CGR et rayonnement incident		
• Symboles utilisés		
N	Nombre de plantes/m ²	
$W(t)$	Poids sec à l'instant t [kg ; kg/m ²]	
W_0	Poids sec initial, ou capital [kg ; kg/m ²]	
W_L	Poids sec des feuilles [kg]	
$L(t)$	Surface foliaire à l'instant t [m ²]	
A	Sueface de sol correspondant à L [m ²]	
D	Durée de croissance [jour]	
t, t_0	Temps instantané et temps initial t_0 [jour]	
I_0, J	Rayonnement incident ou intercepté [MJ m ⁻²]	
E_i	Efficience d'interception du rayonnement incident [%]	
E_u	Efficience d'utilisation du rayonnement intercepté [g MS·MJ ⁻¹]	

6.3. Développements récents

6.3.1. Relation entre CGR et RGR

Classiquement, on utilise les 2 équations fondamentales (9) et (10), l'une pour analyser la croissance de plantes isolées ou de communautés de plantes espacées, comme on les observe au début du développement du couvert avec l'absence de compétition :

$$RGR = LAR \times NAR \quad (dW/dt) = (L/W) (dW/Ldt)$$

et l'autre pour analyser la croissance d'un peuplement dense :

$$CGR = LAI \times NAR$$

En considérant que W est le poids sec d'une plante, N le nombre de plantes par unité de surface et L la surface foliaire d'une plante, on peut écrire :

$$N (dW/dt) = (NL) \times (1/L) (dW/dt)$$

soit
$$\text{CGR} = \text{LAI} \times \text{NAR}$$

On peut aussi écrire par analogie :

$$N (dW/dt) = (NW) \times (1/W) (dW/dt)$$

soit
$$\text{CGR} = \text{biomasse} \times \text{RGR} \quad (12)$$

Dans la pratique, un peuplement commence par être ouvert (plantes espacées) et progressivement tend à devenir dense (couvert fermé).

Cette formulation permet donc, en combinant les équations (9) et (12), de fournir un outil d'analyse valable durant tout le cycle de croissance (Warren-Wilson, 1981). L'approche permet aussi de pousser le développement de l'analyse classique, pour l'étendre à la discussion d'autres processus.

6.3.2. Relation entre CGR et rayonnement incident

On peut écrire :

$$N \left(\frac{dW}{dt} \right) = (I_0) \left(\frac{NJ}{I_0} \right) \left(\frac{1}{J} \right) \left(\frac{dW}{dt} \right)$$

où : I_0 = rayonnement incident ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$, ou $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$)

J = rayonnement intercepté par plante ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ ou $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$)

N = nombre de plantes/ m^2 .

Soit
$$\text{CGR} = I_0 E_i E_u \quad (13)$$

où : $E_i = NJ/I_0$ représente le rapport du rayonnement intercepté par rapport au rayonnement incident. C'est, par définition, l'efficacité d'interception (en %) de la lumière par le couvert végétal ;

$E_u = (1/J) (dW/dt)$ correspond à l'accroissement de la matière sèche accumulée par une plante ramené au rayonnement intercepté par cette plante. C'est, par définition, l'efficacité d'utilisation du rayonnement intercepté par le couvert végétal ($\text{g MS}\cdot\text{MJ}^{-1}$), en considérant les N plantes.

On verra au paragraphe 6.5 que ce développement constitue un cadre analytique intéressant pour l'élaboration de modèles simples de la croissance et de la productivité des plantes cultivées.

6.4. Analyse quantitative du développement

6.4.1. Caractérisation du développement

Nous avons déjà souligné l'idée que le développement est un phénomène discret, repérable dans le temps et non directement mesurable comme c'est le cas pour la croissance. Ainsi, une semence germe ou ne germe pas, une plantule émerge ou n'émerge pas, une plante fleurit ou ne fleurit pas et un grain mûrit ou avorte. Après germination et émergence, la croissance des cellules primordiales et leur différenciation donnent naissance aux futures feuilles, tiges, inflorescences et racines, selon une chronologie génétiquement contrôlée. On caractérise alors le développement

en termes de *durée* des périodes d'apparition des différents organes et de *vitesse* d'apparition de ces organes durant chacune des périodes considérées.

6.4.2. Échelles de développement

Conventionnellement, on utilise des échelles quantitatives permettant de caractériser les périodes de développement et les stades de développement dans chaque période par des nombres arbitrairement fixés, plus particulièrement dans le cas des céréales.

La figure 6.7 représente le **code décimal de Zadoks**, numéroté de 10 à 100, et l'**échelle de Feeke**, allant de 1 à 11.5. A titre d'illustration, l'échelle de Feeke permet de caractériser la période de tallage (*stades 1 à 5*), la phase de montaison (*stades 6 à 10*), la phase épiaison (*stades 10.1 à 10.5*) et la phase de maturation (*stades 10.5 à 11.4*). Il existe plusieurs variantes correspondant à des échelles modifiées pour faire apparaître de manière plus détaillée certaines phases comme la floraison (*stades 10.5.1 à 10.5.3*) mais elles sont toutes basées sur le repérage des caractères visibles extérieurement à l'œil nu et la correspondance avec un nombre déterminé sur l'échelle.

Ce type d'échelles est très utilisé en amélioration des plantes. Les agronomes utilisent plutôt l'**échelle de Jonard** basée sur la détermination des stades de l'apex, dont une variante est décrite dans la figure 6.1, plus haut. Des illustrations détaillées de ces échelles sont présentées dans Jonard et al. (1952), Large (1954) et Zadoks et al. (1974).

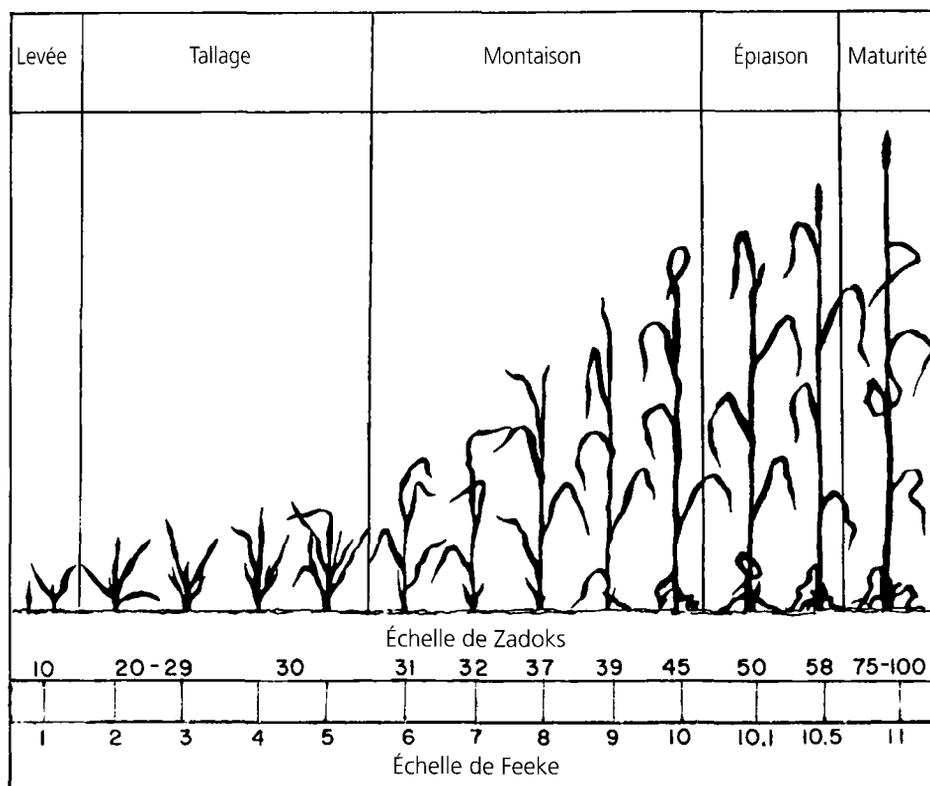


Figure 6.7. Appréciation quantitative des stades de développement des céréales par les échelles de Zadoks et de Feeke.

6.4.3. Développement et élaboration du rendement

La caractérisation des stades de développement est souvent couplée avec la méthode de l'analyse de l'élaboration du rendement et de ses composantes. Cela permet de situer les périodes de formation des composantes du rendement dans le cycle de développement de la culture. Un exemple de cette démarche est donné dans la figure 6.8 pour le blé et le soja.

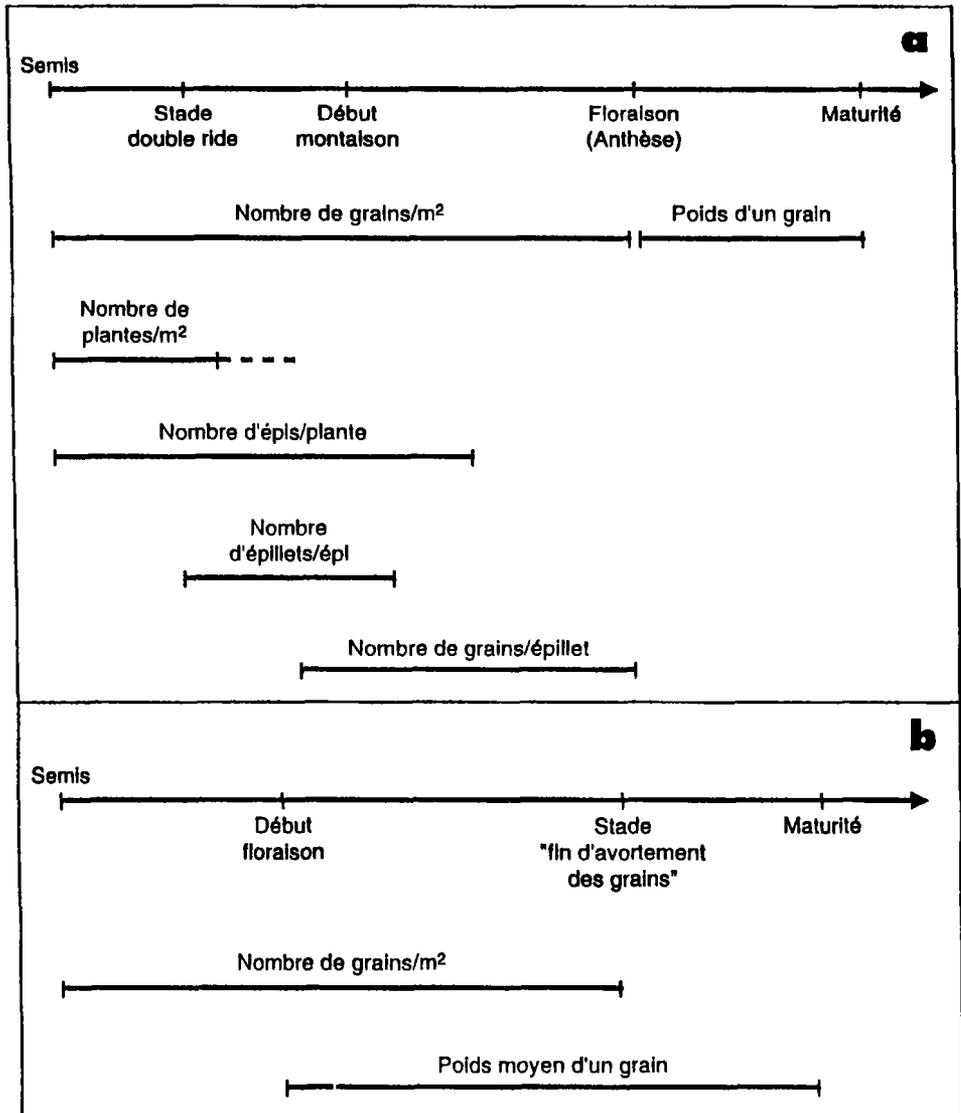


Figure 6.8. Périodes de formation des composantes du rendement du blé d'hiver (a) et du soja (b).

Source : Meynard J.-M. et David G. (1992), *Cahiers Agricultures*, 1 : 9-19, p 12

Pour le blé et de nombreuses autres espèces cultivées, on peut écrire :

$$\left. \begin{array}{l} \text{Rendement} \\ \text{grains/m}^2 \end{array} \right\} = NP \times NEP \times NGE \times PMG$$

où : NP = nombre de plantes par m²
 NEP = nombre d'épis par plante
 NGE = nombre de grains par épi
 PMG = poids moyen d'un grain.

Chaque composante de rendement est influencée par les facteurs et conditions de milieu pendant sa phase de formation. Les effets – favorables ou défavorables – se manifestent le plus souvent au niveau de la durée des périodes de développement, de la vitesse des processus mis en jeu et des valeurs atteintes par chaque composante. De ce fait, l'analyse des composantes du rendement constitue un outil intéressant de diagnostic des problèmes agronomiques pour chacune des périodes considérées.

La période de développement est généralement repérée à partir d'une date initiale qui correspond à la date de semis, à la date d'émergence des plantules ou à tout autre événement du cycle de croissance de la plante. La durée t de développement est celle de la période séparant deux événements successifs. La vitesse v est définie comme étant l'inverse de t , soit

$$v = \frac{1}{t} \text{ [jour}^{-1}\text{]}$$

Pour la plupart des phénomènes biologiques, la vitesse de développement est fortement dépendante de la température. Le concept de somme de degrés \times jour est utilisé pour rendre compte de cette dépendance et on considère que v est proportionnelle à la température moyenne journalière, T , diminuée d'une température de base T_b , de sorte que :

$$v = a (T - T_b), \quad a = \text{constante}$$

La somme de degrés \times jour est alors $\sum (T - T_b)$, cumulé sur la durée des phases de croissance. On peut montrer que la vitesse de développement dépend de la photopériode de manière similaire.

L'intervention des autres facteurs et conditions dans le déclenchement des phénomènes de développement (qualité de la lumière, stress hydrique et minéral, concentrations hormonales dans la plante, etc.) est discutée dans les ouvrages cités en référence. L'analyse quantitative de ces effets reste limitée. Une synthèse récente à ce sujet est donnée dans Fowden et al. (1993) où l'apport de la modélisation est également discuté.

6.5. Modélisation de la croissance et du développement

6.5.1. Définition d'un modèle

On peut définir un **modèle** comme étant une représentation simplifiée d'une réalité complexe. Au terme "modèle" on associe le vocable "système" qui représente la réalité qu'on se propose de modéliser. Un système peut avoir plusieurs sous-systèmes et composantes qui ont des interconnexions et qui correspondent aux différents niveaux d'étude. En agronomie, le système est représenté par le complexe "**climat-sol-plante**" dont le comportement est modifié par les techniques culturales appliquées. En d'autres termes, le système est le peuplement cultivé dans des conditions de sol, de climat et de techniques données. La modélisation consiste alors en l'intégration des connaissances d'ordre micro-météorologique, agrono-

mique et physiologique dans un cadre conceptuel plus ou moins élaboré selon le degré de simplification du système étudié.

La conception d'un modèle est liée aux objectifs qui lui sont assignés. Un modèle peut servir pour :

- explorer le contour du système étudié et délimiter sa structure en identifiant les composantes et sous-systèmes, les variables et paramètres qui le caractérisent ainsi que les facteurs qui déterminent son comportement ;
- expliquer les interconnexions entre sous-systèmes et les relations fonctionnelles entre les variables, en précisant les niveaux d'étude et le degré de précision voulue ;
- intégrer les fonctionnements des sous-systèmes pour comprendre le fonctionnement global du système étudié ;
- prévoir les changements d'états du système et les résultats attendus, suite aux changements des valeurs des variables et paramètres du modèle (simulation).

Un modèle peut être de nature purement conceptuelle (image mentale qu'on se fait de la réalité), de nature physique ou de nature mathématique. Dans tous les cas, le formalisme mathématique est un outil précieux pour décrire les caractéristiques du système modélisé et pour résumer le modèle qui le représente.

6.5.2. Techniques de modélisation

Les techniques de modélisation en physiologie et agronomie sont décrites dans de nombreux ouvrages dont celui fort didactique de France et Thornley (1984). L'élaboration d'un modèle, depuis sa construction jusqu'à son utilisation dans la pratique, nécessite les étapes suivantes :

- définition du système à modéliser, des sous-systèmes et composantes ;
- analyse des données disponibles sur le système et définition des objectifs du modèle, des approches à utiliser et des moyens à mettre en œuvre ;
- construction du modèle, élaboration de sa structure et des relations fonctionnelles entre ses variables ;
- validation du modèle pour tester sa généralité ;
- analyse de la sensibilité du modèle pour tester sa capacité prédictive ;
- utilisation du modèle comme outil de prévision, de diagnostic ou de recherche.

Une des étapes les plus décisives est la validation du modèle. Elle consiste à le tester en utilisant des données indépendantes de celles ayant servi à sa construction. En outre, le modèle ne pourra être utilisé dans la pratique qu'une fois validé.

6.5.3. Types de modèles

En privilégiant le type d'approche utilisé, on peut distinguer deux grandes catégories de modèles : les modèles empiriques et les modèles explicatifs. Le modèle empirique est simple dans sa structure mathématique et poursuit des objectifs limités. Le modèle explicatif est plus complexe parce qu'il intègre les principaux processus intervenant dans le fonctionnement du système étudié. D'autres critères sont utilisés pour différencier ces deux catégories de modèles : échelle de temps (dynamique ou statique), source de données (expérimentale ou statistique), but poursuivi (analyse, explication et/ou prévision) et application du modèle (outil de recherche ou outil de diagnostic). Cependant, il n'y a pas de limite claire entre la catégorie des modèles empiriques et celle des modèles explicatifs ou "mécanistiques".

6.5.4. Modèles empiriques

Un modèle empirique est un outil qui n'a pas de fondement théorique mais qui repose plutôt sur un raisonnement intuitif ou corrélatif. Le modèle qui consiste à prévoir le rendement en matière sèche d'une culture fourragère à partir de sa hauteur de végétation est un bon exemple : intuitivement, il y a une relation entre le volume de végétation, et donc la hauteur de l'herbe, et la masse d'herbe présente. Le modèle ainsi obtenu, qui est une simple régression linéaire entre rendement et hauteur, n'est pas suffisamment précis pour remplacer les mesures directes de biomasse mais il peut être utilisé comme outil de gestion du stock d'herbe disponible et d'aide à la décision dans la conduite du pâturage.

Un autre modèle empirique, également utilisé dans le domaine de la production fourragère, consiste à prévoir la qualité du fourrage produit à partir de sa composition morphologique. Les différents paramètres de qualité sont en effet tous liés à la proportion de feuilles (F) par rapport à celle des tiges (T) dans la biomasse totale, mesurée en matière sèche. De ce fait, le rapport F/T peut être utilisé dans la prévision de la qualité fourragère, comme le montre le tableau 6.6.

Tableau 6.6. Équations de régression entre le rapport F/T (X) et les composantes de qualités (Y) chez la luzerne cultivée en zone méditerranéenne irriguée

Composante de qualité	Équation	n	R^2	R	S_{xy}
% MS	$Y = 33,00 - 15,98 X$	36	0,71	0,84***	2,74
MAT	$Y = 7,59 + 9,71 X$	36	0,64	0,80***	1,96
NDF	$Y = 53,77 - 25,41 X$	36	0,76	0,87***	3,84
ADF	$Y = 40,10 - 15,27 X$	36	0,61	0,78***	3,25
ADL	$Y = 10,36 - 5,71 X$	36	0,77	0,88***	0,85

% MS = teneur en matière sèche (%)

MAT = teneur en protéines brutes

ADF, NDF, ADL = teneurs en constituants pariétaux

*** = hautement significatif

n = nombre d'observations

R = coefficient de corrélation

S_{xy} = écart-type

6.5.5. Modèles semi-empiriques

Un modèle semi-empirique est intermédiaire dans sa structure et sa complexité entre un modèle empirique simple et un modèle physiologique plus élaboré. Deux exemples intéressants permettent d'illustrer cette catégorie de modèles semi-empiriques.

• **Modèle basé sur l'efficacité d'interception de la lumière et de son utilisation par un couvert végétal.** Monteith (1977) propose un modèle selon lequel la croissance des plantes et la production de matière sèche peut être analysée en termes de :

- rayonnement incident ;
- fraction de ce rayonnement qui est interceptée par le couvert végétal ;
- efficacité d'utilisation de la lumière interceptée par le couvert.

Le rayonnement incident photosynthétiquement actif (PAR) se situe dans la gamme spectrale allant de 0,4 à 0,7 μm . Dans la plupart des stations météorologiques conventionnelles, le PAR n'est pas directement mesuré. Dans ce cas, le PAR incident est approximativement 50 % du rayonnement global incident, qui est mesuré en station ou estimé à partir de la durée d'insolation.

La fraction de lumière incidente transmise à travers un couvert végétal d'indice foliaire L et de coefficient d'extinction K est égale à e^{-KL} et la différence $1 - e^{-KL}$ représente la somme des fractions absorbées et réfléchies. Dans la plupart des cas, la réflexion du PAR est inférieure à 10 %, et on peut la négliger. De ce fait, la fraction absorbée devient proportionnelle à $1 - e^{-KL}$; elle augmente linéairement avec le développement foliaire, atteint une valeur maximale puis reste plus ou moins constante à partir d'un indice foliaire voisin de 5 pour la plupart des espèces cultivées.

L'efficacité d'utilisation de la lumière par le couvert végétal ou efficacité d'utilisation du rayonnement intercepté par le couvert est définie par la quantité de matière sèche produite par unité d'énergie lumineuse absorbée, et se mesure en g MS/MJ. Des valeurs de l'ordre de 1 à 4 g MS/MJ sont souvent citées dans la littérature. Les causes de cette variabilité sont discutées par Ameziane (1986) qui fait apparaître deux controverses importantes concernant les valeurs d'efficacité d'utilisation de la lumière : l'une correspondant à la différence entre les plantes de type photosynthétique C_3 et C_4 (voir chapitre 7), l'autre se rapportant à la stabilité des valeurs d'efficacité pour de nombreuses plantes cultivées dans différents environnements. Certains auteurs admettent la stabilité de l'efficacité, tandis que d'autres la réfutent.

• **Modèle basé sur la loi de dilution des teneurs en éléments minéraux dans la biomasse.** Lemaire et Salette (1984) proposent ce modèle qui permet de prévoir la décroissance de la teneur en azote (ou d'un autre élément minéral) en relation avec l'augmentation de la biomasse (figure 6.9). Le fondement théorique de ce modèle fait que sa validité est générale (Greenwood et al., 1991).

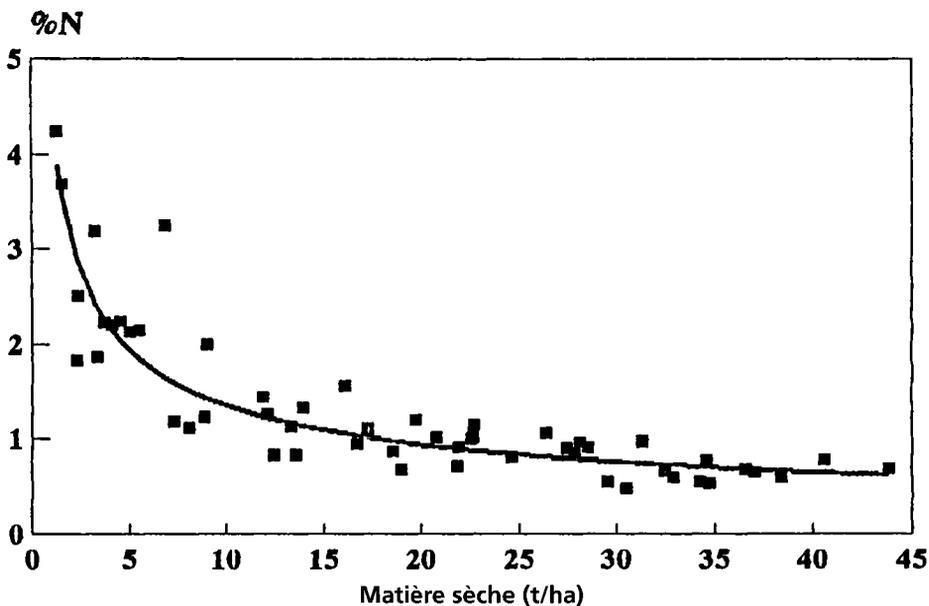


Figure 6.9. Évolution de la teneur en azote avec la matière sèche, chez la betterave à sucre, en zone méditerranéenne irriguée

6.5.6. Modèles physiologiques

Ces types de modèles intègrent la plupart des processus physiologiques qui sont mis en jeu dans la chaîne de production végétale et représentent sous forme de relations mathématiques les mécanismes régissant le fonctionnement des plantes cultivées. Les principaux processus pris en compte sont indiqués au tableau 6.7.

Tableau 6.7. Processus physiologiques pris en compte dans l'élaboration des modèles explicatifs.

<p>Interception de la lumière, photosynthèse et production d'assimilats</p> <ul style="list-style-type: none"> • Caractérisation du régime radiatif et du régime thermique • Architecture du couvert végétal, caractéristiques des feuilles et taux de photosynthèse <p>Nutrition minérale</p> <ul style="list-style-type: none"> • Caractérisation du régime minéral du sol • Architecture du système racinaire et activité racinaire <p>Alimentation hydrique</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bilan hydrique au niveau du sol et de la plante • Évapotranspiration et état hydrique des plantes <p>Croissance et développement</p> <ul style="list-style-type: none"> • Croissance, respiration et maintenance des structures • Développement foliaire • Morphogenèse (initiation, croissance et développement des feuilles, tiges, inflorescences, organes de stockage, racines, etc) • Sénescence des feuilles et des autres organes <p>Répartition des assimilats entre les différentes parties des plantes</p> <ul style="list-style-type: none"> • Pool carboné, pool minéral • Transport entre pools et translocation • Règles de priorités de répartition • Rendement biologique, indice de récolte et rendement économique

Une caractéristique majeure des ces modèles est leur structure élaborée et leur formulation mathématique plus ou moins complexe. Ils ont l'avantage de permettre des prédictions exactes et de faire des simulations souvent difficiles à réaliser expérimentalement. De ce fait, ils sont utilisés comme des outils de recherche. Le principal inconvénient de ces modèles est la difficulté de leur validation.

Un exemple simple de modèle physiologique validé sur les cultures fourragères en zones tempérée et méditerranéenne est représenté dans la figure 6.10. Ameziane (1986) en discute les fondements théoriques et les implications pratiques pour la prévision du rendement et de la productivité dans différentes conditions agronomiques.

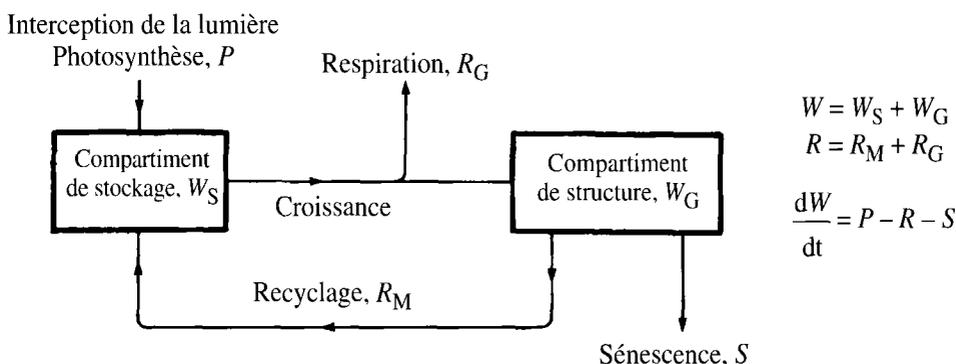


Figure 6.10. Modèle physiologique de croissance de l'herbe.

Source : Johnson I.R , Ameziane T.E , Thornley J H M. (1983), *Ann Bot* , 51, p 600

Selon ce modèle, une plante est constituée d'un compartiment de stockage et d'un compartiment de structure de poids respectif W_S et W_G dont la somme fait le poids total W . Le premier compartiment gagne du carbone par photosynthèse (P) et en perd pour satisfaire les besoins respiratoires de croissance (R_G) en vue d'élaborer la structure (feuilles, tiges, racines, inflorescences, etc.) et alimenter ainsi le second compartiment. Celui-ci perd à son tour du carbone par sénescence (S) mais en restitue une partie par recyclage au compartiment de stockage, au titre des besoins de maintenance (R_M) des structures élaborées.

On peut montrer que la vitesse de croissance est donnée par :

$$\frac{dW}{dt} = P - R - S,$$

indiquant que l'accumulation nette de matière sèche résulte du bilan entre l'acquisition de carbone par photosynthèse et la perte de carbone par respiration et sénescence, conformément aux faits expérimentalement établis.

7. CONCLUSION

Ce chapitre décrit brièvement les phénomènes de croissance et développement en insistant sur l'analyse quantitative de ces phénomènes et en montrant leurs liaisons avec la formation du rendement. L'élaboration de modèles de croissance est une démarche intéressante pour organiser la connaissance et faciliter la compréhension du fonctionnement des plantes cultivées. Les modèles dits explicatifs prennent en considération l'ensemble des mécanismes physiologiques qui sont traités dans les chapitres suivants.

BIBLIOGRAPHIE

- Ameziane T.E. (1986), *Growth studies in Lolium multiflorum in a mediterranean environment*, PhD thesis, University of Reading, England.
- Bradbeer, J.W. (1988), *Seed Dormancy and germination*, Blackie, Grassgrow and London, RU, 146 p.
- Brouwer R. (1962), "Distribution of dry matter in the plant", *Neth. J. Agric. Sc.*, 10 : 361-376.
- Brouwer R. (1983), "Functional equilibrium : sense or nonsense ?", *Neth. J. Agric. Sc.*, 31 : 335-348.
- Charles-Edwards D.A. (1981). "The mathematics of photosynthesis and productivity", *Experimental Botany Monograph* vol. 17, Academic Press, London, 127 p.
- Charles-Edwards D.A., Doley D., Rimmington G.M. (1986), *Modelling plant growth and development*, Academic Press, Sidney, 235 p.
- Duthil, J. (1971). *Éléments d'écologie et d'agronomie*, tomes 1,2 et 3, Collection des Ingénieurs des Techniques Agricoles, J.B. Baillièrre et Fils, Paris.
- Donald, C.M. and J. Hamblin (1976), "The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria", *Advances in Agronomy*, 28 : 361-404, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA.
- Evans, L.T. (ed.) (1975), *Crop physiology*, Cambridge University Press, 374 p.

- Fowden L., Mansfield T. and Stoddart J. (1993), *Plant adaptation to environmental stress*, Chapman and Hall, London, RU.
- France J. and Thornley J.H.M. (1984), *Mathematical Models in Agriculture*, Butterworths, London, 335 p.
- Greenwood D.J., Gastal F., Lemaire G., Draycott A., Millard P., Neetson J.J. (1991), "Growth rate and percentage N of field grown crops : theory and experiments", *An. Bot.*, 67 : 181-190.
- Hay, R.K.M., Kirby, E.J.M. (1991), "Convergence and synchrony, a review of the coordination of development in wheat", *Australian Journal of Agricultural Research*, 42 : 661-700.
- Heller, R., (1989), *Abrégé de physiologie végétale*, tome 1 : *Nutrition* en collaboration avec Esnault R. et Lance C., 4^e édition refondue et augmentée, 288 p. ; tome 2 : *Développement*, 3^e édition revue et mise à jour en 1985, 224 p. Collection "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris.
- Jean, R.V. (1983), *Croissance végétale et morphogénèse*, coll. "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris, 340 p.
- Johnson, C.B. (1981), *Physiological processes limiting plant productivity*, Butterworths, London, RU, 395 p.
- Jolivet, E. (1983), *Introduction aux Modèles Mathématiques en Biologie*, coll. "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris, 152 p.
- Jonard P., Koller J., Vincent A. (1952), "Évolution de la tige et de l'épi chez la variété de blé Vilmorin 27 au cours de la période de reproduction", *Ann Amél. Plantes*, 2 : 31-54.
- Large E.C. (1954), "Growth stages in cereals : illustrations of the Feekes' scale", *Plant pathology*, 3 : 128-129.
- Le Guyader H. (1987), *Le développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques. Biologie théorique*, coll. "Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA", Paris, 440 p.
- Lemaire G., Salette J. (1984), "Relations entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères : I - Étude de l'effet du milieu ; II- Étude de la variabilité entre génotypes", *Agronomie*, 4 (5) : 423-436.
- Leopold, A.C. and Kriedmann, P.E. (1975), *Plant growth and development*, McGraw-Hill, I.N.C., New York, USA, 545 p.
- McLaren J.S. (1982), *Chemical manipulation of crop growth and development*, Butterworth, London, RU, 564 p.
- Meynard J.M. et David G. (1992), "Diagnostic de l'élaboration du rendement des cultures", *Cahiers Agricultures*, 1 : 9-19.
- Milthorpe, F.L. and Moorby, J. (1979), *An introduction to crop physiology*, 2^e édition, Cambridge University Press, Cambridge, RU, 243 p.
- Monteith J.L. (1977), "Climate and the efficiency of crop production in Britain", *Philosophical Transaction of the Royal Society*, series B. 281, 277-294.
- Porter, J.R. and D.W. Lawlor (eds) (1991), *Plant growth : interactions with nutrition and environment*, Society for Experimental Biology, Seminars series 43, Cambridge University Press, Cambridge, RU.
- Radford P.J. (1967), "Use and misuse of crop growth formula", *Crop Science*, 7 : 171-175.
- Rees M., Lawton J.H. (1993), "What can models tell us ?" in *Plant adaptation to environmental stress*, Fowden L., Mansfield T. and Stoddart J. (eds.), Chapman & Hall, London, RU, 65-83.
- Russel G. Marshall B. and Jarvis P.G. (eds.) (1989), *Plant canopies : their growth, form and function*, Society for experimental biology, Seminar series 31, Cambridge University Press, Cambridge, RU.

- Salisbury F.B. and Ross C.W. (1985), *Plant Physiology*, Wordsworth Publishing Co., Belmont, California, USA.
- Sebillotte M. (1982), *Cours d'agronomie générale*, chaire d'agronomie, INA Paris-Grignon, polycopié.
- Squire, G.R. (1990), *The physiology of tropical crop production*, CAB International, Oxon, RU, 236 p.
- Tesar, M.B. (ed.) (1984), *Physiological basis of crop growth and development*, American Society of Agronomy and the Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA, 341 p.
- Thimann, K.V. (ed.) (1980), *Senescence in Plant*, C.R.C. Press, Boca Raton, Florida, USA, 276 p.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R. and Sinoquet H. (eds.) (1993), *Crop structure and light microclimate. Characterization and applications*, INRA, Versailles, 518 p.
- Warren-Wilson J. (1981a), "Analysis of light interception by single plants", *An. Bot.*, 48 : 501-505.
- Warren-Wilson J. (1981b), "Analysis of growth, photosynthesis and light interception for single plants and stands", *An. Bot.*, 48 : 507-512.
- Wilkins, M.B. (1984), *Advanced Plant Physiology*, Pitman, London, RU, 514 p.
- Zadoks J.C., Chang P.T. and Konzak E.F. (1974), "A decimal code for the growth stages of cereals", *Eucarpia Bul.*, 7 : 42-52.

Chapitre 7

PHOTOSYNTHÈSE ET PHOTORESPIRATION

S. Mauro, J.-F. Ledent*, M.-F. Scharll et R. Lannoye

Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique

* Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique

Sommaire

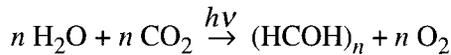
- 1. Introduction : bilan réactionnel et efficacité photosynthétique**
- 2. Le chloroplaste : un ensemble de compartiments où s'effectue la photosynthèse**
- 3. L'unité photosynthétique : un système optimisé de conversion de l'énergie lumineuse**
 - 3.1. Mécanismes de base de la photoconversion
 - 3.2. Les systèmes collecteurs d'énergie
- 4. Les chaînes de transporteurs d'électrons dans la membrane thylacoïde**
 - 4.1. De l'eau au centre réactionnel du PS_{II}, P₆₈₀⁺
 - 4.2. Le transfert d'électrons intersystème
 - 4.3. Le transport d'électrons du PS_I au NADPH⁺
- 5. La synthèse d'ATP : théorie chimiosmotique**
- 6. La photo-inhibition**
 - 6.1. Mécanismes moléculaires de la photo-inhibition
 - 6.2. Mécanismes de protection
- 7. Le métabolisme carboné**
 - 7.1. Le métabolisme C₃
 - 7.2. Le métabolisme C₄
 - 7.3. Le métabolisme CAM
 - 7.4. Les échanges stroma-cytoplasme
- 8. Photosynthèse et résistances à la diffusion**
 - 8.1. Photosynthèse, diffusion du CO₂, analogie électrique
 - 8.2. Diffusion du CO₂ en phase gazeuse
 - 8.3. Diffusion en phase liquide, résistance du mésophylle
 - 8.4. "Résistances" de carboxylation, une pratique discutable
 - 8.5. Courbe de demande et courbe d'offre du CO₂
 - 8.6. Ajustement réciproque entre transpiration et assimilation
 - 8.7. Efficacité d'utilisation de l'eau et discrimination
- 9. Méthodes de mesure de la photosynthèse**
 - 9.1. Méthodes aérodynamiques
 - 9.2. Mesures en chambres d'assimilation
 - 9.3. Méthode basée sur l'utilisation du carbone 14
 - 9.4. Méthode de la sonde à oxygène et méthodes manométriques
 - 9.5. Méthodes gravimétriques
 - 9.6. Mesure de la respiration sombre de la photorespiration
- 10. Photosynthèse et rendement**
 - 10.1. De la photosynthèse au niveau d'une feuille à celle d'un couvert végétal
 - 10.2. Relation entre matière sèche produite et rayonnement absorbé
 - 10.3. Photosynthèse et rendement en grains

Bibliographie

PHOTOSYNTHÈSE ET PHOTORESPIRATION

1. INTRODUCTION : BILAN RÉACTIONNEL ET EFFICIENCE PHOTOSYNTHÉTIQUE

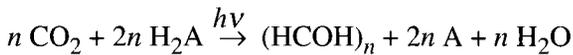
La photosynthèse est le processus par lequel la lumière solaire incidente est convertie en biomasse. Chez les plantes supérieures ou chez certains procaryotes, comme les cyanophycées, le bilan réactionnel du métabolisme photosynthétique associe fixation de CO_2 et production d' O_2 :



où $(\text{HCOH})_n$ représente les hydrates de carbone.

La photosynthèse constitue ainsi la seule voie de régénération de l'oxygène atmosphérique consommé par l'activité respiratoire et la combustion d'énergies fossiles.

Cependant, d'autres organismes captent l'énergie solaire pour réaliser leurs synthèses organiques. Ces organismes, bactéries pourpres ou vertes, sont des anaérobies stricts ou partiels qui utilisent l'hydrogène, l'acide sulfurique ou des molécules organiques comme source d'électrons. Par conséquent, l'équation générale de la photosynthèse doit, pour rendre compte de la diversité des substrats donneurs d'électrons, s'écrire :



où H_2A représente le substrat oxydable.

Bien que les organismes procaryotes aient une fonction écologique très importante, l'essentiel de la production primaire, au niveau de la biosphère, est assuré par les végétaux supérieurs. On estime que chaque année, $2 \cdot 10^{11}$ tonnes de matière sèche sont produites par les écosystèmes végétaux. Ces estimations, impressionnantes par leurs valeurs, cachent cependant mal la modestie des rendements réels de la conversion photosynthétique estimés, dans le meilleur des cas, à environ 1 %. Les causes des écarts observés entre les rendements réel et théorique (± 40 %) peuvent être appréciées au travers de l'analyse des déterminants de la productivité végétale. En effet, bien que la photosynthèse soit le facteur déterminant de la productivité, d'autres éléments interviennent dans l'élaboration du rendement. C'est ainsi que la productivité nette (PN) d'une culture ou d'une végétation naturelle est principalement déterminée par la quantité d'énergie lumineuse disponible (Q), la proportion interceptée par le couvert (B), l'efficacité de photoconversion (E) et, finalement, les pertes respiratoires (R) (voir chapitres 2, 6, et 8).

L'équation suivante peut être proposée pour une excellente approximation de la productivité nette :

$$\text{PN} = QBE - R \quad (1)$$

Cette relation indique trois voies d'amélioration de la productivité. Parmi celles-ci, la *réduction des pertes respiratoires* est certainement la plus prometteuse, ainsi que

le suggèrent les différences importantes dans l'intensité respiratoire de génotypes de graminées d'herbages (voir chapitre 8). *L'efficacité de l'interception lumineuse* dépend du développement, de la structure et de la couleur du couvert. La plupart des pratiques culturales qui ont conduit à des améliorations du rendement interfèrent directement sur les caractéristiques du couvert. Finalement, l'efficacité de la photoconversion est directement dépendante du *processus photosynthétique*. C'est le seul paramètre dont l'amélioration génétique peut conduire à des augmentations de rendement indépendantes d'apports supplémentaires en fertilisants.

Ce paramètre est très influencé par les contraintes du milieu. En particulier, les dommages de la photo-inhibition, combinaison d'une lumière excessive et d'une contrainte majeure du milieu, sont importants. L'identification de génotypes possédant une efficacité de photoconversion moins influencée par l'environnement représente un axe de recherche prioritaire en agronomie.

2. LE CHLOROPLASTE : UN ENSEMBLE DE COMPARTIMENTS OÙ S'EFFECTUE LA PHOTOSYNTÈSE

D'un point de vue cytologique, les chloroplastes dérivent des plastes, organites cellulaires peu différenciés et spécifiques aux eucaryotes. Spécialisés dans l'accomplissement de la photosynthèse, les chloroplastes représentent, à eux seuls, 60 % de la masse totale des protéines foliaires. Généralement, la forme d'un chloroplaste peut être ramenée à un ellipsoïde dont les valeurs des grand et petit axes s'échelonnent respectivement entre 7 et 10 microns et 2 et 5 microns. Il est constitué de deux réseaux membranaires totalement indépendants.

Chacune de ses parties jouent un rôle bien spécifique dans la photosynthèse.

- **Le réseau membranaire externe**, encore appelé enveloppe, est constitué d'une double membrane unitaire. Frontière entre deux compartiments cellulaires, il contrôle les échanges bidirectionnels de matière entre le **cytosol** et la matrice amorphe interne appelée **stroma**.
- **Le réseau membranaire interne** est organisé en un ensemble de vésicules aplaties : les **thylacoïdes granaires** qui, par leur empilement, donnent naissance aux **grana**. Ils sont reliés entre eux par des ponts membranaires, les **thylacoïdes stromatiques** ou **lamelles stromatiques**. La microscopie électronique nous montre que les lamelles stromatiques s'enroulent autour des grana et assurent la continuité spatiale de l'espace interne du système thylacoïde (**lumen**). Les constituants des membranes thylacoïdes sont regroupés en trois groupes fonctionnels :
 - les complexes protéines-pigments. Ils assurent l'absorption et la stabilisation de la lumière sous la forme de dipôles électriques transmembranaires. La nature des pigments (chlorophylle a et b, caroténoïdes) et leur stœchiométrie au sein des complexes protéiques varient, non seulement en fonction du rôle spécifique de chaque complexe, mais aussi en fonction des facteurs de l'environnement ;
 - les transporteurs d'électrons. Leurs interactions dans la membrane conduisent à un flux vectoriel d'électrons de l'eau au NADPH. Ce flux d'électrons est couplé au transport de protons dans le lumen ;
 - les complexes protéiques de l'ATP synthase responsable de la production d'ATP. Dans la théorie de la chimiosmose, l'énergie nécessaire à la synthèse d'ATP est fournie par le gradient électrochimique des protons photo-induits.

• Le troisième compartiment envisagé est le stroma. Il contient les enzymes qui assurent l'incorporation du dioxyde de carbone dans des molécules glucidiques. Il contient aussi l'ADN dont l'information sert à la synthèse d'une partie des protéines nécessaires au fonctionnement du chloroplaste.

3. L'UNITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE : UN SYSTÈME OPTIMISÉ DE CONVERSION DE L'ÉNERGIE LUMINEUSE

Le concept d'unité photosynthétique a été formulé dès les années 30 par R. Emerson et W. Arnold pour expliquer la collaboration de plusieurs milliers de molécules de chlorophylle à la production d'une seule molécule d'oxygène.

Cette stœchiométrie singulière les a conduit à postuler l'existence de deux populations de pigments :

- les **pigments antennes, accessoires ou secondaires**. De nature chimique variable, chlorophylle a et b, caroténoïdes, ils sont dépourvus d'activité photochimique et assurent la collecte et le transfert de l'énergie lumineuse vers les centres de photoconversion proprement dits (centres réactionnels) qui contiennent les pigments pièges ;
- les **pigments pièges**, organisés en dimères de chlorophylle a, constituent le cœur du centre réactionnel ; c'est à leur niveau que s'effectue la conversion de l'énergie d'excitation en énergie électrique (figure 7.1).

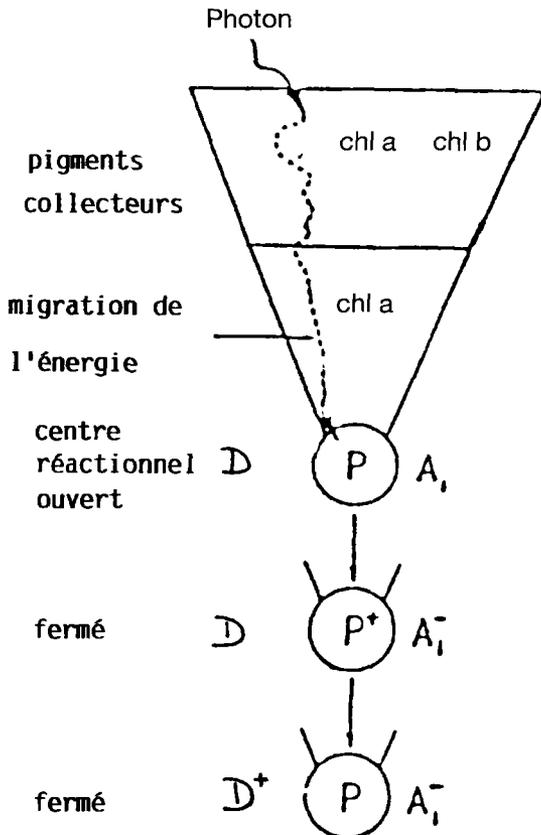


Figure 7.1. Représentation schématique du fonctionnement d'une unité photosynthétique.

Les pigments collecteurs constituent un puits pour l'énergie d'excitation qui est dirigée vers le centre réactionnel avec une probabilité proche de 1. Le centre réactionnel peut réaliser une séparation de charges, il est dit "ouvert". Lorsque le piège est oxydé ou l'accepteur secondaire A réduit, l'excitation de la paire spéciale peut survenir, mais elle ne donne pas lieu à une séparation stable de charges.

Le blocage photochimique a une origine différente suivant que l'on considère l'une ou l'autre situation. Dans le cas DP⁺A⁻, le blocage résulte de l'incapacité de P⁺ à éjecter un second électron. Dans la situation D⁺PA⁻, une séparation de charge peut être réalisée (DP⁺X⁻A), mais la présence d'un électron sur A⁻ prévient la seconde phase de la stabilisation de l'énergie et favorise la recombinaison de charges produite par la réaction.

Le retour à l'état actif est généralement conditionné par l'oxydation de A⁻, elle-même dépendante de l'activité des chaînes de transfert d'électrons.

Le regroupement des pigments en unités photosynthétiques représente une solution élégante et efficace conduisant à une harmonisation des activités photo- et électrochimiques. En effet, si la fréquence des réactions photochimiques est conditionnée par l'intensité de la lumière actinique, l'activité de la chaîne de transporteurs d'électrons est limitée par une réaction dont le temps de demi-vie est de l'ordre de 20 milli secondes. Dès lors, comme chaque pigment, sous forte illumination, est excité une fois toutes les 0,1 seconde, l'option d'une activité photochimique indépendante pour chaque pigment réduirait le rendement de conversion à $0,02/0,1 = 0,2$ soit 20 % !

3.1. Mécanismes de base de la photoconversion

Le "centre réactionnel" est l'entité minimale capable de photoconversion. Il est constitué d'un ensemble de protéines dont l'organisation tridimensionnelle est maintenant bien connue chez les bactéries pourpres, grâce au succès des tentatives de cristallisation de leurs centres réactionnels et à l'analyse de leurs images de diffraction des rayons X.

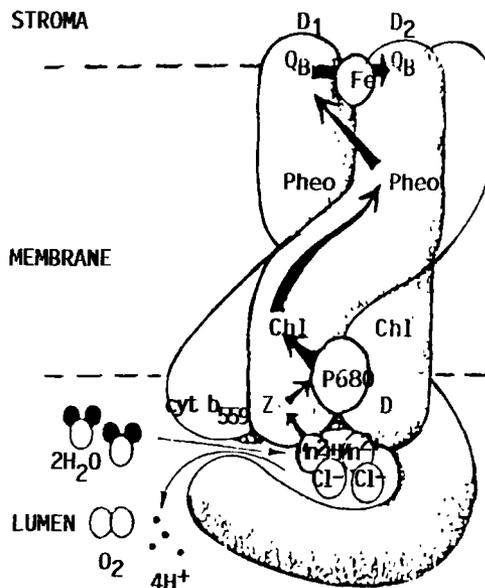


Figure 7.2. Organisation et composition du centre réactionnel du photosystème II

Trois protéines constituent le centre réactionnel du PS_{II}. Les protéines D₁ et D₂ complexent la paire spéciale et les accepteurs et donneurs primaires et secondaires d'électrons. La troisième protéine, composée de deux sous-unités, complexe le cytochrome b₅₅₉ dont la fonction est encore inconnue aujourd'hui.

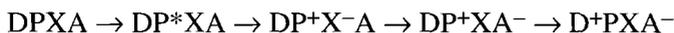
Suite à l'excitation du pigment-piège (chl a), un électron est transféré à une phéophytine (accepteur primaire), puis stabilisé sur un complexe quinone-Fe (accepteur secondaire ou Q_A). Par analogie avec les systèmes bactériens, on pense qu'une des deux molécules de chlorophylle a relaie le transfert d'électrons de P₆₈₀ à la phéophytine. Cependant, aucune fonction précise n'a pu être attribuée aux deux molécules de chlorophylle a et de phéophytine additionnelles : elles sont qualifiées de molécules "voyageuses". Le rôle de donneur d'électrons au piège est assuré par un résidu tyrosine présent sur la protéine D₁. La tyrosine est ensuite réduite par un complexe enzymatique extrinsèque capable d'oxyder l'eau et dont l'activité dépend de la présence d'ions Mn²⁺ et Cl⁻.

La protéine D₁ contient une "loge" qui stabilise une molécule de plastoquinone (Q_B) provenant de la matrice lipidique. Deux réactions photochimiques consécutives sont nécessaires à la production d'un plastoquinol qui quitte alors le centre réactionnel.

Certains herbicides dérivés de l'urée ou de l'atrazine entrent en compétition avec les quinones pour le site de fixation sur D₁. Ils inhibent l'activité photosynthétique en prévenant la production de plastoquinols.

Cependant, les centres réactionnels des plantes vertes, des algues ou des bactéries répondent à un mode de fonctionnement similaire, basé sur la photo-oxydation d'un dimère de (bactério) chlorophylle a, encore appelé "pigment piège" ou "paire spéciale" (figures 7.1 et 7.2).

A l'état excité, le pigment piège transfère un électron à une molécule acceptrice X qui le cède ensuite à une seconde molécule acceptrice A. L'état initial est rétabli grâce à l'intervention d'un donneur d'électrons D :



Cette séquence de réactions d'oxydoréduction justifie les appellations de donneur et d'accepteur primaires d'électrons conférées respectivement à P et à X et, de donneur et d'accepteur secondaires données à D et à A.

En quelques centaines de picosecondes (10^{-12} s), l'essentiel de la conversion énergétique est réalisé : l'énergie d'excitation est transformée en énergie potentielle associée aux deux charges électriques présentes sur P et X. L'action des accepteur et donneur secondaires A et D est de renforcer la stabilisation du dipôle, formé par la photo-réaction, en accentuant la délocalisation des charges sur l'épaisseur de la membrane thylacoïde soit, environ, 50 Å. Ces intermédiaires, relativement stables (durée de vie de l'ordre de la milliseconde) sont à l'origine des flux électroniques qui quittent les centres réactionnels et dont l'énergie sera utilisée pour les synthèses des "molécules riches en énergie" spécifiques à chaque type de métabolisme photosynthétique.

Les cinétiques ultrarapides des réactions d'oxydoréduction observées dans les centres réactionnels conditionnent à la fois leur intégrité et le rendement de ces réactions. En effet, le transfert quasi instantané des charges sur A et D prévient, pratiquement totalement, les pertes d'énergie que causeraient les réactions de recombinaison de charges. Parallèlement, il limite la durée de vie des espèces P^* et P^+ capables de dénaturer les protéines constituant le centre réactionnel et dont l'accumulation, chez les végétaux supérieurs, détermine une diminution importante de la productivité (photo-inhibition).

Chez les eucaryotes photosynthétiques et les cyanophycées, deux formes de pigments pièges coexistent. Elles se différencient non seulement par la position de leur maximum d'absorption, mais aussi par la nature des réactions chimiques qu'elles catalysent. La forme absorbant à 680 nm (P_{680}) produit un oxydant puissant capable de photo-oxyder l'eau (Z^+) et un réducteur faible (Q_A^-) ; celle absorbant à 700 nm (P_{700}) produit un oxydant faible capable d'oxyder Q_A^- et un réducteur puissant responsable de la réduction de $NADP^+$ en $NADPH_2$. Associées à leur système collecteur spécifique, elles constituent des entités fonctionnelles appelées respectivement photosystème II (PS_{II}) et I (PS_I) (voir plus loin).

3.2. Les systèmes collecteurs d'énergie

L'immense majorité des pigments photosynthétiques (99 %) est dépourvue d'activité photochimique ; elle a pour fonction de *collecter l'énergie lumineuse et de la transférer aux pigments pièges*.

Bien que fortement lipophiles, ces pigments ne sont pas libres dans les membranes thylacoïdes : ils sont engagés dans des liaisons non covalentes avec des protéines

dont le nombre varie peu en fonction des espèces : ainsi, une quinzaine de protéines différentes ont été détectées dans les systèmes collecteurs d'organismes aussi différents que le maïs ou *Chlamydomonas*, une algue unicellulaire. La plupart d'entre elles, codées par des gènes nucléaires, sont synthétisées dans le cytoplasme sous forme de précurseurs solubles. Leur passage au travers de l'enveloppe et leur insertion dans les membranes thylacoïdes sont contrôlés par une séquence peptidique N-terminale, appelée **séquence signal**.

Leur maturation, c'est-à-dire l'élimination de la séquence signal et la complexation des pigments caroténoïdes et chlorophylles, est réalisée dans les membranes stromatiques.

La fonction des chromophores chlorophylliens ne se limite toutefois pas à un rôle de collecte de lumière. C'est un des acquis de ces quinze dernières années de recherche d'avoir démontré leur implication dans la régulation des réactions primaires de la photosynthèse et, partant, du métabolisme photosynthétique tout entier.

3.2.1. Absorption et migration de l'énergie d'excitation

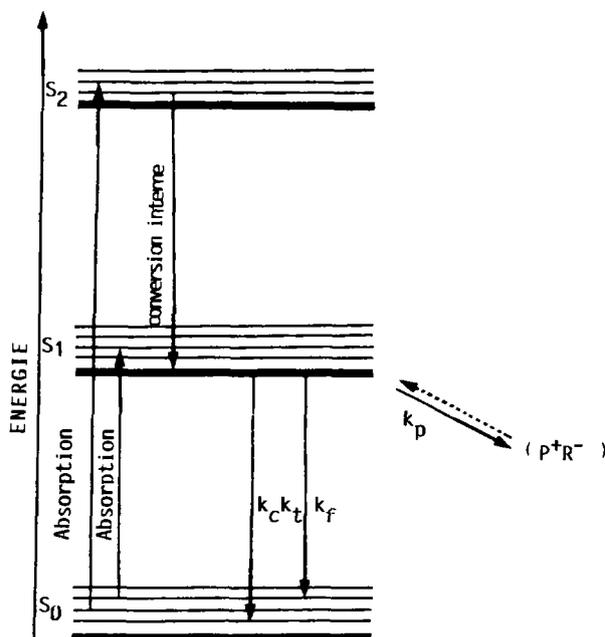


Figure 7.3. Représentation schématique des différents états électroniques d'une molécule de chlorophylle.

Les différents niveaux d'énergie correspondent à une occupation différente des orbitales de la molécule. Chaque niveau principal se subdivise en un ensemble de sous-niveaux énergétiques correspondant à différents états de vibration des atomes qui constituent la molécule. L'absorption d'un photon se produit lorsque l'énergie qu'il contient correspond exactement à la différence d'énergie entre deux niveaux. Chez la chlorophylle, la relaxation (conversion interne) vers l'état vibrationnel le plus bas précède tout autre événement.

A ce stade, l'énergie d'excitation peut être dissipée thermiquement (k_c), par transfert vers une autre molécule de chlorophylle (k_t), par émission d'un photon de fluorescence (k_f), ou encore par photochimie (k_p). Chacun de ces processus est caractérisé par une constante cinétique et contribue à la dépopulation des états excités dans une proportion établie par le quotient de la constante cinétique et de la somme de toutes les constantes.

En particulier, les systèmes photosynthétiques sont très efficaces puisque le rendement de photoconversion donné par $(k_p) / (k_p + k_f + k_c + k_t)$ est égal à $\approx 0,99$! Cette efficacité repose tant sur les cinétiques des réactions catalysées par le centre réactionnel, que sur l'efficacité du transfert d'énergie d'excitation des pigments.

En réalité, la conversion de l'énergie lumineuse commence dès son absorption par un pigment : on parle alors d'énergie d'excitation.

L'absorption d'un photon est un acte "instantané" (10^{-15} s) qui aboutit à l'apparition d'un état "excité" où l'énergie du photon permet à un électron d'accéder à une orbitale moléculaire "plus élevée", c'est-à-dire plus énergétique (figure 7.3).

Ces sauts électroniques se produisent sur la base d'une loi de tout ou rien : l'accès aux différentes orbitales n'est permis que si l'énergie des photons répond à la relation :

$$E = E_{\text{exc}} - E_{\text{f}} = h\nu \quad (2)$$

où E_{exc} correspond à la différence d'énergie entre les états excité et fondamental de la molécule ;

h : constante de Planck ($6,626 \cdot 10^{-34}$ J·s) ;

ν : fréquence de la radiation.

La variation de la probabilité d'absorption en fonction de la longueur d'onde de la radiation, c'est-à-dire de l'énergie des photons, définit le spectre d'absorption de la substance (figure 7.4.a). Au sein de l'unité photosynthétique cette relation exclusive n'est pas satisfaite, ou plutôt elle doit être étendue au complexe protéine-pigment. En effet, les différents pigments acquièrent, en fonction de l'environnement spécifique que leur confère chaque protéine, une identité spectrale (figure 7.4.b). On pense que ces formes spectrales seraient distribuées dans l'unité photosynthétique de manière à piloter l'énergie d'excitation vers les pigments pièges.

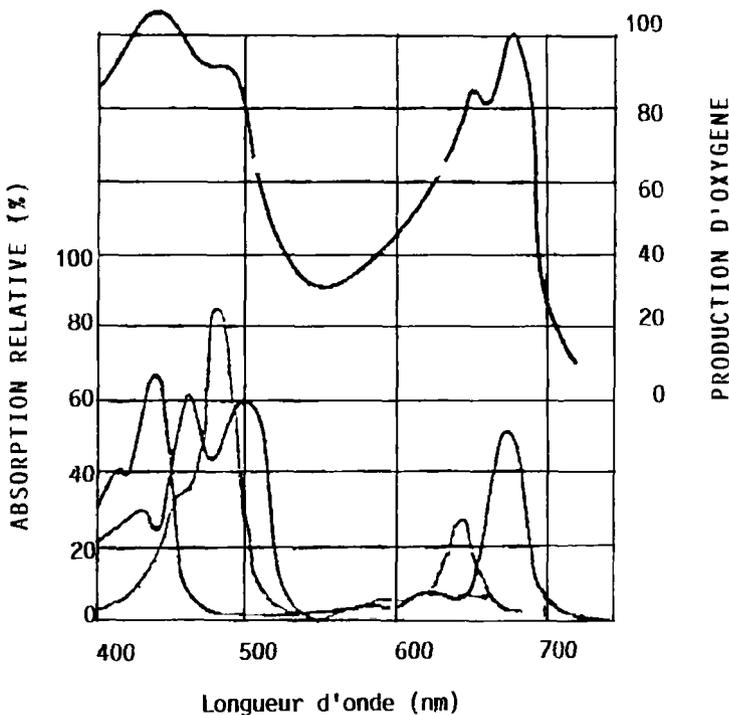


Figure 7.4.a. Spectres d'absorption des pigments photosynthétiques.

Les chlorophylles présentent deux zones d'absorption maximale centrées dans le bleu sur environ 450 nm et dans le rouge sur 650 nm. La présence de caroténoïdes permet de renforcer et d'élargir la gamme des rayonnements absorbés dans le bleu-vert. Cependant, comme l'indique le spectre d'action de la photosynthèse, il existe une fenêtre d'absorption minimale où le rayonnement lumineux (550 nm) n'induit pas une activité photosynthétique importante.

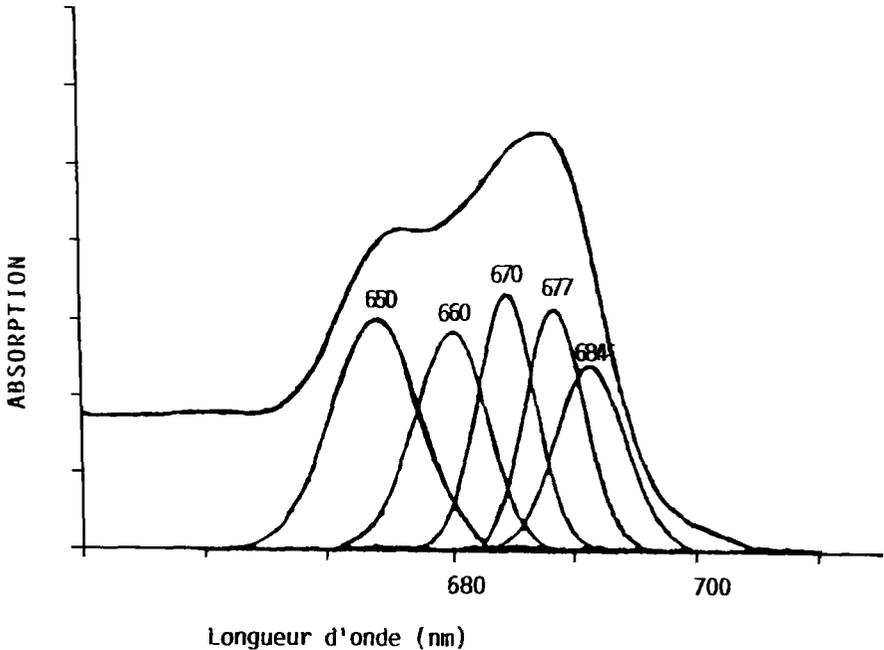


Figure 7.4.b. Formes spectrales de la chlorophylle *in vivo*.

In vivo, le spectre d'absorption des chlorophylles est sensiblement élargi par rapport au spectre obtenu en solution organique. On pense que cet élargissement du spectre est déterminé par l'existence de différentes formes spectrales de chlorophylle. Celles-ci résultent d'une modulation de leurs propriétés spectrales par les liaisons chlorophylle-protéine. Différents traitements mathématiques permettent d'extraire le nombre et les caractéristiques de chaque forme spectrale. Il semble toutefois que la décomposition en gaussienne donne les résultats les plus satisfaisants. Dans le cas des thylacoïdes granaires, la bande d'absorption dans le rouge résulte de l'absorption d'un minimum de cinq formes spectrales, dont quatre sont associées à la chlorophylle a ($\lambda_{\max} = 660, 670, 677$ et 684 nm) et une seule est associée à la chlorophylle b ($\lambda_{\max} = 650$ nm).

Il faut toutefois se garder de percevoir l'unité photosynthétique comme une structure rigide et statique, où chaque centre réactionnel serait associé à un nombre défini et constant de pigments (modèle des unités photosynthétiques indépendantes). Bien au contraire, l'ensemble des données expérimentales plaident en faveur des modèles où plusieurs centres réactionnels partagent un territoire collecteur commun. Dans ces îlots, l'énergie d'excitation migre librement et visite plusieurs unités photosynthétiques avant d'être stabilisée.

Le débat reste intense sur les modalités précises des relations pièges-collecteurs. En effet, si certaines données expérimentales plaident pour une limitation du "piégeage photochimique" consécutive à la relative lenteur des réactions du centre réactionnel par rapport à la vitesse de déplacement de l'excitation (limitation par le piège), d'autres attribuent cette limitation à la vitesse de diffusion de l'excitation. Cette incertitude résulte de l'impossibilité de préciser le mécanisme exact de la migration de l'énergie dont on retiendra, par conséquent, qu'il s'agit d'un processus non radiatif (photosensibilisation), dont l'efficacité est conditionnée par la position et l'orientation des pigments, le degré de recouvrement des spectres d'absorption des molécules concernées par le transfert.

Ce processus de transfert non radiatif de l'énergie lumineuse est très efficace, on calcule que la probabilité de transfert de l'excitation au centre réactionnel est proche de 1.

3.2.2. Hétérogénéité de composition des systèmes collecteurs

Le raffinement des techniques biochimiques de fractionnement membranaire a permis d'identifier différentes sous-populations de complexes pigments-protéines. La solubilisation de préparations enrichies en PS_{II} permet d'y différencier trois groupes fonctionnels. Leur rôle de collecteur de lumière se double d'une fonction bien précise dans l'organisation et/ou la régulation de l'activité des unités photosynthétiques.

- Deux complexes, CP₄₃ et CP₄₇, organisés en une couronne interne, sont intimement associés au centre réactionnel. Ils contiennent exclusivement de la chlorophylle a et leur présence est indispensable à la stabilité des centres réactionnels du PS_{II}.
- De découverte récente, les complexes mineurs CP₂₉, CP₂₆ et CP₂₄ interviennent dans l'ancrage des complexes antennes majeurs aux CP₄₃ et CP₄₇. Codés par les gènes nucléaires, ils complexent chlorophylles a et b dans un rapport compris entre 1,6 et 2,9.
- Les complexes antennes majeurs (LHC_{II}) sont quantitativement les plus importants puisqu'ils représentent à eux seuls 50 % des protéines membranaires. Codés par le noyau, ils complexent chlorophylles a et b dans un rapport de 1,6. Les LHC_{II} jouent un rôle déterminant dans la régulation à court et à long terme des réactions primaires.

Cette organisation, complexe, est caractéristique du PS_{II} ; on la retrouve chez toutes les espèces étudiées jusqu'à présent. A l'opposé, l'organisation du PS_I semble nettement plus simple puisque deux complexes chlorophylle a/b alimentent directement la couronne interne de collecteurs associés au centre réactionnel du PS_I.

3.2.3. Régulation des réactions primaires de la photosynthèse

L'existence de mécanismes régulateurs coordonnant l'activité des deux photosystèmes a été suggérée par des expériences démontrant le maintien, dans une large gamme de conditions d'illumination, d'un rendement photosynthétique à un niveau constant et maximal. Ces mécanismes perçoivent les fluctuations continues de la composition et de l'intensité de la lumière. On montre expérimentalement qu'en absence de régulation, des taux asymétriques d'excitations des deux photosystèmes conduisent à une limitation des réactions photosynthétiques par le photosystème sous-excité.

De même, on peut raisonnablement penser qu'une mauvaise appréciation de la quantité de lumière reçue détermine un sur- ou un sous-investissement énergétique dans la synthèse des constituants de la machinerie photosynthétique. Si le chloroplaste est parfaitement organisé pour percevoir et compenser de brèves fluctuations, quantitatives et qualitatives, de la lumière (secondes-heures), les changements de longue durée (jours) sont gérés par des chromophores non photosynthétiques (phytochrome). Cette question est abordée au chapitre 2.

Ces différentes voies régulatrices ont cependant comme point commun de modifier la structure, l'organisation et la composition des systèmes collecteurs.

- **Modalités de la régulation aux faibles intensités lumineuses.** Ce n'est que tout récemment que l'on a décrit les modalités du mécanisme qui harmonisait l'activité des deux photosystèmes en lumière limitante. Cette régulation repose sur le développement d'une boucle de rétrocontrôle négatif qui agit sur la composition et la taille des systèmes antennes associés aux centres réactionnels. Elle est mobilisée par des déséquilibres de composition spectrale en conditions de lumière non saturante (figure 7.5).

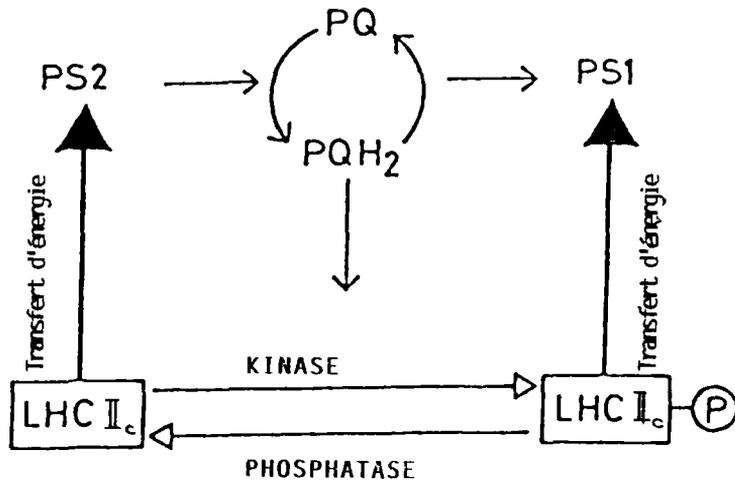


Figure 7.5. Adaptation de la membrane thylacoïde aux changements de composition spectrale de la lumière.

La dissociation des LHCII des centres réactionnels est déterminée par un éclaircissement préférentiellement absorbé par le PSII : la conformation membranaire qu'il détermine caractérise l'état 2. Réciproquement, un éclaircissement favorisant l'activité du PSI induit le retour des LHCII au PSII, la membrane se trouve alors dans l'état 1.

Schématiquement on peut décrire ses grandes lignes comme suit :

- (1) Dans la conformation membranaire induite par une longue période d'obscurité, la composition et la taille des unités photosynthétiques favorisent l'activité des centres réactionnels du PSII. L'éclaircissement des membranes provoque l'accumulation des plastoquinols.
- (2) Une kinase membranaire, activée par les plastoquinols, phosphoryle des populations spécifiques de complexes chlorophylle-protéine (LHCII_c).
- (3) Les LHCII phosphorylés quittent le PSII pour s'associer aux unités du PSI. Leur transfert réduit le déséquilibre initial en stimulant l'activité du PSI.
- (4) Deux mécanismes interviennent pour limiter l'ampleur de la dissociation PSII-LHCII_c :
 - l'activité de la kinase diminue suite à l'oxydation des plastoquinols ;
 - une phosphatase membranaire hydrolyse les liens phosphates et favorise le retour des LHCII aux PSII.

La coordination de l'activité des deux photosystèmes est donc assurée par un contrôle dynamique des dimensions de leur système antenne grâce à l'intervention de deux enzymes membranaires dont l'action est modulée par l'intensité du flux d'électrons intersystèmes.

• **Modalités de la régulation aux fortes intensités lumineuses.** Aux intensités lumineuses proches de la saturation, la photosynthèse est limitée par l'activité des composantes biochimiques du métabolisme photosynthétique. La suppression de la voie préférentielle de dissipation de l'énergie pourrait donc conduire à une importante destruction des centres réactionnels puisque les capacités d'absorption restent inaltérées.

Expérimentalement, on constate cependant que la diminution des taux d'assimilation de CO₂ s'accompagne d'une augmentation proportionnelle de la dissipation d'énergie dans les antennes. Différents auteurs s'accordent à penser que la transformation de la violaxanthine en zéaxanthine dans les complexes pigments-protéines assure la dissipation thermique du surplus d'énergie d'excitation. A saturation, ce

piège est suffisamment efficace pour maintenir le rendement du transfert d'énergie au centre réactionnel à une valeur proche de zéro !

- **Modalités de la régulation à long terme.** L'adaptation aux changements prolongés de l'intensité ou de la composition spectrale est basée sur une modulation de la synthèse des composantes de l'antenne : les structures exposées aux faibles luminosités présentent des surfaces collectrices très importantes qui favorisent le piégeage des quelques photons disponibles ; à l'inverse, l'abondance de lumière favorise la réduction de la surface des antennes et, par conséquent, la réduction préférentielle de la synthèse en apoprotéines constituant la couronne externe des antennes.

4. LES CHAÎNES DE TRANSPORTEURS D'ÉLECTRONS DANS LA MEMBRANE THYLACOÏDE

Les modèles actuels du transport des électrons dans la membrane thylacoïde résultent de l'interprétation correcte du phénomène de "*red drop*" caractérisé par une diminution nettement plus importante du rendement photosynthétique par rapport à l'absorption aux longueurs d'onde supérieures à 700 nm. Sa suppression par des éclaircissements de longueurs d'onde plus courtes (680 nm) établissait non seulement l'existence de deux réactions photochimiques, mais aussi leur nécessaire interaction pour réaliser la photolyse de l'eau. Parallèlement, la mise en évidence d'un dégagement d'O₂ par une suspension de thylacoïdes éclairés en présence d'un oxydant ouvrait la voie à l'expérimentation directe sur organites isolés.

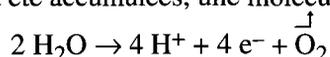
La détermination précise des potentiels redox de chaque intermédiaire de la chaîne de transport a permis l'élaboration du modèle dit du "schéma en Z", en raison de la disposition caractéristique que prennent les constituants membranaires sur une échelle de potentiels redox. Dans ce modèle, la séquence exacte des réactions et la topologie membranaire sont fixées par des paramètres thermodynamiques.

Les modèles actuels assimilent la membrane thylacoïde à une membrane de type mosaïque fluide, telle que l'ont définie Singer et Nicolson. Le caractère vectoriel du transfert des électrons et du flux de protons qui lui est couplé résulte de l'activité et de l'orientation de trois édifices protéiques transmembranaires : les deux photosystèmes et le cytochrome b₆f. Ils organisent l'activité des transporteurs qui diffusent dans la bicouche lipidique (plastoquinols) ou aux interfaces membranaires (ferredoxine et plastocyanine).

Pour des raisons de facilité, on distingue trois segments dans la chaîne de transporteurs d'électrons (figure 7.6).

4.1. De l'eau au centre réactionnel du PS_{II}, P₆₈₀⁺

Cette portion de chaîne est responsable de la photolyse de l'eau, elle fournit les électrons nécessaires au fonctionnement du PS_{II} en réduisant le donneur primaire associé à l'hétérodimère D₁/D₂. Après chaque photo-réaction, elle réduit D⁺. Lorsque quatre charges positives ont été accumulées, une molécule d'O₂ est libérée :



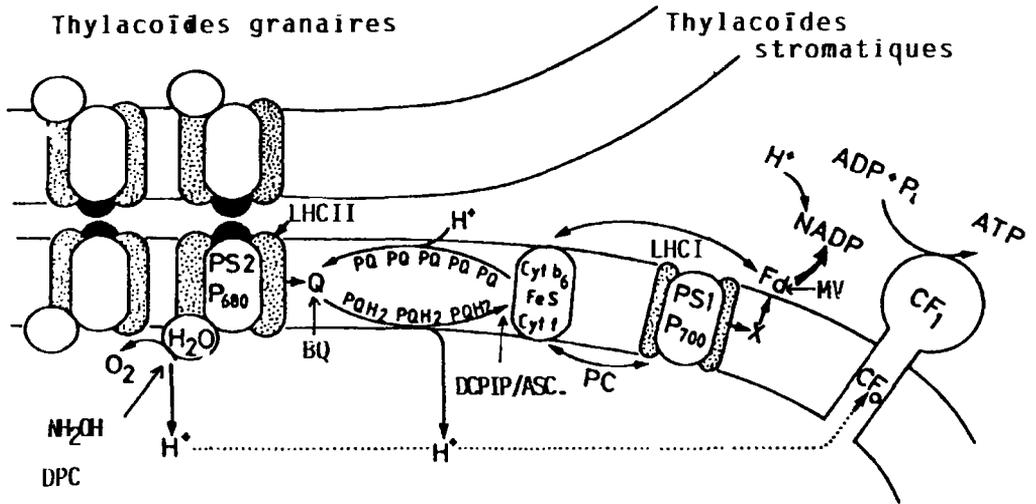


Figure 7.6. Illustration de l'asymétrie latérale et transversale des membranes thylacoïdales. L'activité des portions de la chaîne de transfert d'électrons peut être disséquée grâce au choix judicieux de couples oxydo-réducteurs. A titre d'exemple

- l'activité du photosystème II est mesurée, par polarographie, grâce au dégagement d'oxygène qui accompagne la réduction de l'accepteur artificiel benzoquinone (BQ).
- l'activité du centre réactionnel est quantifiée grâce aux réducteurs de P_{680}^+ que sont l'hydroxylamine ou le diphénylcarbazide (DPC).
- l'activité du photosystème I utilise les couples ascorbate (Asc)/dichlorophénolindophénol (DCPIP) comme donneurs d'électrons et le méthylviologène (MV) comme accepteur du PS_I .

La réaction de photolyse de l'eau nécessite la présence d'ions chlorure et manganèse ; elle a lieu dans un édifice protéique adsorbé à la surface interne de la membrane. Elle détermine l'acidification du lumen à raison de 1 H^+ libéré par électron transféré.

4.2. Le transfert d'électrons intersystème

Dans ce segment de chaîne, le transport "matériel" des électrons est réalisé par les **plastoquinols** et par une cuproprotéine, la **plastocyanine**. Ces deux intermédiaires diffusent respectivement dans la matrice lipidique de la membrane et à l'interface interne des thylacoïdes. Ils assurent la continuité redox entre le pôle réducteur des PS_{II} préférentiellement localisés dans les grana, et le pôle oxydant des PS_I situés dans les lamelles stromatiques.

L'activité de ces transporteurs "longue distance" est organisée par une plastoquinol-plastocyanine oxydoréductase, encore appelée cytochrome b_6f . Cette enzyme contient quatre groupes prosthétiques : deux cytochromes b_6 , un cytochrome f et un centre fer-soufre (Fe-S). Protéine enchâssée dans la membrane, elle présente, du côté interne, un site de fixation pour les plastoquinols (site p) et un site de fixation pour la plastocyanine et, du côté externe, elle présente un site à haute affinité pour les plastoquinones (site n).

Lorsque l'activité des deux photosystèmes est équilibrée, les électrons apportés au site p par un plastoquinol sont utilisés pour réduire deux plastocyanines. Celles-ci, par diffusion, atteignent les centres réactionnels du PS_I où elles réduisent P_{700}^+ . Au niveau du cytochrome b_6f , seul le centre Fe-S, puis le cytochrome f participent aux

réactions d'oxydoréduction, où un H^+ est libéré dans le lumen pour chaque électron transféré au PS_I . Dans certaines conditions, et notamment lorsque la demande en ATP est importante, une partie des électrons apportés par les plastoquinols empruntent une voie "latérale", constituée des deux cytochromes b_6 .

A l'état réduit, les deux cytochromes concourent à la réduction d'une molécule de plastoquinone fixée au site n du cytochrome b_6f . Après avoir prélevé deux protons, le plastoquinol formé diffuse vers le site photosynthétique où les électrons disponibles emprunteront soit la voie du centre Fe-S et du cytochrome f, soit la voie latérale des cytochromes b_6 . L'intérêt de cette boucle réside dans une stimulation de l'activité chimiosmotique des membranes thylacoïdes.

En empruntant la chaîne des cytochromes b_6 , chaque électron participe à l'acidification du lumen à raison de 2 H^+ libérés dans le lumen par électron délivré aux PS_I .

4.3. Le transport d'électrons du PS_I au $NADPH^+$

L'utilisation des électrons produits par les photo-réactions du PS_I est articulée sur une protéine, la ferredoxine, qui, à l'instar de la plastocyanine, diffuse à l'interface membranaire. La ferredoxine ne constitue toutefois pas l'accepteur primaire du PS_I , dont l'organisation précise reste encore inconnue aujourd'hui.

Lorsque la ferredoxine entre en contact avec la $NADP^+$ réductase, il y a production de $NADPH$, accepteur terminal du flux non cyclique (ou linéaire) d'électrons. Les électrons de la ferredoxine peuvent aussi être transférés au cytochrome b_6f et donner naissance à un flux cyclique d'électrons autour du PS_I .

De plus, la ferredoxine constitue le point de départ de réactions redox qui aboutissent à la réduction des nitrites, à l'activation des ATPases membranaires ou encore à l'activation de certaines enzymes du cycle de Calvin présentes dans le stroma.

5. LA SYNTHÈSE D'ATP : THÉORIE CHIMIOSMOTIQUE

La synthèse de l'adénosine triphosphate à partir d'adénosine diphosphate et de phosphore inorganique est réalisée par une enzyme membranaire, l'ATP synthase. Une fois activée, l'enzyme peut parfaitement utiliser des gradients protoniques créés artificiellement et synthétiser de l'ATP à l'obscurité.

Schématiquement, on y distingue deux parties. Une partie transmembranaire, appelée CF_0 , fonctionne comme un pore conduisant les protons à l'unité catalytique ou CF_1 . La fonction catalytique de l'enzyme ne s'exprime que suite à son activation par le $\Delta\mu_{H^+}$. Celle-ci implique la réduction de groupements SH par la ferredoxine et le déplacement de l'AMP situé au niveau des sites catalytiques.

Dans les membranes chimiosmotiques (chloroplastes, mitochondries, bactéries photosynthétiques), l'énergie nécessaire à la synthèse d'ATP est apportée par un gradient électrochimique de protons transmembranaires. Dans ces membranes, transferts d'électrons et flux de protons sont couplés, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent se développer indépendamment l'un de l'autre : on constate expérimentalement que

lorsque le $\Delta\mu_{H^+}$ augmente, la vitesse du transfert d'électrons diminue, traduisant une "difficulté" croissante à accumuler des protons dans l'espace matriciel (mitochondries) ou dans le lumen (thylacoïde).

Différentes substances, tels les ionophores comme la gramicidine ou le NH_4Cl , sont appelées "découplants" parce qu'ils affectent la perméabilité passive aux protons et préviennent ou suppriment la formation d'un $\Delta\mu_{H^+}$. Dans ces conditions, on n'observe pas de rétroaction négative de $\Delta\mu_{H^+}$ sur le flux électronique, et la synthèse d'ATP est inhibée.

Dans les thylacoïdes, les modalités du couplage entre flux électronique et protonique ont été décrites dans le paragraphe précédent. Il convient toutefois de préciser que dans le cas des membranes thylacoïdes, l'apport de charges positives dans le lumen est compensé par des flux anioniques (influx) ou cationiques (efflux). La force électromotrice y est donc constituée par un gradient de pH généralement estimé à ≈ 3 unités.

6. LA PHOTO-INHIBITION

Le terme photo-inhibition recouvre un ensemble de situations paradoxales où la lumière, qui assure normalement la croissance de la plante, provoque des altérations irréversibles à l'appareil photosynthétique. Ces destructions photo-induites apparaissent lorsque les capacités d'absorption de la lumière sont supérieures aux capacités de son utilisation. Dans les situations réelles, cette condition est remplie lorsque l'activité photosynthétique est affectée par l'action de facteurs biotiques (virus, champignons,...) ou abiotiques (températures extrêmes, déficiences minérales, sécheresse,...).

L'importance agronomique de la photo-inhibition a été clairement établie par l'étude de la productivité d'espèces soumises à l'action conjointe de basses températures et d'un ensoleillement important. Dans ces conditions, les pertes de productivité ont été corrélées aux diminutions de rendement photosynthétique.

6.1. Mécanismes moléculaires de la photo-inhibition

Au niveau de la feuille, la *photo-inhibition se traduit essentiellement par une diminution des capacités photosynthétiques en lumière limitante*. Il est vite apparu que cette inhibition résultait d'une destruction sélective du PS_{II} et, plus précisément, d'une dénaturation de la protéine D_1 .

Une compréhension détaillée des bases moléculaires de la photo-inhibition a conduit à distinguer photo-inhibition de type oxydant et photo-inhibition de type réducteur.

Dans le **type oxydant**, la durée de vie prolongée de l'espèce P_{680}^+ , oxydant puissant, est à l'origine de la protéolyse de D_1 . Expérimentalement, on mesure une augmentation significative de la durée de vie de P_{680}^+ lors de fortes irradiations UV ou d'expositions à des températures inférieures à $0^\circ C$.

La photo-inhibition de **type réducteur** a pour origine un dysfonctionnement au niveau de l'accepteur Q_A . Celui-ci ne peut accepter l'électron de P_{680}^* et, par conséquent, la durée de vie de l'état excité du pigment piège augmente. Dans ces conditions, le retour à l'état fondamental passe par l'état triplet dont la désexcitation s'accompagne de la formation d' O_2 singulet, un oxydant très réactif capable d'altérer D_1 .

Dans tous les cas, la réactivation du centre réactionnel implique le remplacement de la protéine dénaturée. Le chloroplaste démontre une certaine autonomie dans le processus de réparation du centre réactionnel photo-inhibé. En effet, le centre réactionnel est capable de fragmenter D_1 et de préparer ainsi l'insertion d'une nouvelle protéine produite à partir de l'ADN chloroplastique.

6.2. Mécanismes de protection

Différentes données expérimentales et, notamment une variabilité génétique de la sensibilité à la photo-inhibition, démontrent l'existence de mécanismes protecteurs. Ceux-ci, encore mal connus, semblent toutefois être associés à une modification de l'organisation ou à la composition des systèmes collecteurs d'énergie.

En particulier, différents auteurs ont montré que les transitions d'état protégeaient de la photo-inhibition en réduisant la surface d'absorption des collecteurs du PS_{II} .

Une protection accrue a été associée à la présence dans les antennes de pigments caroténoïdes capables de dissiper très efficacement l'énergie d'excitation. D'une manière générale, ces mécanismes réduisent les flux d'énergie d'excitation destinés au PS_{II} .

7. LE MÉTABOLISME CARBONÉ

7.1. Le métabolisme C_3

Les travaux de Calvin et de ses collaborateurs ont permis d'élucider les réactions enzymatiques par lesquelles les plantes réalisent l'incorporation du CO_2 au niveau des hydrates de carbone.

En éclairant une algue verte unicellulaire (*Chlorella*) en présence de $^{14}CO_2$ radioactif pendant des temps de plus en plus courts et en séparant par chromatographie les composés marqués, ces chercheurs ont pu identifier le produit initial de la fixation du CO_2 : l'acide 3-phospho-D-glycérique (3-PGA), molécule à trois atomes de carbone. Ils constatent aussi que pour des expositions brèves, toute la radioactivité est portée par le premier carbone du PGA. Par contre, si l'on augmente la durée de l'exposition, la radioactivité apparaît également sur les carbones suivants de cette molécule. Les bases d'un processus cyclique régénérant le précurseur du PGA à partir de cette molécule elle-même sont ainsi établies.

Ce cycle de réaction, connu sous le nom de **cycle de Calvin**, se déroule dans le stroma du chloroplaste. Ce sont les composés à trois atomes de carbone qui sont à l'origine des appellations "plantes en C_3 ", "métabolisme en C_3 ".

7.1.1. Les étapes du cycle de Calvin

Le cycle de Calvin comprend plusieurs étapes qui sont décrites dans la figure 7.7.

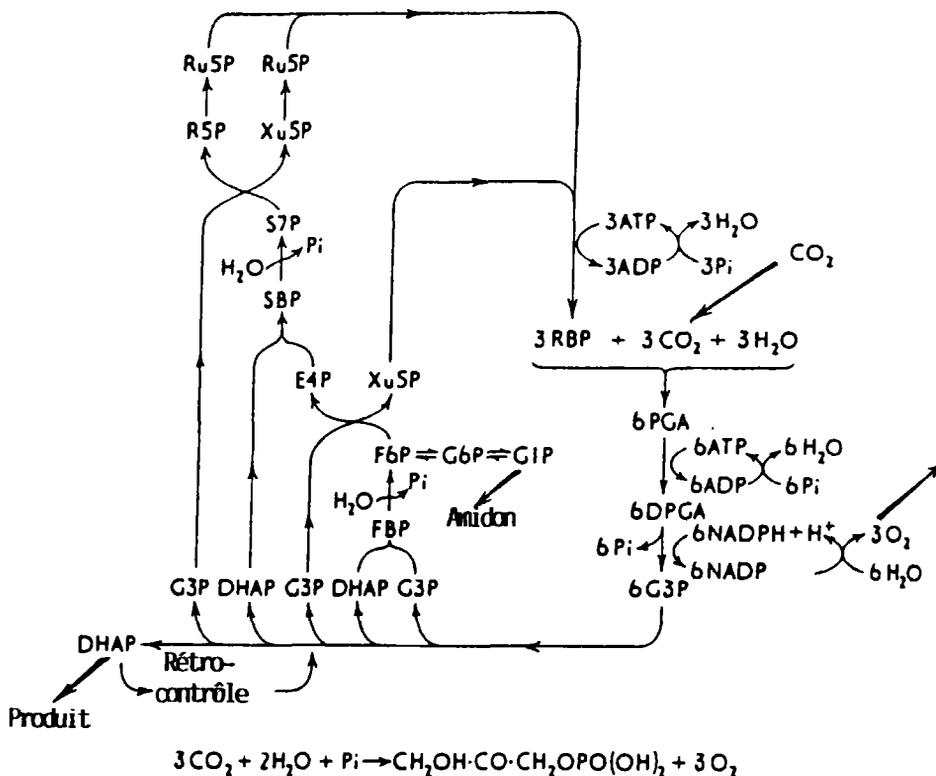


Figure 7.7. Le cycle de Benson-Calvin : une séquence autocatalytique

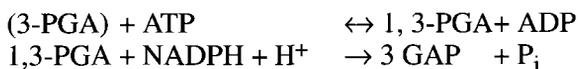
Cinq des six molécules en C₃ (GP3) sont transformées en trois molécules en C₅ (ici : RuBP). La sixième molécule en C₃ est soit recyclée, soit exportée vers le cytosol, sous forme de DHAP, via le translocateur phosphate.

Xu5P : xylulose-5-phosphate, E4P : érythrose-4-phosphate, F6P : fructose-6-phosphate, FBP : fructose-1,6-biphosphate, G6P : glucose-6-phosphate, SBP : sédoheptulose-1,7-biphosphate, S7P : sédoheptulose-7-phosphate, R5P : ribose-5-phosphate, Ru5P : ribulose-5-phosphate.

La carboxylation du ribulose-biphosphate (Ru-1,5-BP) : un sucre à cinq carbones, biphosphorylé, le ribulose-1,5-biphosphate, est carboxylé en présence de CO₂ et de H₂O par une enzyme spécifique, la ribulose biphosphate carboxylase (RuBisCO), pour former deux molécules de PGA à partir d'un intermédiaire hexacarboné instable, le 2-carboxyarabinitol-1,5-biphosphate :



• **La réduction du PGA.** La réduction de cet intermédiaire en glycéraldéhyde-phosphate (GAP) fait intervenir l'énergie libre d'hydrolyse d'une molécule d'ATP, grâce à l'activité de la phosphoglycérate kinase et d'une paire d'électrons et de protons fournis par le NADPH en présence de GAP-réductase :



Sous l'action d'une triose phosphate isomérase, le GAP coexiste avec sa forme cétone, le dihydroxyacétonephosphate (DHAP). Une partie des molécules de trioses

ainsi formées, une sur six, est soit dirigée dans une voie métabolique qui conduit à la formation de l'amidon dans le stroma, soit transportée sous forme de DHAP, par l'intervention d'un translocateur localisé dans la membrane interne de l'enveloppe, vers le cytoplasme, où elle participe aux réactions de synthèse du saccharose.

- **La régénération de l'accepteur.** La phase de régénération du cycle est une séquence complexe d'interconversion de molécules de sucre de 3 à 7 carbones, formant trois molécules de ribulose-5-phosphate. Ces molécules sont finalement phosphorylées à partir de trois molécules d'ATP pour reformer trois Ru-1,5-BP.

Dans cette séquence complexe d'interconversion, certaines réactions sont réversibles, d'autres non. Les réactions réversibles sont catalysées par la transkétolase, l'aldolase, la ribulose-5-phosphate épimérase et la ribulose-5-phosphate isomérase. La fructose-1,6-biphosphatase, la sédoheptulose-1,7-biphosphatase et la phosphoribulokinase catalysent les réactions irréversibles.

- **Les enzymes du cycle de Calvin et leur régulation.** La régulation de l'activité des enzymes du cycle de Calvin s'effectue principalement au niveau des réactions impliquant les biphosphatases irréversibles, ainsi qu'au niveau des réactions faisant intervenir l'ATP et le NADPH. Cette régulation s'exerce via des mécanismes où interviennent la lumière, le pH et la teneur en Mg^{2+} du stroma.

L'activation lumineuse de certaines enzymes du cycle telles la glycéraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase, la fructose-1,6-biphosphatase, la sédoheptulose-1,7-biphosphatase et la phosphoribulokinase repose sur la modification de leur structure tertiaire suite à la réduction des ponts disulfures en groupes sulfhydryles. Les électrons impliqués dans cette réduction sont dérivés du flux électronique photosynthétique normal, à partir de la ferredoxine vers la thiorédoxine. Cette réaction est catalysée par une protéine soluble, la ferredoxinethiorédoxine réductase, dont la forme réduite est capable d'interagir avec les ponts disulfures des enzymes précités. On a également suggéré que certaines protéines membranaires pourraient activer des protéines disulfures par l'intermédiaire d'électrons dérivés du PS_I .

D'autres enzymes du cycle sont régulées par le pH et la concentration en Mg^{2+} du stroma. Au cours de la photosynthèse, un gradient de protons s'établit entre le stroma et les espaces intrathylacoïdiens. L'électroneutralité du système est maintenue par un efflux de Mg^{2+} vers le stroma. L'alcalinisation et les teneurs élevées en Mg^{2+} dans le stroma sont des conséquences directes des photo-réactions qui vont influencer directement l'activité de certains enzymes du cycle, comme la fructose-1,6-biphosphatase et la sédoheptulose-1,7-biphosphatase.

7.1.2. L'étape initiale du cycle catalysée par la RuBisCO

La RuBisCO est une enzyme fascinante. Sa fonction clé dans l'incorporation du dioxyde de carbone dans la biosphère, ses caractéristiques catalytiques particulières (la RuBisCO est une enzyme lente) en font la protéine la plus abondante dans la nature. Elle est constituée de huit unités comportant chacune une petite sous-unité codée par le génome nucléaire et une plus grosse codée dans le chloroplaste.

Il semble que l'activité enzymatique soit localisée aux grandes sous-unités, et les mécanismes de régulation aux petites. L'assemblage de l'holoenzyme a lieu au sein du chloroplaste.

L'activité catalytique d'une enzyme dépend, entre autres, de la concentration en substrat au niveau du site catalytique, et elle est maximale lorsque cette concentration est saturante. Il existe, pour un couple enzyme-substrat, une concentration caractéristique, le K_m , ou constante de Michaelis, à laquelle la vitesse de la réaction vaut exactement la moitié de la vitesse observée à saturation (V_{max}). Le K_m du couple RuBisCO-CO₂ est de l'ordre de 7 μ M, et la concentration en CO₂ en phase aqueuse saturée en air de l'ordre de 10 μ M.

Or, comme l'approvisionnement en CO₂ à partir de l'air ambiant s'effectue par diffusion au travers des stomates de la feuille, via les espaces intercellulaires, la paroi, la membrane et le cytoplasme des cellules du mésophylle jusqu'au chloroplaste, il est certain que la concentration en CO₂ au voisinage de la RuBisCO est de loin inférieure à 10 μ M. La vitesse de carboxylation est, dans ces conditions, nettement inférieure à la vitesse à saturation.

Durant la photosynthèse, l'activité de la RuBisCO est modulée par des mécanismes impliquant le pH, CO₂ et Mg²⁺. A pH basique, la RuBisCO est carboxylée par une molécule de CO₂ au niveau d'un groupe Σ -amino d'un résidu lysine. Le CO₂, qui n'intervient pas dans la réaction de catalyse, fixe ensuite un ion Mg²⁺, activant ainsi l'enzyme. L'activation de la RuBisCO augmente considérablement la V_{max} de la réaction catalytique, ainsi que l'affinité de l'enzyme pour son substrat CO₂. On a tout raison de croire que cette activation est elle-même régulée par des protéines solubles, des RuBisCO activases.

En absence de lumière, la RuBisCO est inactivée par une substance phosphatée, le 2-carboxyarabinitol-1-phosphate, un analogue proche de l'intermédiaire issu de la réaction de carboxylation et qui se fixe au site catalytique.

La fonction oxygénase de la RuBisCO. La RuBisCO est une enzyme bifonctionnelle. Cette carboxylase qui réalise le couplage du CO₂ au Ru-1,5-BP, catalyse également une réaction compétitive dans laquelle le Ru-1,5-BP réagit avec l'oxygène. L'oxygénation du Ru-1,5-BP entraîne la formation de deux molécules différentes : le PGA, d'une part, et l'acide phosphoglycolique, molécule à deux atomes de carbone, d'autre part. Ce dernier composé est rapidement dégradé par une voie en C₂, au cours de laquelle environ 25 % du carbone contenu dans l'acide phosphoglycolique est dégagé sous forme de CO₂. Ainsi, cet ensemble de réactions, se manifestant par une incorporation d'oxygène et un dégagement de CO₂, est appelé **photorespiration**.

L'intensité de la photorespiration dépend en premier lieu de la concentration en oxygène moléculaire au niveau du site catalytique de la RuBisCO. Chez les plantes C₃, le rapport des concentrations en CO₂ et en O₂ est tel que les deux réactions de carboxylation et d'oxygénation du Ru-1,5-BP se déroulent simultanément. Comme ces deux substrats réagissent avec la RuBisCO en un même site catalytique, l'interaction entre CO₂ et O₂ est de type compétitif. Toute modification de la concentration de l'un des deux gaz dans l'environnement d'une plante, modifie les vitesses relatives de ces deux activités antagonistes. Ainsi, dans une atmosphère appauvrie en oxygène (2 %), la fixation photosynthétique du CO₂ est deux fois plus importante que dans les conditions atmosphériques normales. L'effet de l'oxygène peut aussi être atténué par un enrichissement de l'atmosphère en gaz carbonique.

Dans les conditions atmosphériques normales, pour quatre molécules de Ru-1,5-BP consommées, une est oxygénée. L'énergie requise pour recycler le CO₂ formé est dérivée des étapes photochimiques de la photosynthèse.

7.1.3. La photorespiration

La photorespiration est une **cause majeure de la perte d'efficacité photosynthétique chez les plantes en C₃**. Elle peut, selon les espèces, entraîner des chutes de rendement photosynthétique de 30 à 50 %.

La photorespiration se déroule dans trois organites cellulaires : le chloroplaste, le peroxyosome et la mitochondrie. La première réaction se déroule dans le chloroplaste et entraîne la déphosphorylation du phosphoglycolate par une phosphatase spécifique. Le glycolate formé est transféré dans le peroxyosome où cette molécule est oxydée par une glycolate oxydase en glyoxylate.

Le peroxyde d'hydrogène relâché durant cette réaction est rapidement converti en O₂ et H₂O par la catalase, enzyme très abondante dans le peroxyosome. Le glyoxylate est alors transaminé en glycine par une transaminase spécifique à partir du glutamate ou de la sérine. La glycine passe dans la mitochondrie.

Là, deux molécules de glycine donnent un autre acide aminé, la sérine, en perdant une molécule d'ammoniac (NH₃) et une molécule de gaz carbonique. Ces deux produits gazeux doivent être recyclés très rapidement par les cellules foliaires, faute de quoi ils diffusent vers l'atmosphère où ils sont perdus pour le métabolisme.

L'ammoniac est normalement réinjecté dans le métabolisme cellulaire avec une grande efficacité au niveau de la glutamine synthétase en présence d'ATP. Il faut savoir que la vitesse de désamination de la glycine dans la mitochondrie est 10 à 50 fois plus élevée que la vitesse d'assimilation de l'azote par la plante. Toute perte, même minime, de l'efficacité de cette récupération diminuerait considérablement la quantité d'azote utilisable par la plante et, par là, affecterait de manière significative le rendement de la culture. La sérine réintègre le peroxyosome où elle intervient dans la transamination des molécules de glyoxylate nouvellement arrivées. La transamination du glyoxylate à partir de la sérine entraîne la formation d'hydroxypyruvate rapidement réduit en glycérate. Cette dernière molécule est finalement exportée vers le chloroplaste en échange avec le glycolate, où elle est phosphorylée en 3-PGA, forme sous laquelle elle réintègre le cycle de Calvin.

Signification de la photorespiration. La photorespiration est souvent considérée comme un gaspillage métabolique, conséquence de l'activité oxygénase de la Ru-BisCO. Qu'une *seule* réaction enzymatique réduise de moitié la production photosynthétique *mondiale* est assez stupéfiant et démontre une fois de plus que l'efficacité de la photosynthèse est à la fois remarquablement simple et fantastiquement complexe.

Contrôler la photorespiration pourrait, semble-t-il, avoir des conséquences pratiques considérables sur l'efficacité de la photosynthèse des plantes cultivées. Si l'on parvenait à réduire, par voie génétique par exemple, l'activité oxygénase de la RuBisCO, sans affecter son activité carboxylase, on obtiendrait des plantes associant un haut rendement photosynthétique à une productivité élevée.

Sur la base des travaux et des connaissances actuelles, il est assez difficile de justifier une telle attitude scientifique.

En fait, en recyclant, sous forme d'acides aminés comme la sérine, trois quarts du carbone perdu par la formation du phosphoglycolate, elle en atténue fortement les

effets pervers. L'activité oxygénase de la RuBisCO, en maintenant la teneur en CO_2 dans le stroma à des valeurs proches du point de compensation, pourrait, en assurant un écoulement des électrons, minimiser les dommages de la photo-inhibition au niveau du PS_{II} . En effet, il existe de nombreuses situations où la quantité d'accepteurs naturels d'électrons est insuffisante pour assurer l'écoulement normal des électrons issus des réactions photochimiques et qui, de ce fait, sensibilisent les plantes à la photo-inhibition. Ainsi par exemple, la diffusion du CO_2 de l'air jusqu'au stroma du chloroplaste est fréquemment limitée par une augmentation de la résistance du trajet stromatique due à des situations de stress (manque d'eau, hautes températures, haut niveau d'irradiance...).

7.2. Le métabolisme C_4

En concentrant le CO_2 , la voie métabolique en C_4 atténue l'activité oxygénase de la RuBisCO et limite la photorespiration.

Chez certaines plantes d'origine tropicale, la fonction oxygénase de la RuBisCO est fortement atténuée par la mise en œuvre de voies métaboliques particulières concentrant le CO_2 au niveau du site d'action de la RuBisCO.

Ce sont des chercheurs australiens, M.D. Hatch et C.R. Slack qui, en 1960, ont montré que ces plantes effectuent une double carboxylation. La première permet la fixation du CO_2 sur une molécule à trois carbones, le phosphoénolpyruvate (PEPA) et forme une molécule tétracarbonée, d'où le nom de ces plantes. Ultérieurement, cette molécule est décarboxylée. La molécule de CO_2 récupérée participe à la seconde carboxylation et, grâce à l'intervention d'une RuBisCO, est introduite dans le cycle de Calvin.

Cette biochimie complexe est associée à des structures foliaires particulières. Chez les plantes C_4 , les feuilles possèdent deux types de cellules chlorophylliennes disposées en couronnes concentriques autour des vaisseaux conducteurs. Les cellules externes participent à la première carboxylation. Elles possèdent des chloroplastes granaires capables d'effectuer toutes les étapes photochimiques de la photosynthèse, y compris la production d'oxygène, mais incapables de réaliser la fixation du CO_2 via le cycle de Calvin par manque de RuBisCO.

Les chloroplastes des cellules de la couronne interne, ou gaine périvasculaire, réalisent le cycle de Calvin complet. Ils sont dotés du Ru-1,5-BP et de la RuBisCO et fonctionnent comme les chloroplastes des plantes C_3 . Chez le maïs, cependant, ils sont déficients en grana et donc incapables de produire de l'oxygène (chloroplastes agraires).

Un schéma simplifié des voies métaboliques C_4 est illustré par la figure 7.8. Il est important de noter les différences importantes associées à l'usage relatif du malate et de l'aspartate, comme éléments de communication entre les deux types de cellules et dépendants des spécificités de l'enzyme de décarboxylation des cellules de la gaine.

La phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPase) est une enzyme très efficace et très rapide. Cette enzyme cytoplasmique possède une très grande affinité pour son substrat, HCO_3^- en équilibre avec CO_2 . Elle est aussi insensible à la présence d'oxygène. Ces propriétés font que la concentration en CO_2 dans la cellule de la couronne externe est très basse, créant ainsi un important gradient de concentration

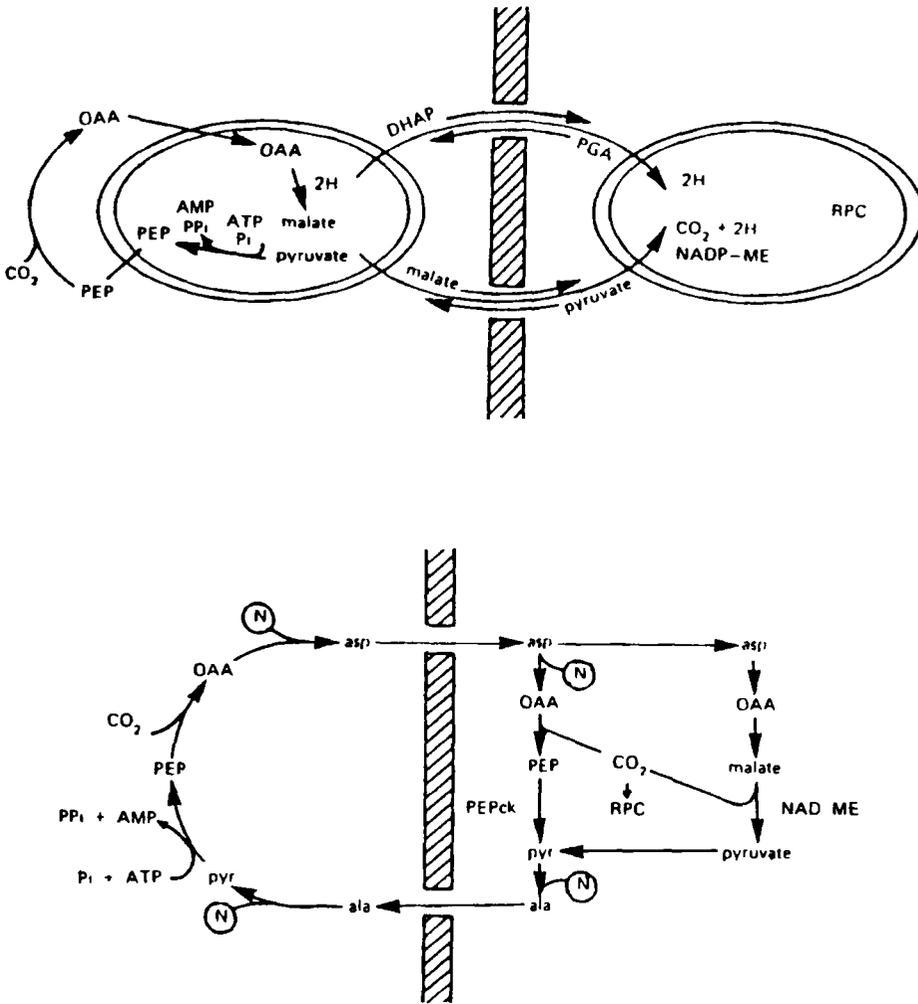


Figure 7.8. Le métabolisme C₄.

Les cellules du mésophylle (à gauche) assurent la conversion du pyruvate en phosphoénolpyruvate (PEP) dans le chloroplaste, et la carboxylation du PEP en acide oxaloacétique (OAA) dans le cytoplasme. Dans le type (a), l'OAA retourne au chloroplaste où il est réduit en malate, acheminé aux cellules de la gaine périvasculaire. Il est décarboxylé par l'enzyme malique NADP-dépendante. Les chloroplastes de type (a) acheminent également des équivalents réduits aux cellules de la gaine périvasculaire par le biais de la navette DHPA/PGA (voir figure 7 10) Les chloroplastes mésophylliens de type (b) et (c) transaminent l'OAA en aspartate (asp) dans le cytosol, et l'envoient vers les cellules de la gaine périvasculaire en échange d'alanine (ala). Les cellules de la gaine périvasculaire de type (b) décarboxylent l'OAA par le biais de la PEP-carboxykinase cytosolique (PEPCK), alors que celles de type (c) convertissent l'OAA en malate dans la mitochondrie, décarboxylé ensuite par l'enzyme malique NAD-dépendante. Les plasmodesmes sont indiqués dans la paroi cellulaire.

entre l'atmosphère et le cytoplasme des cellules. Des traces de CO₂ suffisent à cette première carboxylation. Dans les cellules de la gaine périvasculaire, le CO₂ atteint des concentrations très élevées, jusqu'à 50 fois supérieures à celles qui résulteraient d'un simple équilibre avec l'air extérieur, et suffisantes pour saturer les capacités de carboxylation de la RuBisCO de ces cellules.

Dans ces conditions, la fonction oxygénase est particulièrement atténuée et la photorespiration réduite. Cette situation est encore renforcée chez le maïs par l'absence de production d'oxygène par les chloroplastes de la gaine périvasculaire.

Les espèces en C_4 sont nombreuses chez les roseaux, les papyrus, les amarantes, les composées et les graminées où l'on compte plus de six cents représentants en C_4 . Certaines, originaires des pays chauds, sont connues pour leurs rendements exceptionnels : le maïs, la canne à sucre, le sorgho et le mil. La plupart de ces espèces expriment pleinement leurs potentialités physiologiques dans les conditions écologiques des régions tropicales sèches : forte lumière, température élevée et faible humidité.

7.3. Le métabolisme CAM

Les plantes crassulantes, fréquemment trouvées dans les zones désertiques, ont la particularité de fermer leurs stomates le jour, lorsque la demande évaporative est grande, et de les maintenir ouverts la nuit en conditions de faible transpiration.

Ces plantes CAM utilisent les mêmes réactions biochimiques que les C_4 pour fixer la nuit le CO_2 sous forme d'acides organiques tétracarbonés qui s'accumulent dans les vacuoles. Le jour, les acides sont décarboxylés et le CO_2 récupéré est incorporé dans le cycle de Calvin suivant le schéma illustré par la figure 7.9. En séparant dans le temps les deux réactions de carboxylation, les plantes CAM réalisent une absorption de CO_2 sans importante perte d'eau, ce qui leur confère un avantage écologique certain.

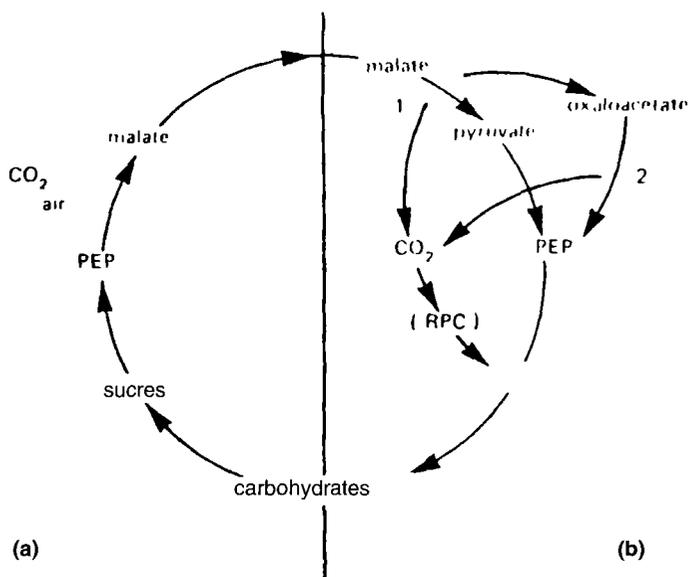


Figure 7.9. Le métabolisme CAM.

(a) Fixation nocturne du dioxyde de carbone en acides tétracarbonés.

(b) Dégagement diurne du dioxyde de carbone par le biais soit (1) de la PEP-carboxykinase, soit (2) de l'enzyme malique NADP-dépendante. Le dioxyde de carbone est fixé par la voie normale du cycle de réduction des pentoses (RPC)

7.4. Les échanges stroma-cytoplasme

L'enveloppe du chloroplaste exerce un contrôle strict des mouvements de nombreuses molécules entre le stroma et le cytoplasme. L'enveloppe est pratiquement imperméable à la plupart des intermédiaires du cycle de Calvin et aux produits de

l'activité photochimique, ATP et NADPH_2 . A l'inverse, l'enveloppe est perméable aux molécules non chargées de faible poids moléculaire, comme l'eau, l'oxygène et le CO_2 .

Enfin, l'enveloppe contrôle efficacement le passage de certaines molécules du stroma comme le GAP (ou son isomère, le DHAP), le glutamate et le malate, par l'intermédiaire de translocateurs localisés dans la membrane interne de l'enveloppe. La figure 7.10 illustre l'intervention de ces translocateurs. Il faut remarquer que l'acide oxaloacétique (OAA) n'est pas un substrat transportable en raison de sa très faible concentration dans le stroma. Les molécules de GAP exportées jouent un rôle essentiel dans l'économie carbonée de la cellule. Dans le cytoplasme, elles sont notamment transformées en saccharose. Dans ce cas, le translocateur permet au stroma de récupérer le phosphate extrait des molécules de GAP, phosphate indispensable à la synthèse d'ATP et à la phosphorylation des intermédiaires du cycle de Calvin.

Certaines plantes possèdent une capacité de synthèse particulièrement élevée. C'est le cas de la betterave sucrière. Chaque mètre carré de surface foliaire déverse dans

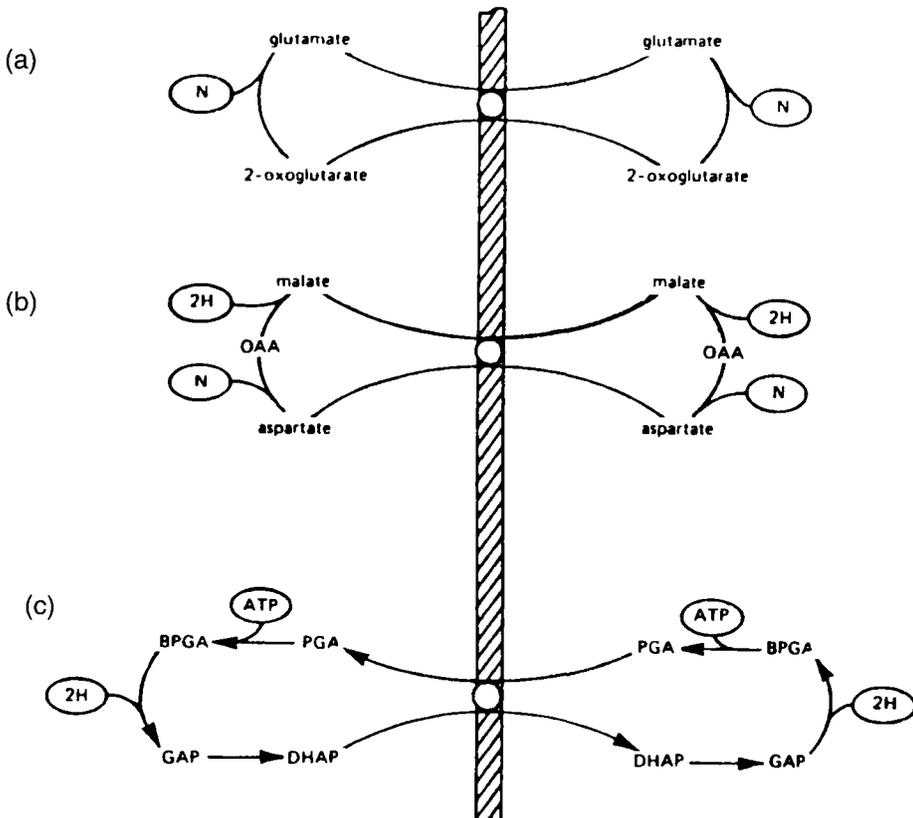


Figure 7.10. Les échanges stroma-cytosol.

Le schéma (a) représente le transporteur de dicarboxylate par le biais d'une navette assurant le passage d'amines à travers l'enveloppe du chloroplaste. La navette est bidirectionnelle, soit en mode exportation de glutamate, soit en association avec d'autres navette (voir figure 7.8). N représente les groupements aminés.

Le schéma (b) représente également le transport de dicarboxylates, associé aux transports opposés d'une part d'équivalents réduits (2H , par le biais du NADP vers le chloroplaste, du NAD vers le cytosol) et, d'autre part, de groupement aminés.

Le schéma (c) représente le translocateur de phosphate échangeant DHAP et PGA, ce qui résulte en un transport effectif de l'ATP et de (2H) hors chloroplaste. Si (a), (b) et (c) fonctionnent simultanément, l'ATP est transporté sans gains ni pertes.

les vaisseaux conducteurs environ 130 mg de saccharose à la minute. Une partie des molécules de GAP n'est pas exportée et participe à la synthèse d'amidon dans le stroma. Ce haut polymère du glucose n'entraîne pas d'élévation de la pression osmotique du stroma et peut s'y accumuler sans danger de rupture du chloroplaste par appel d'eau.

8. PHOTOSYNTHÈSE ET RÉSISTANCES À LA DIFFUSION

La photosynthèse implique des échanges gazeux (CO_2 et O_2) entre la plante et l'atmosphère. L'étude de ceux-ci permet de mieux cerner les limitations de la photosynthèse intégrées au niveau de la feuille entière.

8.1. Photosynthèse, diffusion du CO_2 , analogie électrique

L'assimilation du CO_2 se fait au niveau des molécules de RUBP-carboxylase dans le stroma des chloroplastes. Elle crée localement une baisse de diminution de la concentration en CO_2 et un gradient de concentration entre l'air extérieur, les espaces intercellulaires et les sites de fixation de CO_2 .

Le flux de CO_2 le long de ce gradient correspond à une diffusion pouvant se décrire par la **première loi de Fick** :

$$A = -D_{\text{CO}_2} \frac{\delta c}{\delta x} \quad (3)$$

avec A le flux de CO_2 par unité de surface (taux de photosynthèse nette ou densité de flux net de CO_2) ;

D_{CO_2} le coefficient de diffusion pour le CO_2 ;

c la concentration en CO_2 ;

$\delta c/\delta x$ le gradient de concentration.

Dans le cas des plantes en C_4 , cela s'appliquera plutôt au flux entre l'air et les premières carboxylations (par la PEP-carboxylase, dans le mésophylle).

Cette équation est le plus souvent réécrite sous forme analogue à celle de la loi d'Ohm :

$$A = \frac{1}{r} c = gc \quad (4)$$

avec r la résistance à la diffusion du CO_2 ;

$g = 1/r$ la conductance correspondante.

Le flux de CO_2 est ainsi traité de la même manière qu'un courant électrique passant à travers une (des) résistance(s) sous l'action d'une différence de potentiel (ici, une différence de concentration). On utilise alors les règles relatives aux circuits électriques (résistances en séries, résistances en parallèle, etc.) dans le cas du flux de CO_2 (figure 7.11).

Traditionnellement, les résistances devraient s'exprimer en $\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$ et les conductances en $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ou, plus récemment, pour respecter le système international, en

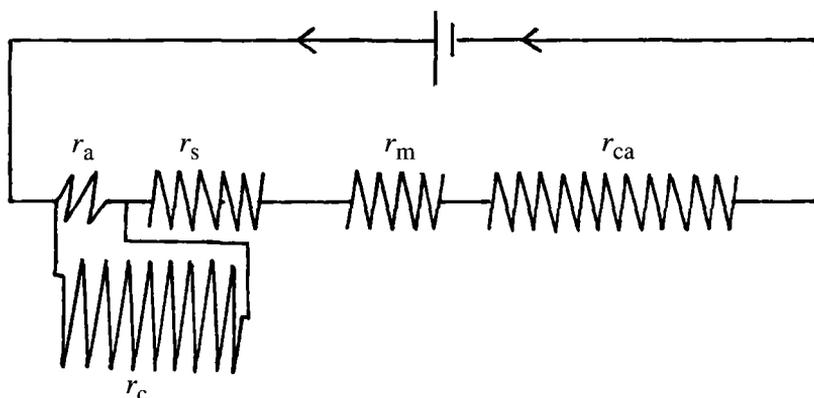


Figure 7.11. Analogie du circuit électrique.

r_a , r_s , r_m , r_{ca} , r_c résistance de la couche limite, des stomates, du mésophylle, de carboxylation et de la cuticule (respectivement). La différence de potentiel au niveau de la "batterie" est la différence entre C_a et Γ (concentration en CO_2 dans l'air extérieur et point de compensation en CO_2)

$\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$ et $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$; les concentrations s'exprimeraient par unité de volume (par exemple, $\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$). Afin de rendre l'expression des conductances et résistances plus indépendantes de la pression et de la température, on préfère actuellement exprimer les concentrations (c) en fractions molaires (N , nombre sans dimensions) ou en fractions volumiques (ppm par volume = fraction molaire $\times 10^6$). C'est aussi le choix que nous avons fait dans ce texte.

Dans ce cas, les conductances s'expriment dans les mêmes unités que les densités de flux, c'est-à-dire en $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. La nouvelle expression de g correspond à l'ancienne expression, multipliée par P/RT , avec :

- P la pression atmosphérique ;
- R la constante des gaz parfaits ;
- T la température absolue.

(A 1 atmosphère et $20\text{ }^\circ\text{C}$: $P/RT = 41,6\text{ mol}\cdot\text{m}^{-3}$, c'est-à-dire qu'une conductance de $10^{-3}\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ correspond à $41,6\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.)

8.2. Diffusion du CO_2 en phase gazeuse, concentration en CO_2 des espaces intercellulaires

La première partie du cheminement du CO_2 vers les sites d'assimilation se fait sous forme gazeuse. Les étapes et résistances successives rencontrées correspondent à la couche limite, les stomates (antichambre, pore, cavité sous-stomatique), les espaces intercellulaires et la partie non remplie d'eau des microcapillaires dans les parois cellulaires du mésophylle.

Le cheminement en phase gazeuse au-delà des cavités sous-stomatiques est très court et ne rencontrerait que peu de résistance. C'est ainsi que la résistance foliaire sera considérée habituellement comme constituée essentiellement de la résistance de la couche limite r_a , et de résistance stomatique r_s , ces deux résistances étant en série. La résistance très élevée de la cuticule, résistance en parallèle avec les précitées, n'a habituellement qu'un rôle négligeable sur le flux et est le plus souvent ignorée. On a ainsi :

$$A = \frac{(C_a - C_i)}{(r_a + r_s)} = g (C_a - C_i) \quad (5)$$

avec g la résistance foliaire aux échanges de CO_2 ;

C_a et C_i la fraction molaire partielle du CO_2 dans l'air extérieur et dans les espaces intercellulaires, respectivement.

Les résistances r_a et r_s font que $C_i < C_a$, mais C_i est également influencé par l'efficacité des carboxylations (courbe de A en fonction de C_i). C'est ainsi que pour les plantes C_4 , C_i sera, en condition optimale, deux fois moindre que chez les plantes en C_3 (par exemple 150 ppm contre 270 ppm).

La conductance stomatique varie évidemment avec le degré d'ouverture des stomates, contrôlé par la plante. La résistance de la couche limite varie avec la vitesse et la direction du vent, la forme et les dimensions de la feuille, la présence de villosités, pilosité, etc. Rappelons que la couche limite est la couche d'air en étroit contact avec la feuille, et de ce fait soumise à des forces de cisaillement (le flux est nul, puis laminaire, puis de plus en plus turbulent au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la feuille).

A partir de mesures de A (par exemple, méthode des chambres d'assimilation et analyseur à infrarouges) et de g (par exemple par porométrie), on peut calculer C_i :

$$C_i = C_a - \frac{A}{g} \quad (6)$$

La détermination de C_i est essentielle pour comprendre l'évolution de la photosynthèse en fonction des facteurs du milieu (importance de la courbe de A en fonction de C_i).

Cette partie du parcours du CO_2 est également suivie (mais en sens inverse) par la vapeur d'eau (transpiration). En fait, les mesures de g obtenues sont habituellement celles relatives à la vapeur d'eau ; les molécules d'eau n'ayant pas la même taille et les mêmes coefficients de diffusion que celles de CO_2 , on notera que :

$$g = \frac{g_{\text{H}_2\text{O}}}{1,61}$$

Pour être tout à fait rigoureux, on doit toutefois noter que dans la couche limite intervient une part de diffusion turbulente et $r_a = 1,37 r_{a,\text{H}_2\text{O}}$ (la correction n'est pas de 1,61 comme pour les stomates, où $r_s = 1,61 r_{s,\text{H}_2\text{O}}$) ; d'autre part, le gradient de pression dû au flux transpiratoire provoque un flux de masse entraînant des molécules de CO_2 et l'équation exacte est en fait :

$$A = (C_a - C_i)g - \frac{E}{2}(C_a + C_i) \quad (7)$$

avec E , le flux transpiratoire.

8.3. Diffusion en phase liquide, résistance du mésophylle

Pour continuer son cheminement vers les sites de carboxylation, le CO_2 doit encore passer différents obstacles : la partie remplie d'eau des microcapillaires des parois du mésophylle, le plasmalemma, le cytosol, les membranes chloroplastiques et enfin le stroma. Il s'agit d'une diffusion en phase liquide. Elle peut être compliquée par des interconversions CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-} et la possibilité de processus actifs à certains endroits.

L'ensemble de ces résistances à la diffusion en phase liquide forme ce qu'on appelle la résistance du mésophylle proprement dite (r_m). Si C_c est la fraction molaire du CO_2 à l'intérieur des chloroplastes, on a :

$$A = \frac{(C_i - C_c)}{r_m}$$

et donc :

$$C_c = C_i - Ar_m \quad (8)$$

Regroupant cette partie du cheminement avec la partie précédente, et notant que les résistances sont en série, on a aussi :

$$A = \frac{(C_a - C_c)}{(r_a + r_s + r_m)} \quad (9)$$

La résistance du mésophylle (r_m) a été l'objet de pas mal de controverses. Les estimations de ces composantes varient beaucoup selon les auteurs, ainsi que l'évaluation globale de son importance comme facteur limitant la photosynthèse. On tend plutôt à considérer aujourd'hui que r_m est faible et donc que C_c est très proche de C_i .

Une autre source de problème et de confusion provient de ce que divers auteurs ont inclus dans r_m des résistances de carboxylation. Il s'agit alors de la résistance du mésophylle, au sens large, ou résistance résiduelle, c'est-à-dire résistance de tout ce qu'il y a au-delà de la couche limite et des stomates. Cette manière de procéder n'est pas recommandable (voir ci-dessous).

8.4. "Résistances" de carboxylation, une pratique discutable

En principe, une fois l'intérieur des chloroplastes atteint, le cheminement par diffusion est terminé. Certains auteurs ont toutefois voulu inclure dans le "circuit" les réactions enzymatiques de carboxylation. Celles-ci répondent approximativement à une cinétique de type Michaelis-Menten, et la courbe de réponse de A à C_c , ou pratiquement à C_i , comporte une première partie linéaire, suivie d'une partie curvilinéaire. Dans la première partie (linéaire) on aurait :

$$A = k(P_c - \Gamma) \quad (10)$$

avec k la partie de la droite correspondant à l'efficacité de la carboxylation ;

P_c la pression partielle de CO_2 au niveau de la carboxylase ;

Γ le point de compensation pour le CO_2 .

Chez les plantes en C_3 , le point de compensation pour le CO_2 correspond à 40-100 ppm (ou $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$), valeur variant avec la température et l'irradiance photosynthétique. Chez les plantes en C_4 , il est de 3 à 10 ppm (chiffres à multiplier par 10^{-6} pour obtenir C_c correspondant).

Dans le cas des plantes en C_4 , on remarquera toutefois que l'équation (10) impliquant Γ s'applique à la première carboxylation (pour la PEP-carboxylase, dans le mésophylle), il en est de même de C_c (proche de C_i).

Chez les plantes en C_4 , il y a ensuite transfert actif (contre le gradient de CO_2) vers les chloroplastes de la gaine périfasciculaire et deuxième carboxylation, au niveau

de la RU5P-carboxylase cette fois. A ce niveau (que nous noterons C_{c2}), C_c est de l'ordre de 500 à 1 200 ppm, c'est-à-dire à des valeurs proches de la saturation (alors que chez les C_3 , on n'est qu'à environ la moitié de cette valeur). Cette partie supplémentaire du circuit n'est souvent pas considérée de façon explicite dans les modèles. Son effet est toutefois pris en compte par son action sur l'efficacité globale des carboxylations (pente de la courbe de réponse de A à $C_i \approx C_c$) ; remarquons au passage que C_i tend à être moins élevé chez les plantes en C_4 , suite à l'efficacité plus élevée de la photosynthèse.

L'équation (10) peut se réécrire :

$$A = kP (C_c - C_0) \quad (11)$$

où C_0 est la fraction molaire partielle correspondant à Γ et P la pression atmosphérique.

Bien qu'il n'y ait aucune analogie réelle entre réaction enzymatique et diffusion, cette équation peut être traitée de la même manière que celle décrivant les étapes précédentes, c'est-à-dire en considérant kP comme une conductance, ou $(kP)^{-1}$ comme résistance de "carboxylation" r_{ca} , ou, plus largement encore, résistance biochimique (bien que cela puisse regrouper toutes les réactions de la photosynthèse, phase sombre et phase claire). On a ainsi :

$$A = \frac{C_c - C_0}{r_{ca}} \quad (12)$$

et, en regroupant r_{ca} avec les résistances précédentes,

$$A = \frac{C_c - C_0}{r_m + r_{ca}} \quad (13)$$

et

$$A = \frac{C_a - C_0}{r_a + r_s + r_m + r_{ca}} \quad (14)$$

Comme signalé plus haut, r_m et r_{ca} sont parfois regroupées sous la dénomination de résistance résiduelle (correspondant à $r_m + r_{ca}$), ou même de résistance du mésophylle (d'où source de confusion).

Pour donner un exemple d'ordre de grandeur de plante en C_3 , on aurait, avec une résistance totale de $4,5 \text{ s}\cdot\text{cm}^{-1}$, $r_a + r_s = 1 \text{ s}\cdot\text{cm}^{-1}$, $r_m + r_{ca} = 3,50 \text{ s}\cdot\text{cm}^{-1}$ et 70 % de cette dernière somme représentés par r_{ca} . La pente initiale (partie linéaire) de la courbe de A en fonction de C_i permet de calculer $r_m + r_{ca}$ (donné par l'inverse de la pente ; équation (13)). Les variations de C_i sont obtenues en faisant varier C_a .

Chez les plantes en C_4 , la résistance de carboxylation est plus faible, suite à la double carboxylation qui permet de limiter la photorespiration (l'effet des deux carboxylations est en principe intégré dans r_{ca}).

L'introduction de la notion de résistance de carboxylation, et l'utilisation des équations (12) à (14), est loin de faire l'unanimité. Ces équations ne sont applicables que dans la partie linéaire de la réponse de A à C_i (ou à C_a) ; or, dans la plupart des situations, on se trouve au-delà. De plus, elles ne tiennent pas compte des effets du milieu, et de l'état de la plante, sur la courbe de réponse de A à C_i , et plus particulièrement sur sa partie non linéaire.

Les conditions de stress affectent la transpiration, ce qui change le statut hydrique de la feuille, la température foliaire, et donc la courbe de réponse de A à C_i ; il y a en plus l'effet d'entraînement de certaines molécules de CO_2 par le flux de masse transpiratoire, etc. Il n'y a donc pas que l'effet direct dû à r_s lui-même. Si on ne tient pas compte de cela, on surestime le contrôle de la photosynthèse par les stomates (il n'est simplement pas donné pour le rapport entre r_s et la résistance totale, comme pourrait le faire croire l'équation (4)). D'ailleurs, la courbe de A en fonction de C_i , est asymptotique et, quand A approche la saturation, A est indépendant de r_s .

En fait, contrairement à une opinion répandue, il s'avère que la réduction de la conductance stomatique serait rarement la cause principale d'une réduction de l'assimilation (alors qu'elle affecte fortement la transpiration). Les stomates semblent fonctionner plus pour limiter les pertes d'eau que pour réduire l'assimilation.

Il s'avère également non correct d'affirmer que, puisque chez les plantes en C_4 les résistances de carboxylation sont plus faibles que chez les C_3 , le rôle des stomates dans la régulation de la photosynthèse serait plus important (r_s représente une fraction plus importante de la résistance totale). En effet, il faut aussi tenir compte de la courbe de A en fonction de C_i qui s'infléchit beaucoup plus vite chez les plantes en C_3 , ce qui fait que l'importance relative de r_s n'est pas moins élevée !

Dans le même ordre d'idées, les valeurs plus faibles de C_i chez les plantes en C_4 ne semblent pas dues à une résistance stomatique plus élevée, mais plutôt à une efficacité plus grande des carboxylations (courbe de A en fonction de C_i).

8.5. Courbe de demande et courbe d'offre du CO_2

Plutôt que de vouloir définir les résistances de carboxylation, il vaut mieux tenir compte de la courbe de réponse de A à C_i (dans son intégralité, partie non linéaire comprise).

Celle-ci peut être considérée comme la courbe de demande de CO_2 par la plante (pour atteindre une valeur donnée de A). Il y a, d'autre part, les contraintes liées aux résistances de diffusions et à la concentration de CO_2 de l'air extérieur (C_a) ; celles-ci sont exprimées par la droite correspondant à l'équation (5). Cette droite peut être considérée comme décrivant la courbe (droite) d'offre du CO_2 (sa pente dépend de r_s).

La valeur de A obtenue dans des conditions données est celle qui correspond à l'interception des deux courbes. Or A est influencé à la fois par les effets du milieu, de l'espèce, etc. sur la courbe de demande et par ceux affectant l'offre (c'est-à-dire essentiellement r_s). C'est la base d'une étude graphique de la limitation imposée par les stomates à la photosynthèse (figure 7.12) : remarquons qu'on a proposé une estimation de la limitation de la photosynthèse par les stomates par $1 - A/A_0$, avec A_0 égal à la valeur de A pour $C_i = C_a$, obtenue par extrapolation de la courbe de demande. Elle n'est pas parfaite, car les effets de la couche limite sont inclus (surestimation de l'effet de r_s) et ne tient pas compte des effets de la transpiration sur A .

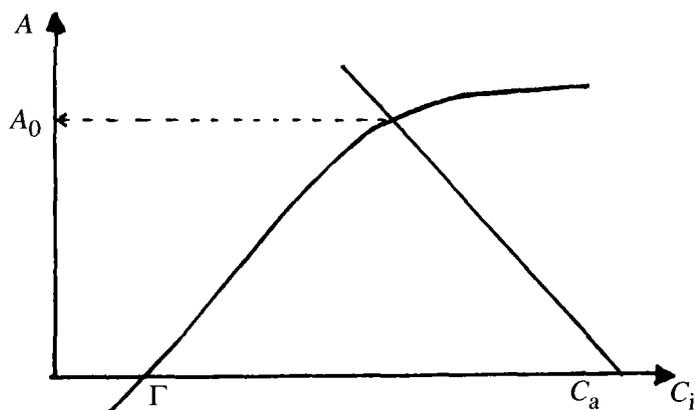


Figure 7.12. Taux de photosynthèse nette (A) en fonction de la fraction molaire partielle de CO_2 dans les espaces intercellulaires (C_i).

Γ point de compensation, C_a fraction molaire partielle de CO_2 dans l'air ambiant.

Source adapté de Farquhar G.D et Sharkey T.D. (1982), "Stomatal conductance and photosynthesis", *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 33 : 317-345, p. 332.

8.6. Ajustement réciproque entre transpiration et assimilation, constance relative de C_i

On s'attend à ce que C_i diminue lorsque la photosynthèse décroît suite à une augmentation de la résistance stomatique (fermeture des stomates). Quand la diminution est due aux processus photosynthétiques eux-mêmes (courbe de demande), on s'attend à ce que C_i augmente. En fait, dans de nombreux cas, C_i est inchangé et peut même être augmenté après une augmentation de r_s (diminution de g) due par exemple à un stress... Cela s'explique par les effets simultanés sur les courbes de demande et d'offre.

Le changement de C_i dans le même sens qu'un changement de A est une condition nécessaire, mais pas suffisante pour affirmer qu'il est dû essentiellement à un effet stomatique. Il semble que la plante tende à minimiser sur une période donnée les pertes d'eau ($\int E dt$), tout en s'imposant de manière à maintenir autant que possible sa production photosynthétique ($\int A dt$). On peut montrer mathématiquement que cela implique le maintien d'un rapport constant (cte) entre les variations de photosynthèse (A) et de transpiration (E) :

$$\frac{\delta E}{\delta A} = \text{cte} \quad (15)$$

Le rapport constant est le coût marginal en eau de l'assimilation.

Ce modèle, inspiré des théories économiques et de principes de régulation, semble correspondre à de nombreuses observations. Il s'applique aux cas où la conductance est la source implicite de variation. Il y aurait ainsi ajustements réciproques, entre photosynthèse et transpiration, la plante réalisant un compromis entre entrée de CO_2 et perte d'eau. En conditions défavorables à la photosynthèse (faible lumière, nuit), cela ne vaut pas la peine d'ouvrir les stomates et de perdre de l'eau (quel que soit le statut hydrique de la plante). Une perte d'eau importante sera tolérée si elle en vaut la peine, c'est-à-dire si une photosynthèse est possible (lumière, etc.).

On observe finalement, suite à ces ajustements, une certaine constance de C_i et une corrélation assez étroite entre photosynthèse et conductance stomatique.

Remarquons que cette constance n'est pas absolue, la constance de C_i correspondrait à une relation linéaire entre A et g_s , et à une ordonnée à l'origine nulle, ce qui n'est généralement pas le cas. Si, suite à un stress, la fonction d'offre de la photosynthèse (conductance foliaire) diminue plus rapidement que la fonction de demande (courbe d'assimilation en fonction de C_i), alors C_i diminue.

8.7. Efficacité d'utilisation de l'eau et discrimination

Ces ajustements permettent une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE, *water use efficiency*), calculée par le rapport A/E , c'est-à-dire par le nombre de molécules de CO_2 fixées par molécule d'eau transportée au niveau de la feuille. Sachant que :

$$E = \frac{(e_i - e_a)}{P} g_{\text{H}_2\text{O}} = \nu g_{\text{H}_2\text{O}} \quad (16)$$

et tenant compte de (5), avec e_i et e_a la pression partielle de vapeur d'eau dans les espaces intercellulaires et dans l'air respectivement, et P la pression atmosphérique, on a :

$$\text{WUE} = \frac{C_a}{1,6\nu} \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right) \quad (17)$$

Pour obtenir l'efficacité à long terme, il faut tenir également compte de la respiration et des pertes d'eau nocturnes ; de plus, pour être tout à fait rigoureux, il faudrait aussi tenir compte des remarques faites au sujet des équations (5) et (6). Notamment, l'équation (16) devrait être remplacée par :

$$E = \frac{(e_i - e_a)}{P} g_{\text{H}_2\text{O}} - \frac{(e_i + e_a)}{2} \quad (18)$$

WUE peut être augmenté en diminuant C_i ou en diminuant ν .

La détermination de la composition isotopique ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) des tissus végétaux permet, d'autre part, d'obtenir des valeurs moyennes à long terme de C_i/C_a et, ainsi, d'estimer des différences de WUE entre espèces, génotypes, etc.

Les plantes en C_3 , en effet, effectuent une discrimination envers le ^{13}C , suite essentiellement à une plus faible réactivité du $^{13}\text{CO}_2$ vis-à-vis de la RUDP-carboxylase. Le rapport $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de leurs tissus est d'environ 20 % moindre que dans l'air.

Chez les plantes en C_4 , la différence n'est que de 10 % (suite à la PEP-carboxylase).

La discrimination est souvent exprimée par

$$X = \frac{R_{\text{air}}}{R_{\text{plante}}} - 1$$

(la discrimination est positive, $X > 0$).

X étant lié de façon relativement simple à C_i/C_a , peut être considéré comme une mesure (moyenne) de C_i/C_a .

Quand r_s est grand par rapport à la capacité de fixation, C_i est petit et est bas ; quand r_s est petit (conductance élevée), X augmente (jusqu'à 30%).

9. MÉTHODES DE MESURE DE LA PHOTOSYNTÈSE

La photosynthèse donne lieu à des échanges gazeux (consommation de CO_2 et émission de O_2) qui se superposent à ceux des respirations (photorespiration et respiration (dite sombre)). L'observation de ces échanges permet de quantifier la photosynthèse nette (photosynthèse brute moins respirations). Différentes techniques sont disponibles.

9.1. Méthodes aérodynamiques

Ces méthodes, parfois appelées méthodes **micrométéorologiques**, conviennent à la mesure de parcelles entières de grandes dimensions (champs entiers). On mesure le gradient de concentration (x) en CO_2 en fonction de la hauteur (z) et au-dessus du couvert. On utilise pour cela un analyseur à IR (voir 9.2.3).

A partir de ce gradient, on calcule le flux F de CO_2 , de l'atmosphère vers le couvert végétal, au moyen d'une équation de diffusion (diffusion turbulente) de type :

$$F = -K \frac{dx}{dz}$$

Pour déterminer le coefficient de transfert K , on utilise le principe de similarité : quelle que soit l'entité physique transportée par diffusion turbulente, chaleur sensible, chaleur latente ou quantité de mouvement de l'air, la constante est la même. En effet, en diffusion turbulente, ce sont des "paquets d'air" entiers qui se meuvent et transportent ensemble les diverses entités physiques. On peut ainsi calculer K à partir de mesures, à différentes hauteurs, de vitesse du vent, d'humidité ou de température, etc.

La méthode est directe, sensible et a l'avantage de ne pas influencer le milieu mesuré. Elle est cependant délicate. Il n'est pas question de mesurer des petites parcelles par cette méthode, à cause des effets importants de bordure.

9.2. Mesures en chambres d'assimilation

Pendant la mesure, le végétal (partie de plante, plante entière ou petites parcelles en champ) est enfermé ou recouvert dans une enceinte transparente.

9.2.1. Systèmes ouverts

Dans le cas d'un système ouvert, la chambre est traversée par un flux d'air qui, à la sortie de la chambre, s'échappe à l'extérieur sans être recyclé. Une partie du flux de sortie est toutefois constamment prélevée et traverse l'analyseur à IR pour la détermination de la concentration en CO_2 . L'analyseur est aussi traversé (en parallèle

ou alternativement) par de l'air n'étant pas passé à travers la chambre d'assimilation (référence) et dont la concentration est également déterminée.

Le taux de photosynthèse est calculé à partir du flux d'air (flux d'entrée dans la chambre d'assimilation) et de la différence de concentration (mesure différentielle) observée entre l'air de référence et l'air de sortie.

La chambre est en légère surpression et ne doit pas être totalement hermétique. Le flux est choisi de façon à obtenir un compromis entre baisse suffisante de la concentration en CO_2 lors du passage dans la chambre et effet minimal de cette baisse sur la photosynthèse mesurée. L'air à l'intérieur de la chambre est soumis à un brassage intense (ventilateur) afin que la concentration en CO_2 soit homogène et qu'il n'y ait pas de problème de couche limite.

L'analyseur à IR permet une mesure très précise et sensible ; des différences de concentration de l'ordre de 1 vpm (ou $\text{cm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ ou $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) peuvent être détectées. La précision de la mesure de photosynthèse dépend toutefois aussi de la mesure et de la régulation du flux, et celle-ci est plus délicate. L'arrivée de fluxmètres à mesure thermique du flux massique, associés à des vannes électroniques, a nettement amélioré la situation. Il existe sur le marché des systèmes complets, portables, munis de petites chambres d'assimilation montées sur pince, enserrant la portion de feuillage à mesurer (celle-ci reste attachée à la plante) ; un exemple est celui de la firme ADC.

9.2.2. Systèmes fermés

La chambre d'assimilation est fermée hermétiquement durant la mesure. Chaque détermination (observation de la photosynthèse) est basée sur un ensemble de mesures de concentrations (mesure en absolu) effectuées automatiquement par un analyseur à IR, au cours d'intervalles de temps brefs (en fraction de minute, 10-20 s par exemple). Le système calcule automatiquement par régression la vitesse à laquelle la concentration en CO_2 diminue dans l'enceinte au cours de chaque intervalle et, à partir de là, calcule la photosynthèse.

Par exemple, en 35 s, trois déterminations portant sur des intervalles de 10 à 20 s et un ensemble de 25 mesures ponctuelles de concentration peuvent être effectuées. La mesure doit être brève afin de limiter les effets sur l'environnement de la feuille. En principe, le système ne requiert pas de mesures de flux d'air et est donc plus simple. Afin d'éviter des interférences dues à l'augmentation d'humidité dans la chambre, il est toutefois nécessaire de sécher constamment l'air de la chambre, et le flux correspondant doit être connu.

La technique permet de mesurer des taux de photosynthèse même très faibles. La mesure ne se fait cependant pas en régime permanent de concentration en CO_2 , ce qui soulève des questions. Cette méthode est celle utilisée dans le système portable de la firme LI-COR. Il est d'ailleurs prévu pour la mesure simultanée de la photosynthèse, de la conductance stomatique et de la transpiration.

9.2.3. L'analyseur à infrarouges

Composante essentielle des deux systèmes cités plus haut, l'analyseur à IR est devenu l'appareil classique des mesures de la concentration en CO_2 .

Le principe de base est l'absorption du rayonnement d'IR par les gaz à molécules formées d'atomes dissemblables (CO_2 , H_2O vap., etc.) dans des longueurs d'onde bien

caractéristiques (2,7 μm pour ces deux gaz). La coïncidence partielle des spectres d'absorption de ces deux gaz implique d'ailleurs la nécessité de certaines précautions pour la mesure du CO_2 : utilisation de filtres optiques, colonne de séchage, etc.

Dans le cas d'un système à double faisceau, l'appareil est constitué d'une double source de rayonnement IR, deux cellules à gaz (cellules d'analyse et de référence), traversées par les gaz à mesurer et de référence (respectivement), un détecteur de rayonnement, des pompes.

Dans le système portable de la firme ADC, l'appareil est à faisceau unique, l'unique cellule à gaz est traversée alternativement par les gaz à mesurer et de référence (technique d'alternance des gaz). Le rayonnement émis par la source infrarouge traverse la ou les cellules à gaz (placées par exemple en parallèle), et ce qui n'a pas été absorbé par le gaz (air) traversant les cellules est amené au niveau du détecteur.

Celui-ci est constitué d'une chambre scellée à deux compartiments séparés par un diaphragme, formant l'électrode d'un condensateur et contenant du CO_2 . Sous l'effet de l'absorption du rayonnement résiduel, le gaz se dilate et déforme le diaphragme. Le rayonnement étant interrompu périodiquement (mécaniquement ou électroniquement), le diaphragme vibre, la capacitance du condensateur change et un signal de mesure est obtenu. On utilise actuellement des détecteurs à transistors.

Le gaz à mesurer (par exemple air à la sortie de la chambre d'assimilation) passe à travers la cellule de mesure, le gaz de référence passe à travers la cellule de référence (le gaz de référence est de l'air venant directement de la source, avant passage dans la chambre d'assimilation (mesure en différentiel), ou de l'air dont le CO_2 a été éliminé après absorption sur une colonne (mesure en absolu)).

Dans le système à un faisceau d'ADC, le gaz de référence est toujours de l'air dépourvu de CO_2 (après absorption sur colonne). Une mesure pseudo-différentielle est obtenue en alternant dans la cellule à gaz l'air de sortie de la chambre d'assimilation, l'air dépourvu de CO_2 , l'air venant directement de la source et, de nouveau, l'air dépourvu de CO_2 . Le système stocke en mémoire les signaux et effectue les calculs pour chaque période de quelques secondes. Le cycle est ainsi doublé par rapport à une mesure en absolu.

Ce système ne convient pas à une mesure en circuit fermé (une partie de l'air est en effet déviée à travers les colonnes d'absorption du CO_2 , ce qui affecte la concentration en CO_2 dans la chambre où l'air est recyclé).

9.3. Méthode basée sur l'utilisation du carbone 14

La plante (ou partie de plante) placée dans une chambre d'assimilation est soumise à de l'air dont une partie du CO_2 est sous forme de $^{14}\text{CO}_2$. La chambre n'est laissée en place que le temps (court) de l'exposition au $^{14}\text{CO}_2$. Le $^{14}\text{CO}_2$ peut être généré directement dans la chambre par addition d'acide à du bicarbonate marqué, ou appliqué à partir d'un mélange (air + CO_2 + $^{14}\text{CO}_2$, en bonbonne) préparé à l'avance. Toute la plante ou seulement des parties minimales de celle-ci peuvent être exposées.

Une méthode rapide et peu destructive implique par exemple l'utilisation d'une mini-chambre montée sur pince qui, lors de sa fermeture, déclenche l'ouverture

d'une vanne délivrant, à partir d'une bonbonne, de l'air contenant du $^{14}\text{CO}_2$, pendant une vingtaine de secondes. La surface foliaire traitée peut être fort réduite, par exemple un cercle de moins d'un centimètre de diamètre.

Les parties exposées sont récoltées et "brûlées" par traitement avec des oxydants dans un récipient hermétique. Le $^{14}\text{CO}_2$ reformé à partir des assimilats oxydés est absorbé par une base organique placée dans le récipient. Après décoloration, la radioactivité est déterminée généralement par scintillation liquide.

Il faut connaître l'activité spécifique de l'air utilisé (dpm/ml), sa concentration en CO_2 (mesurée par IRGA, préalablement) et le flux pour calculer le taux de photosynthèse. Une incertitude quant à la mesure réellement effectuée (située entre la photosynthèse nette ou brute, le ^{14}C n'ayant pu avoir le temps de passer par les chaînes respiratoires), une discrimination en défaveur du $^{14}\text{CO}_2$ par la RUBP-carboxylase, sont des problèmes associés à cette méthode. A tout cela, il faut ajouter dans le cas de méthodes rapides avec chambres miniatures, la variabilité résiduelle élevée des mesures et des problèmes de couche limite. La mesure est au moins partiellement destructive et ne peut être faite en continu.

9.4. Méthode de la sonde à oxygène (électrode de Clark) et méthodes manométriques

Ces méthodes peuvent convenir pour la *mesure en laboratoire* d'organelles isolées, protoplastes, cellules, ou fragments de tissus séparés du reste de la plante.

Les mesures se font en milieu liquide, la source de CO_2 est une solution de bicarbonate. Pour les mesures de photosynthèse avec la sonde à oxygène, celle-ci doit être pourvue d'un système fournissant de la lumière, transmise par filtre optique dans la cellule de mesure (fermée hermétiquement durant la détermination).

Dans les méthodes manométriques (plus anciennes), la mesure de la production d' O_2 se fait dans des fioles spéciales, à volume et température constants (appareil de Warburg) ou à pression constante (appareil de Gilson). Chaque fiole est reliée à un manomètre. L'appareil de Gilson est plus facile à manier et moins délicat que celui de Warburg. Le CO_2 nécessaire émis par la respiration est absorbé par du KOH pour éviter des interférences avec la mesure d' O_2 .

9.5. Méthodes gravimétriques

Il s'agit de mesures d'augmentation de poids sec.

Les mesures sont destructives et ne permettent que des déterminations sur des intervalles suffisamment longs (une à deux semaines). Elles ne permettent pas de suivre les fluctuations instantanées de la photosynthèse.

9.6. Mesure de la respiration sombre de la photorespiration

Une mesure des échanges de CO_2 ou d' O_2 à l'obscurité permet la détermination de la respiration dite sombre, pour autant que celle-ci soit la même à la lumière et à l'obscurité (ceci n'est qu'approximativement le cas).

La mesure de la photosynthèse est plus difficile. Différentes approches sont possibles :

- mesure de la photosynthèse sous de basses concentrations en O_2 (1 %) ;
- détermination de la courbe de réponse de la photosynthèse à la concentration en CO_2 et extrapolation aux concentrations nulles ;
- mesure de l'émission de CO_2 en atmosphère dépourvue de CO_2 ;
- observation de points de compensation pour le CO_2 ou de pics momentanés d'émission de CO_2 juste après l'arrêt de l'éclairage ;
- utilisation de techniques à base d'isotopes (radioactifs ou non).

10. PHOTOSYNTHÈSE ET RENDEMENT

10.1. De la photosynthèse au niveau d'une feuille à celle d'un couvert végétal

Le lien entre activité photosynthétique et rendement n'est pas aussi évident qu'il ne pourrait paraître à première vue, surtout si les mesures de photosynthèse sont effectuées au niveau de feuilles isolées et qu'on s'intéresse à P_{max} , la photosynthèse à saturation (C_3) ou à irradiance élevée (C_4).

Dans un couvert végétal, la plupart des feuilles ne fonctionnent pas à P_{max} , suite à l'ombragement par les feuilles des couches supérieures de feuillage et l'ombragement mutuel des feuilles voisines ; une augmentation de P_{max} peut n'avoir qu'un effet négligeable sur l'activité photosynthétique du couvert.

Les caractéristiques de la photosynthèse aux irradiances plus faibles sont sans doute plus importantes que P_{max} .

D'autre part, il apparaît que ce n'est pas la quantité de rayonnement incident qui importe, mais le *rayonnement intercepté par la culture*, d'où l'importance déterminante de l'établissement (aussi tôt que possible) et du maintien aussi longtemps que possible d'une surface foliaire active suffisante.

10.2. Relation entre matière sèche produite et rayonnement absorbé

Comme on l'a vu au chapitre 6, on observe qu'il y a une relation simple entre la matière sèche produite (biomasse, MS/m^2) et le rayonnement photosynthétique actif absorbé (RPA_a , MJ/m^2) :

$$MS = k \cdot RPA_a$$

avec, par exemple, $k = 2,5$ (plante C_4), $1,9$ (plante C_3)... si on se limite aux parties aériennes.

Ce genre de relation est utilisé dans les modèles de croissance.

Le calcul de RPA_a se fait à partir de données météorologiques (RPA incident) et de la fraction interceptée par le couvert : cette dernière est la plupart du temps très simple-

ment décrite par une relation de type $1 - e^{-K \cdot LAI}$ (loi de Lambert-Beer), où K est un coefficient sans dimension caractéristique du feuillage (sa valeur = 0,6 pour les graminées par exemple ; $K = 0,65$ dans le modèle Ceres-maize) ; LAI est l'indice foliaire (surface foliaire / surface de sol occupée par les plantes). Les valeurs de K étant assez constantes, la production sera fortement déterminée par les valeurs de LAI.

La relation entre MS et RPA_a permet de calculer la croissance potentielle ; pour obtenir la croissance réelle, on multiplie habituellement par des coefficients compris entre 1 et 0 et calculés en fonction des limitations dues à la température, l'eau, etc.

10.3. Photosynthèse et rendement en grains

Le problème de l'efficacité se complique pour les cultures dont seule une partie est récoltée ou est importante commercialement (grains de céréales, etc.). Dans ce cas, il faut également prendre en considération l'indice de récolte.

Dans le cas des céréales à paille, il ne semble pas que le progrès génétique ait amélioré la capacité photosynthétique du couvert et donc la production de biomasse, jusqu'il y a peu, tout au moins.

Dans le cas du maïs aussi, l'essentiel du progrès est lié à l'obtention de variétés dont la production en grains par plante chute moins quand le peuplement à l'hectare augmente (**tolérance aux densités élevées**). Il y aurait eu toutefois également une certaine amélioration de la biomasse, mais, par rapport à l'ensemble des cultures, ce cas serait plutôt exceptionnel.

La question de savoir dans quelle mesure la photosynthèse limite les rendements demande une réponse nuancée : la limitation et les composantes du rendement affectées dépendent du stade de développement de la plante. Les expériences réalisées sur blé, avec modification de la photosynthèse pendant des phases bien définies du développement, le montrent clairement (enrichissement en CO_2 , ombrage, etc.).

De toute manière, le problème du rendement n'est pas seulement un problème de photosynthèse (c'est-à-dire de "source"), et dans de nombreux cas il reste bien difficile de définir ce qui de la source (photosynthèse) ou du puits (capacité de stockage, etc.) a joué le rôle déterminant.

Tant que l'important problème des relations source-puits ne sera pas mieux résolu, il est douteux qu'on puisse donner des réponses précises. Cette question fondamentale est traitée de manière détaillée dans le chapitre 9.

BIBLIOGRAPHIE

- Barber J. (1976), "Ion regulation in intact chloroplasts and its effects on primary photosynthetic processes", in *The Intact chloroplast*, vol. 1, *Topics in photosynthesis*, Barber J. (ed.), Elsevier, Amsterdam, 88-134.
- Coombs J., Hall D.O., Lang S.P. and Scurlock J.M.O. (ed.) (1985), *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*, Pergamon Press, Oxford.

- Daynard T.B. et Tollenaar M. (1984), "Prospects for improving the productivity of early maize", in *Physiologie du maïs*, Gallais A. (ed.), INRA, Paris, 533-570.
- Demmig-Adams B. (1990), "Carotenoids and photoprotection in plants : a tale for the xanthophyll-zeaxanthin", *Biochimica et Biophysica Acta*, **1020** : 1-24.
- Farquhar G.D. et Sharkey T.D. (1982), "Stomatal conductance and photosynthesis", *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **33** : 317-345.
- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.-M. et Lemaire G. (1986), "Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal", *Agronomie*, **6** : 47-56.
- Gregory R.P.F. (1989), *Photosynthesis*, Chapman and Hall, New York.
- Johnson C.B. (ed.) (1981), *Physiological processes limiting plant productivity*, Butterworths.
- Nobel P.S. (1983), *Biophysical plant physiology and ecology*, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Pearson C.J. (ed.) (1984), *Control of crop productivity*, Academic Press, Sydney.
- Rawl J.D. (1989), *Biochemistry*, Weil Patterson Publishers, Burlington, North Carolina, USA.
- Salisbury F.B. et Ross C.W. (1985), *Plant physiology*, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, USA.
- Tollenaar M. et Bruuselma T.W. (1988), "Efficiency of maize dry matter accumulation during periods of complete leaf area expansion", *Agron. J.*, **80** : 580-585.

Chapitre 8

RESPIRATION ET AUTRES CATABOLISMES OXYDATIFS

Patrick du Jardin

Faculté des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique

Sommaire

1. Introduction

2. Substrats des oxydations

3. Inventaire des voies cataboliques oxydatives et leur compartimentage

3.1. La glycolyse

3.2. Voie oxydative des pentoses-phosphates

3.3. Oxydations terminales : cycle de Krebs et phosphorylation oxydative

3.4. Fermentation

4. Particularités des voies oxydatives chez les plantes

4.1. La glycolyse

4.2. Voie oxydative des pentoses-phosphates

4.3. Fermentation

4.4. Respiration mitochondriale

5. Vers une interprétation physiologique des particularités végétales

5.1. Catabolisme et anabolisme sont indissociables

5.2. Voies alternatives et homéostasie cellulaire

6. La respiration diminue-t-elle les rendements culturaux ?

Bibliographie

RESPIRATION ET AUTRES CATABOLISMES OXYDATIFS

1. INTRODUCTION

Près de la moitié des assimilats photosynthétiques produits au cours d'une journée sont respirés au cours de celle-ci. Cette proportion dépend bien sûr de l'âge de la plante et des conditions environnementales.

Dans une optique de production végétale, donc dans celle des sélectionneurs et agronomes, il est important de définir la signification physiologique de la respiration et de considérer la diversité des phénomènes qui s'expriment derrière une consommation d'oxygène, avant d'utiliser un tel paramètre comme critère de sélection en amélioration des plantes ou comme indicateur écophysologique des performances de croissance d'une population végétale.

C'est dans cette perspective que le présent chapitre est écrit. Il ne s'agit pas d'une description exhaustive des phénomènes. Seules seront décrites les singularités des systèmes végétaux sur le plan de la respiration mais aussi des voies oxydatives en amont, comme la glycolyse. Ces particularités seront ensuite discutés sur le plan de leur signification fonctionnelle éventuelle.

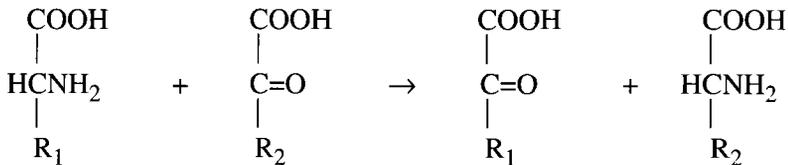
Plusieurs ouvrages et articles de revue sont cités en fin de chapitre, permettant au lecteur d'enrichir ses connaissances dans les domaines qui auront plus particulièrement retenu son attention.

2. SUBSTRATS DES OXYDATIONS

Les organes de propagation stockent différents types de polymères qui alimenteront les catabolismes producteurs d'énergie lors de la germination et des premiers stades de développement. *L'amidon est le principal polysaccharide de réserve*, sa teneur atteignant fréquemment 70 % par rapport à la matière sèche dans les graines et les tubercules. L'amidon est également synthétisé dans les chloroplastes des tissus photosynthétiques où il joue le rôle de réservoir provisoire de carbone réduit. Au cours de la journée, le carbone photo-assimilé est partiellement exporté sous forme de saccharose pour satisfaire la demande métabolique de la plante, l'excédent étant immobilisé sous forme d'amidon dans les tissus photo-assimilateurs. Celui-ci sera consommé au cours de la nuit pour soutenir la croissance de la plante. La dépolymérisation de l'amidon procède selon deux voies : la voie **hydrolytique** et la voie **phosphorolytique**. Les amylases sont les acteurs principaux de la dégradation hydrolytique. Il s'agit d' α -glucosidases attaquant le glucane par l'intérieur de la chaîne (α -amylases) ou par son extrémité non réductrice (β -amylases spécifiques du règne végétal). Les deux types clivent les liens $\alpha 1 \rightarrow 4$. L'hydrolyse complète de l'amidon nécessite l'intervention d'iso-amylases rompant les liaisons $\alpha 1 \rightarrow 6$

responsables du branchement des glucanes. Les phosphorylases quant à elles clivent les liaisons $\alpha 1 \rightarrow 4$ séquentiellement à partir de l'extrémité non réductrice en conservant dans le lien phosphoester entre le phosphate inorganique et le résidu glucose l'énergie de la liaison $\alpha 1 \rightarrow 4$ des monomères glucosidiques de l'amidon. La phosphorylyse est donc énergétiquement plus favorable que l'hydrolyse, qui dissipe cette énergie de liaison sous forme de chaleur. Les deux voies coexistent toutefois au niveau de la majorité des tissus mobilisant leur amidon.

D'autres organes stockent des quantités importantes de *réserves protéiques* (ex. les légumineuses) ou *lipidiques* (les espèces oléagineuses de façon générale). Dans les organes de propagation, la dégradation des protéines produit un stock d'acides aminés permettant d'initier de nouvelles protéosynthèses ; elle libère potentiellement de l'énergie par l'oxydation subséquente de ces acides aminés. Toutefois, le taux de respiration mesuré est généralement bien supérieur à celui de la dégradation des protéines et il n'y a pas d'argument convaincant en faveur de l'importance des protéines en tant que source d'énergie. Par ailleurs, lors de la germination, le spectre des acides aminés libérés par l'hydrolyse des protéines doit être ajusté aux besoins spécifiques des nouvelles protéosynthèses et cet ajustement de la composition du stock des acides aminés libres fait largement appel au cycle de Krebs. Des conversions réciproques entre les aminoacides libérés et les cétoacides du cycle sont catalysées par des transaminases, selon le schéma réactionnel suivant :



Par exemple, oxaloacétate (cétoacide) \rightarrow aspartate (aminoacide) pendant que glutamate (aminoacide) \rightarrow α -cétoglutarate (cétoacide)

Glutamate et aspartate étant eux-mêmes des précurseurs de plusieurs acides aminés, les transaminations utilisant les métabolites du cycle conduisent à équilibrer les groupes d'acides aminés des deux familles. D'autres acides aminés gagnent le cycle de Krebs par désamination oxydative plutôt que par transamination, avec plusieurs points d'entrée. *Ce rôle carrefour du cycle de Krebs dans le catabolisme et l'anabolisme des acides aminés attire d'ores et déjà notre attention sur la fonction anabolique des processus oxydatifs*, fournissant les modules carbonés capables d'initier des synthèses nouvelles.

Les lipides forment la troisième grande classe de substances de réserve chez les plantes. Les sphérosomes désignent les corpuscules cytoplasmiques formés par l'accumulation de triglycérides entre les deux couches phospholipidiques du réticulum endoplasmique. La masse lipidique finit par quitter l'endomembrane et former des globules libres limités par une couche phospholipidique unique. Contrairement aux systèmes animaux, la mobilisation des triglycérides au niveau d'une jeune plantule n'a pas pour principal objet d'alimenter en énergie le métabolisme, via la β -oxydation des acides gras et le cycle de Krebs. Ces organes sont plutôt le siège d'une gluconéogenèse active conduisant au saccharose, disaccharide exporté et qui sera respiré au niveau des points de croissance, principaux demandeurs d'énergie. La conversion en saccharide des acides gras libérés des triglycérides intervient en plusieurs étapes, au niveau de trois compartiments cellulaires successifs : β -oxydation et cycle du glyoxylate dans les glyoxysomes (acides gras \rightarrow acétyl-CoA \rightarrow succinate), parcours limité du cycle de Krebs dans la mitochondrie (succinate \rightarrow

malate), enfin gluconéogenèse et saccharogenèse dans le cytosol (malate → phosphoénolpyruvate → hexoses-P → saccharose).

Polysaccharides, protéines et triglycérides ne peuvent être transloqués dans la plante (à de très rares exceptions près). Le saccharose joue le rôle principal de véhicule du carbone réduit. La problématique complexe de sa translocation, du chargement du phloème dans les organes “sources” et de son déchargement dans les organes “puits” est décrite dans le chapitre 9 du présent ouvrage.

Deux voies cataboliques introduisent le carbone réduit du saccharose dans la glycolyse et la voie oxydative des pentoses-phosphates. L'invertase clive le saccharose en glucose et fructose. La rupture de la liaison glycosidique rend la réaction nettement exergonique ($\Delta G_0' = -29,3 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$) et donc irréversible. La saccharose synthétase clive le saccharose en UDP-glucose et fructose en consommant une molécule d'UDP et en conservant dans l'UDP-glucose, l'énergie de la liaison glycosidique du disaccharide. La variation d'énergie libre est donc proche de zéro ($\Delta G_0' = -3,99 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$) et il s'agit d'une réaction typiquement réversible. Afin de gagner les voies oxydatives glycolytiques et des pentoses-P, les catabolites du saccharose doivent entrer dans le *pool* des hexoses-P. Par la voie des invertases, glucose et fructose doivent être phosphorylés par des kinases plus ou moins spécifiques qui ont pour point commun d'utiliser l'A(U)TP comme donneur de phosphoryle. On voit donc qu'après avoir dissipé l'énergie de liaison entre les unités glucose et fructose du saccharose, la voie invertase exige un apport d'énergie préalablement à l'oxydation du carbone. La voie saccharose synthétase paraît plus avantageuse : l'UDP-glucose est converti en glucose-1-phosphate par une UDP-glucose pyrophosphorylase travaillant près de l'équilibre thermodynamique et puisant de l'énergie libre dans le pyrophosphate inorganique (abondant dans le cytosol végétal) plutôt que dans l'ATP, d'où l'appellation de “pyrophosphorolyse” pour la réaction dans cette direction. De l'ATP est toutefois nécessaire à la phosphorylation du fructose “co-produit” par la saccharose synthétase. Il y a donc consommation de deux équivalents ATP pour amener le carbone du saccharose dans le pool d'hexoses-P via la voie invertase, contre un équivalent par la voie saccharose synthétase.

Il est délicat à ce stade de préciser la signification physiologique et développementale de ces deux voies. La coexistence des deux types d'activité a été démontrée au niveau de nombreux organes. L'une peut toutefois largement excéder l'autre. C'est le cas des organes de réserve en développement comme l'albumen des céréales et le tubercule de pomme de terre où l'activité saccharose synthétase est abondante contre une activité invertase très faible. Chez la pomme de terre, la transition entre le stolon en élévation et le stolon initiant la tubérisation est accompagnée d'une inversion du rapport des niveaux d'activité invertase/saccharose synthétase. En l'absence de données plus détaillées sur les formes enzymatiques et leur localisation tissulaire et cellulaire, toute hypothèse sur d'éventuelles fonctions spécifiques des voies invertase et saccharose synthétase demeure spéculative. On sait d'ores et déjà que des saccharose synthétases sont spécifiquement exprimées au niveau des cellules compagnes du phloème et participent certainement à leur fonctionnement particulier. Des enzymes distinctes opèrent dans l'albumen et contribuent à fournir les précurseurs d'amidon (importés essentiellement si non exclusivement sous forme d'hexoses-P dans l'amyloplaste). La situation des invertases est plus complexe. Deux types d'activité sont généralement distinguées : l'invertase acide regroupant des isoformes vacuolaire et apoplastique et l'invertase alcaline ou neutre opérant dans le cytosol. L'activité acide intervient dans l'accumulation d'hexoses dans la vacuole (donc dans l'osmorégulation, le développement de la pression de turgescence et la croissance cellulaire), ainsi que dans le passage apoplastique des sucres depuis ou vers le symplasme. Il existe à

cet égard de nombreux cas de figure selon les espèces. Chez la canne à sucre, le déchargement du phloème fait intervenir une invertase apoplastique suivie du franchissement actif de la membrane plasmique par les hexoses produits, alors que chez la betterave, le saccharose déchargé du phloème dans l'apoplasme gagnera le symplasme sans hydrolyse préalable dans la paroi, donc sans intervention d'invertase.

A cette diversité interspécifique et à la complexité cellulaire s'ajoute apparemment une régulation développementale qui demeure largement à étudier. La biologie moléculaire, notamment par l'obtention d'anticorps spécifiques des différentes isoformes et de sondes moléculaires spécifiques des différents gènes de structure, est le meilleur atout pour explorer cette diversité.

3. INVENTAIRE DES VOIES CATABOLIQUES OXYDATIVES ET LEUR COMPARTIMENTAGE

Plusieurs voies contribuent au gain d'énergie par oxydation et sont réparties dans de multiples compartiments cellulaires. Le *compartimentage de ces voies est un aspect essentiel de la régulation du métabolisme*. La figure 8.1 situe les catabolismes oxydatifs d'une cellule végétale hétérotrophe, avec le saccharose comme substrat initial.

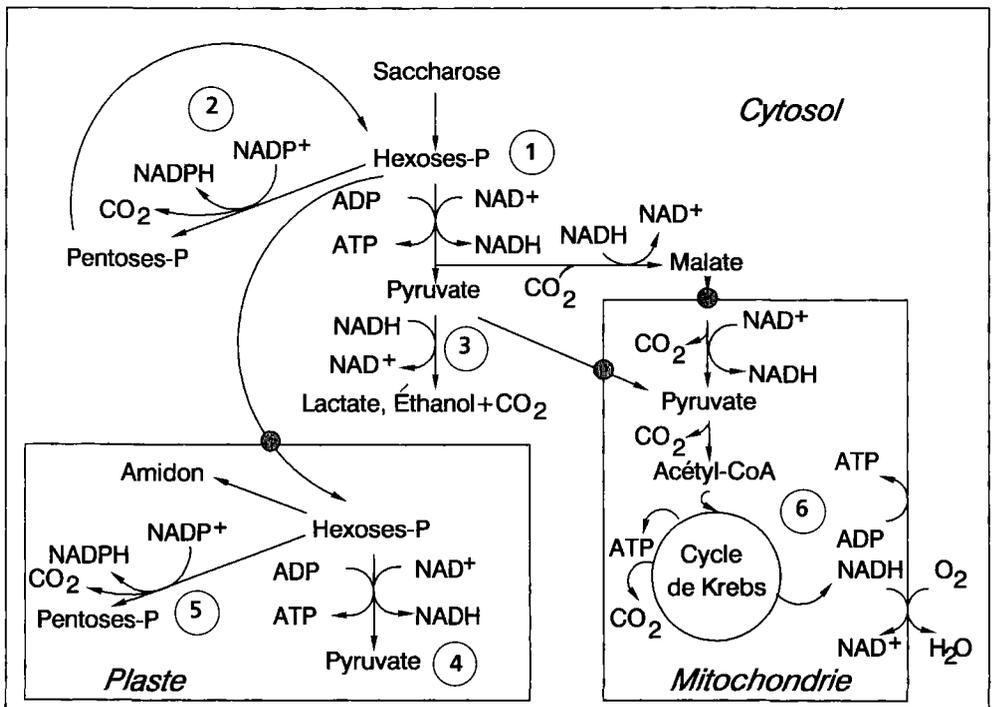
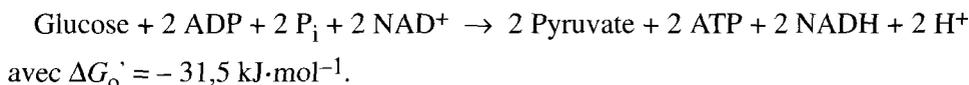


Figure 8.1. Schéma simplifié des voies oxydatives d'une cellule végétale hétérotrophe, au départ du saccharose . 1, glycolyse cytosolique ; 2, voie (cycle) oxydative des pentoses-phosphates cytosolique ; 3, fermentations lactique et alcoolique ; 4, glycolyse plastidique ; 5, voie oxydative des pentoses-phosphates plastidique ; 6, oxydations terminales (cycle de Krebs et phosphorylation oxydative) Une flèche reliant deux métabolites peut désigner une suite de réactions.

3.1. La glycolyse

Elle est définie par le bilan réactionnel suivant :



Bien que le rendement énergétique du processus puisse sembler modeste (2 ATP par molécule de glucose), le pyruvate et le NADH ont un contenu en énergie libre élevé, disponible pour la formation de nouvelles molécules d'ATP au cours de la phase aérobie du catabolisme.

Notons par ailleurs que les hexoses-P plutôt que les hexoses peuvent être considérés comme les véritables substrats glycolytiques. Ainsi, la voie saccharose synthétase/UDP-glucose pyrophosphorylase fournit du glucose-P qui peut être directement injecté dans la glycolyse. La consommation d'ATP, nécessaire à la première étape de la glycolyse au départ du glucose (phosphorylation en glucose-P) et qui grève le bilan énergétique, est donc évitée.

3.2. Voie oxydative des pentoses-phosphates

La phase oxydative de cette voie est définie par le bilan réactionnel suivant :



Il s'agit donc d'une décarboxylation oxydative. Cette voie forme un cycle lorsque les pentoses-5-P sont utilisés pour régénérer des hexoses-P. Le cycle permet théoriquement l'oxydation complète du glucose-6-P en CO_2 avec la production concomitante d'équivalents réducteurs NADPH, sans intervention d'oxygène moléculaire. Toutefois les pentoses-P produits par la phase oxydative du cycle ainsi que des intermédiaires de la phase régénérative (érythrose-4-P) sont des précurseurs importants de nucléotides, d'acides aminés aromatiques, de cofacteurs, d'hormones et de métabolites secondaires (flavonoïdes, alcaloïdes,...). L'oxydation complète du glucose-6-P en CO_2 s'avère donc très théorique.

3.3. Oxydations terminales : cycle de Krebs et phosphorylation oxydative

Le cycle de Krebs (synonymes : cycle du citrate, cycle tricarboxylique) peut être résumé par le bilan suivant :



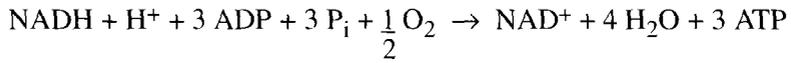
avec $\Delta G_o' = -105 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$.

Les deux carbones du groupement acétyle sont donc complètement oxydés en CO_2 au départ d'une forme activée par liaison au coenzyme A. Cette dernière est produite par décarboxylation oxydative du pyruvate, selon la réaction suivante :



avec $\Delta G_o' = -33,5 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$.

Au cours de la phosphorylation oxydative, les équivalents réduits NADH sont régénérés en NAD⁺ par transfert des protons et électrons à l'oxygène moléculaire, selon le bilan suivant :



(3 molécules d'eau se forment lors de la phosphorylation des trois ADP)

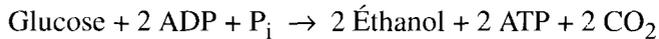
avec $\Delta G_0' = -128,5 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$.

Cette oxydation du NADH par l'oxygène moléculaire au niveau de la chaîne respiratoire génère donc une grande quantité d'équivalents ATP. Dans la production d'énergie chimique au départ du pyruvate, ce que nous avons appelé les oxydations terminales, on peut donc distinguer une phase (cycle de Krebs) de *production d'équivalents réducteurs* (NADH) par décarboxylation puis une phase de *conversion* des équivalents réducteurs en énergie chimique (ATP) par protonation de l'oxygène moléculaire (phosphorylation oxydative).

3.4. Fermentation

Les processus de fermentation oxydent le glucose par voie glycolytique mais ont pour particularité de régénérer les cofacteurs NAD⁺ par voie anaérobie, contrairement à la respiration mitochondriale qui utilise l'oxygène moléculaire comme accepteur final des électrons du NADH. Le carbone n'est pas complètement oxydé en CO₂ par la fermentation. Deux produits terminaux, l'éthanol et le lactate, caractérisent les deux types de fermentation, alcoolique et lactique, qui coexistent chez les végétaux.

Le gain d'équivalents ATP par la fermentation est modeste comparé à celui obtenu par l'oxydation aérobie du glucose en CO₂ :



avec $\Delta G_0' = -174 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$.

4. PARTICULARITÉS DES VOIES OXYDATIVES CHEZ LES PLANTES

4.1. La glycolyse

4.1.1. Duplication de la glycolyse dans la cellule végétale

Les plastes ont pour ancêtres des procaryotes photosynthétiques proches des cyanobactéries actuelles. L'origine endosymbiotique de ces organites repose sur de nombreux arguments, le principal étant la présence d'un ADN structuré à la façon des génomes eubactériens. La glycolyse est une voie métabolique acquise très tôt dans l'évolution, et que l'endosymbion et la cellule hôte protoeucaryotique possédaient tous deux au moment de leur association. Au cours de l'évolution ultérieure de l'endosymbion conduisant à un plaste privé désormais de son autonomie, de nombreux remaniements ont eu lieu dans son fonctionnement génétique et métabolique. Toutefois, une partie au moins de la voie glycolytique a été conservée dans le plaste. La fonction de la glycolyse peut y être de fournir l'ATP et divers métabo-

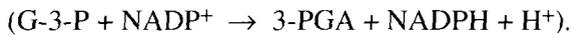
lites nécessaires aux biosynthèses actives dans ce compartiment. Par ailleurs, des translocateurs d'adénylates et de carboxylates sont identifiés dans les enveloppes des plastes, capables d'importer ces molécules du cytosol. Une activité acétyl-CoA synthétase est également présente dans les plastes leur permettant, au moins *in vitro*, de prélever directement des modules acétate et de les activer en acétyl-CoA, sans utiliser le pyruvate, produit terminal de la glycolyse. L'acétyl-CoA est ensuite utilisé pour les synthèses lipidiques du plaste, comme celles des acides gras et des caroténoïdes.

Il est donc bien difficile de définir l'importance de la voie glycolytique plastidique et il est imprudent de proposer des principes applicables à tous les types différenciés de plastes.

La duplication des voies glycolytiques, spécifiquement végétale, complique singulièrement l'interprétation des mesures d'activités enzymatiques globales dans des extraits végétaux. A une même activité globale peuvent correspondre des rapports d'activités cytosolique/plastidique très différents. Il peut arriver toutefois que les isoenzymes des deux compartiments soient suffisamment différenciées structurellement pour que leurs caractéristiques cinétiques diffèrent notablement et permettent la conception d'essais spécifiques de chaque forme sans fractionnement préalable de l'extrait.

4.1.2. Voies glycolytiques parallèles dans le cytosol

La cellule végétale présente un niveau de complexité supplémentaire en ce qui concerne la glycolyse. A côté des étapes enzymatiques classiquement décrites dans tout ouvrage de référence de biochimie, le cytosol végétal présente des activités originales, ou partagées par de rares organismes. La phosphofructokinase ATP-dépendante peut être contournée par une phosphofructokinase utilisant le pyrophosphate inorganique comme donneur de phosphoryle. La conversion du glyceraldéhyde-3-P en 3-P-glycérate, normalement opérée en deux étapes, peut être catalysée en une seule étape par une glyceraldéhyde-3-P déshydrogénase dépendante de NADP⁺ et non phosphorylante



Une interprétation de ces voies alternatives dans un même compartiment sera tentée plus loin, mais on peut d'ores et déjà les considérer comme une illustration de la flexibilité du métabolisme des plantes et de leurs capacités adaptatives remarquables.

4.2. Voie oxydative des pentoses-phosphates

A nouveau, cette voie métabolique est dupliquée dans la cellule végétale, avec une double localisation cytosolique et plastidique. Toutefois, tous les plastes ne semblent pas munis du bagage enzymatique complet (pour les phases oxydative et régénératrice du cycle). L'étape d'engagement de cette voie métabolique est catalysée par la glucose-6-P déshydrogénase et des formes immunologiquement distinctes de cette enzyme ont été identifiées dans le plaste et le cytosol.

Les plastes sont les sites de synthèse principaux sinon exclusifs des acides gras. Ils assurent également la réduction des nitrites en ammonium. Ces activités sont grandes consommatrices de pouvoir réducteur sous forme de NADPH. Puisque

aucun cas d'importation d'équivalents réduits NADPH à partir du cytosol n'a été décrit, la fourniture du NADPH est une des fonctions classiquement assignées à la voie des pentoses-phosphates dans le plaste.

De façon particulière chez les végétaux, le NADH produit au cours de la glycolyse, laquelle est, on le sait au moins partiellement, active dans le plaste, peut partiellement se substituer au NADPH dans la synthèse des acides gras. Une transhydrogénation entre NADH et NADPH pourrait également intervenir. Dans les chloroplastes illuminés, ce sont les réactions photochimiques au niveau des thylakoïdes qui produisent les cofacteurs NADPH. Dans les chloroplastes à l'obscurité et dans les plastes non photosynthétiques, la voie oxydative des pentoses-P prend le relais. Le chloroplaste à l'obscurité dégrade son amidon pour fournir les hexoses-P ou en synthétise à partir de trioses-P tandis que les plastes non photosynthétiques importent des glucoses-P du cytosol pour alimenter la voie oxydative des pentoses-P.

Comme déjà évoqué, cette voie métabolique est un fournisseur actif de précurseurs biosynthétiques et elle ne peut être réduite à sa fonction de fournisseur d'équivalents réducteurs. En absence de données précises sur la fonction physiologique des voies oxydatives des pentoses-P chez les plantes, on peut évoquer le cas de mutants de levure *Saccharomyces cerevisiae* bloqués dans l'activité glucose-6-P déshydrogénase et dont le phénotype associé est une **auxotrophie** pour quelques acides aminés (c'est-à-dire une dépendance à l'égard d'un apport exogène de ces composés), mais pas un blocage des biosynthèses réductrices.

4.3. Fermentation

La plante traverse au cours de son existence des périodes d'**hypoxie** ou d'**anoxie**. L'appareil racinaire, qui représente fréquemment une biomasse supérieure à celle du reste de la plante, est par exemple confronté à une baisse de la tension en oxygène dans des sols gorgés d'eau et mal aérés. C'est dans ce contexte que les métabolismes fermentatifs prennent une importance physiologique particulière. Ils permettent de soutenir la croissance de la plante en oxydant le carbone réduit, bien qu'à moindre rendement. Ce métabolisme n'est qu'une roue de secours et n'est donc utilisé qu'en situation d'urgence. Ce qu'on peut appeler la "réponse anaérobie" fournit ainsi un exemple particulièrement intéressant d'adaptation biochimique et de régulation des mécanismes adaptatifs.

L'alcool déshydrogénase (ADH), enzyme catalysant la production de l'éthanol et régénérant le NAD⁺ voit son activité cellulaire augmenter très nettement sous l'effet de la contrainte anoxique. Cette activation a pour origine une synthèse accrue de la protéine enzymatique. La synthèse d'une protéine fonctionnelle est le point d'aboutissement de l'expression du gène correspondant avec, entre l'ADN et son produit protéique, de nombreuses étapes qui toutes sont des sites potentiels de régulation génétique. Dans le cas de l'alcool déshydrogénase, l'initiation de la transcription du gène de structure a été identifiée comme niveau important de régulation. On assiste tout d'abord à une décondensation locale de la chromatine, ouvrant l'accès de la région promotrice à l'ARN polymérase II et à des facteurs protéiques nucléaires qui vont contrôler le taux d'initiation de la transcription. A l'intérieur de la région promotrice, de courts motifs nucléotidiques ont pu être reconnus comme essentiels à l'activation du gène par l'anoxie et sont précisément liés par des protéines nucléaires, probablement des acteurs du complexe d'activation transcriptionnelle. L'une d'elles manifeste une transition conformationnelle lors de la contrainte anaérobie.

Un des motifs de régulation transcriptionnelle a été trouvé dans le promoteur du gène *Sh1* chez le maïs qui code pour la saccharose synthétase, cette activité enzymatique étant précisément activée par l'anoxie. Puisque le rendement énergétique de l'oxydation anaérobie des sucres est inférieur à celui de la respiration aérobie, une stimulation de la dégradation du saccharose et du flux glycolytique sont susceptibles de maintenir le taux de production d'ATP. Parmi les protéines dont la synthèse est activée par le stress anoxique figurent ainsi la saccharose synthétase, enzyme opérant *in vivo* essentiellement dans le sens dégradatif comme on sait, et des enzymes glycolytiques (hexoses-P isomérase et aldolase). Il reste toutefois à comprendre pourquoi une activité glycolytique importante comme la pyruvate kinase, étape produisant précisément de l'ATP, n'est pas stimulée par l'anaérobiose.

La régulation de la réponse anaérobie n'est pas limitée à un contrôle de l'expression génétique ; il s'y ajoute un contrôle biochimique ajustant l'activité spécifique des protéines après leur synthèse. On sait par exemple que la pyruvate décarboxylase qui convertit le pyruvate en acétaldéhyde, substrat de l'ADH, présente une forme dimérique peu active et une forme tétramérique beaucoup plus active. Lors de l'installation de la contrainte anoxique, la fermentation lactique abaisse le pH du cytosol. Cette baisse du pH favorise l'assemblage des tétramères au détriment des dimères et contribue ainsi à l'amorçage de la fermentation alcoolique. Celle-ci ne tardera pas à prendre le pas sur la fermentation lactique.

4.4. Respiration mitochondriale

4.4.1. Particularités des chaînes respiratoires des mitochondries végétales

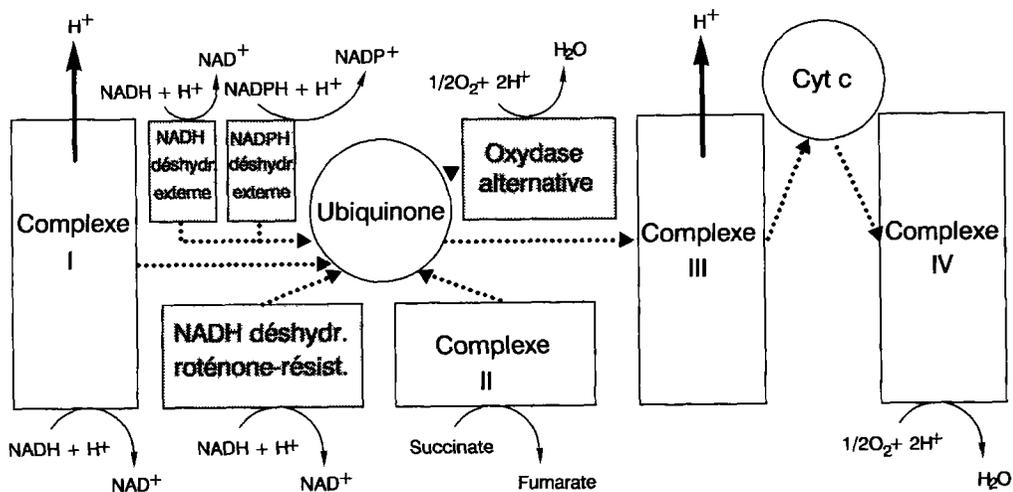
Comme chez les animaux, les mitochondries des plantes contiennent quatre complexes (I-IV, voir figure 8.2) insérés dans la membrane interne mitochondriale et impliqués dans le transfert d'électrons, et un cinquième complexe membranaire synthétisant de l'ATP.

Les complexes I et II transfèrent des électrons respectivement du NADH et du succinate vers l'ubiquinone. Le complexe III transfère des électrons de l'ubiquinol (l'ubiquinone réduite) vers le cytochrome c. Enfin le complexe IV, appelé aussi complexe cytochrome c oxydase, transfère les électrons du cytochrome c à l'oxygène, accepteur final. L'ubiquinone et le cytochrome c sont des molécules mobiles dans la phase hydrophobe membranaire et jouent le rôle de navettes d'électrons entre les complexes multiprotéiques oxydo-réducteurs. La dépréciation énergétique des électrons est accompagnée de l'extrusion de protons de la matrice mitochondriale vers l'espace intermembranaire, au niveau des complexes I et III. La différence de potentiel électrochimique du proton de part et d'autre de la membrane interne mitochondriale permet de coupler le retour du proton de l'espace intermembranaire vers la matrice à une synthèse d'ATP. Cette différence de potentiel électrochimique des protons a une composante électrique, liée à un déséquilibre des charges de part et d'autre de la membrane, et une composante osmotique, liée au gradient de concentration en protons. Telle que formulée par Mitchell dans sa théorie chimiosmotique, la force proton-motrice Δp représente cette différence de potentiel électrochimique divisée par la constante de Faraday et est décrite par la relation :

$$\Delta p = \Delta \psi - 2,3 \frac{RT}{F} (\Delta \text{pH})$$

(R , constante des gaz parfaits ; F , constante de Faraday ; T , température absolue ; $\Delta\psi$, différence de potentiel électrique transmembranaire ; ΔpH , variation de pH).

La mitochondrie végétale présente des particularités remarquables sous la forme de complexes oxydoréducteurs membranaires supplémentaires par rapport aux mitochondries animales (figure 8.2).



Matrice

Figure 8.2. Organisation des chaînes transporteurs d'électrons dans la membrane interne d'une mitochondrie végétale. Les complexes protéiques absents des mitochondries animales sont représentés en grisé. Les flèches en pointillé indiquent les parcours des électrons. Abréviations : NAD(P)H déshydr., NAD(P)H déshydrogénase ; Cyt c, cytochrome c.

Tout d'abord une NADH-ubiquinone oxydoréductase distincte du complexe I par son insensibilité à la roténone a été identifiée. Sur le plan fonctionnel, cette oxydoréductase ne couple pas le transfert électronique vers l'ubiquinone à une extrusion de protons, contrairement au complexe I. Ensuite, deux complexes faisant apparemment face à l'espace intermembranaire sont capables de transférer les électrons des cofacteurs réduits NADH pour l'un, NADPH pour l'autre vers le pool d'ubiquinone. Ces activités contrastent avec le complexe I par l'oxydation de cofacteurs réduits du cytosol et non de la matrice mitochondriale, et à nouveau par l'absence d'extrusion protonique associée à leurs activités redox. Enfin, une "oxydase alternative", faisant apparemment face elle aussi à l'espace intermembranaire, transfère les électrons de l'ubiquinol à l'oxygène moléculaire en court-circuitant les complexes III et IV. La mitochondrie végétale est donc capable de consommation d'oxygène sans faire appel aux cytochromes. Cette voie alternative étant insensible au cyanure, inhibiteur de la cytochrome c oxydase, elle est fréquemment évoquée sous l'appellation de voie "résistante au cyanure". Par ailleurs, cette voie est spécifiquement bloquée par l'acide salicylhydroximique (SHAM) et elle est donc parfois appelée voie sensible au SHAM. Thème récurrent, l'activité de l'oxydase alternative découple le transfert des électrons de l'ubiquinol à l'oxygène de l'extrusion de protons, opéré par le complexe III de la voie des cytochromes.

4.4.2. Substrats importés dans la mitochondrie et cycle de Krebs

Comme dans les cellules animales, le pyruvate est un substrat respiratoire important et gagne la matrice via un transporteur spécifique. Le malate est un substrat majeur dans la cellule végétale, contrairement aux systèmes animaux. Le malate est synthétisé dans le cytosol à partir du phosphoenolpyruvate (PEP) dérivé de la glycolyse, converti en oxaloacétate par carboxylation (intervention de la PEP-carboxylase) lui-même réduit en malate par la malate déshydrogénase utilisant le cofacteur NADH. Le malate est introduit dans la matrice mitochondriale grâce à un transporteur spécifique. Le transport est électroneutre grâce au passage d'un orthophosphate en sens opposé. Dans la matrice mitochondriale, le malate peut gagner directement le cycle de Krebs ou être décarboxylé en pyruvate par l'enzyme malique à NAD^+ , rencontré chez toutes les mitochondries végétales. Cet enzyme permet donc au cycle de Krebs de tourner même en l'absence de pyruvate importé du cytosol et d'utiliser spécifiquement le malate comme substrat respiratoire. Cet acide dicarboxylique est stocké dans les vacuoles de nombreux végétaux et pas uniquement chez les plantes à métabolisme de type CAM.

La glycine, produit de la photorespiration, représente un substrat respiratoire additionnel chez les végétaux. Les modalités d'entrée de la glycine dans la mitochondrie (diffusion simple ou importation contrôlée par des transporteurs spécifiques) restent une question ouverte. Une fois dans la matrice, la glycine subit une décarboxylation oxydative qui fournit du NADH à la chaîne transporteuse d'électrons. La photorespiration fait l'objet du chapitre 7 du présent ouvrage, auquel le lecteur peut se référer pour plus de détails.

Quant aux enzymes du cycle de Krebs, peu d'entre elles ont été spécifiquement étudiées chez les végétaux. Quelques différences ont pu être relevées par rapport aux systèmes animaux (comme la production d'ATP plutôt que de GTP par la succinyl-CoA ligase ou l'absence d'inhibition de l'isocitrate déshydrogénase par l'ATP chez les plantes contrairement aux animaux), mais les données sont trop fragmentaires pour dégager des conclusions générales sur le fonctionnement du cycle chez les plantes comparativement aux autres systèmes.

4.4.3. Contrôle de la respiration

Deux niveaux de contrôle sont classiquement envisagés : un contrôle par les adénylates et un contrôle par les substrats.

L'ATP étant le principal pourvoyeur d'énergie chimique sous forme de liens phospho-anhydrides, l'évolution des concentrations en adénylates est un indicateur du statut énergétique de la cellule, du tissu ou de l'organe. Les concentrations mesurées des différents types (ATP, ADP, AMP) dépendent de leurs taux de production et de consommation au niveau d'un nombre considérable de réactions, ainsi que de l'activité de l'enzyme réversible adénylate kinase ($\text{ATP} + \text{AMP} \leftrightarrow 2 \text{ADP}$) maintenant les concentrations en adénylates dans des rapports de concentration proches de ceux définis par la constante d'équilibre. Atkinson a proposé le concept de "charge énergétique des adénylates" (CEA) exprimé par le rapport :

$$\text{CEA} = \frac{[\text{ATP}] + 0,5 [\text{ADP}]}{[\text{ATP}] + [\text{ADP}] + [\text{AMP}]}$$

et qui représente le degré relatif de saturation des adénylates en liens phospho-anhydrides. Les activités enzymatiques peuvent être mesurées en fonction des valeurs de CEA. Plusieurs activités semblent ainsi répondre au statut des adénylates : des en-

zymes participant à la production d'ATP travaillent activement pour des valeurs basses de CEA, tandis que des voies consommatrices d'ATP sont peu actives à ces mêmes valeurs. L'utilisation de ce concept qui postule que les liens phospho-anhydrides de l'ATP et de l'ADP sont équivalents n'est justifiée que dans la situation de quasi-équilibre entre les concentrations en adénylates, permise par l'adénylate kinase. Appliqué à des cas concrets de régulation de voies métaboliques, ce concept peut s'avérer peu manipulable. En particulier le compartimentage exceptionnellement complexe de la cellule végétale (figure 8.3) complique singulièrement le calcul des concentrations en adénylates dans un compartiment donné ainsi que l'étude de la distribution des activités adénylate kinases. De telles activités ont d'ores et déjà été démontrées dans le stroma chloroplastique et dans l'espace intermembranaire mitochondrial (susceptible de créer une situation de quasi-équilibre dans le cytosol), mais pas dans la matrice mitochondriale. En conséquence, il y a un sens à appliquer la notion de régulation par la CEA à l'enzyme glycolytique phosphofructokinase mais pas à l'enzyme respiratoire pyruvate déshydrogénase, pour laquelle des adénylates ou des rapports entre adénylates précis peuvent néanmoins intervenir.

Devant la difficulté de cette approche réductionniste qui tente d'identifier des enzymes régulatrices par leur aptitude à répondre aux concentrations en adénylates, peut-on présenter des arguments en faveur d'un contrôle *in vivo* de la respiration par ces molécules ?

La réponse est affirmative et repose en particulier sur l'utilisation d'agents découplants (DNP, CCCP, FCCP), des protonophores qui permettent le transfert de protons de l'espace intermembranaire vers la matrice mitochondriale en absence de synthèse d'ATP. Lors de tels traitements, le débit électronique de la chaîne mitochondriale augmente typiquement, indiquant qu'en absence de traitement, l'ATP synthétisé par couplage limite le flux électronique. L'utilisation d'inhibiteurs spécifiques des différentes voies (des cytochromes et alternative) suggère que le contrôle est exercé principalement au niveau du complexe I (NADH-ubiquinone oxydo-réductase). De plus, en condition physiologique de demande accrue en ATP, la respiration augmente typiquement : dans des organes incubés dans des solutions salines, la stimulation de la respiration fait face à la consommation accrue d'ATP par les transports ioniques actifs.

La respiration est également contrôlée par le niveau de ses substrats. Divers travaux font état d'une corrélation positive entre le contenu en sucres non structuraux d'un organe et son activité respiratoire. L'observation banale de la stimulation de la croissance par l'augmentation de la photoassimilation (par optimisation de l'illumination et de la pression partielle en CO₂) indique que les substrats produits stimulent les catabolismes oxydatifs qui soutiennent cette croissance. Les mécanismes en cause sont toutefois rarement évoqués. Une régulation simple par effet de masse est suggérée, mais l'observation selon laquelle le saccharose stimule l'expression de gènes multiples codant pour des enzymes et des protéines de réserve chez les plantes permet de penser qu'une régulation métabolique de la synthèse d'enzymes glycolytiques et respiratoires pourrait intervenir.

4.4.4. Biogenèse de la mitochondrie

Comme le chloroplaste, la mitochondrie a un ancêtre endosymbiotique eubactérien, que l'on a identifié proche des bactéries pourpres. Le génome actuellement présent dans les mitochondries est le fruit d'une longue évolution subséquente, peu comprise et très différente selon les groupes phylogéniques.

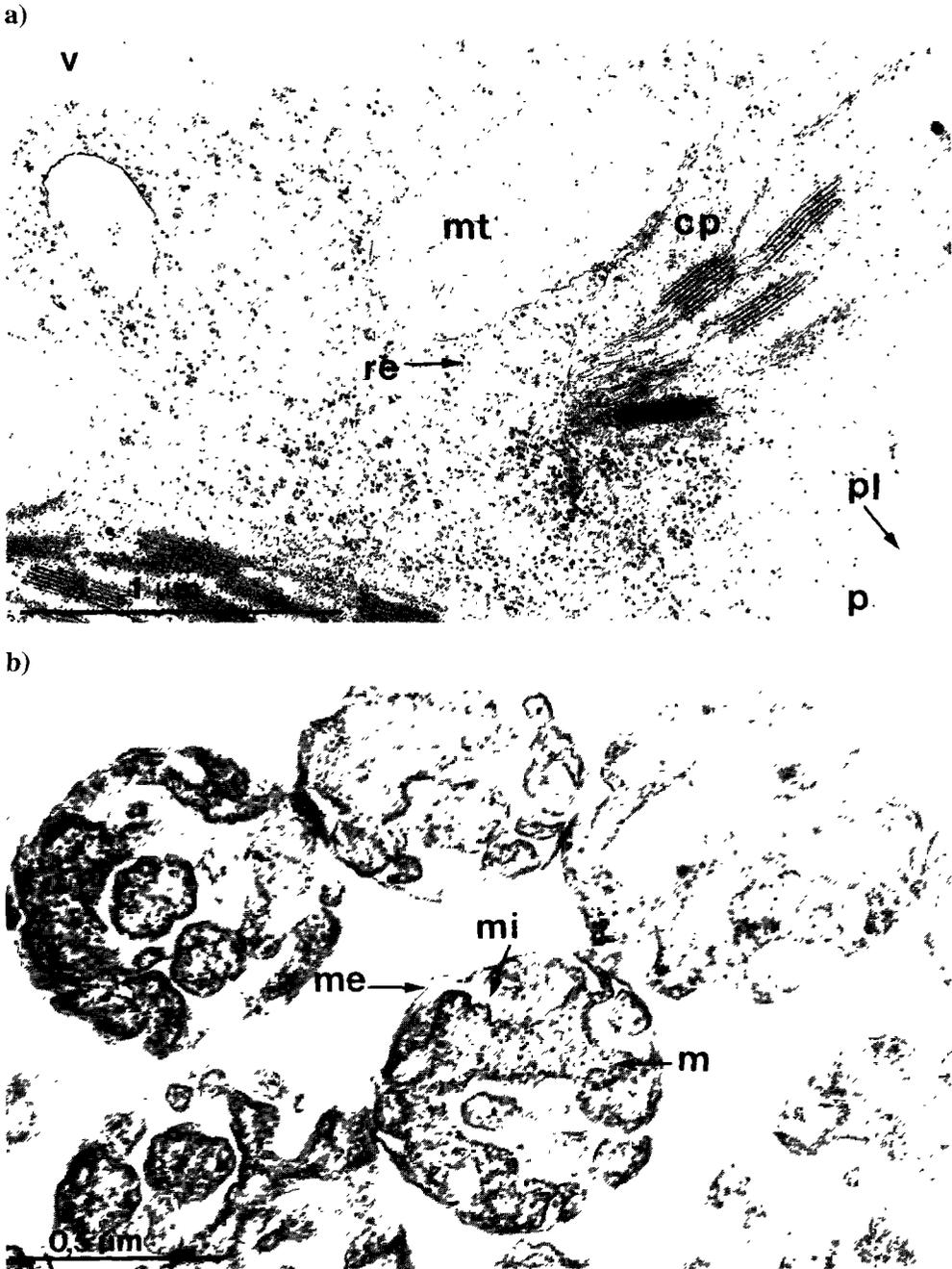


Figure 8.3 a. Coupe de feuille de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (grossissement 46 000 fois). Les mitochondries sont identifiables aux crêtes formées par invagination de la membrane interne. mt, mitochondrie ; cp, chloroplaste ; v, vacuole ; re, reticulum endoplasmique ; pl, plasmalemme , p, paroi pecto-cellulosique. Le trait représente 1 μm b. Mitochondries isolées de tubercules de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) par des cycles multiples de centrifugation. La micrographie (grossissement 66 000 fois) présente une fraction obtenue après centrifugation dans un gradient de Percoll. me, membrane externe ; mi, membrane interne ; m, matrice. Le trait représente 0,5 μm.

Source : Les deux micrographies ont été aimablement fournies par J. Gerard et P. Dizengremel (Laboratoire de physiologie végétale et forestière, université de Nancy I).

Plantes et animaux contrastent par la présence chez les premières d'un génome mitochondrial de taille hétérogène et généralement grande (200 – 2 000 kb) et chez les seconds d'un génome mitochondrial de petite taille (< 40 kb). Cette différence de taille n'est toutefois pas expliquée par un nombre de gènes très différent. Des mitochondries végétales synthétisent *in vitro* une vingtaine de polypeptides, un peu plus que les mitochondries animales. La différence de taille considérable est expliquée par l'abondance des régions non codantes, intergéniques et introniques chez les plantes, contrastant avec une organisation compacte des unités codantes dans les chromosomes mitochondriaux animaux.

Le mode d'expression de l'ADN mitochondrial végétal est d'une complexité rarement égalée. Les régions non codantes intergéniques sont fréquemment transcrites et un jeu complexe de mécanismes post-transcriptionnels conduit aux ARN fonctionnels. Les introns sont fréquents ; leur excision repose sur des mécanismes peu définis mais l'encodage de protéines de type maturases par ces mêmes introns, nécessaires à l'épissage, ainsi que l'existence d'activités ribosomiques conférant aux introns des capacités autocatalytiques *in vitro* sont proposés sur base d'analogies avec l'ADN mitochondrial de levure. Le trans-épissage, produisant des ARN fonctionnels par ligations de deux produits d'unités transcriptionnelles indépendantes a été démontré dans la mitochondrie végétale. Par ailleurs, une activité correctrice des ARN ("*editing*"), définie par des substitutions de nucléotides au niveau de l'ARN après sa synthèse (la conversion C → U étant le cas le plus fréquent) intervient en des sites précis de la molécule et diversifie encore la population des ARN mitochondriaux.

Parmi les gènes identifiés dans l'ADN mitochondrial figurent des séquences codant pour des protéines de la chaîne respiratoire (des sous-unités des complexes I, III, IV, V) et pour des composantes de la machinerie d'expression génétique (des ARN ribosomiques et de transfert, des protéines ribosomiques). Et le reste ? La majorité des protéines mitochondriales est en définitive codée par l'ADN nucléaire. Synthétisées par les ribosomes libres du cytosol, les protéines gagnent la mitochondrie grâce à des signaux d'adressage amino-terminaux spécifiquement reconnus par des récepteurs en surface de la mitochondrie. Des protéines cytosoliques assistent le processus d'importation. D'autres, mitochondriales, permettent le repliement correct du polypeptide après son entrée. Après importation, l'extension amino-terminale portant le signal d'adressage est clivée.

5. VERS UNE INTERPRÉTATION PHYSIOLOGIQUE DES PARTICULARITÉS VÉGÉTALES

Les descriptions qui précèdent ont mis en lumière la complexité particulière des plantes au niveau de fonctions métaboliques pourtant largement partagées par les êtres vivants. Cette complexité réside tantôt dans la duplication des voies métaboliques dans des compartiments distincts, tantôt dans des voies alternatives à l'intérieur d'un même compartiment. Afin de tenter une explication physiologique de cette complexité, deux pistes de réflexion sont proposées : l'une relative à l'imbriication des voies catabolique et anabolique chez les plantes aux capacités biosynthétiques très diversifiées, l'autre relative aux capacités homéostatiques remarquablement développées par les végétaux supérieurs.

5.1. Catabolisme et anabolisme sont indissociables

Glycolyse, voie oxydative des pentoses-phosphates et cycle de Krebs sont des boulevards métaboliques supportant un intense trafic de molécules. Toutefois, de multiples voies connectées délestent ces axes majeurs et conduisent les modules carbonés vers des parcours biosynthétiques plus ou moins ramifiés. Il est important de voir le catabolisme non seulement comme un ensemble d'événements conduisant à libérer de l'énergie mais aussi comme la source des précurseurs carbonés soutenant toutes les biosyntheses. Le prélèvement de ces précurseurs peut avoir lieu *précoce-ment* comme celui des pentoses-phosphates précurseurs des nucléotides, du coenzyme A ou des cytokinines, ou *tardivement*, comme celui de l'acétyl-CoA précurseur des acides gras, des stérols et des caroténoïdes. Ce sont des intermédiaires du cycle de Krebs, l' α -cétoglutarate et l'oxaloacétate, dont l'amination produit respectivement le glutamate et l'aspartate, clés de voûte de l'assimilation de l'azote. On peut aligner de nombreux exemples.

Les végétaux présentent en outre une profusion de biosyntheses dites secondaires, difficiles à définir, mais généralement considérées comme annexes aux biosyntheses (dites primaires) directement impliquées dans la croissance et le développement. Typiquement des alcaloïdes dérivés d'acides aminés protègent les plantes d'herbi-

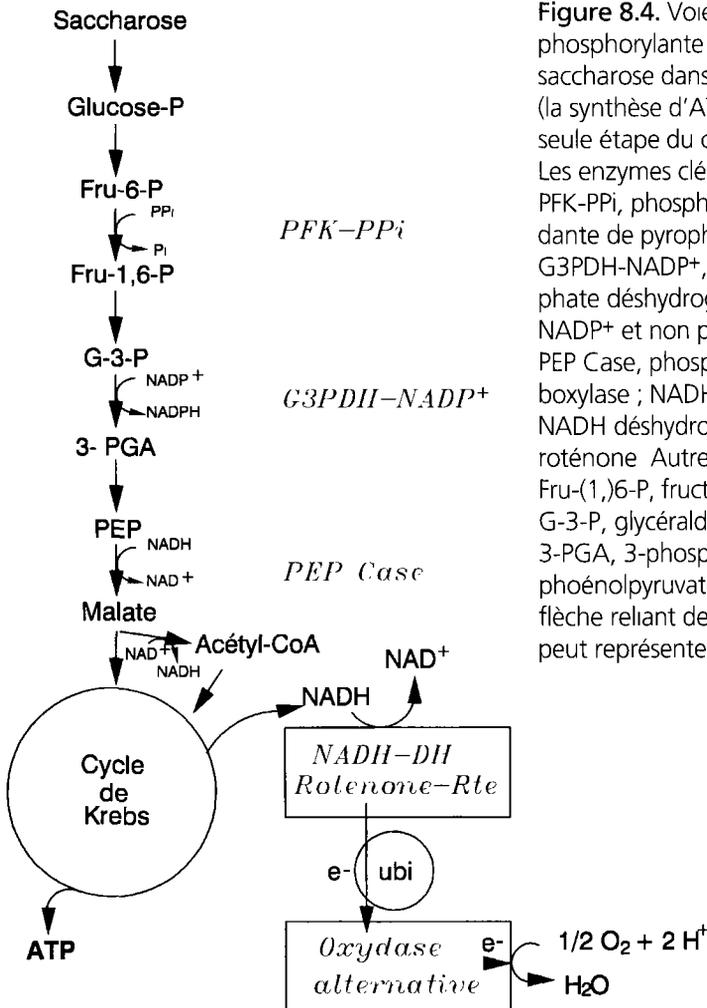


Figure 8.4. Voie alternative non phosphorylante de l'oxydation du saccharose dans une cellule végétale (la synthèse d'ATP est limitée à une seule étape du cycle de Krebs). Les enzymes clés de cette voie sont : PFK-PPi, phosphofructokinase dépendante de pyrophosphate inorganique ; G3PDH-NADP⁺, glycéraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase dépendante de NADP⁺ et non phosphorylante , PEP Case, phosphoénolpyruvate carboxylase ; NADH-DH Roténone-Rte, NADH déshydrogénase résistante à la roténone. Autres abréviations : Fru-(1,6)-P, fructose-(1,6)-bisphosphate ; G-3-P, glycéraldéhyde-3-phosphate ; 3-PGA, 3-phosphoglycérate ; PEP, phosphoénolpyruvate ; ubi, ubiquinone. Une flèche reliant deux métabolites peut représenter une suite de réactions.

vores ; les pyréthroïdes, insecticides naturels, sont des dérivés terpéniques de l'acétyl-CoA ; enfin, de nombreux dérivés phénoliques interviennent dans les relations des plantes avec leur biocénose. Les alcaloïdes, les composés terpéniques et phénoliques dérivent tous indirectement de métabolites prélevés des voies oxydatives. Il est donc simplificateur de raisonner sur la signification physiologique des voies oxydatives en considérant la demande énergétique comme référentiel unique.

Les voies alternatives glycolytiques et respiratoires forment une chaîne métabolique capable d'oxyder complètement les hexoses-phosphates sans faire intervenir un seul adénylate (figure 8.4). La cellule végétale peut donc débrayer les régulations exercées par ceux-ci en tant que substrats de réaction et qu'effecteurs allostériques. Le dogme de l'ajustement du catabolisme à la demande énergétique (par l'intermédiaire des adénylates) est donc mis à mal par cette voie. S'il est d'observation courante qu'une augmentation de la demande énergétique stimule la synthèse d'ATP par phosphorylation oxydative, inversement une cellule peut entretenir un flux catabolique important dans des conditions de faible demande énergétique. Ce flux est susceptible d'alimenter les nombreuses biosynthèses. Il n'en demeure pas moins que l'utilisation prolongée des précurseurs carbonés dans de nouvelles biosynthèses ne peut se faire sans un apport significatif d'énergie (donc sans production d'ATP) et c'est probablement dans des situations transitoires de contraintes abiotiques que les voies alternatives prennent une importance particulière.

5.2. Voies alternatives et homéostasie cellulaire

Intuitivement, l'existence d'une redondance métabolique est perçue comme avantageuse pour des végétaux qu'une existence sédentaire expose à un environnement fluctuant et souvent stressant, en leur fournissant une flexibilité accrue. L'observation renforce cette hypothèse.

- Premier exemple : la voie indépendante des adénylates est activée par une carence en phosphore. Elle permet d'entretenir l'oxydation des substrats en la découplant d'une consommation de phosphate. Elle évite l'enrayement du cycle de Krebs ainsi que l'inhibition rétroactive de la photosynthèse par une chute de la métabolisation des substrats au niveau des puits métaboliques. Sans résoudre durablement le problème de carence, la voie alternative permet de "débrayer le moteur" plutôt que de simplement le couper.
- Deuxième exemple : au niveau de la glycolyse, la phosphorylation du fructose-6-P en fructose-1,6-biphosphate est catalysée par une phosphofructokinase ATP-dépendante ou par une phosphofructokinase pyrophosphate-dépendante. En conditions anaérobies, la deuxième activité est nettement stimulée. L'ATP utilisé par la première voie est ainsi économisé dans ces conditions de réduction du rendement énergétique de l'oxydation des sucres.
- Troisième exemple : des températures basses (supérieures au point de congélation, le *chilling* des Anglo-Saxons) active la voie alternative résistante au cyanure chez plusieurs espèces végétales. Ce type de stress conduit à la production de radicaux libres (superoxydes et peroxydes d'hydrogène) responsables de la désintégration de membranes et de l'attaque de diverses macromolécules. Ces radicaux libres sont produits lorsque le débit électronique est freiné dans la chaîne mitochondriale phosphorylante. La voie alternative, en transférant directement les électrons de l'ubiquinol à l'oxygène, limite la production des radicaux libres. Cette voie est activée par les températures basses, et des différences variétales dans la résistance au

froid ont pu être corrélées avec une plus ou moins grande capacité à aiguiller les électrons vers la voie indépendante des cytochromes. Les radicaux libres étant un dénominateur commun à de nombreux stress abiotiques, la portée adaptative de la voie mitochondriale alternative dépasse la problématique de la résistance au froid.

- Quatrième exemple : l'infection de tubercules de pommes de terre par une race incompatible de *Phytophthora infestans* conduit à la biosynthèse de phytoalexines du groupe des sesquiterpénoïdes. Le blocage de la voie alternative par un inhibiteur spécifique (le SHAM) inhibe cette biosynthèse. Si les liens de causalité éventuels sont peu compris, ceci suggère que les réactions des plantes aux contraintes biotiques peuvent elles aussi reposer partiellement sur ces voies alternatives.

6. LA RESPIRATION DIMINUE-T-ELLE LES RENDEMENTS CULTURAUX ?

A capacités photosynthétiques égales, il arrive que des génotypes comparés entre eux révèlent une corrélation négative entre taux de croissance et taux de respiration. Sur la base de ces observations, l'utilisation empirique du taux de respiration comme critère de sélection en amélioration des plantes a pu conduire à une augmentation significative du rendement cultural. Le cas le mieux documenté est celui du ray-grass (*Lolium perenne*), où un gain de biomasse de 10-20 % est corrélé avec une baisse de la respiration foliaire dans des proportions similaires. L'hypothèse sous-jacente est que la respiration gaspille une part des assimilats photosynthétiques, mais les bases physiologiques précises n'ont pas été étudiées. Parmi les mécanismes potentiels de gaspillage énergétique, l'activité de l'oxydase alternative est une cible idéale.

Ces travaux et hypothèses attirent plusieurs remarques. Tout d'abord, ces corrélations sont parfois limitées à des organes précis : les feuilles à maturité mais pas les méristèmes foliaires ni les racines dans le cas de *L. perenne*. Il n'est donc pas justifié d'appliquer arbitrairement ce critère à un organe quelconque dans un programme de sélection. De plus, des travaux récents affinant la relation entre respiration et rendement chez cette même graminée révèlent que deux génotypes exprimant une différence de taux de respiration et de rendement ne contrastent sur ce dernier point que pour une densité de végétation élevée. Lorsque le semis est réalisé à faible densité, aucune différence de rendement n'est relevée et la corrélation respiration-rendement est perdue. Ceci signifie qu'il n'y a pas de lien causal direct entre respiration et rendement chez cette espèce et que les corrélations éventuellement utiles dans un programme de sélection ne s'expriment que dans un contexte bien déterminé.

Par ailleurs, la perception négative de la chaîne mitochondriale non phosphorylante, gaspilleuse d'énergie par excellence, est très relative. Son intérêt homéostatique et adaptatif a été souligné précédemment. En atténuer l'activité peut être justifié dans l'optique d'une maximisation du rendement potentiel (avec les réserves exposées), mais beaucoup moins dans celle d'une stabilisation du rendement.

BIBLIOGRAPHIE

- Boyer C. D., Shannon J.C., Hardison R.C. (1989), "Physiology, Biochemistry, and Genetics of Nongreen Plastids, Current Topics in Plant Physiology", *An American Society of Plant Physiologists Series*, Vol. 2, Rockville.
- Dennis D.T., Turpin D.H. (1990), *Plant Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*, Longman Scientific & Technical, Singapore.
- Douce R. (1985), *Mitochondria in Higher Plants*, Academic Press, Orlando.
- Emes M.J. (1991), "Compartmentation of Plant Metabolism in Non-Photosynthetic Tissues", *Society for Experimental Biology Seminar Series*, Vol. 42, Cambridge University Press, Cambridge.
- Grau M. W., Covello P.S. (1993), "RNA editing in plant mitochondria and chloroplasts", *FASEB J.*, **7** : 64-71.
- Hrazdina G. (1992), "Spatial organization of enzymes in plant metabolic pathways", *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **43** : 241-267.
- Kraus E., Aydemir Y., Duin S., Kollofel C., Lambers H. (1993), "Yield advantage of a 'slow-' over a 'fast-' respiring population of *Lolium perenne* cv. S23 depends on plant density", *New Phytol.*, **123** : 39-44.
- Laties G.G. (1982), "The cyanide-resistant, alternative path in higher plant respiration", *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **33** : 519-555.
- Levings III C.S., Brown G.G. (1989), "Molecular biology of plant mitochondria", *Cell*, **56** : 171-179.
- Moller I.M., Lin W. (1986), "Membrane-bound NAD(P)H dehydrogenases in higher plant cells", *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **37** : 309-334.
- Pradet A., Raymond P. (1983), "Adenine nucleotide ratios and adenylate energy charge in energy metabolism", *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **34** : 199-224.
- Purvis A.C., Shewfelt R.L. (1993), "Does the alternative pathway ameliorate chilling injury in sensitive plant tissues ?", *Physiol. Plant.*, **88** : 712-718.
- Rawn J. D. (1990), *Traité de biochimie*, De Boeck Université, Bruxelles.
- Richter G. (1993), *Métabolisme des végétaux*, Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne.
- Taiz L., Zeiger E. (1991), *Plant Physiology*, The Benjamin/Cummings Publishing Company, Redwood City.
- Theodorou M.E. , Plaxton W.C. (1993), "Metabolic adaptations of plant respiration to nutritional phosphate deprivation", *Plant Physiol.*, **101** : 339-344.
- Walker J.C., Llewellyn D.J., Mitchell L.E., Dennis E.S. (1987), "Anaerobically regulated gene expression ; molecular adaptation of plants for survival under flooded conditions", *Oxford Surveys Plant Mol. & Cell Biol.*, **4** : 71-93.

Chapitre 9

TRANSLOCATION ET RELATIONS SOURCE-PUITS

Dominique Michaud et Serge Yelle

Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation,
Université Laval, Québec, Canada

Sommaire

1. L'anatomie du phloème

- 1.1. Les éléments de tubes criblés
- 1.2. Les cellules compagnes
- 1.3. Les plasmodesmes

2. La translocation des assimilats

- 2.1. Les solutés transportés dans le phloème
- 2.2. Le transport intercellulaire des assimilats dans la feuille
- 2.3. Le chargement du phloème
- 2.4. Le transport des assimilats dans le phloème
- 2.5. Le déchargement du phloème

3. La répartition des assimilats dans la plante

- 3.1. Les règles de répartition
- 3.2. Les points de contrôle de la répartition

4. Les effets du milieu sur la translocation

- 4.1. L'effet de la température
- 4.2. L'effet de l'oxygène
- 4.3. Autres facteurs d'influence

5. Aspects agronomiques de la translocation

Bibliographie

TRANSLOCATION ET RELATIONS SOURCE-PUITS

La nature complexe d'une plante vasculaire, constituée d'un ensemble d'organes et de tissus fonctionnels spécialisés, nécessite la présence d'un système de liaison intégré permettant l'établissement de relations dynamiques entre ses diverses composantes. Ainsi, un organe de réserve est utile dans la mesure où les produits qui y sont accumulés peuvent être exportés, au moment opportun, vers des tissus en croissance. De même, le rôle fonctionnel des tissus photosynthétiques est complété lorsque les photo-assimilats sont distribués vers des tissus où ils sont métabolisés ou mis en réserve. Outre les substances nutritives, divers métabolites doivent aussi être transportés d'un organe à l'autre. C'est le cas, notamment, des régulateurs de croissance, dont le site d'action est souvent éloigné de leur site de synthèse.

Si le déplacement des solutés d'une cellule à l'autre peut être expliqué par les phénomènes de diffusion, de cyclose et de transport membranaire actif, leur déplacement sur de plus grandes distances implique quant à lui la mise en jeu d'un système étendu, rapide et efficace. Le processus de **translocation**, par lequel des solutés sont transportés et distribués d'un organe à l'autre, est permis par la présence d'un tissu vasculaire complexe, le **phloème**. Ce tissu, constitué de cellules adaptées au transport des solutés, forme un vaste réseau qui atteint chaque tissu de la plante. Ainsi, les organes producteurs de métabolites, les **organes-sources**, peuvent alimenter les organes qui utilisent ces métabolites, les **organes-puits**. La translocation des assimilats permet donc aux divers organes-puits, comme les organes en croissance, les organes reproducteurs et les organes souterrains, de maintenir un taux métabolique adéquat, nécessaire à leur bon développement. De même, l'accumulation de réserves, qui survient dans plusieurs tissus et organes, est rendue possible par une translocation préalable des assimilats à partir des organes-sources, principalement des feuilles parvenues à maturité.

Le présent chapitre s'attardera aux divers aspects relatifs à la translocation des assimilats et aux relations qui s'établissent entre les organes-sources et les organes-puits chez une plante à fleurs. Après une brève revue de l'anatomie du phloème, les étapes du transport des assimilats de la source au puits seront considérées. Cette étude sera suivie d'un survol des règles qui régissent les interactions source-puits, et d'une étude des principaux facteurs environnementaux qui influencent la translocation. Enfin, des considérations agronomiques seront présentées au sujet d'une implication potentielle du processus de translocation sur le rendement des cultures.

1. L'ANATOMIE DU PHLOÈME

Les premières études anatomiques du phloème, qui démontraient l'existence de cellules spécialisées pour le transport des solutés, datent du milieu du XIX^e siècle. Or, malgré la réalisation de nombreux travaux depuis ce temps au sujet de la structure du phloème, les progrès dans ce domaine ont été relativement lents. La struc-

ture même du tissu rend l'expérimentation difficile. D'abord, les cellules de transport sont petites et les vaisseaux formés par ces cellules sont microscopiques. Ensuite, au-delà de la faible dimension de ses composantes, le phloème est, du point de vue expérimental, d'une fragilité extrême. Les hautes pressions internes qui caractérisent ce tissu provoquent, au moment de son prélèvement à des fins expérimentales, une sortie spontanée des fluides qui s'y trouvent, ce qui engendre des bris cellulaires considérables. Néanmoins, la détermination des expérimentateurs et le développement récent de techniques plus adaptées ont permis l'obtention de renseignements précieux au sujet de la structure de ce tissu. Ainsi, bien que des connaissances anatomiques supplémentaires soient encore nécessaires pour une meilleure compréhension de son fonctionnement, la structure de base du phloème est maintenant bien connue.

L'**élément de tube criblé** (ETC) constitue, avec la **cellule compagne**, l'unité fonctionnelle de base du tissu. Disposés en files longitudinales, les ETC forment les **tubes criblés**, qui établissent le réseau conducteur du phloème, associé à tous les tissus de la plante. Les cellules compagnes, en relation physiologique étroite avec les ETC, sont caractérisées par un taux d'activité métabolique élevé, et semblent très actives au niveau des processus actifs liés à la translocation. Outre les deux types cellulaires mentionnés ci-avant, le phloème comporte aussi des fibres et des cellules parenchymateuses. Les premières, à paroi lignifiée, sont des cellules rigides qui servent de support physique au phloème. Les secondes, de forme légèrement allongée, sont disposées parallèlement à l'axe de la plante, comme les autres cellules du tissu, ou perpendiculairement à ces cellules. Dans le dernier cas, elles forment les rayons du phloème, qui sont en continuité topographique avec ceux du xylème. De plus, les cellules de parenchyme accumulent des réserves d'amidon et

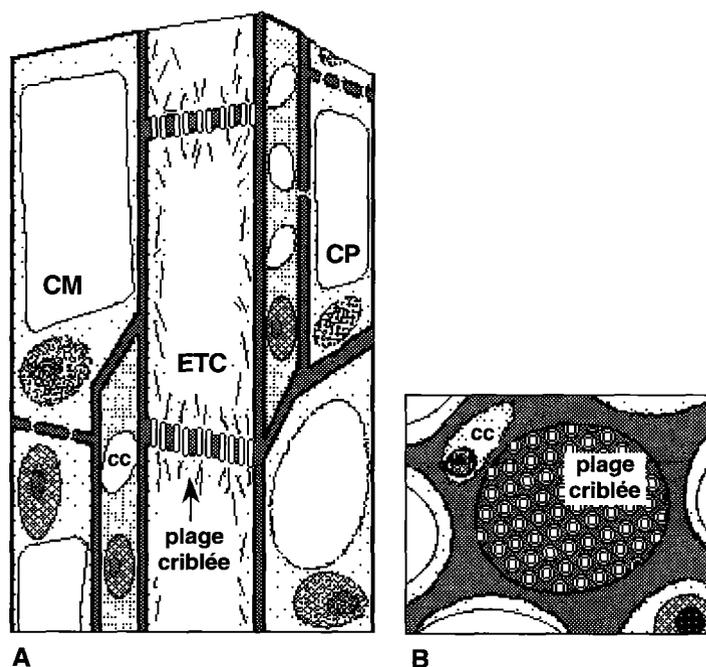


Figure 9.1. Organisation générale du phloème d'un angiosperme. **A.** Aspect du tissu en coupe longitudinale. **B.** Aspect d'une plage criblée en coupe transversale : les pores de la plage criblée sont entourés de callose (cercles blancs). CC : cellule compagne ; CM : cellule du mésophylle ; CP : cellule de parenchyme ; ETC : élément de tube criblé.

semblent jouer un rôle dans la translocation, à titre d'intermédiaires cellulaires pour les assimilats. Dans certains cas, elles fourniraient aussi de l'énergie pour les processus actifs associés à la translocation. La figure 9.1 schématise l'arrangement des ETC et des cellules compagnes dans le phloème ; les paragraphes qui suivent décrivent brièvement les principales caractéristiques de ces cellules et la nature des liens qui les unissent.

1.1. Les éléments de tubes criblés

De forme allongée, les ETC parvenus à maturité ont une longueur de 100 à 500 μm et un diamètre de 20 à 40 μm . En cours de différenciation, le noyau de ces cellules se désintègre, et la plupart des organites disparaissent. Aussi, le cytoplasme devient réduit et confiné à la périphérie de la cellule, ce qui provoque un arrêt permanent de la cyclose. Enfin, des aires percées de nombreux pores se forment aux extrémités des ETC, et constituent des **plages criblées**. Les pores de ces plages, d'un diamètre de 0,1 à 5 μm , permettent un mouvement rapide des assimilats d'un ETC à l'autre, tout au long du tube criblé. Ainsi, *la différenciation caractéristique des ETC les rend parfaitement adaptés à leur rôle premier, celui du transport des assimilats.*

Par ailleurs, les ETC sont munis de mécanismes de protection, par lesquels des substances s'accumulent au niveau des plages criblées et causent une obturation des pores dans les cellules soumises à un stress. Par exemple, une blessure physique, un agent pathogène ou des températures extrêmes peuvent engendrer une déposition de callose, un polymère de glucose, au niveau des pores des ETC affectés. L'obturation des pores peut être aussi causée par des molécules spécifiques aux ETC, les protéines-P. En situation de stress, ces protéines s'accumulent et forment un bouchon visqueux au niveau des plages criblées. La déposition des deux substances mentionnées limite considérablement l'entrée des solutés dans les ETC, ce qui permet un isolement efficace des cellules endommagées. Parallèlement à une adaptation fonctionnelle liée au transport des assimilats, *les ETC disposent donc de mécanismes de sûreté permettant le maintien de leur intégrité structurale par une restriction des dommages aux zones tissulaires directement touchées.*

1.2. Les cellules compagnes

A l'inverse des ETC, les cellules compagnes ont une activité métabolique élevée. De forme allongée, elles comportent un noyau et de nombreuses mitochondries. Le cytoplasme de ces cellules est dense, et les vacuoles y sont peu volumineuses. Au niveau ontogénique, le développement des cellules compagnes est étroitement lié à celui des ETC. D'abord, des études morphologiques ont démontré que les deux types cellulaires dérivent des mêmes cellules-mères. Ensuite, la mort d'une cellule compagne semble provoquer une perte de l'activité conductrice de l'ETC correspondant, et vice versa. Ainsi, le lien unissant les cellules compagnes aux ETC semble être à la fois ontogénique et fonctionnel. Selon plusieurs évidences expérimentales, les cellules compagnes produiraient l'énergie nécessaire au maintien structural des ETC et aux mécanismes actifs associés à la translocation. Elles seraient aussi des intermédiaires cellulaires pour les solutés au moment de leur inclusion aux ETC. A ce sujet, il convient de noter que chez certains groupes végétaux, notamment les légumineuses, la paroi des cellules compagnes montre de nombreuses invaginations, qui augmentent considérablement la surface de contact entre leur membrane plasmique et le milieu extracellulaire. Selon plusieurs études anatomo-

miques et physiologiques, ces cellules compagnes spécialisées, appelées **cellules de transfert**, permettraient une absorption accrue des assimilats par les cellules du phloème, et favoriseraient ainsi le processus de translocation.

1.3. Les plasmodesmes

Si les liens ontogéniques relatés ci-dessus suggèrent l'existence de relations étroites entre les cellules compagnes et les ETC, la présence d'un grand nombre de liens physiques entre ces cellules renforce aussi l'idée de telles relations. Ces liens physiques, appelés **plasmodesmes**, sont des structures anatomiques qui permettent un échange intercellulaire rapide des petits métabolites, comme les sucres simples et les régulateurs de croissance. Brièvement, les plasmodesmes sont des canaux cylindriques d'un diamètre approximatif de 40 nm, qui traversent la paroi et la membrane plasmique de deux cellules adjacentes sur une distance d'environ 90 nm. L'**annulus**, qui constitue la fraction cytoplasmique du plasmodesme, assure la continuité cytoplasmique d'une cellule à l'autre. Le **desmotubule**, situé au centre du plasmodesme, constitue pour sa part la fraction membranaire de cette structure, et permet des échanges entre les réticulums endoplasmiques des deux cellules, desquels il dérive. Il est à noter que les plasmodesmes se retrouvent dans la grande majorité des cellules de la plante, quoique à une densité moindre. Ils établissent ainsi un continuum entre les diverses composantes de l'organisme, ce qui est important, notamment, pour le transport des assimilats de la source au puits. La figure 9.2 illustre la structure de base d'un plasmodesme ; le desmotubule n'est toutefois pas toujours présent.

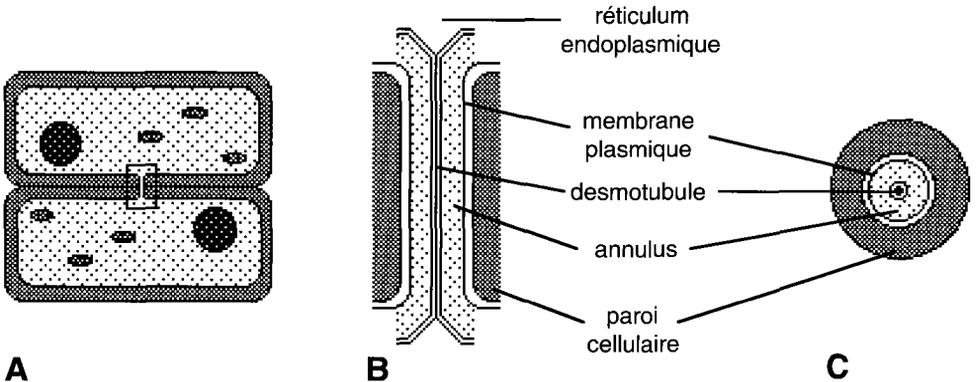


Figure 9.2. Aspect général d'un plasmodesme. A. Site de formation d'un plasmodesme, entre deux cellules adjacentes. B. Détail d'un plasmodesme en vue longitudinale. C. Détail d'un plasmodesme en vue transversale.

2. LA TRANSLOCATION DES ASSIMILATS

Le transport des assimilats, du lieu de leur synthèse à celui de leur utilisation dans un organe-puits, nécessite quatre étapes majeures. D'abord, ces assimilats sont amenés latéralement des cellules-sources aux cellules du phloème, par une voie apparemment intracellulaire. Ensuite, ils sont incorporés au phloème par un mécanisme actif et spécifique, puis transportés dans ce tissu en direction d'un organe-puits. Enfin, ils sont libérés du phloème et récupérés par les cellules de l'organe-

puits, où ils sont métabolisés ou mis en réserve. Après une brève revue des solutés transportés dans le phloème, les principales hypothèses émises au sujet des mécanismes associés à ces étapes du processus de translocation seront décrites dans cette partie 2.

2.1. Les solutés transportés dans le phloème

Les solutés transportés dans les cellules du phloème, qui constituent la fraction solide de la **sève élaborée**, peuvent être identifiés et caractérisés à partir d'un exudat de ce tissu, récolté en pratiquant une fine entaille dans l'écorce de la plante. Cependant, ce stress appliqué au tissu semble provoquer une accumulation de protéines-P dans les ETC affectés, ce qui freine rapidement le processus d'exudation. Aussi, l'exudat récolté est moins riche en solutés que la sève des ETC intacts, où une pression osmotique élevée a été mesurée. Cette dilution peut être expliquée par un phénomène d'osmose : les bris occasionnés par l'entaille provoquent un relâchement de la pression exercée dans le phloème, ce qui engendre une baisse du potentiel hydrique et crée ainsi un appel d'eau dans les cellules touchées. Les problèmes techniques liés à la méthode décrite précédemment ont toutefois été résolus par le développement d'une méthode élégante et efficace mise au point par J.S. Kennedy et T.E. Mittler en 1953. Cette méthode est basée sur le mode de nutrition du puceron, qui obtient les substances nutritives nécessaires à ses activités métaboliques par l'insertion de son stylet dans un ETC. Si, lors de l'insertion, l'insecte est endormi puis séparé de son stylet à l'aide d'une lame de rasoir, un canal d'exudation non dommageable au tissu est obtenu. Ainsi, le stylet, laissé en place, permet une récolte de sève de 1 à 2 $\mu\text{l/h}$ pendant plusieurs jours, sans accumulation apparente d'agents d'obturation au niveau de son point d'insertion. En outre, plusieurs études n'ont permis de déceler aucune influence de la salive de l'insecte sur la composition de l'exudat. Ainsi, bien qu'il demeure possible que des substances présentes dans les tissus adjacents soient incorporées dans le stylet au moment de son insertion dans l'écorce, la composition de l'exudat est généralement considérée similaire à celle de la sève du phloème intact.

La nature de la sève élaborée, visqueuse et légèrement alcaline, varie considérablement au cours du temps. D'abord, un cycle journalier est souvent associé à la teneur en solutés présents dans les ETC. A son plus haut niveau en fin de journée ou durant la nuit, cette teneur en solutés tend à être moins élevée en début de journée ; cette variation est expliquée par l'accumulation de sucres qui survient au cours de la journée en raison de l'activité photosynthétique des tissus chlorophylliens. Parallèlement à ce cycle journalier, la composition de la sève varie, aussi, sur une base saisonnière. Dans ce cas, les variations observées sont principalement associées au stade de développement des organes ou des tissus considérés. Ainsi, la croissance active des jeunes organes, en début de saison, est associée à une teneur élevée en composés azotés, nécessaires à leur bon développement. Aussi, une teneur accrue en composés divers est observée en fin de saison, où les métabolites des organes sénescents sont redistribués aux organes moins âgés.

Par ailleurs, en plus des variations temporelles, divers facteurs génétiques et environnementaux influencent la nature de la sève élaborée. Par exemple, certains acides aminés peuvent être retrouvés chez plusieurs espèces, et non chez d'autres ; de même, des facteurs externes, comme la nature du sol ou la disponibilité en éléments minéraux, peuvent engendrer des variations considérables. Néanmoins, des éléments constants ressortent quant à la composition de la sève élaborée. Ainsi, pour la plu-

part des espèces, les glucides constituent la majeure partie des solutés transportés. Ce fait était d'ailleurs prévisible, si l'on considère la structure moléculaire des tissus végétaux, basée principalement sur cette classe de composés. En outre, des acides aminés et des éléments minéraux sont présents en quantité significative dans les ETC. Plusieurs métabolites y sont retrouvés en quantité moindre, ou même à l'état de trace : c'est le cas, notamment, de certains composés à activité métabolique puissante ou spécifique, comme les régulateurs de croissance et les vitamines.

• **Les glucides transportés dans le phloème.** Les glucides simples, qui constituent environ 90 % des solutés transportés dans le phloème, y sont généralement retrouvés sous leur forme réduite, ce qui les rend peu réactifs et relativement résistants à l'hydrolyse. En outre, des analyses chromatographiques ont permis de déterminer le spectre glucidique de la sève élaborée. Le saccharose, synthétisé à partir des trioses-P produits lors du processus photosynthétique (figure 9.3), constitue de loin l'espèce moléculaire la plus abondante dans les ETC, pour la grande majorité des espèces. Formé par la condensation de deux monosaccharides phosphorylés, le fructose-P et le glucose-P, ce glucide est le premier composé non phosphorylé produit à la suite de la photosynthèse, et il constitue le squelette carboné à l'origine de tous les composés organiques retrouvés dans la plante. Aussi, ses propriétés physico-chimiques, en particulier sa neutralité électrochimique, son inertie chimique et sa grande solubilité en milieu aqueux, en font un composé idéal pour la translocation.

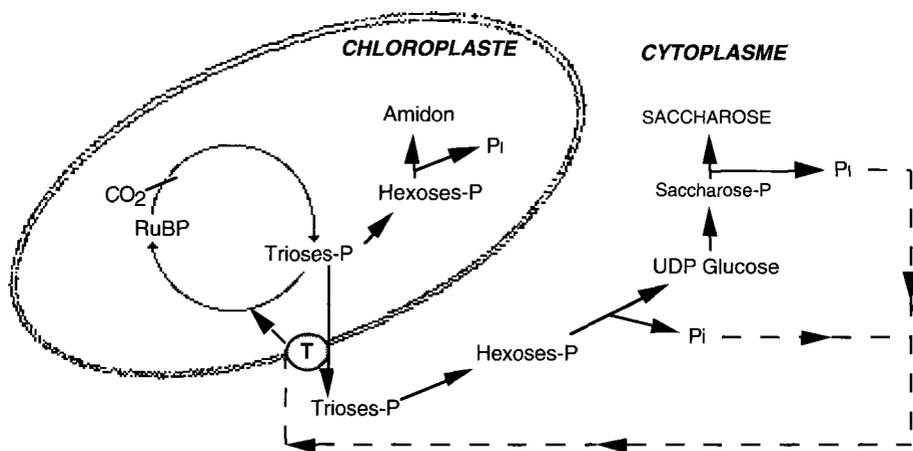


Figure 9.3. Voie de synthèse du saccharose à la suite du processus photosynthétique. P : groupement phosphaté ; Pi : phosphate inorganique ; T : transporteur membranaire.

Par ailleurs, d'autres oligosaccharides, notamment ceux de la famille du raffinose (figure 9.4), sont retrouvés régulièrement dans les ETC, quoique à des concentrations moindres. De même, des sucres-alcools, comme le mannitol et le sorbitol, sont retrouvés en quantité plus ou moins variable dans la sève élaborée. A ce sujet, il convient de souligner l'importance du sorbitol chez certaines rosacées, notamment le pommier, où ce sucre est retrouvé en plus grande quantité que le saccharose. Pour leur part, les monosaccharides semblent exclus des ETC, ce qui laisse supposer l'existence d'un quelconque mode de sélection lors de l'intégration des solutés aux tubes criblés. Cette exclusion des monosaccharides serait d'ailleurs utile, selon certains, lors de la sortie des solutés, au niveau de l'organe-puits (voir 2.5).

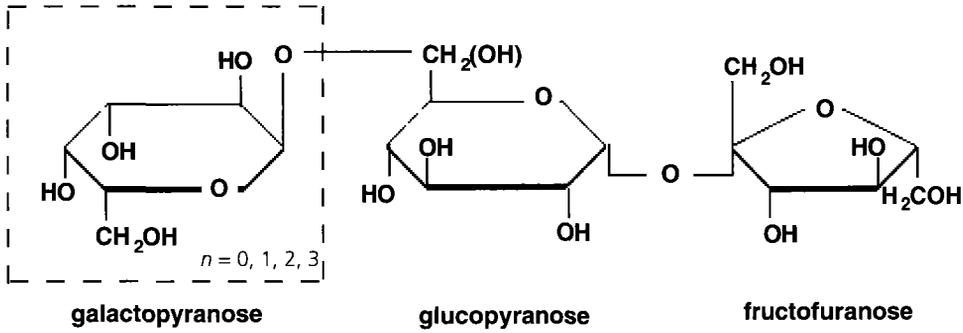


Figure 9.4. Structure de base des sucres du groupe *raffinose*. Saccharose : $n = 0$; raffinose : $n = 1$; sachyose : $n = 2$; verbascose : $n = 3$.

• **Autres solutés retrouvés dans le phloème.** Outre les glucides, les composés azotés et les éléments minéraux constituent les solutés les plus abondants de la sève élaborée. Les composés azotés, notamment nécessaires aux synthèses protéiques, sont généralement retrouvés sous forme d'amides, d'uréides ou d'acides aminés qui proviennent, dans plusieurs cas, des tissus sénescents, desquels ils sont exportés vers des zones tissulaires en croissance. Ainsi, comme il a été mentionné auparavant, la teneur en composés azotés dans les tubes criblés est déterminée par le stade de développement des organes concernés, lui-même lié aux variations climatiques saisonnières. Pour leur part, les éléments minéraux sont retrouvés en concentration plus importante dans le phloème que dans le xylème. Les organes-puits qui transpirent peu, comme les méristèmes, les fruits et les racines, peuvent ainsi obtenir les éléments inorganiques nécessaires au maintien de leur activité métabolique, généralement très élevée. L'ion K^+ , dont la concentration est d'environ 0,05 M, est l'élément minéral le plus abondant du phloème ; son importance au niveau de certains mécanismes associés à la translocation expliquerait cette abondance (voir 2.3).

Par ailleurs, plusieurs solutés sont retrouvés dans les tubes criblés en quantité très faible. Des acides organiques, des vitamines, des alcaloïdes et de l'ATP ont été détectés chez plusieurs espèces. Aussi, des enzymes ont été isolées à quelques reprises, quoique dans ce cas, le métabolisme apparemment peu actif des ETC laisse supposer la possibilité d'une contamination des exudats récoltés à partir de cellules de l'écorce adjacentes au phloème. Enfin, à l'exception de l'éthylène, des régulateurs de croissance naturels de toutes les classes connues ont été identifiés dans les tubes criblés. De même, des régulateurs de croissance synthétiques appliqués aux feuilles ont été détectés ultérieurement dans les cellules du phloème. L'importance de la translocation des régulateurs de croissance d'un organe à l'autre est sans doute nécessaire au bon développement de la plante ; la quantité de données disponibles à ce sujet demeure toutefois négligeable.

2.2. Le transport intercellulaire des assimilats dans la feuille

Avant leur translocation vers un organe-puits, les assimilats produits dans les cellules du mésophylle doivent être transportés latéralement vers les cellules du phloème. D'abord, ils circulent d'une cellule mésophyllienne à l'autre ; ensuite, ils sont transférés aux cellules du phloème.

• **Le transport des assimilats entre les cellules du mésophylle.** Bien que la route empruntée par les photo-assimilats ait longtemps été matière à controverse, un

consensus semble établi autour d'une migration symplastique (ou intracytoplasmique) de ces produits photosynthétiques dans les cellules du mésophylle. Münch, en 1930, proposait déjà un tel type de migration, appuyant son assertion sur la présence de nombreux plasmodesmes entre les cellules foliaires, qui établissaient un continuum entre ces cellules, et une route potentielle pour les photosynthétats. Des études ultérieures ont d'ailleurs mis en évidence l'existence d'échanges symplastiques très actifs entre les cellules du mésophylle, notamment chez le maïs. Néanmoins, il convient de noter que les données disponibles sur le sujet demeurent peu étoffées. Bien qu'un consensus semble établi quant à une migration symplastique des solutés d'une cellule mésophyllienne à l'autre, il faut garder à l'esprit que le milieu apoplastique (ou extracellulaire) forme un continuum aqueux, qui constitue une route alternative potentielle pour le transport des assimilats entre ces cellules.

• **Le transport des assimilats des cellules du mésophylle au phloème.** Si un consensus semble établi au sujet d'une migration symplastique des photo-assimilats entre les cellules du mésophylle, la controverse persiste au sujet de leur migration entre ces cellules et celles du phloème. D'une part, certains proposent un cheminement mixte des solutés. Selon cette hypothèse, une sécrétion active des assimilats dans le milieu apoplastique adjacent aux cellules du phloème surviendrait à la suite du cheminement symplastique suivi par ces produits dans les cellules du mésophylle. Ainsi, les photo-assimilats entreraient dans le phloème à partir du milieu apoplastique, par l'intermédiaire de transporteurs spécifiques ; la figure 9.5 schématise cette hypothèse. D'autre part, un cheminement exclusivement symplastique est proposé pour les photo-assimilats. Les tenants de cette hypothèse s'appuient essentiellement sur des données anatomiques relatives à la fréquence et à l'agencement des plasmodesmes. Ainsi, chez certains genres, comme le peuplier et le frêne, l'agencement des plasmodesmes, retrouvés en quantité importante entre les cellules compagnes et les cellules du mésophylle, pourrait expliquer une migration intracellulaire des photo-assimilats, du lieu de leur synthèse aux cellules du phloème. Toutefois, certains points demeurent obscurs au sujet de cette seconde alternative. Lors de l'arrivée des solutés, les plasmodesmes sont-ils ouverts ? Ceux-ci ont-ils un pouvoir sélectif, propice à l'entrée préférentielle du saccharose dans le phloème ? Et surtout, peuvent-ils engendrer un gradient osmotique de part et d'autre de la membrane plasmique, un phénomène inhérent à l'accumulation du saccharose dans le phloème ? Ces interrogations majeures, liées aux conclusions de travaux qui démontraient un maintien du chargement du phloème lors d'une baisse de perméabilité des plasmodesmes provoquée par des traitements osmotiques, suggèrent un rôle physiologique restreint pour la voie exclusivement symplastique.

A l'inverse, la première hypothèse, qui propose une sécrétion des photo-assimilats dans le milieu apoplastique avant leur chargement ultérieur dans les cellules du phloème, est appuyée par diverses données anatomiques et physiologiques. Ainsi, au niveau anatomique, il convient de noter que chez certains genres, comme la fève et le maïs, le complexe *cellule compagne/élément de tube criblé* constitue une entité isolée des cellules du mésophylle, en raison d'une quantité négligeable de plasmodesmes entre ces deux groupes cellulaires. De même, les cellules de transfert retrouvées chez plusieurs espèces, qui initient leur différenciation alors que la feuille commence à exporter des sucres, sont pauvres en plasmodesmes. Enfin, les excroissances pariétales et membranaires propres à ces cellules de transfert suggèrent un lien fonctionnel entre ces cellules et le milieu apoplastique. Au niveau physiologique, des travaux ont démontré la présence de saccharose produit lors de la photosynthèse au niveau de l'apoplasme foliaire, ce qui permet de supposer l'existence d'une quelconque sécrétion de ce sucre par les cellules photosynthétiques. Aussi, il a été démontré que le

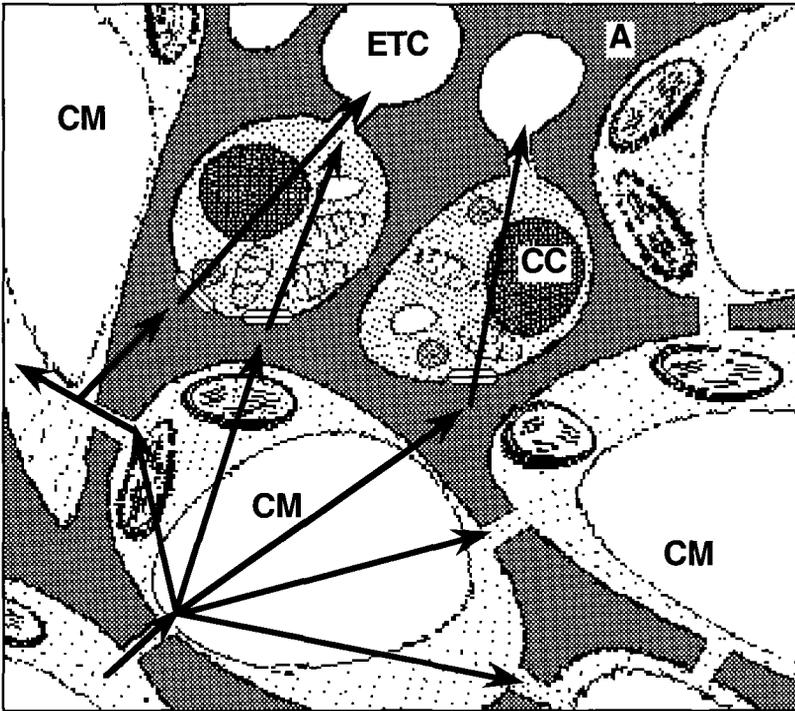


Figure 9.5. Mouvement intercellulaire des assimilats dans la feuille, selon l'hypothèse d'un chargement du phloème à partir du milieu apoplastique. Les flèches indiquent le sens de migration des assimilats ; les liens cytoplasmiques entre les cellules correspondent aux plasmodesmes ; l'entrée des assimilats dans une cellule compagne se fait par l'intermédiaire d'un transporteur spécifique. A : milieu apoplastique ; CC : cellule compagne ; CM : cellule du mésophylle ; ETC : élément de tube criblé.

traitement de tissus foliaires à l'acide p-chloromercuribenzène sulfonique (PCMBs), un agent qui cause une altération des groupements sulfhydryles protéiques, inhibe le processus de chargement du saccharose dans le phloème. De plus, cette inhibition semble spécifique au saccharose, et elle n'affecte pas les processus majeurs de la photosynthèse et de la respiration. Or, comme la membrane plasmique est imperméable au PCMBs, l'action spécifique de cet agent se situe donc probablement au niveau du milieu apoplastique. L'hypothèse d'un transport symplastique des photo-assimilats suivi d'une sécrétion apoplastique à proximité du phloème est donc favorisée jusqu'ici. Toutefois, les failles décelées dans l'hypothèse d'un transport exclusivement symplastique sont peut-être la conséquence d'un manque de connaissances au sujet de la structure et du mode de fonctionnement des plasmodesmes. Des études ultérieures modifieront peut-être cet état des connaissances.

2.3. Le chargement du phloème

Lorsque les photo-assimilats parviennent à proximité du phloème, ils y sont incorporés, puis transportés vers un organe-puits. Le processus d'inclusion des assimilats au phloème est désigné sous le terme de **chargement du phloème**. Les mécanismes fonctionnels de ce processus, à l'inverse du transport latéral des solutés, font l'objet d'un large consensus. Ainsi, il est bien établi que le chargement du phloème est un processus sélectif, où le saccharose est le principal assimilant incor-

poré aux ETC. A l'inverse, les hexoses sont presque exclus de ces cellules, ce qui laisse supposer l'implication de transporteurs spécifiques au cours du processus de chargement. Par ailleurs, ce processus est bloqué par une baisse du taux d'oxygène atmosphérique ou par des inhibiteurs de la respiration. A titre d'exemple, le taux de chargement du phloème chez le blé est réduit de plus de 50 % après quelques minutes d'anoxie. Ce fait suggère la présence de mécanismes actifs survenant lors du processus. La nécessité d'une source d'énergie lors du chargement du phloème est d'ailleurs prévisible, si l'on considère l'importante accumulation à contre-gradient de solutés dans les ETC, notamment celle du saccharose, dont la concentration y est amplifiée jusqu'à cent fois. Bien que de moindre importance, la création d'un tel gradient osmotique est aussi remarquée pour d'autres solutés, comme certains acides aminés, dont la concentration est dix fois plus élevée dans les cellules du phloème que dans celles du mésophylle.

L'intégration des diverses caractéristiques fonctionnelles mentionnées précédemment, liée au fait que le processus de chargement du phloème est influencé par le pH et les concentrations en ions K^+ et en ATP, ont permis l'élaboration d'un modèle théorique pour expliquer le processus de chargement du phloème. Ce modèle vise à expliquer les mécanismes par lesquels le saccharose et les acides aminés sont accumulés dans les ETC, en dépit de la création évidente d'un contre-gradient osmotique. Comme le démontre la figure 9.6, ce modèle, décrit en détail par Giaquinta, est basé sur le modèle général de transport membranaire proposé par Mitchell, et adapté à divers systèmes cellulaires procaryotiques et eucaryotiques. Ainsi, l'activité d'une ATPase engendrerait une extrusion active de protons (H^+) vers l'apoplaste, compensée électriquement par une entrée de cations K^+ dans le symplaste. Une baisse de pH dans le milieu apoplastique, provoquée par l'extrusion des protons, activerait alors un transporteur spécifique au saccharose, et permettrait ainsi un transport conjoint de ce sucre et de protons dans les cellules du phloème. Un mécanisme similaire expliquerait le chargement des acides aminés dans les ETC. Il est à noter que la présente hypothèse présuppose un chargement du phloème à partir de l'apoplaste ; une adaptation éventuelle de ce modèle à l'hypothèse du mouvement symplastique exclusif des assimilats demeure toutefois plausible.

Si l'emplacement du chargement du phloème est matière à controverse, les mécanismes associés à ce processus semblent donc pour leur part bien connus. Un autre fait semble aussi bien établi : le chargement des assimilats surviendrait surtout au niveau des cellules compagnes, qui ont un taux d'activité métabolique élevé. Dans ce cas, les assimilats atteindraient les tubes criblés par voie symplastique, par l'intermédiaire de plasmodesmes les liant aux cellules compagnes (figure 9.5). L'absorption active de ces assimilats au niveau même des ETC, bien qu'apparemment peu efficace, semble néanmoins possible.

2.4. Le transport des assimilats dans le phloème

Bien que l'étude morphologique du phloème soit assortie de difficultés techniques considérables (voir paragraphe 1), plusieurs théories ont été proposées pour expliquer le transport des assimilats dans les cellules du phloème, du lieu de leur chargement dans l'organe-source à celui de leur déchargement dans l'organe-puits. Dès 1885, le botaniste néerlandais Hugo de Vries proposait un modèle de translocation basé sur des phénomènes actifs. Selon sa théorie, les solutés, en diffusion dans les ETC, seraient accélérés d'une extrémité à l'autre de la cellule de transport par l'action de la cyclose, puis transportés aux autres cellules par transport actif. Bien que

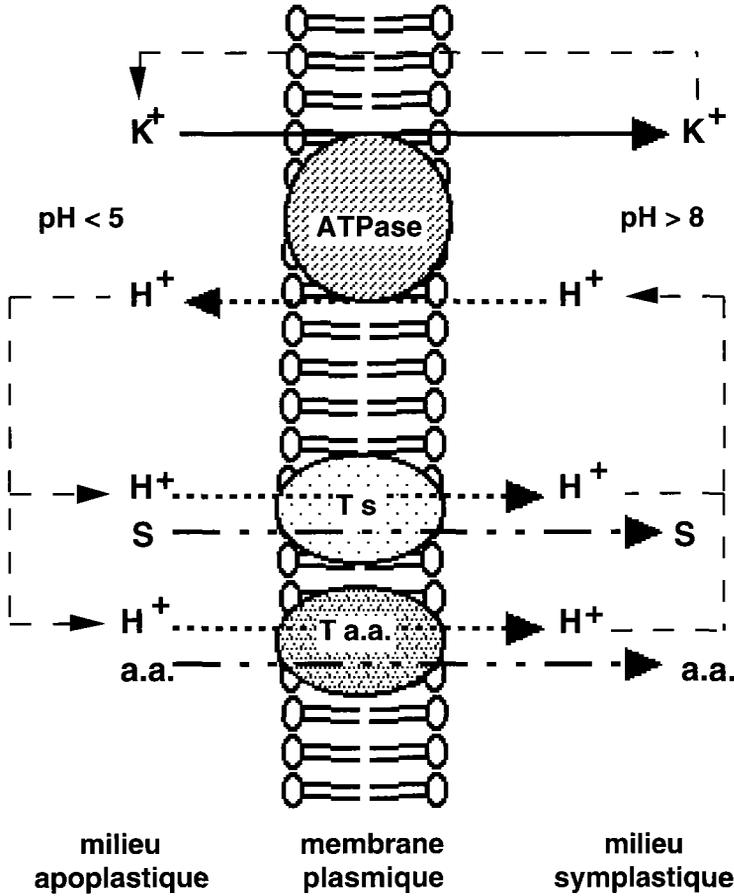


Figure 9.6. Modèle pour le chargement actif des assimilats dans le phloème. Voir le texte pour une explication du modèle ; H^+ : proton ; K^+ : cation potassium ; S : saccharose ; T.a.a. : transporteur d'acides aminés , T.s. : transporteur du saccharose

ce modèle soit sans doute applicable à un processus comme celui du transport des assimilats entre les cellules du mésophylle, il n'explique pas bien le processus de translocation qui survient dans le phloème. D'abord, la cyclose est négligeable dans les ETC ; ensuite, le processus de diffusion ne pourrait expliquer la vitesse élevée de la translocation dans le phloème, qui atteint régulièrement 100 cm/h. Quoiqu'il en soit, plusieurs autres hypothèses ont été émises pour expliquer le processus de la translocation ; celle de Münch demeure à ce jour la plus largement acceptée.

• **L'hypothèse d'un écoulement en masse des assimilats.** L'hypothèse d'un écoulement en masse des solutés, proposée par Münch vers 1930, explique le phénomène de translocation d'une manière purement physique. Basée sur le fait qu'un gradient de pression de turgescence semble être continuellement maintenu dans le phloème entre la source et le puits, ce modèle stipule que les solutés et l'eau présents dans les ETC sont déplacés en masse, passivement, dans le sens du gradient de pression mentionné plus haut. Les concepts associés à cette hypothèse peuvent être visualisés en considérant un montage de laboratoire simple (figure 9.7A). Deux réservoirs semi-perméables, R_s et R_p , communiquent entre eux par l'intermédiaire d'un tube de verre, TV. Une solution riche en sucres est alors placée dans le réservoir R_s (le réservoir-source), et une solution pauvre en sucres dans le réservoir

voir Rp (le réservoir-puits). Si les deux réservoirs sont immergés dans un bain d'eau pure (RE), de l'eau du bain entrera par osmose dans le réservoir-source, qui est riche en sucres. Comme celui-ci est relié au réservoir-puits et que le montage constitue un système fermé, l'entrée d'eau dans le premier provoquera un courant de masse de la solution sucrée du réservoir-source dans le tube de verre, en direction du réservoir-puits, duquel de l'eau sera alors expulsée. Ce cycle se terminera à l'instant où un équilibre sera atteint entre les deux réservoirs semi-perméables, c'est-à-dire jusqu'au moment où les concentrations en sucres seront identiques dans les deux réservoirs.

En adaptant ce modèle au système végétal (figure 9.7.B), Münch a attribué le rôle du réservoir-source à un organe-source quelconque, et celui du réservoir-puits à un organe-puits. A la figure 9.7.B, l'organe-source correspond à une feuille parvenue à maturité, qui exporte des assimilats vers un organe-puits, une feuille en développement. Le phloème correspond quant à lui au tube de verre du modèle, alors que le

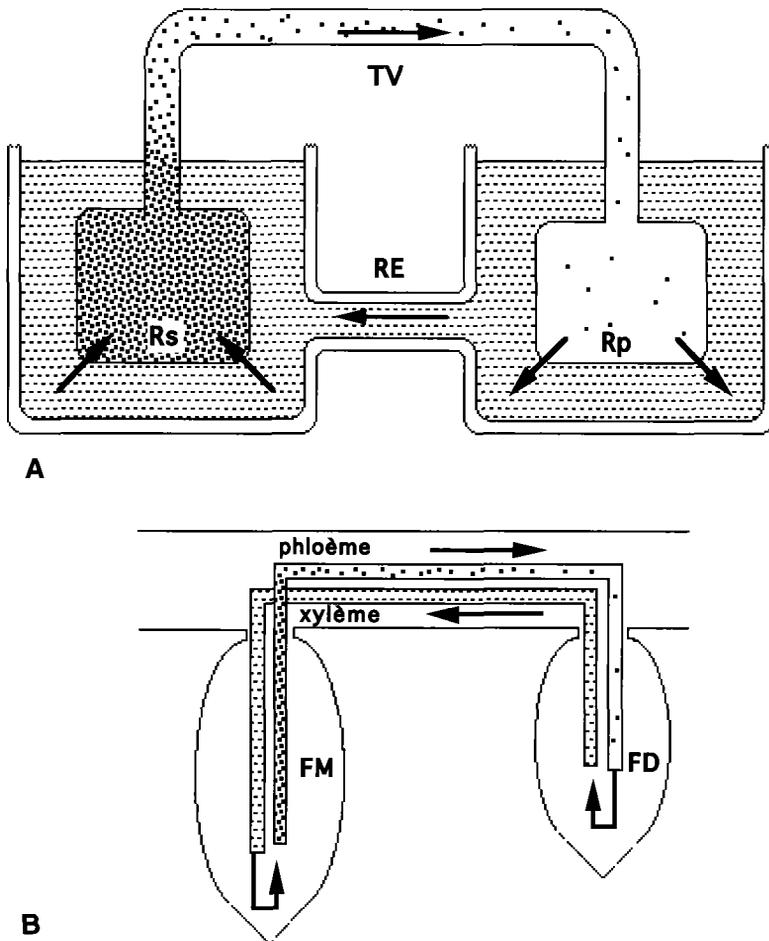


Figure 9.7. Illustration du modèle de Münch, pour l'hypothèse d'un écoulement en masse des solutés dans le phloème. **A.** Modèle de laboratoire. **B.** Modèle adapté à la plante. Voir le texte pour une explication du modèle ; les flèches indiquent le mouvement de l'eau ; FD : feuille en développement ; FM : feuille parvenue à maturité ; RE : réservoir d'eau ; Rp : réservoir-puits ; Rs : réservoir-source ; TV : tube de verre.

réservoir d'eau correspondrait aux tissus du xylème, qui fourniraient l'eau nécessaire à l'écoulement en masse des solutés dans le phloème. Enfin, à la différence du montage de laboratoire, la plante croît dans un système ouvert, où des assimilats sont constamment amenés à la source et utilisés au niveau du puits. En conséquence, le gradient de turgescence produit dans la plante demeure toujours présent, ce qui permet le maintien d'un mouvement de masse continu.

Plusieurs évidences expérimentales tendent à appuyer l'hypothèse d'un tel écoulement en masse des solutés. D'abord, l'existence d'une pression positive dans le phloème a été démontrée chez plusieurs espèces, et s'établirait en moyenne à 3 MPa, ce qui permettrait d'ailleurs une vitesse de translocation de l'ordre de celles déterminées expérimentalement, qui sont de quelques dizaines de centimètres par heure. Une extraction des sucres de certains arbres à partir du phloème constitue d'ailleurs un exemple éloquent de l'existence d'une pression positive considérable dans ce tissu. Par exemple, une entaille effectuée dans l'écorce d'un palmier permet de récolter de la sève élaborée pendant plusieurs mois. Ainsi, des milliers de litres de sève peuvent être récoltés, sans baisse significative du taux de solutés. L'hypothèse d'un mouvement de masse est fortement renforcée dans ce cas. Par ailleurs, la présence d'un gradient osmotique, nécessaire à l'établissement du gradient de pression de turgescence supposé dans l'hypothèse, a été vérifiée. A ce sujet, il convient de mentionner que la concentration en sucres dans le phloème d'une feuille parvenue à maturité, un organe exportateur, est environ deux fois supérieure à celle du phloème d'une racine, un organe-puits. Enfin, un autre argument appuie l'hypothèse de Münch : une défoliation marquée entraîne une baisse significative du gradient de turgescence et un ralentissement important de la translocation chez plusieurs plantes. Ce fait laisse entrevoir l'importance d'organes-sources pour la création de ce gradient, tout en appuyant la nature passive du phénomène de la translocation dans les cellules du phloème. Toutefois, il est à noter qu'en dépit de ces arguments en faveur du modèle de Münch, aucune corrélation rigoureuse n'a été réalisée entre, d'une part, les vitesses de translocation et les pressions mesurées et, d'autre part, la capacité physique des ETC à les supporter. En d'autres termes, il faudra déterminer si le faible diamètre de ces cellules, variable selon les tissus et les espèces, permet aux solutés de se mouvoir aux fortes vitesses observées, et selon les intensités de pression exercées dans le phloème. Si les ETC des cucurbitacées, qui ont un diamètre pouvant atteindre 10 μm , semblent aptes à permettre de telles vitesses de translocation, qu'en est-il pour les cellules criblées des gymnospermes, dont le diamètre des pores est extrêmement réduit ? Et l'obstruction potentielle des pores au niveau des plages criblées, par des éléments cytoplasmiques ou des dépôts de callose, peut-elle engendrer une diminution significative du taux de translocation ? La résolution des problèmes techniques liés à l'étude *in vivo* d'ETC intacts demeure un préalable à l'obtention de données concluantes au sujet des mécanismes fondamentaux liés à la translocation des solutés dans ce tissu fragile qu'est le phloème.

Outre les interrogations soulevées précédemment, certaines données expérimentales semblent contredire l'hypothèse d'un écoulement en masse des solutés dans le phloème. D'abord, des travaux faisant appel à l'utilisation de marqueurs radioactifs ont mis en évidence l'établissement d'un mouvement bidirectionnel simultanément des assimilats. Ce fait contredit le modèle de Münch qui, en supposant l'établissement d'un gradient osmotique dans les tubes criblés, impose implicitement l'idée d'un mouvement unidirectionnel des solutés. Toutefois, ces travaux ont été réalisés à l'échelle tissulaire, et non à l'échelle cellulaire. Deux tubes criblés voisins pourraient transporter des solutés dans des directions opposées sans pour autant contredire le modèle de Münch. L'étude *in vivo* d'ETC intacts apparaît une fois de plus nécessaire. Par

ailleurs, l'état passif du mécanisme de la translocation, tel que proposé par l'hypothèse d'un écoulement en masse des solutés, semble infirmé par des travaux effectués au sujet de la respiration des ETC. Bien qu'il soit généralement admis que ces cellules ont une activité métabolique restreinte, elles semblent dans certains cas caractérisées par un taux respiratoire élevé. Aussi, une concentration en ATP de l'ordre de 0,4 mM est retrouvée dans ces cellules, et ce tout au long des tubes criblés, à l'inverse du saccharose, dont la concentration varie de l'organe-source à l'organe-puits. De plus, des inhibiteurs de la respiration, comme le cyanure, semblent provoquer une baisse du taux de translocation. Toutes ces données laissent supposer un mécanisme énergétique impliqué au cours du processus de translocation, ce qui va à l'encontre du modèle de Münch. Toutefois, la baisse du taux de translocation par les inhibiteurs de la respiration est peut-être associée à des bris cellulaires ou encore à une inhibition des processus actifs de chargement et de déchargement, plutôt qu'à un blocage direct du mouvement des assimilats. De même, le taux de respiration élevé dans les ETC est peut-être lié à un phénomène indépendant de la translocation, ou encore à un mécanisme complémentaire. Par exemple, une absorption active des solutés lors de leur transport dans les cellules du phloème pourrait survenir, et ainsi favoriser la création du gradient osmotique proposé par le modèle de Münch.

Quoi qu'il en soit, l'hypothèse d'un écoulement en masse des solutés dans le phloème demeure plausible. Néanmoins, plusieurs interrogations demeurent sans réponse, ce qui a favorisé l'émergence d'hypothèses alternatives.

• **L'hypothèse d'une translocation électro-osmotique des assimilats.** Devant l'évidence d'une obstruction apparente des pores dans les ETC, qui semblent remplis de matériaux divers, une hypothèse complémentaire à celle de Münch a été avancée par D.C. Spanner pour expliquer la translocation des assimilats dans le phloème. Faisant appel à un processus d'électro-osmose, cette hypothèse suppose un mouvement d'ions K^+ le long d'un gradient électrique. Ce gradient, jumelé à la présence des protéines-P, chargées négativement et situées dans les pores des ETC, provoquerait une entrée active des ions K^+ dans ces pores, conjuguée à un mouvement de l'eau et des solutés. La force motrice nécessaire à ces mouvements proviendrait donc du matériel chargé présent dans les pores, qui exercerait une force d'attraction sur la solution environnante, dans la mesure où une différence de potentiel serait maintenue de part et d'autre du pore. Pour sa part, le gradient électrique serait créé par l'action des cellules compagnes. Celles-ci secrèteraient des protons (H^+) d'un côté du pore, et en absorberaient de l'autre côté. Ainsi, le gradient électrique serait engendré par l'établissement d'un taux différentiel de protons de part et d'autre des pores, par une intervention active des cellules compagnes.

Le modèle électro-osmotique comporte des éléments intéressants. D'abord, il complète le modèle de Münch, par une explication du transfert des solutés d'un ETC à l'autre. Ensuite, il propose un rôle pour les protéines-P présentes dans les pores des plages criblées. Enfin, il explique la présence universelle d'une quantité importante d'ions K^+ dans le phloème. Néanmoins, en dépit de l'intérêt et de l'élégance du modèle proposé, les évidences expérimentales à l'appui de la théorie électro-osmotique demeurent peu nombreuses. L'existence d'un gradient électrique au niveau des pores des ETC, qui est à la base même de ce modèle, n'a d'ailleurs pas été démontrée.

Il importe donc de garder à l'esprit que l'intégration de données associées à plusieurs mécanismes est peut-être à la base d'une compréhension globale du processus de translocation.

2.5. Le déchargement du phloème

A leur arrivée à proximité d'un organe-puits, les assimilats transloqués dans les ETC sont transférés aux cellules de cet organe, où ils sont métabolisés ou mis en réserve. Ce processus de transfert, appelé **déchargement du phloème**, a fait l'objet jusqu'ici d'un nombre limité d'études ; toutefois, des hypothèses ont été avancées pour expliquer les mécanismes qui lui sont associés. Des évidences expérimentales appuient trois de ces hypothèses, qui diffèrent principalement au sujet de la nature symplastique ou apoplastique du processus.

• **Un déchargement apoplastique des assimilats.** L'hypothèse la plus répandue au sujet du déchargement du phloème suppose une sortie des assimilats dans le milieu apoplastique. Les ETC, toujours turgides en raison de leur forte teneur en saccharose, occasionneraient une sortie passive de ce sucre dans l'apoplasme tout au long du tube criblé, mais le réabsorberaient aussitôt. Ainsi, l'affinité élevée des ETC pour le saccharose empêcherait un déchargement spontané des assimilats au cours de leur migration. Au niveau du puits, le saccharose libéré serait toutefois dégradé par l'activité d'une enzyme, l'invertase acide (figure 9.8). Les hexoses produits, le glucose et le fructose, ne pouvant être récupérés par les ETC en raison d'une affinité spécifique négligeable de ces cellules pour ces monosaccharides, seraient alors absorbés activement par les cellules parenchymateuses de l'organe-puits. Par conséquent, une baisse du potentiel hydrique serait engendrée dans les ETC situés à proximité de l'organe-puits, ce qui favoriserait le maintien du gradient de turgescence observé dans les tubes criblés entre la source et le puits. Ce phénomène, désigné sous le terme d'**effet-puits**, serait causé dans ce cas par l'activité de l'invertase acide.

Des évidences expérimentales appuient cette hypothèse d'un déchargement passif des assimilats dans l'apoplasme. Par exemple, l'obtention de nutriments par les jeunes embryons est permise par un déchargement préalable des assimilats dans l'apoplasme de leurs cotylédons. L'absence de connexions symplastiques entre la plante-mère et l'embryon, deux organismes distincts, explique un tel état de fait. Toutefois, la présence d'assimilats dans le milieu apoplastique n'a pu être démon-

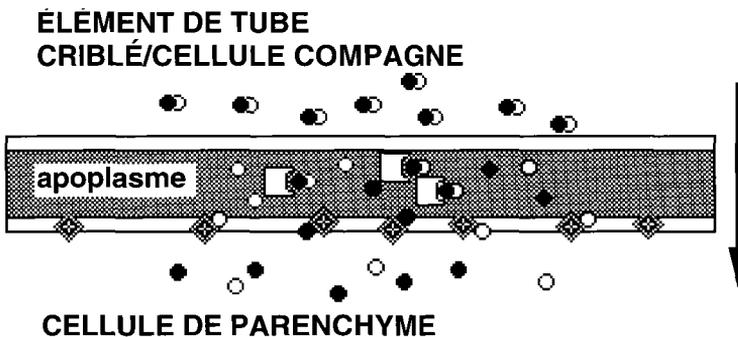


Figure 9.8. Modèle pour l'hypothèse d'un déchargement apoplastique des assimilats. Le saccharose (●○) présent dans le complexe élément de tube criblé/cellule compagne est déchargé dans le milieu apoplastique, où il est dégradé en fructose (○) et en glucose (●) par l'activité d'une enzyme, l'invertase acide (□). Le fructose et le glucose sont alors absorbés par des cellules de parenchyme de l'organe-puits, par l'intermédiaire de transporteurs spécifiques (◇). La flèche représente le sens du mouvement du saccharose.

trée dans plusieurs cas, notamment au niveau des apex racinaires chez certaines espèces. De telles constatations ont favorisé l'émergence d'hypothèses proposant une voie symplastique pour le déchargement des assimilats.

• **Un déchargement symplastique des assimilats.** Deux hypothèses principales ont été émises au sujet d'un déchargement symplastique des assimilats (figure 9.9). Bien qu'elles supposent toutes deux un transfert intercellulaire des solutés au niveau des plasmodesmes, ces deux hypothèses diffèrent considérablement. La première propose un transfert des solutés au niveau de la fraction cytoplasmique des plasmodesmes (figure 9.9.A). Dans ce cas, le desmotubule, s'il est présent, demeurerait fermé, ce qui permettrait aux solutés de traverser du symplasme d'un ETC ou d'une cellule compagne à celui d'une cellule de parenchyme vasculaire. A ce niveau, une enzyme, l'invertase alcaline, causerait une dégradation du saccharose ; le glucose et le fructose qui en résulteraient seraient alors utilisés par la cellule de parenchyme, ou distribués vers des cellules adjacentes. La dégradation du saccharose causerait un nouvel appel de solutés ; l'effet-puits serait dans ce cas causé par l'activité de l'invertase alcaline. La seconde hypothèse suppose quant à elle un transfert des solutés à travers le desmotubule des plasmodesmes (figure 9.9.B). Dans ce cas, les solutés seraient transportés du réticulum endoplasmique (RE) d'un ETC ou d'une cellule compagne à celui d'une cellule de parenchyme. A ce niveau, des vésicules du RE transporteraiient les solutés dans la vacuole de la cellule, où ils seraient accumulés. Cette inclusion des solutés dans la vacuole causerait un appel de saccharose dans le symplasme, jusqu'à ce qu'il y ait saturation de la vacuole ; l'effet-puits serait causé dans ce cas par une compartimentation du trajet suivi par les assimilats.

Par ailleurs, comme c'est le cas pour l'hypothèse d'un déchargement apoplastique des assimilats, les deux hypothèses associées aux mécanismes décrits plus haut semblent survenir dans certains cas. Ainsi, un déchargement intercytoplasmique et une transformation subséquente des solutés surviendraient dans les cas où l'organe-puits correspond à un organe de réserve. A ce sujet, divers travaux ont démontré la conversion du saccharose en précurseurs de l'amidon dans les cellules de parenchyme vasculaire associées à ces organes. L'accumulation d'amidon, un sucre sans effet sur la pression osmotique, permettrait le maintien d'un faible potentiel osmotique, propice à la translocation des solutés vers l'organe où il est formé. Quant à elle, l'hypothèse d'un déchargement des solutés au niveau des desmotubules est appuyée par des données expérimentales, selon lesquelles, dans certains cas, le saccharose ne serait pas dégradé lors de son transfert du complexe ETC/cellule compagne aux cellules de parenchyme. Ce maintien de l'intégrité du saccharose, probablement permis par son isolement de l'enzyme invertase, laisse supposer une compartimentation du trajet suivi par ce sucre.

3. LA RÉPARTITION DES ASSIMILATS DANS LA PLANTE

Si le phloème constitue un système biophysique efficace pour la translocation des solutés, ses activités doivent aussi être synchronisées avec le développement global de la plante. En d'autres termes, les solutés doivent être transportés aux bons organes aux moments opportuns. Par exemple, le développement d'un fruit sera complété dans la mesure où des solutés y seront accumulés lors de son développement ; de même, l'accumulation de réserves dans un tubercule sera utile si ces réserves sont distribuées à des organes en croissance au moment opportun. Ces phénomènes

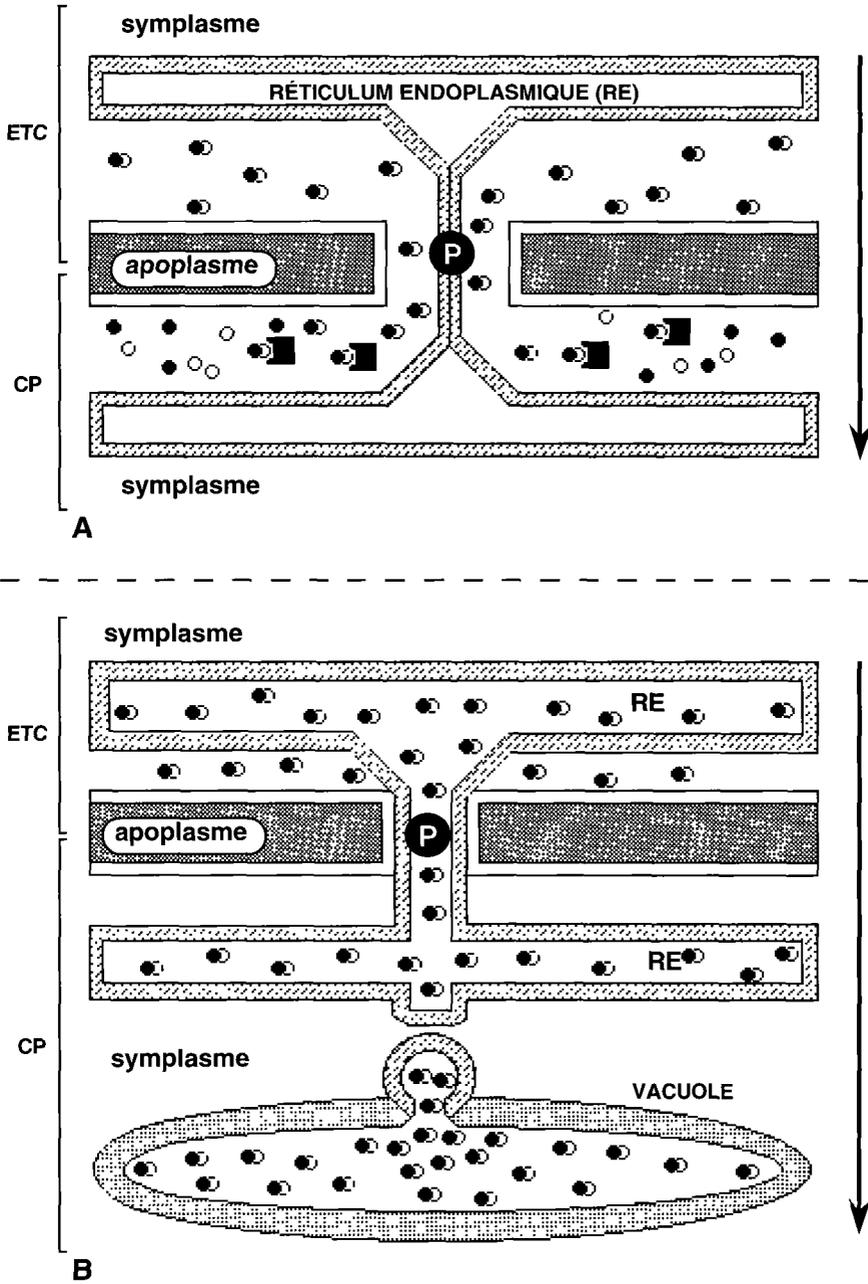


Figure 9.9. Deux modèles pour l'hypothèse d'un déchargement symplastique des assimilats par l'intermédiaire des plasmodesmes (P). **A.** Le saccharose passe du cytoplasme d'une cellule du complexe cellule compagne/élément de tube criblé (CC/ETC) à celui d'une cellule de parenchyme (CP) par l'annulus d'un plasmodesme. Dans le cytoplasme de la cellule de parenchyme, une invertase alcaline (■) dégrade le saccharose (●●) en monosaccharides, le fructose (○) et le glucose (●), qui sont utilisés ou transportés vers d'autres cellules de l'organe-puits. **B.** Le saccharose passe du réticulum endoplasmique (RE) d'une cellule du complexe CC/ETC à celui d'une cellule de parenchyme par l'intermédiaire du desmotubule d'un plasmodesme. Dans ce cas, le saccharose est transporté dans la vacuole, sans être dégradé. Les flèches indiquent le sens de migration des solutés.

d'attribution spatio-temporelle des solutés par l'intermédiaire du phloème constituent le processus de **répartition des assimilats**. Il est régi par des règles qui déterminent la route des solutés au cours du développement global de la plante. Déterminées empiriquement, ces règles sont quant à elles le résultat d'influences diverses subies par la plante au cours de son cycle vital.

3.1. Les règles de répartition

De nombreuses études relatives au mouvement des solutés dans le phloème ont permis d'établir des règles quant à leur répartition dans les divers organes chez les plantes vasculaires. Globalement, ces règles déterminent la direction prise par les assimilats à un instant donné. Elles constituent ainsi le cadre relationnel unissant les organes-sources aux divers organes-puits.

- *Règle 1. Les solutés se déplacent des organes-sources aux organes-puits.* A l'inverse du xylème, où le mouvement de l'eau est déterminé par un processus purement physique, le mouvement des solutés dans le phloème est régi par des relations dynamiques établies entre les divers tissus et organes. Par conséquent, un trafic complexe des solutés est engendré par la multitude de composés et de tissus impliqués. Le mouvement des solutés dans le phloème est donc multidirectionnel, à l'inverse du xylème, où il est essentiellement unidirectionnel. En outre, la complexité du réseau relationnel formé entre les différents organes est amplifiée par la nature relative des concepts de source et de puits. Ainsi, un organe photosynthétique, généralement considéré comme un organe-source, peut être un organe-puits quant à ses besoins en métabolites spécifiques.

- *Règle 2. La migration des solutés d'un organe à l'autre tend à être minimale.* Bien que le phloème ait le potentiel de transporter des solutés sur des distances importantes, les assimilats produits dans un organe-source sont généralement distribués aux organes-puits les plus rapprochés. Par exemple, les feuilles âgées alimentent surtout les racines ; de même, les feuilles qui parviennent à maturité alimentent les plus jeunes feuilles et les apex caulinaires. Cette règle est déterminée en grande partie par l'agencement anatomique des connexions vasculaires, établi lors du développement morphogénétique de la plante.

- *Règle 3. La distribution des solutés est fonction de la vigueur relative des organes-puits.* Une hiérarchie spontanée est établie entre les divers puits de la plante. En d'autres termes, certains puits attirent plus fortement les assimilats, et en reçoivent ainsi une part plus importante. Par exemple, la croissance des apex caulinaires est favorisée au détriment de celle des apex racinaires ; de même, les fruits et les graines obtiennent une quantité relative en assimilats plus importante que les organes végétatifs.

- *Règle 4. La répartition des solutés est un processus dynamique en constante évolution.* Un réarrangement quelconque des relations entre les organes entraîne une réorganisation du trafic des solutés. Par exemple, une feuille en croissance active devient exportatrice lorsqu'elle atteint environ 50 % de sa taille maximale. De même, l'apparition d'organes reproducteurs ou la disparition d'organes sénescents provoquent un réarrangement considérable du trafic des solutés. A ce sujet, il importe de souligner le renversement hiérarchique établi entre les puits lors du passage de la fleur au fruit au cours du processus de reproduction. Au stade floral, les racines et les jeunes feuilles sont favorisées au détriment des fleurs, alors qu'ulté-

rieurement, ils obtiennent peu de solutés, à l'avantage du fruit en développement. En outre, cette règle de répartition, régie par le programme morphogénétique de la plante et subordonnée aux règles 1, 2 et 3, peut être provoquée artificiellement, notamment par l'élimination d'organes. Par exemple, la coupe d'une feuille parvenue à maturité entraîne un changement d'orientation des solutés en provenance des feuilles plus âgées, qui augmentent significativement leur contribution nutritionnelle aux jeunes feuilles et aux apex caulinaires.

- *Règle 5. Les solutés sont régulièrement redistribués entre les différents organes.* Selon cette règle, subordonnée, comme la règle 4, aux règles 1, 2 et 3, des processus de **mobilisation** et de **remobilisation** des solutés surviennent au cours du développement de la plante. Le processus de mobilisation survient, notamment, lorsque des solutés mis en réserve sont distribués à des organes en croissance active. Pour sa part, le processus de remobilisation est associé aux organes sénescents, qui exportent leurs métabolites en direction des organes plus jeunes. L'accumulation de composés azotés dans le phloème à la fin de la saison de croissance est d'ailleurs expliquée par ce processus.

3.2. Les points de contrôle de la répartition

Les règles de répartition énoncées précédemment ont permis l'élucidation des relations fonctionnelles établies entre les divers organes d'une plante au sujet de la translocation des assimilats. Mais sur quoi s'appuient ces règles ? Quels sont les facteurs qui en induisent l'établissement ? L'obtention de réponses précises à ces questions nécessitera encore de nombreux travaux. Des interactions impliquant de nombreux facteurs semblent être à la base du contrôle de la répartition. Mais si la compréhension globale de ce contrôle demeure incomplète, plusieurs facteurs lui étant associés ont toutefois été identifiés (figure 9.10).

Au niveau de la source, le processus photosynthétique influence fortement la répartition, notamment par son influence au niveau de l'allocation des produits primaires. Ainsi, les taux relatifs du saccharose et de l'amidon, qui sont déterminés par des processus de régulation très complexes, sont directement liés à la quantité de saccharose disponible pour la translocation. Cette disponibilité en saccharose est aussi liée à l'attribution des produits carbonés à d'autres sentiers métaboliques, comme la synthèse du malate, un acide organique impliqué dans plusieurs processus physiologiques. En outre, le taux métabolique et le stade de développement de l'organe-source semblent avoir une influence sur le processus de répartition. Le premier facteur est sans doute lié à l'implication de l'organe-source pour l'apport d'énergie au système de chargement : le second est probablement associé aux capacités photosynthétiques de l'organe, ainsi qu'à ses diverses relations intertissulaires.

Le phloème, unité fonctionnelle de base du processus de translocation, semble avoir pour sa part une influence restreinte sur le processus de répartition. Ce fait peut être expliqué en partie par la nature apparemment passive du processus impliqué au niveau de ce tissu, telle que prédite par l'hypothèse de Münch. Toutefois, des caractéristiques anatomiques spécifiques du tissu, comme la taille des pores de ses ETC, pourrait être un facteur de contrôle, notamment au niveau de la cohésion du gradient osmotique dans le phloème.

L'influence du puits est quant à elle d'une importance majeure pour la répartition des assimilats. Sa capacité volumique et sa localisation influencent directement ce

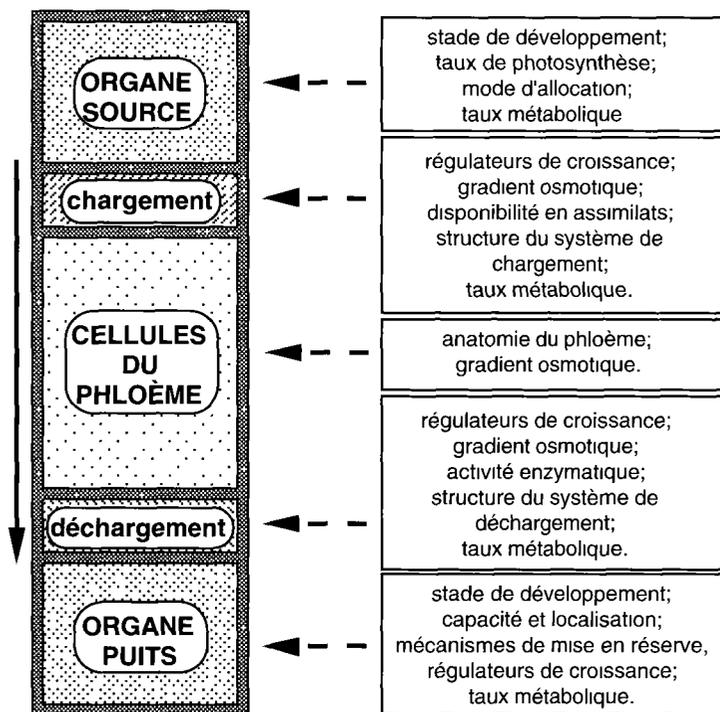


Figure 9.10. Facteurs et points de contrôle du processus de répartition. Les cinq points de contrôle de répartition des assimilats, qui correspondent aux principaux sites impliqués dans le processus de translocation, sont sujets à des influences diverses, exercées par plusieurs facteurs de contrôle. La flèche verticale indique le sens de migration des assimilats.

processus, car ils déterminent sa vigueur relative, et par conséquent sa position dans la hiérarchie des puits. L'activité métabolique et les mécanismes de mise en réserve influencent aussi grandement le processus. L'utilisation rapide des assimilats, ou leur compartimentation dans des organites spécifiques, contribuent à diminuer le potentiel osmotique à proximité du puits, ce qui crée un appel de solutés. De plus, le stade de développement et les régulateurs de croissance ont un rôle à jouer sur la répartition, lié à leur implication sur les processus de croissance cellulaire, qui déterminent quant à eux les besoins nutritifs des cellules du puits.

Enfin, les systèmes moléculaires activés lors des processus de chargement et de déchargement du phloème complètent la liste des sites impliqués dans le contrôle du processus de répartition. L'activité de ces systèmes est directement liée aux taux métaboliques des cellules impliquées. De même, la quantité d'assimilats disponibles et l'intensité du gradient osmotique dans le phloème sont des facteurs qui semblent liés à l'intensité des processus de chargement et de déchargement, tout comme la présence de certains régulateurs de croissance. Dans le dernier cas, il convient de noter que l'acide abscissique aurait une influence majeure lors du déchargement des assimilats, en provoquant une dépolarisation des membranes dans les ETC. Cette action de l'acide abscissique causerait une baisse du gradient protonique de part et d'autre des membranes, ce qui favoriserait le déchargement par une sortie accrue du saccharose dans le milieu apoplastique.

En bref, le processus de répartition des assimilats est un phénomène morphogénétique et physiologique complexe, qui est le résultat d'interactions nombreuses aux

divers sites associés à la translocation. Bien que plusieurs facteurs de contrôle de la répartition aient été identifiés jusqu'ici, de nombreux travaux demeurent nécessaires pour l'acquisition d'une connaissance globale du processus. Des études au sujet des facteurs environnementaux, souvent liés à l'induction de processus morphogénétiques et physiologiques, devront aussi être effectuées.

4. LES EFFETS DU MILIEU SUR LA TRANSLOCATION

Plusieurs facteurs environnementaux semblent avoir une influence sur la translocation des assimilats. Les facteurs d'influence indirects sont évidemment nombreux. Par exemple, une absence de lumière, qui provoquera une baisse marquée de la photosynthèse, entraînera une diminution du taux de photo-assimilats retrouvés dans le phloème. De même, certaines carences minérales, qui causeront une diminution globale du taux métabolique de la plante, provoqueront éventuellement un ralentissement de la translocation. Toutefois, plusieurs études ont mis en évidence l'existence d'influences directes de certains facteurs environnementaux sur le processus de translocation. Les principaux de ces facteurs sont la température et la teneur en oxygène ; d'autres facteurs semblent aussi impliqués dans la régulation du processus.

4.1. L'effet de la température

Les composantes associées aux phénomènes actifs du processus de translocation ont une activité optimale à des températures voisines de 25 °C. Au-delà de 40 °C, une dénaturation des molécules impliquées provoque une inhibition irréversible du processus. Des températures basses causent pour leur part une diminution graduelle de l'activité enzymatique aux sites de transport actif.

Par ailleurs, les températures extrêmes ont une influence marquée sur le transport des assimilats dans les ETC. Des températures élevées causent généralement une diminution de la translocation dans ces cellules. A ce sujet, des travaux ont démontré que les pores d'ETC soumis à des températures d'environ 40 °C deviennent obstrués par une accumulation de callose. Ainsi, une altération du processus de translocation est causée, dans ce cas, par une modification structurale des éléments conducteurs, elle-même liée à un mécanisme de protection (voir 1.1). En outre, de basses températures causent une diminution marquée du transport des solutés dans les ETC chez de nombreuses espèces. La grande majorité des dicotylédones appartiennent à ce groupe de plantes, dites **sensibles au froid**. Dans ce cas, des températures d'environ 10 °C causent une augmentation de la viscosité de la sève, ce qui provoque un ralentissement du taux de translocation. Des températures plus basses induisent des réarrangements intracellulaires, qui conduisent à un blocage des pores. Les dépôts de callose et de protéines-P à l'origine de cette obturation provoquent finalement un arrêt complet du transport des solutés. Chez la plupart des monocotylédones et chez les gymnospermes, des plantes **résistantes au froid**, une baisse rapide de température cause une augmentation de la viscosité de la sève, ce qui entraîne une diminution subite du taux de translocation. Après une ou deux heures, ce taux est toutefois rétabli, et le processus de translocation est maintenu, même à des températures voisines du point de congélation. Ainsi, aucune altération structurale ne semble survenir dans les ETC de ces plantes ; seule la viscosité de la sève semble varier et engendrer une baisse temporaire du taux de translocation. A

ce sujet, l'absence fréquente de protéines-P chez ces plantes est à souligner. La mise en évidence d'un rôle déterminant pour ces métabolites lors de l'obturation des pores des ETC chez les plantes sensibles est donc prévisible. Enfin, il convient de noter l'effet des températures inférieures à 0 °C, qui provoquent un arrêt irréversible de la translocation dans les ETC touchés. Cette perte de fonction, qui survient chez les plantes résistantes comme chez les plantes sensibles, est due à une dislocation des tubes criblés, causée par le bris des ETC.

4.2. L'effet de l'oxygène

Un arrêt du processus respiratoire, provoqué par l'emploi d'inhibiteurs spécifiques, cause une diminution marquée du taux de translocation chez la plupart des plantes. De même, des feuilles parvenues à maturité n'exportent pas d'assimilats lorsqu'elles sont soumises à un taux en O₂ inférieur à 2 %. A l'inverse, le taux de translocation est accru par une incorporation d'ATP exogène dans les cellules du phloème. L'effet de la respiration serait donc probablement lié aux processus nécessitant un apport énergétique, comme ceux du chargement et du déchargement des ETC (voir 2.3 et 2.5). Une hypothèse généralement admise suggère que les composés inhibiteurs incorporés au phloème sont transportés aux cellules de la source ou à celles du puits, où ils causent un arrêt des processus de transfert des solutés entre ces cellules et celles du complexe ETC/cellule compagne.

En outre, bien que plusieurs évidences expérimentales semblent appuyer cette hypothèse d'une diminution du taux de translocation par une inhibition des processus de chargement et de déchargement, il demeure plausible que la respiration influence directement les cellules du phloème. A ce sujet, il convient de noter la baisse du taux de translocation remarquée dans le phloème de pétioles isolés et placés en situation d'anoxie. Un ralentissement de l'activité métabolique des cellules compagnes est peut-être à la base de cette inhibition.

4.3. Autres facteurs d'influence

Bien que peu étudiés jusqu'ici, d'autres facteurs environnementaux semblent liés au processus de translocation. C'est le cas, notamment, de la lumière, dont la qualité spectrale déterminerait l'efficacité du transport de certains métabolites. Aussi, les phénomènes de pollution causeraient un ralentissement marqué du transport des solutés. A titre d'exemple, des travaux ont fait état, chez les légumineuses, d'une inhibition du processus de chargement en présence de métaux lourds, comme le mercure et le plomb ; de même, le SO₂ provoquerait, en plus d'une baisse significative de la photosynthèse, une inhibition irréversible de ce processus de chargement. Une altération majeure des transporteurs du saccharose expliquerait probablement cet effet négatif des agents polluants. Par ailleurs, une carence en potassium, le soluté le plus abondant et le plus constant du phloème après le saccharose, provoque un ralentissement graduel de la translocation. Les sols pauvres en cet élément ne permettent d'ailleurs pas l'obtention de fruits ou d'organes de réserve parfaitement développés. Les mécanismes associés au chargement du phloème (voir la figure 9.6) expliqueraient l'importance majeure du potassium.

Certains facteurs pourtant importants au niveau de processus morphogénétiques et physiologiques divers semblent avoir pour leur part peu d'effet sur la translocation. Par exemple, l'influence de la photosynthèse quant à ce processus est limitée à la

production primaire de métabolites dans l'organe-source ; un apport externe de saccharose à des plantes gardées à l'obscurité permet un maintien du taux de translocation. De même, les régulateurs de croissance ne semblent influencer la translocation qu'indirectement. Bien qu'un apport exogène d'auxine à des plantes mutilées ait un léger effet d'attraction sur les assimilats, les concentrations endogènes des régulateurs de croissance ne semblent pas permettre un appel direct significatif des assimilats dans les organes en croissance des plantes intactes. Ces régulateurs joueraient plutôt un rôle indirect, lié à leur influence globale sur les processus de croissance cellulaire. Enfin, un stress hydrique, qui altère la plupart des fonctions essentielles de la plante, ne semble pas nuire au mouvement des assimilats dans le phloème. Ainsi, des exudats peuvent être récoltés d'une plante en situation de flétrissement généralisé. De ce fait, le processus de translocation est l'une des fonctions végétales les plus résistantes au stress hydrique. La faible teneur en eau des ETC, due à leur teneur élevée en solutés, est en partie à la base de ce maintien de l'intégrité fonctionnelle du tissu en milieu aride.

5. ASPECTS AGRONOMIQUES DE LA TRANSLOCATION

L'objet premier des disciplines agronomiques est de favoriser une optimisation de la production de biomasse récoltable à des fins agroalimentaires. De ce fait, elle vise à favoriser une accumulation optimale de matière sèche ou de certains métabolites dans des organes "utiles". Les modes d'action à envisager pour parvenir à cette fin peuvent être répartis en trois groupes distincts mais complémentaires.

- D'abord, une croissance de base adéquate des plantes est favorisée par une régie efficace des systèmes culturaux. Ainsi, une bonne fertilisation, un régime hydrique approprié, des règles sanitaires strictes et des méthodes culturales adaptées aux cultures et au milieu permettent l'obtention d'une réponse positive des plantes.
- Ensuite, le taux d'assimilats produits dans les organes-sources peut être accru en favorisant le processus de photosynthèse. A cet égard, une optimisation de l'interception solaire par les feuilles peut permettre une augmentation significative des rendements. En serre, un accroissement du taux photosynthétique peut aussi être engendré par un enrichissement adéquat du milieu en gaz carbonique.
- Enfin, un troisième mode d'action, qui vise à optimiser le processus de répartition des assimilats, permet d'envisager, dans l'avenir, des gains considérables quant à la production de produits végétaux destinés à l'alimentation. Dans ce cas, le but ultime est de permettre une accumulation de certains métabolites dans un organe d'intérêt. En d'autres termes, il s'agira d'effectuer un contrôle dirigé de la répartition des assimilats, d'abord par des essais de sélection et de transformation génétique réussis, et ensuite par une action directe sur les divers facteurs de contrôle du processus, en particulier au niveau des organes-puits, qui constituent le matériel végétal d'intérêt agronomique.

Évidemment, un tel but ne sera atteint que dans la mesure où des efforts considérables y seront consacrés. Jusqu'ici, les connaissances liées aux aspects structuraux et fonctionnels du processus de translocation demeurent assorties de nombreuses lacunes. Aussi, seule une fraction des nombreuses interactions factorielles impliquées dans le processus de répartition a été élucidée. Par conséquent, de nom-

breuses recherches demeurent essentielles pour l'établissement de modèles globaux relatifs aux processus impliqués dans le transport des assimilats. De même, seule une intégration exhaustive des nombreuses données disponibles permettra l'acquisition d'outils efficaces pour un contrôle dirigé du processus de répartition. Néanmoins, la somme considérable d'efforts investis au sujet de la translocation au cours des dernières années laisse présager des progrès importants, qui permettent d'espérer l'établissement de liens tangibles entre l'aspect théorique du processus et ses applications, d'une importance agronomique sans doute majeure.

BIBLIOGRAPHIE

- Behnke H.-D. (1989), "Structure of the phloem" in *Transport of photoassimilates*, Baker D.A. et Milburn J.A. (eds.), Longman Scientific & Technical, RU.
- Delrot S. (1989), "Loading of photoassimilates" in *Transport of photoassimilates*, Baker D.A. et J.A. Milburn (eds.), Longman Scientific & Technical, RU.
- Esau K. (1977), *Anatomy of seed plants*, 2^e éd., John Wiley & Sons, New York.
- Eschrich W. (1989), "Phloem unloading of photoassimilates" in *Transport of photoassimilates*, Baker D.A., J.A. Milburn (eds.), Longman Scientific & Technical, RU.
- Fensom D.S. (1981), "Problems arising from a Münch-type pressure flow mechanism of sugar transport in plants", *Canadian Journal of Botany*, **59** : 425-432.
- Giaquinta R.T. (1983), "Phloem loading of saccharose", *Annual Review of Plant Physiology*, **34** : 347-387.
- Gifford R.M. and Evans L.T. (1981), "Photosynthesis, carbon partitioning, and yield", *Annual Review of Plant Physiology*, **32** : 485-509.
- Gifford R.M., Thorne J.H., Hitz W.D. and Giaquinta T. (1984), "Crop productivity and photoassimilate partitioning", *Science*, **225** : 801-808.
- Ho L.C., Grange R.I. and Shaw A.F. (1989), "Source/sink regulation" in *Transport of photoassimilates*, Baker D.A. and J.A. Milburn (eds.), Longman Scientific & Technical, RU.
- Kennedy J.S. et Mittler T.E. (1953), "A method for obtaining phloem sap via the mouth-parts of aphids", *Nature*, **171** : 528.
- Madore M.A. et Lucas W.J. (1989), "Transport of photoassimilates between leaf cells" in *Transport of photoassimilates*, Baker D.A. et J.A. Milburn (eds.), Longman Scientific & Technical, RU.
- Milburn J.A. et Kallarackal J. (1989), "Physiological aspects of phloem translocation" in *Transport of photoassimilates*, Baker D.A. et J.A. Milburn (eds.), Longman Scientific & Technical, RU.
- Münch E. (1930), *Die Stoffbewegungen in der Pflanze* (La translocation dans les plantes), Fisher, Jena.
- Oparka K.J. (1990), "What is phloem unloading ? ", *Plant Physiology*, **94** : 393-396.
- Prioul J.L. (1984), "Transport des assimilats. Transport et distribution des assimilats chez le maïs : mécanismes, rôle des facteurs externes" in *Physiologie du maïs*, Gallais A. (coord.), INRA, France.
- Spanner D.C. (1979), "The electroosmotic theory of phloem transport : a final re-statement", *Plant, Cell & Environment*, **2** : 107-121.
- Spanner D.C. (1978), "Sieve-plate pores, open or occluded ? A critical review", *Plant, Cell & Environment*, **1** : 7-20.
- Teh K.H. et Swanson C.A. (1982), "Sulfur dioxide inhibition of translocation in bean plants", *Plant Physiology*, **69** : 88-92.
- Wardlaw I.F. (1990), "The control of carbon partitioning", *New Phytol.*, **116** : 341-381.

Chapitre 10

RELATIONS HYDRIQUES SOL-PLANTE-ATMOSPHÈRE

Moussa Badji et Jean Feyen

Katholieke Universiteit Leuven, Louvain, Belgique

Sommaire

1. Introduction

2. Le continuum sol-plante-atmosphère

3. Potentiels hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère

- 3.1. Introduction
- 3.2. Le potentiel hydrique
- 3.3. Expression du potentiel hydrique
- 3.4. Considérations particulières

4. Le mouvement de l'eau dans la plante

- 4.1. Lois de circulation d'eau dans le système sol-plante-atmosphère
- 4.2. Écoulement de l'eau dans la plante
- 4.3. Les résistances dans différentes parties de la plante
- 4.4. Remarque synoptique sur le mouvement de l'eau dans la plante

5. Le compromis photosynthèse-transpiration

- 5.1. Introduction
- 5.2. Mécanique et mécanisme des stomates
- 5.3. Mesure de la transpiration

6. Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique

- 6.1. Introduction
- 6.2. Les causes du déficit hydrique et son développement
- 6.3. Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique

Bibliographie

RELATIONS HYDRIQUES SOL-PLANTE-ATMOSPHÈRE

1. INTRODUCTION

Ce chapitre constitue une introduction sur les relations hydriques sol-plante-atmosphère. Les sujets traités concernent : (1) les potentiels d'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère, (2) le mouvement de l'eau dans la plante, (3) le compromis photosynthèse-transpiration et (4) les réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique. Le but recherché ici est de donner au lecteur un outil pour mieux profiter de la littérature spécialisée relative aux thèmes introduits.

Le texte est structuré de manière à faciliter la compréhension des processus relatifs à la physiologie végétale pour lesquels l'état de l'eau, dans le système sol-plante-atmosphère considéré comme un continuum physique, joue un rôle primordial.

2. LE CONTINUUM SOL-PLANTE-ATMOSPHÈRE

Les physiologistes des plantes et les ingénieurs agissant dans le cadre de l'hydraulique agricole approchent le cycle de l'eau au champ en considérant le champ et ses composantes que sont le sol, la plante et l'atmosphère comme une entité physique unique. Cette entité est dynamique et divers processus s'y déroulent de manière interdépendante. Ce système unifié est appelé **continuum sol-plante-atmosphère**.

Le mouvement de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère s'établit à partir d'un niveau d'énergie élevé vers un niveau d'énergie bas (moins élevé). L'énergie qui intervient dans ce continuum est de deux types : l'**énergie cinétique** et l'**énergie potentielle**. Étant donné que le mouvement de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère est assez lent, son énergie cinétique, qui est proportionnelle au carré de la vitesse, est généralement considérée comme négligeable. Par contre, l'énergie potentielle, qui est conditionnée par la position et l'état interne, est d'importance primordiale pour la détermination des relations hydriques (état et mouvement de l'eau) dans le système.

On considère que le flux d'eau est en tout point du système inversement proportionnel à une résistance, par analogie avec la loi d'Ohm pour le courant électrique. L'eau circule du sol vers les racines où elle est absorbée par celles-ci. Elle est ensuite transportée dans les racines vers les branches et à travers le xylème jusqu'aux feuilles. Le transport de l'eau dans la plante sera traité au paragraphe 4. Cette eau va s'évaporer au niveau des feuilles dans les cavités intercellulaires et les ouvertures stomatiques. Elle passera vers la couche d'air atmosphérique en contact avec la feuille par diffusion.

L'évaluation de l'énergie potentielle, et sa variation avec la distance et dans le temps, permet de caractériser le continuum sol-plante-atmosphère.

3. POTENTIELS HYDRIQUES DANS LE CONTINUUM SOL-PLANTE-ATMOSPHÈRE

Nous allons voir comment passer de la notion de l'énergie potentielle à celle du potentiel hydrique.

3.1. Introduction

L'expérience commune des relations hydriques sol-plante-atmosphère permet de constater que la teneur en eau ne suffit pas pour décrire complètement l'état de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère. Les observations suivantes nous amènent à croire qu'il est nécessaire de définir une autre propriété associée à l'eau dans le système sol-plante-atmosphère :

- Les plantes se développent différemment sur des sols différents même si ceux-ci ont la même teneur en eau.
- Des sols qui ont été traités de la même façon peuvent avoir des teneurs en eau différentes. En effet, un sol sableux aura des teneurs en eau différentes d'un sol limoneux ou argileux à la capacité au champ, au point de flétrissement permanent et au point d'assèchement à l'air. Il en est de même entre un sol limoneux et un sol argileux.
- En physique du sol, on montre facilement que lorsque deux sols avec la même teneur en eau mais de textures différentes, sont mis en contact l'un avec l'autre, il y a un écoulement d'eau de l'un vers l'autre. En général l'eau circule du sol à texture grossière vers celui avec une texture fine, si ces deux sols ont la même teneur en eau volumique. D'un point de vue physique, on sait que ce ne sont pas les différences de teneur en eau entre le sol et la plante qui régissent le sens des flux hydriques.
- D'un point de vue de la physiologie végétale, on sait qu'une propriété autre que la teneur en eau agit bien plus nettement sur la plupart des processus qui interviennent dans la croissance, le développement et la production végétale.

Par conséquent, il faut définir une propriété qui permet de mieux expliquer les phénomènes observés.

3.2. Le potentiel hydrique

Le fondement thermodynamique du concept de potentiel hydrique est traité dans la littérature spécialisée, telle que Slatyer et Taylor (1960), Hillel (1971), Salisbury et Ross (1985). Pour introduire simplement la propriété qui pourrait mieux caractériser l'état de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère, nous allons utiliser une analogie facile à appréhender. Le contenu en chaleur (analogue à la teneur en eau dans le système sol-plante-atmosphère) est, par exemple, une propriété des matériaux fort utile sous plusieurs aspects. Mais ce contenu en chaleur ne nous dit pas directement si il y a transport de chaleur. Nous avons pour cela défini un terme d'intensité de chaleur, caractérisée par la température, qui nous permet de déterminer la direction de transport de chaleur. Le terme pour l'eau dans le système sol-plante-atmosphère analogue à la température est appelé le **potentiel d'eau** ou **potentiel hydrique**. Le potentiel hydrique est une propriété beaucoup plus compliquée que la température. Ces complications sont l'objet de la discussion ci-après.

Le potentiel d'eau est formellement défini comme le travail qu'une quantité unitaire d'eau, dans un système sol-plante-atmosphère-eau en équilibre, est capable de fournir quand elle se déplace à température constante de l'état référentiel à un autre point. On voit déjà qu'il faut définir un état de référence. L'état de référence est communément défini comme celui de l'eau pure. La figure 10.1 donne une illustration schématique des niveaux possibles du potentiel hydrique.

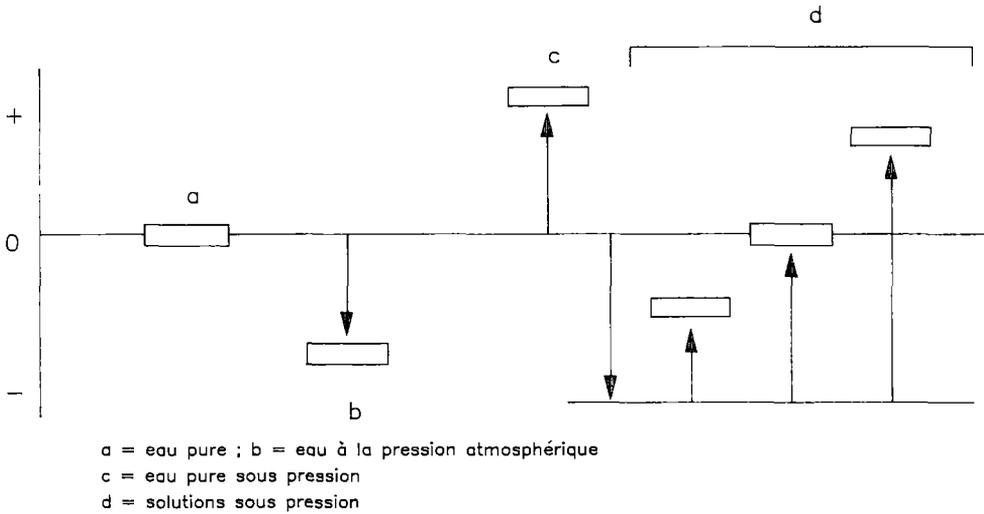


Figure 10.1. Niveaux possibles du potentiel hydrique

Source : adapté de Salisbury F B et Ross C W (1985), *Plant Physiology*, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.

Une conséquence directe de la considération de l'eau pure comme état de référence est le fait que le mouvement de l'eau vers l'état de référence devrait survenir à travers une membrane semi-perméable.

Le potentiel d'eau est plus facilement compris si nous le subdivisons en composantes. On peut en effet écrire que le potentiel d'eau, Φ , est :

$$\Phi = \Phi_m + \Phi_o + \Phi_g + \Phi_p \quad (1)$$

où Φ est le potentiel total de l'eau en un point quelconque du système sol-plante-atmosphère et Φ_m , Φ_o , Φ_g et Φ_p sont respectivement les potentiels matriciel (ou de pression), osmotique, gravitationnel et pneumatique.

Certains auteurs ont fait état d'autres potentiels qui ne sont pas cruciaux pour notre système.

3.2.1. Le potentiel gravitationnel

Le potentiel gravitationnel est déterminé par la position dans le champ gravitationnel et peut être exprimé en unités d'énergie potentielle par unité de masse soit :

$$\Phi_g = zg \quad (2)$$

où z est la distance au-dessus d'un plan de référence arbitraire et g l'accélération de la pesanteur. Le plan de référence peut être établi à toute hauteur adéquate, telle la surface du sol.

On peut facilement voir que le potentiel gravitationnel est indépendant des propriétés du sol, de la plante ou de l'atmosphère. Il dépend en effet uniquement de la distance verticale entre la référence et le point considéré. Étant donné que l'altitude de référence peut être choisie arbitrairement, l'amplitude absolue du potentiel gravitationnel est presque insignifiante. Nous sommes intéressés par la différence de potentiel entre deux points. Dans ce cas on peut prendre n'importe quelle altitude comme point de référence.

3.2.2. Le potentiel matriciel (ou de pression)

Le potentiel matriciel est celui occasionné aussi bien par les forces d'attraction des surfaces du sol et de la plante pour l'eau que par les pores ou conduits (xylème) dans le système sol-plante et la courbure des interfaces sol-eau et cellule-eau. Le potentiel matriciel peut être exprimé en termes de pression d'eau P , telle que :

$$\Phi_m = Pg = \delta hg \quad (3)$$

où δ est la masse volumique de l'eau, h la hauteur de la colonne d'eau et g l'accélération de la pesanteur.

On peut également exprimer le potentiel matriciel en unités d'énergie par unité de masse. Dans ce cas on aboutit à des unités de distance, L .

Le potentiel matriciel est une propriété dynamique du sol et de la plante. Dans un sol saturé, par exemple, Φ_m est nul (en théorie, Φ_m est nul si le sol est saturé ; cependant un sol est rarement complètement saturé et Φ_m peut en pratique avoir une valeur légèrement négative). En physique du sol ou en physiologie végétale, il est commode de considérer le potentiel matriciel comme une fonction continue de la teneur en eau de façon à ce qu'il soit positif quand on a par exemple un sol saturé sous une nappe d'eau, et négatif quand le milieu poreux est insaturé.

3.2.3. Le potentiel osmotique

La baisse d'énergie potentielle de l'eau du sol ou de la plante par rapport à celle de l'eau pure, occasionnée par la présence des sels est appelée potentiel osmotique. Le potentiel osmotique n'influence pas le mouvement de l'eau dans le sol de manière notable, vu que les solutés peuvent être entraînés par l'eau. Il est cependant très important dans l'absorption de l'eau par les plantes à travers les membranes cellulaires. Les sels peuvent également faire baisser la pression de vapeur d'eau. Ce phénomène donne au potentiel osmotique un caractère important dans la diffusion de la vapeur d'eau.

3.2.4. Le potentiel pneumatique

Ce potentiel (énergie par unité de masse) peut être exprimé comme suit :

$$\Phi_p = P_a g \quad (4)$$

où P_a est la pression d'air contenu dans le sol ou dans les conduits de la plante, et g l'accélération de la pesanteur.

On considère généralement que la pression d'air est uniforme dans le profil de sol ou dans les conduits du végétal. Par conséquent, ce potentiel est négligé quand on caractérise les relations hydriques sol-plante, principalement l'écoulement de l'eau dans le système. Cette hypothèse n'est cependant pas toujours justifiée.

3.3. Expression du potentiel hydrique

Le potentiel hydrique peut être exprimé de trois manières différentes :

- **Énergie par unité de masse.** L'énergie potentielle est définie en termes d'énergie requise pour enlever une masse unitaire d'eau du système sol-plante-atmosphère sous des conditions spécifiques. Cela est considéré comme une expression fondamentale en physique du sol et en physiologie végétale. Les dimensions de cette expression sont L^2T^{-2} et les unités sont des joules/kg ou des ergs/g.
- **Énergie par unité de volume.** La multiplication de l'énergie par unité de masse par la masse volumique de l'eau donne l'énergie par unité de volume. L'énergie par unité de volume a les dimensions d'une pression, $ML^{-1}T^{-2}$, et peut être exprimée, par exemple, en pascals (Pa), en kilopascals (kPa), en bars, en centibars (cb) ou en millibars (mb).
- **Énergie par unité de poids (charge hydraulique).** L'énergie par unité de poids s'exprime en termes de hauteur d'une colonne de liquide qui exerce une pression donnée à la base de cette colonne. Si le liquide est l'eau, cette énergie est appelée charge hydraulique avec les dimensions d'une distance, L. Une unité communément utilisée est le centimètre d'eau (cm H₂O). Cette façon de procéder est bien commode pour exprimer le potentiel hydrique et est souvent utilisée pour caractériser l'écoulement d'eau dans le système sol-plante-atmosphère.

Dans le cas d'un sol, si l'on néglige les potentiels osmotique et pneumatique, le potentiel d'énergie par unité de poids, H , peut s'écrire :

$$H = h + z \quad (5)$$

où h est le potentiel matriciel ou de pression exprimé en charge, et z est la charge gravitationnelle qui est l'altitude du point de mesure par rapport au plan de référence. Si le point de mesure est sous le plan de référence, z est négatif.

On peut facilement passer d'une expression à l'autre du potentiel hydrique. Par exemple :

$$1 \text{ joule/kg} = 10^{-2} \text{ bar} = 10,2 \text{ cm H}_2\text{O}$$

si on prend une masse volumique de l'eau de $1\,000 \text{ kg / m}^3$. Les facteurs de conversion sont la masse volumique et l'accélération de la pesanteur.

Pour éviter de faire une confusion entre les différentes expressions de l'état énergétique de l'eau, on doit se rappeler qu'un potentiel élevé correspond à un milieu humide, signifiant qu'on se rapproche de zéro en partant des valeurs négatives. Un potentiel matriciel bas correspond à un milieu sec et à une grande valeur négative. Un potentiel élevé serait par exemple $-0,1$ bar alors qu'un potentiel bas serait -16 bars.

On parle également de **succion** qui est définie comme la valeur absolue du potentiel hydrique. La succion est donc de signe positif. Si l'on considère par conséquent cette définition, on aura une forte succion quand le milieu est sec et une faible succion quand le milieu est humide. L'exemple ci-avant donnera une succion faible pour la valeur de $+0,2$ bar et une succion forte pour la valeur de $+16$ bars.

Au cours des années, un grand nombre d'unités a été utilisé pour exprimer la succion. Quelques-unes des unités les plus courantes sont, à part celles déjà utilisées ci-dessus : l'atmosphère (atm), le dyne par centimètre carré (dyne/cm²) et le milli-

mètre de mercure (mm Hg). Le bar et le cm sont très utilisés chez les physiologistes des plantes et les physiciens du sol. Le tableau 10.1 permet de passer d'une unité à l'autre.

Tableau 10.1. Conversion en différentes unités utilisées pour exprimer le potentiel hydrique.

bar	cm H ₂ O	mm Hg	atm	cb	mb	joule / kg
1	1 020	750,1	0,986 9	100	1 000	100

Note 1 bar = 100 kPa = 10⁶ ergs/g = 10⁶ dynes/cm²

3.4. Considérations particulières

3.4.1. Caractéristique de rétention d'eau du sol et son utilisation dans le domaine de la production végétale

- **Caractéristique de rétention d'eau du sol.** Quand on retire de l'eau d'un sol, son potentiel matriciel ou de pression diminue, ce qui équivaut à dire que sa succion augmente. Si par contre on lui ajoute de l'eau, son potentiel matriciel va augmenter ou sa succion diminuer. La courbe représentant la relation entre le potentiel matriciel et la teneur en eau d'un sol est connue comme sa caractéristique de rétention d'eau. On parle également de courbe pF qui exprime la relation entre le logarithme décimal de la succion et la teneur en eau du sol.

Nous avons vu ci-dessus que le potentiel d'eau peut être exprimé dans plusieurs unités appropriées. La teneur en eau quant à elle peut être exprimée en unités de masse (teneur en eau massique égale au rapport de la masse d'eau et de la masse de sol sec). Il est néanmoins plus commode de l'exprimer sur base volumique, soit le rapport entre le volume d'eau et le volume total de sol. On obtient la teneur en eau volumique en multipliant la teneur en eau massique par le rapport de la masse volumique apparente (on utilise le terme de densité apparente) du sol, δ_b , et la densité de l'eau (en réalité la masse volumique), δ , soit :

$$\theta_v = \theta_m \left(\frac{\delta_b}{\delta} \right) \quad (6)$$

où θ_v est la teneur en eau volumique et θ_m la teneur en eau massique.

La masse volumique (ou densité) apparente du sol est définie comme le rapport de la masse de sol séché à l'étuve entre 105 °C et 110 °C et le volume total de ce sol tel qu'il est prélevé au champ.

Quand la relation potentiel matriciel-teneur en eau est déterminée au cours du dessèchement du sol, on parle de **courbe de désorption**. Quand elle est déterminée au cours de l'humidification, on parle de **courbe de sorption ou d'imbibition**.

L'eau est retenue par le sol grâce à l'action combinée des forces d'attraction par les surfaces des particules solides et de l'action capillaire sur les pores. Le potentiel matriciel, comme nous l'avons déjà vu, est lié aux courbures des interfaces eau-air, qui à leur tour dépendent de la géométrie des pores et de leur humidité. Aux valeurs élevées, proches de zéro, du potentiel matriciel, correspond une occupation de la plupart des pores du sol par l'eau. Dans ces conditions la porosité totale et la distribution des pores influencent beaucoup la teneur en eau. Comme la texture in-

fluence la porosité totale et la distribution des pores, elle joue un rôle important sur la caractéristique de rétention d'eau du sol. En général, plus la teneur en argile est importante, plus élevée est la teneur en eau à un potentiel donné. L'agrégation du sol, en particulier celle des sols à texture fine tend à augmenter le nombre des macropores. Par conséquent la structure du sol joue également un rôle important en ce qui concerne la quantité d'eau retenue aux potentiels élevés ou aux succions basses. Quand les macropores sont vides, la quantité d'eau résiduelle du sol est retenue par les micropores et par l'action des particules solides du sol. Cette rétention est fortement influencée par la texture.

La compaction influence aussi la caractéristique de rétention d'eau du sol, parce qu'elle donne une proportion plus élevée de micropores et réduit la porosité totale. L'influence de la compaction est plus importante aux potentiels élevés, car elle a un effet de réduction plus marqué sur les macropores.

• **Utilisation de la caractéristique de rétention d'eau du sol en production végétale.** Le potentiel hydrique du sol détermine largement la facilité avec laquelle la plante peut extraire l'eau retenue. De plus, il est essentiel de connaître la quantité d'eau que contient un sol à des potentiels critiques donnés. Cela permet d'estimer les besoins en irrigation des cultures, comme on le verra dans le chapitre 15.

Considérons θ la teneur en eau du sol. Si le sol a une teneur en eau θ_1 à une charge de pression h_1 , le potentiel va décroître au cours de l'extraction d'eau par la plante. Si h_2 est considéré comme la charge de pression critique en dessous de laquelle la plante commence à effectivement souffrir d'un déficit hydrique, la quantité d'eau retenue par le sol au-dessus de h_2 est donnée par la différence $\theta_1 - \theta_2$. Le terme θ_2 représente la teneur en eau correspondant à la charge de pression h_2 .

En pratique le problème n'est pas aussi simple que cela. La caractéristique de rétention d'eau d'un sol est en effet sujette au phénomène d'**hystérésis**. A cause de ce fait, les valeurs de teneur en eau, θ , doivent seulement être considérées comme des estimations. Nous pouvons de manière simple définir l'hystérésis comme suit : les courbes de désorption et de sorption diffèrent l'une de l'autre parce que la teneur en eau d'un sol à un potentiel donné est fonction du cycle d'humidification et de dessèchement. On pourrait par conséquent dire que le sol à une mémoire en ce qui concerne la relation potentiel de pression-teneur en eau. La dépendance de cette relation au cycle humidification-dessèchement est appelée hystérésis. Pour tout potentiel matriciel, la teneur en eau du sol sera plus grande dans un sol en dessèchement (désorption) que dans un sol en humidification (sorption). Autrement dit, pour tout sol la courbe de désorption est toujours au-dessus de la courbe de sorption d'eau. L'effet d'hystérésis est plus marquant dans les sols humides, et encore plus dans les sols sableux, où le potentiel est déterminé par les phénomènes capillaires.

Comme autres applications de la caractéristique de rétention nous pouvons considérer les déterminations de teneur en eau à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent. Ces deux teneurs en eau permettent de calculer la réserve en eau utile pour une culture donnée. La capacité au champ et le point de flétrissement permanent sont reconnus comme étant très imprécis. Ils sont cependant qualitativement bien utiles en pratique pour la production végétale.

• **La capacité au champ.** A la fin d'une infiltration, l'eau contenue dans la portion humidifiée du profil de sol va se redistribuer sous l'influence des gradients de potentiel. La percolation, d'abord rapide, va décroître avec le temps. La capacité au

champ (*field capacity*) est définie comme l'eau contenue dans une terre après que le taux de drainage interne à partir de la zone racinaire est devenu suffisamment faible pour être négligeable pendant un certain temps et dans des circonstances bien spécifiques. La capacité au champ est une estimation de la quantité d'eau emmagasinée dans un profil de sol et qui peut être utilisée par les plantes. On a pendant longtemps considéré, après l'introduction de ce terme par Veihmeyer et Hendrickson en 1927, que la capacité au champ était une propriété physique caractéristique de chaque type de sol. De plus, on a considéré que l'application d'une quantité d'eau donnée devrait humidifier le sol jusqu'à la capacité au champ sur une profondeur déterminée qui dépend du déficit en eau de ce sol par rapport à la capacité au champ. De nos jours la notion de capacité au champ est utilisée comme une estimation générale et grossière de la teneur en eau d'un sol après quelques jours de ressuyage. Pour la plupart des sols on peut la considérer comme équivalente aux conditions proches de l'optimum de croissance des cultures.

Le concept de capacité au champ est plus applicable à un sol grossier qu'à un sol fin parce que les sols grossiers se ressuyent rapidement après une pluie ou une irrigation et que la conductivité hydraulique (qui exprime la facilité avec laquelle l'écoulement d'eau se fait dans un sol) est faible à des potentiels hydriques relativement élevés (succions relativement basses).

La capacité au champ est influencée, entre autres, par la teneur en matière organique, la profondeur d'humidification, le cycle d'humidification, la profondeur de la nappe phréatique et les caractéristiques de l'utilisation de l'eau par les cultures. En pratique on peut prendre la valeur du potentiel matriciel de $-1/10$ ou $-1/3$ bar comme une première estimation de la capacité au champ si le sol est uniforme.

• **Le point de flétrissement.** Le point de flétrissement permanent correspond à la teneur en eau du sol en dessous de laquelle les plantes atteignent un flétrissement sans possibilité de recouvrement, même si la transpiration est presque arrêtée. Ce point correspond donc aux conditions pour lesquelles l'extraction de l'eau du sol par la plante est trop faible pour satisfaire le régime de transpiration imposé par l'atmosphère dans un environnement climatique spécifique. La teneur en eau au point de flétrissement (*wilting point*) correspond ici à la valeur moyenne de la teneur en eau de la zone racinaire.

Comme la capacité au champ, le point de flétrissement permanent n'est pas une constante du sol ou une propriété unique du sol. Il n'y a pas de valeur unique de teneur en eau à laquelle les plantes cessent d'extraire l'eau du sol. Bien que flétries, les plantes continuent à extraire l'eau du sol, mais à un taux insuffisant pour pouvoir recouvrer une turgescence des cellules. Des plantes en conditions de demande évaporative basse à modérée de l'atmosphère peuvent assécher le sol à des teneurs en eau plus basses que si elles étaient sous une demande évaporative plus élevée (Badji, 1984). De même quand les demandes évaporatives de l'atmosphère sont élevées, les plantes peuvent flétrir temporairement même si les teneurs en eau du sol sont adéquates. Le flétrissement des plantes aux heures chaudes de la journée est un phénomène bien connu en physiologie végétale. Le flétrissement est simplement le résultat d'une circulation insuffisante de l'eau vers et à travers les surfaces racinaires par rapport à la demande de la plante. Le potentiel de pression considéré communément comme proche du point de flétrissement permanent est de -15 bars. Le tournesol (*Helianthus annuus*) a été utilisée comme plante-test standard pour déterminer le point de flétrissement permanent (Peters, 1965).

• **Réserve utile.** La quantité d'eau dans un sol comprise entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent est appelée la réserve utile. Le terme implique que toute cette réserve en eau est utile pour les plantes. Cela est cependant assez trompeur. En effet si les teneurs en eau du sol approchent la zone de flétrissement, particulièrement durant les périodes de demandes évaporatives atmosphériques élevées ou pendant la floraison ou la pollinisation, le rendement ou la qualité de la plupart des cultures baisseront fortement. De plus, certaines plantes peuvent certainement extraire l'eau du sol à des potentiels inférieurs à -15 bars. Un exemple concret est donné par les plantes résistantes à la sécheresse ou à la salinité. Il existe aussi des plantes qui peuvent extraire l'eau du sol avant que celui-ci ne soit drainé jusqu'à la capacité au champ. L'extraction de l'eau par les cultures est en effet déterminée, en conditions de teneur en eau supérieure à la capacité au champ, par l'état d'oxygénation du sol (Letey, 1966 ; Letey et Kemper, 1967 ; Feddes et al., 1978).

En pratique, on irrigue souvent quand la réserve en eau utile est consommée jusqu'à une valeur déterminée correspondant au potentiel en eau du sol critique pour la culture considérée. Pour les cultures exigeantes en eau (cultures sensibles au déficit hydrique) telles que la pomme de terre, on peut programmer l'irrigation quand la plante aura consommé 15 à 25 % de la réserve utile. Pour plusieurs autres cultures la consommation de la réserve utile peut aller jusqu'à 50 à 75 % avant qu'on irrigue de nouveau. Ce type de pratique d'irrigation ne tient pas compte de la relation extraction d'eau par la plante-potentiel hydrique du sol. Des discussions relatives à la relation extraction d'eau du sol-potentiel hydrique peuvent être trouvées dans les travaux de Feddes et al. (1978), Molz (1981), Hoogland et al. (1981), Belmans et al (1982), Badji (1984).

Comme avec la capacité au champ, la réserve utile est un concept fort pratique si on reconnaît les limites de son application. Elle varie avec les facteurs climatiques qui influencent l'évapotranspiration, les caractéristiques du profil du sol et la profondeur d'enracinement (Skaggs et al., 1980). Si on connaît la profondeur d'enracinement, PR, on peut calculer la réserve utile comme suit :

$$RU = (\theta_{vfc} - \theta_{vwp}) PR \quad (7)$$

où RU est la réserve utile et θ_{vfc} et θ_{vwp} les teneurs en eau volumiques respectivement à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent. La réserve utile peut être exprimée en mm, en cm ou en m. Une façon très commode de l'exprimer est le mm/m de profondeur racinaire.

On utilise aussi en pratique le concept de réserve en eau facilement utilisable pour tenir compte de la sensibilité de la culture au déficit hydrique. On passe de la réserve utile à la réserve facilement utilisable en introduisant un facteur f , soit :

$$RFU = f \cdot RU \quad (8)$$

où RFU est la réserve facilement utilisable et RU la réserve utile.

Pour une culture donnée, le facteur f est soit fonction du type de sol (Taylor et Ashcroft, 1972), soit fonction de la demande évaporative de l'atmosphère (Doorenbos et al., 1979). On peut également imaginer une relation combinant l'effet du climat et du sol.

3.4.2. Le potentiel hydrique dans la plante

Le concept de potentiel hydrique comme caractérisation de l'état de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère va être appliqué dans ce paragraphe à la plante. La plante, constituée de cellules, est l'élément vivant du continuum. L'application du concept de potentiel hydrique se fera selon une approche fort simplifiée, étant donné la complexité du problème.

En conditions d'équilibre isotherme, les différents facteurs impliqués dans les relations plante-eau peuvent être synthétisés à l'aide de la relation :

$$\Phi_{pl} = \Phi_m + \Phi_o + \Phi_g + \Phi_p \quad (9)$$

où Φ_{pl} est le potentiel hydrique caractéristique de la plante sur le trajet du courant transpiratoire, Φ_m le potentiel matriciel, Φ_o le potentiel osmotique, Φ_g le potentiel gravitationnel et Φ_p représente ici le potentiel de turgescence ou potentiel hydrostatique. Le potentiel de turgescence rend compte de la pression que les membranes cellulaires exercent sur le contenu cellulaire.

Les potentiels osmotique et matriciel sont négatifs. Le potentiel osmotique exprime l'effet des solutés dans les solutions cellulaires et le potentiel matriciel exprime l'effet de la liaison colloïdes-eau avec les surfaces des cellules de la plante. Si on ne considère pas Φ_g , la somme de Φ_m , Φ_o et Φ_p est un nombre négatif sauf dans le cas de cellules turgescents où elle est nulle. Dans ces conditions, le potentiel de turgescence équilibre la somme des potentiels osmotique et matriciel.

Une approximation du potentiel osmotique est donnée par :

$$\Phi_o = -RTC_s \quad (10)$$

où : R est la constante universelle des gaz ($82 \text{ bars cm}^3/\text{mol}\cdot\text{K}$),

T la température absolue (K),

C_s = concentration des solutés en mol/cm^3 . Une valeur exacte de C_s est difficile à déterminer, car ce terme représente la somme de tous les types de solutés y compris ceux dissociés en espèces ioniques.

A cause du potentiel osmotique Φ_o , le potentiel total de la plante est fortement influencé par la force ionique des solutions interne et externe, par la présence de sucres et d'acides organiques, de protéines et de polysaccharides contenus dans les cellules du végétal.

On estime souvent le potentiel total de la plante par la somme du potentiel osmotique et du potentiel de turgescence, soit :

$$\Phi_{pl} = \Phi_o + \Phi_p \quad (11)$$

Le potentiel de turgescence dépend de l'élasticité des membranes cellulaires (Hadas, 1973).

On a pensé que le potentiel matriciel de la plupart des cellules en croissance était plutôt faible. Cependant dans les graines sèches, l'extraction de l'eau est d'abord largement due aux phénomènes matriciels. Les surfaces protéiques, la cellulose, l'amidon, etc. s'hydratent avant que la germination ne survienne. Les racines en croissance pourraient également dépendre d'une hydratation préliminaire pour pouvoir développer des forces d'expansion aussi considérables. La compréhension du concept de potentiel hydrique total et de ses composantes est donc cruciale pour mieux comprendre le comportement des végétaux.

Bien que le potentiel total soit la quantité appropriée pour décrire le mouvement de l'eau dans la plante, il n'est pas une bonne mesure du stress ou du besoin d'irrigation. Cela est dû au fait que beaucoup de processus physiologiques intervenant dans la production végétale, tels que la croissance ou la photosynthèse, sont plus directement liés à la turgescence des cellules (Hsiao, 1973).

Selon le niveau en considération le long du courant transpiratoire on considérera comme potentiel hydrique de la plante, Φ_p , le potentiel hydrique racinaire Φ_r , le potentiel hydrique du xylème Φ_x ou le potentiel hydrique foliaire Φ_f . Nous verrons comment ces différents termes interviennent dans la modélisation de l'écoulement de l'eau dans le système sol-plante dans le paragraphe 4, traitant du mouvement de l'eau dans la plante.

3.4.3. Mesure du potentiel hydrique

Dès la formulation du concept du potentiel hydrique, des méthodes pour mesurer le potentiel d'eau et ses diverses composantes ont été développées. Des méthodes plus récentes se sont ensuite ajoutées aux plus anciennes. Les méthodes plus anciennes sont très utiles pour comprendre les relations sol-plante-eau, alors que les plus récentes sont plus intéressantes pour l'agriculture et la recherche. Nous allons présenter ci-après, de manière succincte, quelques-unes de ces méthodes en guise d'illustration. Une présentation plus vaste des méthodes anciennes et récentes pour la détermination du potentiel hydrique des plantes est donnée par Salisbury et Ross (1985).

• **Mesure du potentiel matriciel du sol.** Il existe deux techniques de base communément employées pour mesurer le potentiel d'eau matriciel d'un sol : la technique indirecte du bloc résistif et la technique directe du tensiomètre. On peut également estimer de manière indirecte le potentiel matriciel du sol à l'aide d'une sonde à neutrons ou par la méthode gravimétrique. Ces deux techniques sont en réalité des méthodes de mesure de la teneur en eau du sol et ne feront pas l'objet d'une discussion ici.

La technique du **bloc résistif** repose sur la relation entre la variation de la teneur en eau du sol et celle d'une résistance électrique. La variation de la résistance électrique est mesurée entre deux électrodes enfermées dans de petits blocs de gypse (plâtre de Paris), de fibre de verre ou de nylon (Bouyocos et Mick, 1948 ; Bouyocos, 1949, 1951, 1953, 1954). Les blocs résistifs sont enterrés dans le sol et sont connectés à un pont de résistances (type Wheastone) par des fils bien isolés. La teneur en eau des blocs change avec celle du sol ; ce qui produit des variations mesurables de la conductivité électrique de la solution entre les électrodes. Les blocs peuvent être laissés dans le sol pendant des mois, voire des années, quoique les blocs réalisés avec du gypse aient plutôt tendance à se désintégrer rapidement dans des sols humides et acides et ne durent qu'une saison le plus souvent. Les blocs résistifs en gypse sont sensibles dans la zone de valeurs du potentiel hydrique allant de $-0,5$ à -15 bars. On peut par conséquent les utiliser de façon plus satisfaisante dans un sol plutôt sec que dans un sol humide.

Les blocs résistifs réalisés en nylon ou en fibre de verre sont considérés comme plus durables. Ils répondent plus rapidement et sont plus sensibles aux potentiels plus élevés (sols humides). Cependant, ils sont beaucoup plus sensibles que les blocs en gypse à la variation en salinité. De plus ils sont sensibles au phénomène d'hystérésis (différentes lectures pour une sorption et une désorption).

Les blocs résistifs sont quelque peu sensibles à la variation de la température. Ils

sont tous affectés par le phénomène d'hystérésis et sont plus fiables au cours de la désorption qu'au cours de la sorption parce que le dessèchement se fait plus lentement ; ce qui permet aux blocs d'être bien en équilibre avec le sol. On calibre les blocs en les plaçant dans un appareil à pression. Dans ce cas on mesure la résistance sous différentes pressions. Une telle calibration permet d'estimer le potentiel matriciel du sol à partir des lectures de résistance des blocs. Ils peuvent aussi être calibrés par rapport à la teneur en eau du sol si l'on prend des échantillons dans les environs immédiats des blocs pour des mesures gravimétriques.

Un problème rencontré avec les blocs résistifs est celui du changement de leur courbe de calibration avec le temps (England, 1965). Mais en dépit des différents inconvénients relatifs aux blocs résistifs, ceux-ci peuvent être utilisés dans la zone de potentiels pour lesquels le tensiomètre ne peut pas fonctionner.

Le **tensiomètre** est le seul instrument capable de mesurer directement le potentiel d'eau matriciel au champ. On l'utilise aussi pour estimer la teneur en eau d'un sol. Il consiste en une coupelle en céramique enterrée dans le sol, à la profondeur désirée, et remplie d'eau. La coupelle est connectée à un manomètre par un tube rempli d'eau. Le manomètre indique la chute de pression dans la coupelle qui est en équilibre avec le potentiel matriciel du sol. Le tensiomètre est un excellent instrument de mesure du potentiel matriciel dans les sols humides. Néanmoins quand le potentiel d'eau matriciel atteint une valeur d'environ $-0,8$ bar, il y a pénétration d'air et il devient inutilisable.

Un tensiomètre nécessite une surveillance et un entretien suivis pour être utilisé convenablement.

• **Mesure du potentiel hydrique total du sol.** Les deux méthodes décrites ci-avant ne peuvent pas permettre de mesurer le potentiel osmotique du sol. On peut négliger le potentiel pneumatique et l'obtention de la valeur du potentiel gravitationnel se résume à la définition d'un plan de référence et à la détermination de l'altitude du point de mesure par rapport à ce plan. Le potentiel osmotique peut en revanche être non négligeable dans des sols fortement fertilisés et dans des sols de zones arides ou semi-arides, où il peut y avoir un problème d'accumulation de sels dans le profil de sol. On n'a pas de nos jours un instrument tout à fait satisfaisant pour mesurer de façon routinière le potentiel hydrique total d'un sol au champ.

On pourrait utiliser un hygromètre/psychromètre pour mesurer le potentiel hydrique total du sol (Campbell, 1972 ; Campbell et al., 1973). Le fonctionnement de cet instrument repose sur la mesure de la pression de vapeur de l'air contenu dans le sol. En effet la pression de vapeur de l'air du sol (qui est en équilibre avec l'eau du sol) est liée au potentiel d'eau du sol par l'équation suivante :

$$\Phi_{\text{sol}} = \left(\frac{RT}{V_M}\right) \ln \left(\frac{e}{e^{\circ}}\right) \quad (12)$$

où : Φ_{sol} est le potentiel hydrique du sol,

R la constante universelle des gaz,

T la température absolue en kelvin (K),

V_M le volume molaire de l'eau,

e la pression de vapeur d'eau de l'air du sol,

e° la pression de vapeur d'air à la saturation à la même température que l'air du sol.

La pression de vapeur d'eau peut être exprimée en n'importe quelle unité. Si le potentiel hydrique est exprimé en bars, on peut prendre R égal à environ $82 \text{ bars}\cdot\text{cm}^3 / (\text{mol}\cdot\text{K})$ et V_M égal à $18 \text{ cm}^3/\text{mol}$. Le rapport e/e° représentant l'humidité relative est, dans le sol, proche de 1 pour les potentiels hydriques supérieurs à -15 bars. Le tableau 10.2 donne une idée de l'étroitesse de l'intervalle des humidités relatives dans l'air du sol pour des potentiels hydriques du sol allant de $-0,1$ bar à -15 bars à une température de 25°C .

Tableau 10.2. Quelques valeurs de e/e° représentant l'humidité relative de l'air contenu dans un sol par rapport à son potentiel hydrique total (d'après Hanks et Ashcroft, 1980). Les valeurs sont calculées à l'aide de l'équation (12)

Potentiel hydrique du sol (bars)	$\frac{e}{e^\circ}$	Potentiel hydrique du sol (bars)	$\frac{e}{e^\circ}$
-0,1	0,999 926	-15,0	0,988 9
-1,0	0,999 26	-100,0	0,929 6
-5,0	0,996 3	-1 000,0	0,48
-10,0	0,992 6		

Pour e/e° proche de 1, la valeur de $\ln(e/e^\circ)$ peut être approchée par $(e/e^\circ) - 1$, soit :

$$\Phi_{\text{sol}} = \left(\frac{RT}{V_M}\right) \left(\frac{e}{e^\circ} - 1\right) \quad (13)$$

Les équations (11) et (12) sont faciles à appliquer si l'on a la valeur de e/e° . Cependant on rencontre dans la réalité pratique deux problèmes majeurs : (1) pour des valeurs du potentiel hydrique telles que :

$$-15 \text{ bars} < \Phi_{\text{sol}} < -0,1 \text{ bar}$$

la pression de vapeur d'eau est si faible qu'il est très difficile de la mesurer avec une bonne précision avec des techniques standard et (2) la température doit être bien contrôlée.

• **Mesure du potentiel hydrique de la plante.** Une partie d'une plante introduite dans un système fermé atteindra l'équilibre avec son environnement. Si par conséquent on arrive à mesurer le potentiel hydrique en un point du système en équilibre, on peut considérer que la valeur obtenue est représentative du potentiel hydrique de la plante. Il existe plusieurs possibilités d'appliquer ce principe. Nous ne présentons ici, et de manière également succincte que quelques-unes des méthodes les plus utilisées pour la détermination du potentiel hydrique de la plante. Ces méthodes sont : (1) la méthode volumique, (2) la méthode psychrométrique/hygrométrique et (3) la technique de la bombe (chambre) à pression.

– Dans la **méthode volumique**, on place des échantillons de tissu dont on désire mesurer le potentiel hydrique dans une série de solutions, habituellement de saccharose, de mannitol, et mieux encore de glycol polyéthylénique, de concentrations variables mais connues. L'objectif est de trouver la solution dans laquelle le volume du tissu ne change pas, indiquant ainsi qu'il n'y a eu ni gain, ni perte d'eau. Une telle situation implique que la solution et le tissu sont en équilibre et que par conséquent ils ont le même potentiel. Une discussion sur les applications de cette technique est donnée par Salisbury et Ross (1985).

– La **méthode psychrométrique/hygrométrique** ou de pression de vapeur est une

application des équations (12) et (13). Cette technique est actuellement la méthode dominante utilisée pour la mesure du potentiel hydrique total de la plante. Cela a été possible parce qu'on a pu résoudre les problèmes inhérents à cette technique pour les tissus des plantes. Pour commencer nous avons vu auparavant que la température doit être uniforme dans le système fermé. Cette uniformité de température doit se faire avec une précision de l'ordre du centième de degré Celsius si on veut que la méthode soit suffisamment précise. Ensuite nous avons vu que l'application de cette méthode nécessite que l'on puisse mesurer l'humidité relative à l'intérieur du système. Un système ingénieux qui a permis de résoudre ces deux problèmes a d'abord été mis au point par Spanner en 1951, en Angleterre. Depuis lors, plusieurs autres chercheurs l'ont amélioré. Il s'agit du psychromètre / hygromètre à effet Peltier. Une explication détaillée du principe de fonctionnement de cet instrument peut être trouvée dans le manuel fort didactique de Salisbury et Ross (1985).

– Le développement de la **chambre à pression** comme technique commode et rapide pour mesurer le potentiel hydrique total de la plante (Scholander et al., 1965 ; Ritchie et Hinckley, 1975) a donné une remarquable impulsion à la recherche quantitative sur les relations hydriques des plantes. Malheureusement le fait de considérer Φ_{pl} comme une mesure fondamentale de l'état de l'eau dans la plante peut entraîner des erreurs d'interprétation. En effet la relation entre la croissance des plantes et le potentiel hydrique foliaire (variable la plus communément estimée) n'est qu'indirecte. La mesure pertinente pour la croissance et la production végétales est la turgescence des cellules. Mais celle-ci n'est réalisable qu'avec un équipement de laboratoire fort sophistiqué (Jones, 1984). On peut imaginer une application de l'équation (11) pour estimer le potentiel de turgescence, Φ_p (on écrit aussi P), en mesurant Φ_{pl} et Φ_o . Ceci est possible, mais avec comme conséquence soit la perte de simplicité et de précision, soit l'utilisation de la technique extrêmement fastidieuse dite de pression-volume avec la chambre à pression (Ritchie et Hinckley, 1975).

Quand on mesure le potentiel d'eau d'une plante, on doit veiller à ce que cette mesure se fasse sur le tissu approprié. On sait que les tissus appropriés pour la mesure de l'état de l'eau dans la plante sont les tissus méristématiques ou ceux, tels que dans les racines, qui agissent comme source de substances de croissance pour les plantes (Jones, 1984). Néanmoins on détermine d'habitude Φ_{pl} et Φ_p sur la feuille à cause de l'intérêt porté au comportement des stomates et des phénomènes d'échange gazeux à l'interface feuille-atmosphère.

Une difficulté majeure liée aux techniques conventionnelles d'estimation du potentiel hydrique de la plante est le problème de son intégration dans le temps. Cette difficulté a entraîné une réticence de l'utilisation de ce paramètre comme élément du planning des irrigations. En effet, la durée des processus de développement s'évalue en jours ou en semaines alors que le potentiel hydrique foliaire, par exemple, varie rapidement en fonction des conditions de l'environnement, spécialement celles affectant le taux de transpiration. Le fait que le potentiel hydrique du sol soit beaucoup plus stable que celui de la plante indique la nécessité pratique d'une intégration du potentiel hydrique foliaire par rapport au temps. Certains auteurs (Running, 1976 ; Jones, 1983) recommandent l'utilisation du potentiel hydrique foliaire mesuré avant le lever du jour comme indicateur du potentiel de base de la plante. Le potentiel de base est indépendant des conditions atmosphériques. Il donne une estimation du potentiel hydrique maximal de la plante dans la zone racinaire. La somme des potentiels hydriques foliaires journaliers, mesurés avant l'aube, peut être utilisée pour estimer de manière intégrée le stress hydrique de la plante pendant une période donnée.

Les considérations particulières présentées ci-avant ont montré que l'emploi du concept d'énergie a représenté une avance considérable pour la compréhension des relations hydriques du système sol-plante-atmosphère. Cependant il nous semble utile, à ce stade, d'attirer l'attention sur le fait qu'on n'est toujours pas parvenu à tenir compte du caractère dynamique des relations sol-plante-eau. Par suite des diverses complications rencontrées à l'heure actuelle dans la description physique du système sol-plante-atmosphère dans sa relation avec l'eau, seule une analyse semi-quantitative est possible.

4. LE MOUVEMENT DE L'EAU DANS LA PLANTE

4.1. Lois de circulation d'eau dans le système sol-plante-atmosphère

Le flux de transpiration dépasse de plusieurs fois le stock d'eau présent dans un végétal. De plus la part de ce stock qui peut être mobilisée pour participer à la transpiration est négligeable. Par conséquent, on peut généralement estimer que la quantité d'eau transpirée quotidiennement est égale à celle absorbée par les racines. On parle dans ce cas de **flux conservatif** et on peut appliquer le formalisme déjà considéré par Van den Honert en 1948 et qui est analogue à la loi d'Ohm pour l'électricité. Ce formalisme exprime le fait que le régime d'écoulement est en tout point inversement proportionnel à une résistance. La trajectoire de l'eau comprend l'écoulement du sol vers les racines, l'absorption par les racines, le transport dans les racines vers les branches et à travers le xylème jusqu'aux feuilles, l'évaporation dans les cavités intercellulaires des feuilles et la diffusion de la vapeur à travers les cavités stomatiques vers les couches d'air en contact avec les surfaces des feuilles.

En conditions de bonne alimentation hydrique, la résistance à l'écoulement est généralement plus grande dans la plante que dans le sol. La situation s'inverse au fur et à mesure que le sol se dessèche (Badji, 1984). Quel que soit le cas, cette résistance est toujours plus grande dans la zone de transition entre la feuille et l'atmosphère. Cette zone correspond à la section du trajet du flux transpiratoire où l'eau passe de l'état liquide à celui de vapeur et doit s'échapper par le lent processus de diffusion. Rappelons que les différentes sections d'écoulement d'eau sont représentées par les segments sol-racine, racine-branche, branche-feuille et feuille-atmosphère. La résistance dans chacune des sections peut être décrite à l'aide de l'équation suivante :

$$R = - \frac{(\Phi_{i+1} - \Phi_i)}{T} \quad (14)$$

où : T est la transpiration, $(\Phi_{i+1} - \Phi_i)$ la chute de potentiel entre les points i et $i+1$ délimitant la section considérée et R la résistance correspondante.

Le signe négatif du membre droit de l'équation (14) est justifié par le fait que l'écoulement se fait des potentiels élevés vers les potentiels bas. Cela équivaut à $(\Phi_{i+1} - \Phi_i) < 0$, quand il y a un flux transpiratoire.

Si l'on applique l'équation (14) aux différentes parties du système sol-plante-atmosphère, considéré toujours comme un continuum physique, et si on la résout pour la transpiration que nous prendrons égale à l'absorption racinaire, on aura :

$$T = \frac{\Phi_s - \Phi_r}{R_{sr}} = \frac{\Phi_r - \Phi_f}{R_{pl}} = \frac{\Phi_f - \Phi_a}{R_{st} + R_a} \quad (15)$$

où : Φ_s ($= \Phi_{sol}$) est le potentiel hydrique dans la zone racinaire,
 Φ_r le potentiel hydrique à la surface des racines,
 Φ_f le potentiel hydrique moyen foliaire,
 Φ_a le potentiel hydrique en équilibre avec l'humidité atmosphérique,
 R_{sr} la résistance de passage dans la section sol-racine,
 R_{pl} la résistance dans la plante,
 R_{st} la résistance stomatique,
 R_a la résistance de la couche aérodynamique.

En toute rigueur, l'équation (15) est inexacte pour le flux en phase gazeuse, puisqu'il faut considérer les pressions de vapeur et non les potentiels. De plus, le processus de transfert d'eau à partir des feuilles vers l'atmosphère est influencé par un apport d'énergie externe (par exemple, la radiation) plutôt que par la chute de potentiel seulement. Cependant cela ne change rien au sens de la démonstration.

Le formalisme de type loi d'Ohm est représenté schématiquement à la figure 10.2. Cette analogie avec le circuit électrique est également traitée dans le chapitre 7 (figure 7.11).

Les résistances dans le sol, dans les feuilles et dans l'atmosphère peuvent varier en fonction des variations des conditions météorologiques et de celles dans le sol. Le flux dans l'atmosphère est dû au gradient de pression de vapeur et le coefficient de transfert est une fonction complexe de variables telles que le vent, la turbulence, etc. Pour plus de détails sur cette portion du processus de transpiration, le lecteur peut consulter les chapitres 2, 3 et 4 de cet ouvrage.

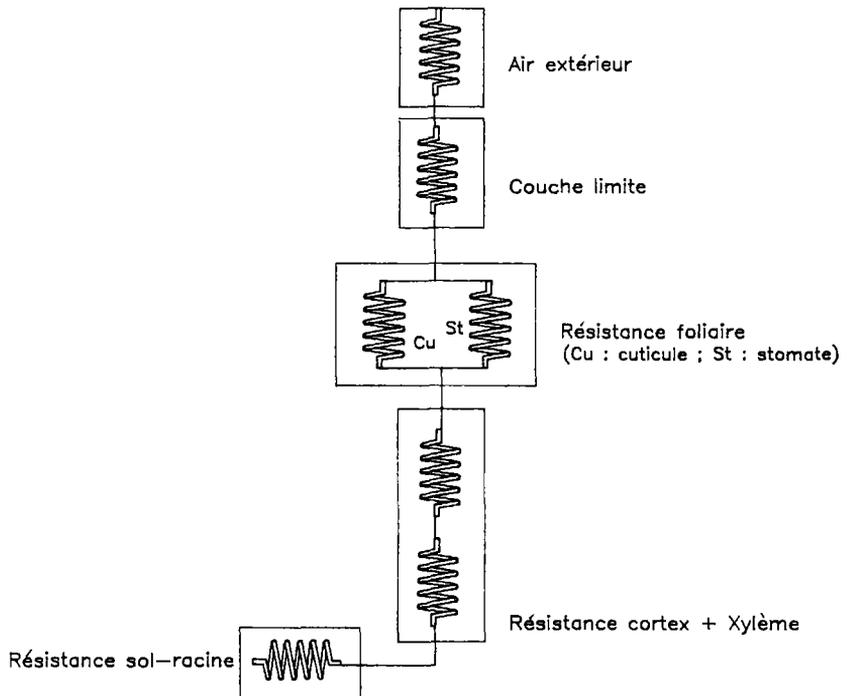


Figure 10.2. Représentation schématique de la circulation de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère, continuum physique.

4.2. Écoulement de l'eau dans la plante

On admet actuellement trois mécanismes qui pourraient être responsables du mouvement de l'eau dans la plante : la force motrice, l'hydratation le long du trajet d'écoulement et la cohésion de l'eau. Ces trois mécanismes constituent les bases d'une approche appelée **théorie de la cohésion**.

La **force motrice** est constituée par le gradient de potentiels hydriques décroissants du sol à travers la plante jusqu'à l'atmosphère. L'eau circule du sol vers la plante et pénètre dans celle-ci à travers l'épiderme, le cortex et l'endoderme d'où elle passe dans le système conducteur des racines. Elle entre après dans le système conducteur de la tige (le xylème) d'où elle est transportée jusqu'aux feuilles. De là elle passe par transpiration à travers les stomates dans l'atmosphère. Ce processus est celui qui est représenté par le formalisme expliqué au paragraphe 4.1. Ce sont la structure spéciale du trajet de l'écoulement (le diamètre relativement faible des conduits et l'épaisseur de leurs parois) et les propriétés hydratantes des cellules du parenchyme foliaire qui sont responsables du fonctionnement du système.

La force d'hydratation entre les molécules d'eau et les cellules des parois des conduits est causée par les ponts hydrogènes et est appelée **adhésion**.

La cohésion est le troisième mécanisme de base de la théorie du mouvement de l'eau dans les plantes. C'est la force d'attraction mutuelle (due aux ponts hydrogènes) entre les molécules d'eau le long du trajet d'écoulement. En fait ces forces de cohésion peuvent être *telles* que l'eau pourrait être puisée au sommet d'un grand arbre par l'évaporation vers l'atmosphère et transmettre cette force d'extraction jusqu'au niveau de la zone racinaire. L'objet de ce chapitre n'est pas de présenter en détail les bases de la théorie de la cohésion. Cependant il est essentiel de montrer comment elle est appliquée dans la recherche d'une meilleure compréhension du problème de l'écoulement de l'eau dans les plantes.

La clef de compréhension de "pourquoi l'eau peut monter jusqu'aux feuilles des grands arbres ?" est donné par la capacité qu'a l'air sec de retenir la vapeur d'eau. Quand l'humidité relative passe en dessous de 100 %, l'affinité de l'air pour l'eau croît de façon notable. L'air n'a pas besoin d'être très sec pour créer un gradient de potentiel hydrique abrupt entre le sol et l'atmosphère en passant par la plante.

Le mouvement de l'eau dans les plantes par le mécanisme de l'adhésion (cohésion des molécules d'eau avec les cellules de la paroi des éléments conducteurs) est possible parce que les plantes ont une anatomie hautement spécialisée. La figure 10.3 donne une représentation de l'anatomie de la circulation de l'eau à travers la plante.

De manière succincte, les faits essentiels de la théorie de la cohésion utilisée pour expliquer la montée de la sève brute (eau et éléments minéraux dissous) sont les suivants :

- (1) L'eau a des forces cohésives importantes ; une fois confinée dans des tubes capillaires avec des parois mouillables, elle peut être assujettie à une tension de plusieurs bars (de 30 à plus de 300 bars) avant que la colonne d'eau ne se rompe.
- (2) L'eau adhère fortement aux cellules telles que celles du mésophylle foliaire, à partir desquelles se fait la plus grande part de l'évaporation.
- (3) L'eau dans les plantes forme un film continu supporté par les cellules saturées en eau des parois.

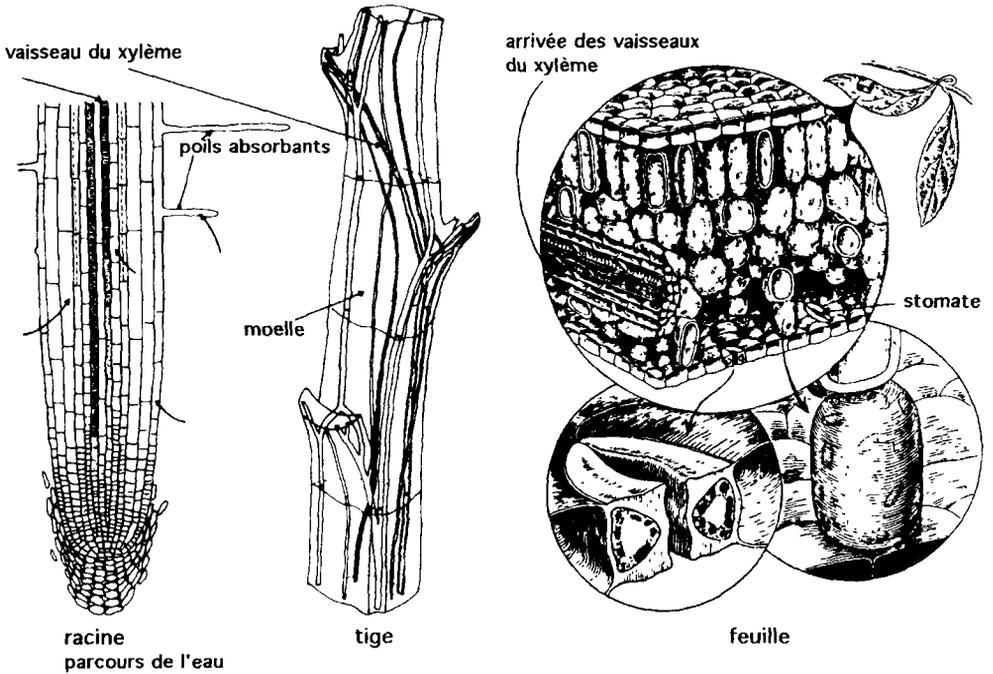


Figure 10.3. Anatomie de la circulation de l'eau dans les plantes.

Source : Katerji et Cruizat (1984), in *Les Besoins en eau des cultures*, INRA, Paris, p. 42.

(4) Quand l'eau s'évapore d'une partie de la plante, comme les cellules foliaires, la réduction du potentiel hydrique au niveau des surfaces évaporantes entraîne un mouvement d'eau du xylème à ces surfaces. Cet appel d'eau va à son tour créer une réduction du potentiel hydrique dans le xylème, chute de potentiel qui va ainsi se transmettre de proche en proche jusqu'à l'interface sol-racines, causant un écoulement de l'eau du sol vers les racines.

Il y a des objections à la théorie de la cohésion. Les principales sont relatives à l'adéquation des forces de cohésion de l'eau, à l'instabilité des films d'eau sous tension et au bouchage des conduits du xylème par l'air. Une discussion détaillée sur ces objections peut être trouvée dans l'ouvrage de Kramer (1969).

4.3. Les résistances dans différentes parties de la plante

L'équation (15) donne une idée des différentes résistances en phase liquide dans la plante. On distingue généralement la résistance sol-racine, R_{sr} , et la résistance à l'écoulement dans la plante, R_{pj} . La résistance à l'écoulement dans la plante peut être décomposée en résistances à l'écoulement dans la tige et la feuille.

La résistance sol-racine est fonction de la conductivité hydraulique du sol et des caractéristiques d'enracinement. On caractérise l'enracinement d'une plante par la densité et la profondeur racinaire. En effet, une augmentation de la densité des racines dans un horizon donné a pour effet d'améliorer l'extraction d'eau dans ce niveau. Cela signifie que la résistance à l'écoulement d'eau à l'interface sol-racine, R_{sr} , a une relation inverse à la densité racinaire. Une extension du système racinaire en profondeur et en largeur aboutit à mettre à la disposition de la plante un volume de sol plus important et donc de l'eau. On a accordé beaucoup d'attention à la ré-

sistance au mouvement de l'eau dans les racines parce que l'on considère qu'elle constitue la principale raison du déséquilibre entre la transpiration et l'absorption d'eau. Ce déséquilibre est considéré comme la cause des déficits hydriques observés aux heures chaudes de la journée chez les plantes transpirantes. De plus, les températures basses dans le sol et une aération déficiente du sol entraînent une réduction de l'absorption de l'eau suite à une augmentation de la résistance R_{sr} .

En général on considère que la résistance à l'écoulement dans la tige est relative-ment négligeable. Cependant cette résistance n'est pas uniforme à cause des irrégularités dans la géométrie des vaisseaux conducteurs du xylème. La résistance foliaire peut ne pas être négligeable, surtout pour les jeunes et les vieilles feuilles (Black, 1979). On considère assez souvent qu'elle vient (en importance) juste après celle des racines.

4.4. Remarque sur le mouvement de l'eau dans la plante

Le mouvement de l'eau dans une plante en transpiration est souvent traité par analogie à la loi d'Ohm pour l'électricité. L'application rigoureuse de la loi d'Ohm au transport d'eau considéré comme un processus caténaire conduit à conclure que la résistance à l'écoulement d'eau à travers une plante est plus importante dans le tronçon du trajet relatif à la phase vapeur. La conséquence immédiate de cette conclusion est que la résistance à l'interface feuille-atmosphère contrôle le mouvement de l'eau dans la plante. Ceci constitue en fait une grossière simplification. En effet, cette conclusion néglige le passage de l'eau de l'état liquide (état pour lequel le mouvement est proportionnel à la différence de potentiels hydriques) à l'état vapeur (état pour lequel le mouvement est proportionnel au gradient de pression de vapeur). Il semble plus adéquat de considérer séparément le mouvement en phase liquide de celui en phase vapeur. On peut par exemple traiter le problème en utilisant la différence de potentiels hydriques du sol jusqu'aux feuilles et la différence en pression de vapeur des feuilles à l'atmosphère.

La résistance totale de la plante est relativement basse. Elle serait plus importante dans les racines, intermédiaire dans les feuilles et plus faible dans les tiges où le mouvement se fait principalement dans le système vasculaire. La force motrice pour l'écoulement de l'eau liquide est générée par la chute du potentiel hydrique dans les feuilles, chute causée par la transpiration. Étant donné que la transpiration est contrôlée par le degré d'ouverture des stomates dans la plupart des cas et par le gradient de vapeur entre les feuilles et l'atmosphère, la vitesse à laquelle l'eau circule dans la plante est fortement contrôlée par le passage à la phase vapeur.

Quand l'absorption d'eau est réduite par un dessèchement du sol ou par une résistance racinaire importante causée par une basse température ou par une aération déficiente, on observe une perte de turgescence dans les feuilles causée par une chute de potentiel hydrique. Cela entraîne la fermeture des stomates. Par conséquent l'augmentation de la résistance sol-racine entraîne indirectement une réduction du taux de transpiration en accroissant la résistance stomatique.

Kramer (1969) rapporte que la vitesse du déplacement de l'eau entrant dans les racines et s'échappant des feuilles est relativement faible. Elle est par contre relativement très élevée dans le système vasculaire. On estime par exemple à 0,01 cm/h la vitesse avec laquelle l'eau entre dans les racines ou sort des feuilles, et à 1 000 cm/h celle à laquelle elle circule dans le xylème d'une plante de maïs. Des mesures de vi-

tesse d'écoulement de l'eau dans les plantes ligneuses ont donné des valeurs variant entre 100 et 6 000 cm/h.

Lors de notre analyse du problème de l'écoulement de l'eau dans les plantes nous avons négligé les réserves en eau que pourrait constituer le végétal. Cela n'enlève rien à l'"applicabilité" de notre approche.

5. LE COMPROMIS PHOTOSYNTHÈSE-TRANSPIRATION

5.1. Introduction

Les plantes qui croissent dans les champs consomment des centaines de kilogrammes d'eau par kilogramme de matière sèche synthétisée. Les plantes doivent donc transmettre à l'atmosphère la plus grande partie de l'eau qu'elles ont extraite du sol. Le rejet de vapeur d'eau par les plantes est appelée **transpiration**. Nous avons vu en 4.2 que la transpiration (flux transpiratoire) est due au gradient de vapeur d'eau entre les feuilles et l'atmosphère. En d'autres termes, la transpiration est soustraite aux plantes par la demande évaporative de l'atmosphère.

La question que nous pouvons nous poser à ce stade est la suivante : Pourquoi tant d'eau transpirée pour permettre la croissance et le développement jusqu'à terme d'une culture ? La réponse est donnée par le fait que la majeure partie des tissus végétaux sont formés d'atomes de carbone qui forment la charpente des molécules organiques constitutives de ces tissus, et virtuellement tout ce carbone doit provenir de l'atmosphère.

Le carbone entre dans la plante sous la forme de dioxyde (CO_2) à travers les ouvertures stomatiques et l'eau sort par diffusion à travers ces mêmes ouvertures aussi longtemps qu'elles restent ouvertes. Cela constitue le dilemme auquel la plante doit régulièrement faire face : comment faire entrer le maximum possible de CO_2 à partir d'une atmosphère où il est fortement dilué (environ 0,03 % volumique) et en même temps retenir le maximum d'eau possible pour remplir et conserver toutes les cellules turgescentes afin de procurer un milieu favorable dans lequel le CO_2 peut être, grâce à la photosynthèse, transformé en molécules de la vie. C'est aussi le défi des agriculteurs d'atteindre un rendement maximal en utilisant un minimum d'eau.

La détermination des facteurs de l'environnement et la compréhension de la manière dont ils influencent la transpiration et l'absorption du CO_2 est en réalité un travail difficile pour les chercheurs. Cela est dû au fait que les facteurs interagissent de différentes façons. Les facteurs de l'environnement n'influencent pas seulement les processus physiques d'évaporation et de diffusion. La plus grande partie de l'eau transpirée et du gaz carbonique passe à travers les stomates des feuilles dont *l'ouverture est également influencée par l'environnement*. Une augmentation de la température va, par exemple, favoriser fortement l'évaporation et faiblement la diffusion, mais peut causer la fermeture des stomates. Au lever du jour, les stomates s'ouvrent en réponse à l'augmentation de l'intensité lumineuse, et la lumière va aussi augmenter la température de l'air. Cette augmentation de température signifie que l'atmosphère peut contenir plus d'humidité, ce qui va promouvoir l'évaporation et peut-être affecter le degré d'ouverture des stomates. Le vent apporte plus de

CO₂ et va évacuer la vapeur d'eau causant une augmentation de l'évaporation et de l'absorption de CO₂. Mais si la feuille est chauffée jusqu'à une température supérieure à celle de l'air par l'énergie solaire, le vent va entraîner une diminution de cette température foliaire causant ainsi une diminution de la transpiration. Quand l'eau du sol est limitante, la transpiration et l'absorption de gaz carbonique sont inhibées à cause de la fermeture des stomates.

La plante est, comme nous l'avons déjà souligné, l'élément vivant dans le système sol-plante-atmosphère. Cet élément vivant n'est pas du tout passif par rapport aux processus de transpiration et d'absorption de CO₂ (photosynthèse). Elle possède en fait l'aptitude de limiter au moment voulu le régime transpiratoire et l'absorption de gaz carbonique en contrôlant l'ouverture des stomates des feuilles. Néanmoins, la plante paie tôt ou tard cette limitation par une réduction de son potentiel de croissance. Pour croître donc avec succès, l'économie en eau de la plante doit être telle que la demande soit équilibrée par une alimentation suffisante d'une part et que, d'autre part, la photosynthèse soit à un niveau adéquat. Il faudrait donc que la plante puisse maintenir un bon compromis photosynthèse-transpiration.

5.2. Mécanique et mécanisme des stomates

Techniquement le terme "stomate" se réfère seulement à l'ouverture, mais on l'applique souvent au système stomatique qui inclut les cellules de garde. Adjacentes à chaque cellule de garde se trouvent habituellement une ou deux cellules épidermiques modifiées appelées cellules subsidiaires. L'eau s'évapore à l'intérieur de la feuille à partir des membranes des cellules du parenchyme palissadique et du parenchyme spongieux vers les espaces intercellulaires qui donnent sur l'atmosphère externe quand les stomates sont ouverts. Le dioxyde de carbone suit le chemin inverse de diffusion de l'eau. Beaucoup de membranes de cellules des parenchymes palissadique et spongieux (appelées cellules du mésophylle) sont exposées à l'atmosphère interne des feuilles. Certaines plantes présentent plus de stomates sur la face dorsale (inférieure) que sur la face supérieure de la feuille. D'autres en présentent uniquement sur la face supérieure et les plantes aquatiques submergées n'en ont pas. Les graminées présentent généralement à peu près un nombre égal sur les deux faces de leurs feuilles.

Les stomates s'ouvrent quand les cellules de garde sont turgescentes. A priori cela semble paradoxal. On pourrait penser que le gonflement des cellules de garde forcerait plutôt les stomates à se fermer. Les stomates réagissent comme ils le font à cause de caractères spéciaux liés à la structure submicroscopique de leurs membranes. Cette structure est liée à ce qu'on définit comme la **micellation radiale**.

Mais qu'est-ce qui fait que les cellules de garde absorbent de l'eau pour devenir turgescentes afin de provoquer l'ouverture des stomates ? Ce problème classique de physiologie végétale a été discuté et étudié depuis plusieurs décennies. On pense que la turgescence des cellules de garde se fait en réponse à une variation de leur potentiel osmotique. Si tel est réellement le cas, qu'est-ce qui cause alors la variation du potentiel osmotique dans les cellules pour entraîner l'ouverture des stomates ? Des tentatives de réponse à cette question sont données par les effets de l'environnement, le processus de contrôle du potentiel osmotique des cellules de garde (la présence d'ions potassium, la présence d'acide abscissique, etc.).

Les physiologistes des plantes ont remarqué que les stomates de nombreuses es-

pèces végétales s'ouvrent au lever du jour et se ferment dans l'obscurité, permettant l'absorption du CO_2 nécessaire à la photosynthèse durant la journée. L'ouverture des stomates se déroulerait pendant une heure alors que la fermeture se ferait progressivement tout au long de l'après-midi (Salisbury et Ross, 1985). Les stomates se ferment plus rapidement si la plante est directement placée dans l'obscurité. Certaines plantes grasses des milieux chauds et secs telles que les cactus et les *Kalanchoe* agissent de manière opposée. Elles ouvrent leurs stomates pendant la nuit, fixent le dioxyde de carbone en acides organiques dans l'obscurité et ferment leurs stomates le jour. Cela constitue une bonne adaptation qui permet à ces espèces d'absorber le CO_2 à travers les stomates tout en conservant l'eau durant la journée chaude. L'ouverture des stomates d'espèces végétales non grasses nécessite un seuil d'intensité lumineuse d'environ 1/1 000 à 1/30 de pleine radiation solaire. Ce seuil d'intensité lumineuse est juste suffisant pour entraîner un peu de photosynthèse nette et une réduction de la concentration de gaz carbonique dans la feuille. L'intensité lumineuse influence la vitesse et le degré final d'ouverture des stomates. Une lumière forte donnera par exemple un degré d'ouverture plus élevé qu'une lumière faible.

Les concentrations de gaz carbonique ont également un effet sur l'ouverture des stomates. L'extraction de CO_2 pendant la photosynthèse par les cellules du parenchyme et du mésophylle constitue la raison principale d'ouverture des stomates de la plupart des espèces végétales exposées à la lumière. De plus, les plantes grasses fixent le gaz carbonique sous forme d'acides organiques la nuit et cela entraîne aussi l'ouverture de leurs stomates. Une concentration élevée de CO_2 entraîne la fermeture des stomates que ce soit le jour ou la nuit. La réponse des stomates est contrôlée par la concentration en gaz carbonique à l'intérieur de la feuille. Il y a une bonne raison de penser que les autres facteurs qui influencent la photosynthèse ou la respiration ont un effet sur l'ouverture et la fermeture des stomates de par leur action indirecte sur la concentration interne du CO_2 .

Le potentiel hydrique foliaire a également un contrôle marquant sur l'ouverture et la fermeture des stomates. Quand le potentiel hydrique décroît (augmentation du stress hydrique), les stomates se ferment. Cet effet peut être plus marquant que les faibles concentrations de gaz carbonique et la forte lumière. Le vent peut aussi entraîner une augmentation de la transpiration qui résultera en un stress hydrique dont la conséquence sera la fermeture des stomates.

Les températures élevées (30 à 35 °C) entraînent généralement la fermeture des stomates. Cela pourrait être dû au stress hydrique ou à une augmentation de la respiration qui entraînerait une concentration importante de CO_2 à l'intérieur de la feuille. Cependant il existe des espèces végétales qui ouvrent leurs stomates au lieu de les fermer quand la température est élevée.

Nous avons vu que l'ouverture des stomates se fait suite à une absorption d'eau par les cellules de garde qui deviennent ainsi turgescentes. Nous savons que cette absorption d'eau se fait en réponse à un potentiel osmotique plus bas suite à la présence de solutés. Les physiologistes ont pu remarquer que l'élément responsable de cette baisse de potentiel osmotique est l'ion potassium, K^+ . Une augmentation de la concentration en ions K^+ jusqu'à 0,5 mol est suffisante pour entraîner une baisse du potentiel osmotique d'environ 20 bars. L'ouverture des stomates et le mouvement des ions potassium vers les cellules de garde sont intimement liés. La lumière entraîne une concentration d'ions K^+ dans les cellules de garde. Il en est de même avec les faibles concentrations de gaz carbonique. Quand les feuilles sont transfé-

rées dans l'obscurité, les ions potassium sortent des cellules de garde et se concentrent dans les cellules environnantes. Cela entraîne une fermeture des stomates. Les cellules de garde doivent donc obtenir les ions potassium des cellules accessoires. Les stomates se ferment également en présence d'une hormone végétale, l'acide abscissique (ABA). L'application de cette hormone cause en effet une perte d'ions potassium par les cellules de garde.

Il semble qu'il y ait deux boucles interactives qui contrôlent l'ouverture et la fermeture des stomates. Quand la concentration en gaz carbonique décroît dans les espaces intercellulaires, les ions K^+ se déplacent vers les cellules de garde causant ainsi une ouverture des stomates. Cette ouverture des stomates permet au gaz carbonique d'entrer. Ce schéma illustre la première boucle qui sert les besoins de la photosynthèse. Cette boucle sert également pour la transpiration des plantes non grasses. Si le stress hydrique se développe, l'acide abscissique (ABA) commence à apparaître dans l'eau qui entre dans les cellules de garde. Ce qui entraîne une fermeture des stomates. Ce schéma représente la seconde boucle. Les deux boucles sont interactives. En effet le degré de réponse stomatique à l'ABA dépend de la concentration de CO_2 dans les cellules de garde et la réponse des stomates au CO_2 dépend de la présence de l'ABA. Une boucle fournit le CO_2 pour la photosynthèse, une autre protège contre la perte excessive d'eau.

5.3. Mesure de la transpiration

Étant donné que la concentration en CO_2 atmosphérique est relativement constante, le défi qui se présente à nous est la mesure de la transpiration. De toute façon comprendre la transpiration nous donne une bonne base pour comprendre l'absorption du CO_2 .

Comme première méthode de mesure de la transpiration, on pourrait considérer par exemple une tente transparente en plastique ou un tunnel avec un environnement contrôlé. Notre système expérimental recouvre un certain nombre de plantes et la température, l'humidité et les niveaux de concentration de gaz carbonique de l'air sont mesurés à l'entrée et à la sortie. A partir des données recueillies, il sera possible de calculer la transpiration et la photosynthèse. Mais une difficulté évidente demeure : comment pouvons-nous être sûr que notre tente transparente par exemple n'influence pas notre environnement ? En d'autres termes, dans quelle mesure les résultats obtenus sont-ils représentatifs de la réalité ? On peut certes, actuellement, à l'aide d'une instrumentation sophistiquée, contrôler les températures, les humidités et les concentrations en gaz.

Une approche plus simple est celle du **lysimètre**. Le lysimètre peut être défini comme un conteneur qui permet de mesurer de façon assez précise les termes du bilan d'eau au champ. On peut de la sorte mesurer la transpiration d'une culture ou plutôt son évapotranspiration. L'évapotranspiration est la valeur combinée de la transpiration et de l'évaporation d'eau à la surface du sol. La mesure directe de l'évapotranspiration ou son calcul à partir des données du sol, du climat et de la plante, la séparation des termes évaporation et transpiration et l'interprétation des données à l'échelle du champ sont traités dans les chapitres 3 et 4 de cet ouvrage. Au laboratoire on peut mesurer l'évapotranspiration à l'aide de microlysimètres (colonne de sol, pot, etc.). Le problème est celui de l'application des résultats observés aux conditions au champ.

6. RÉPONSES ET ADAPTATIONS DES PLANTES AU DÉFICIT HYDRIQUE

6.1. Introduction

La croissance et le développement des plantes sont directement contrôlés par le **stress** ou **déficit hydrique** dans le végétal, et seulement de manière indirecte par l'atmosphère et le sol. On parle de stress ou de déficit hydrique lors de situations entraînant un déficit de turgescence des cellules végétales. Le déficit hydrique dans la plante peut varier d'une valeur faible, seulement détectable par les instruments de mesure, au flétrissement observé sous une chaleur excessive ou au flétrissement permanent avec mort par dessèchement. En termes plus simples, un déficit hydrique survient quand le taux de transpiration excède celui d'absorption d'eau par les racines.

Le déficit hydrique se caractérise par une chute de la teneur en eau, du potentiel osmotique et du potentiel hydrique total accompagnée par une perte de turgescence, une fermeture des stomates et une chute de la croissance. Un déficit hydrique sévère résulte en une réduction drastique de la photosynthèse et une perturbation de nombreux autres processus physiologiques. Il aboutit en fin de compte à un arrêt de la croissance et à la mort par dessèchement.

On reconnaît généralement que le stress cause plus de dégâts au végétal à certains stades de croissance, appelés **stades critiques**, qu'à d'autres. La période critique coïncide habituellement avec les moments où les organes reproducteurs sont formés et quand surviennent la pollinisation et la fertilisation. Néanmoins, certaines plantes comme le café ont besoin d'un déficit hydrique avant que leur floraison ne soit induite par la pluie ou l'irrigation. De plus dans certaines circonstances, un stress hydrique modéré peut entraîner une amélioration de la qualité des productions végétales comme, par exemple, chez la bettrave à sucre et les cultures fourragères.

6.2. Les causes du déficit hydrique et son développement

Le déficit hydrique chez les plantes est causé soit par la perte excessive d'eau, soit par une absorption inadéquate, ou par une combinaison des deux.

Si l'absorption n'arrive pas à suivre la transpiration, il y aura un stress hydrique dans la plante. *Le retard de l'absorption sur la transpiration* qui est la cause du déficit hydrique, observé chez nombre de végétaux, à midi, *est le résultat d'une résistance importante à l'écoulement de l'eau dans la plante* (Kramer, 1969), et aussi du fait que la transpiration et l'absorption d'eau sont contrôlées par des ensembles différents de facteurs. Le taux de transpiration est en effet contrôlé par l'indice foliaire et la structure du feuillage, par le degré d'ouverture des stomates et par tous les facteurs qui déterminent l'importance du gradient de vapeur d'eau entre la plante et l'atmosphère. L'absorption de l'eau, quant à elle, est influencée par le taux de transpiration, par l'importance de la zone racinaire et l'efficacité du système racinaire, et par le potentiel hydrique et la conductivité hydraulique du sol. La conductivité hydraulique exprime la facilité avec laquelle l'eau s'écoule dans le sol.

Il n'est pas surprenant de voir que deux phénomènes qui ne sont pas contrôlés par les mêmes facteurs ne sont pas parfaitement synchronisés, même si ces deux processus sont interdépendants et "reliés" par des colonnes d'eau allant des racines

jusqu'aux feuilles. Rappelons-nous notre hypothèse de continuum sol-plante-atmosphère. En application de cette hypothèse, on devrait constater le fait suivant : étant donné que l'eau est un fluide non élastique, on devrait s'attendre à ce que toute variation de transpiration ou d'absorption soit instantanément transmise à l'autre processus. Cependant, on a une résistance considérable à l'écoulement de l'eau dans la plante. De plus, on a une zone tampon dans le système formé par le tissu parenchymateux qui fonctionne comme un réservoir qui perdrait son eau pendant les périodes où la transpiration est supérieure à l'absorption racinaire et en gagnerait dans le cas inverse. Par conséquent, le premier effet d'un taux élevé de transpiration est la chute de teneur en eau et la perte de turgescence par les feuilles des plantes qui culminent avec le flétrissement.

On sait donc que la transpiration excessive est responsable du déficit hydrique temporaire des plantes aux heures de midi. Cependant, une diminution de l'absorption racinaire causée par une diminution de la disponibilité en eau dans le sol est responsable des longues et sévères périodes de déficit hydrique dans la plante qui causent les réductions importantes de la croissance des cultures. Le niveau du potentiel d'eau du sol établit le niveau maximal du potentiel hydrique de la plante. Il y a souvent une bonne corrélation entre le stress hydrique et la production végétale, et les illustrations de ce fait abondent dans la littérature. Cependant, comme nous l'avons déjà dit dans les paragraphes précédents, le potentiel d'eau du sol ne représente qu'une indication indirecte de la diminution de la production potentielle des végétaux. En effet la production est directement contrôlée par le déficit hydrique dans les plantes.

6.3. Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique

Le déficit (stress) hydrique fait partie des contraintes de l'environnement qui peuvent empêcher ou diminuer la croissance des végétaux. Il résulte, comme nous l'avons vu, d'un changement dans les conditions d'alimentation en eau des plantes. En matière d'adaptation des plantes au déficit hydrique on peut distinguer (Kramer, 1969 ; Levitt 1980) : la résistance (ou tolérance), l'esquive et l'évasion. Ces trois mécanismes vont être brièvement présentés.

On définit l'adaptation comme le moyen grâce auquel les plantes survivent à des périodes de déficit hydrique. Fondamentalement, les plantes sont résistantes à la sécheresse soit par ce que leur protoplasme est capable d'endurer une déshydratation sans dommage permanent, soit parce qu'elles possèdent des caractéristiques structurales ou physiologiques qui leur permettent de ne pas subir un niveau létal de flétrissement.

6.3.1. La résistance (ou tolérance) au déficit hydrique

On dit qu'une plante est tolérante ou résistante au déficit hydrique quand elle est capable de maintenir son activité métabolique sous de faibles potentiels d'eau, jusqu'à un point donné. La tolérance au déficit hydrique est liée à des adaptations de nature physiologique. Son degré varie selon les espèces et selon le stade de croissance. On distingue également une variation au sein d'une même espèce (comportement variétal).

Du point de vue du principe "maximaliste" qui met l'accent sur la production des plantes et non sur leur capacité de survie pendant des périodes de déficit hydrique, les différences en tolérance au stress sont d'une importance mineure. En effet quand une plante est soumise à un taux de déficit hydrique proche du flétrissement permanent, il y aura vraisemblablement une réduction trop importante en produc-

tion. Pour beaucoup de plantes, la production commence déjà à diminuer pour des potentiels hydriques du sol de -1 à -2 bars, soit bien avant qu'elles ne soient en danger de mort par flétrissement permanent. Néanmoins, certaines plantes comme le sorgho ont la capacité de reprendre une croissance normale après une période de stress notable.

Renard (1980) distingue trois mécanismes explicatifs de la tolérance des plantes au déficit hydrique. Ces mécanismes sont : l'ajustement osmotique, la tolérance à la dessiccation et le maintien de la translocation.

- Dans le cas de l'**ajustement osmotique**, lors d'un déficit hydrique (sécheresse), la perte d'eau à partir des cellules provoque une concentration des solutés du cytoplasme et donc une élévation des potentiels osmotiques cellulaires et tissulaires. Ceci a pour effet de maintenir la turgescence positive et de garder par conséquent les stomates ouverts. Ce mécanisme constitue un processus d'ajustement osmotique passif et il est limité. On a cependant constaté que certaines espèces végétales ont un mécanisme d'ajustement osmotique actif. Ces espèces sont capables d'augmenter le potentiel osmotique des cellules de garde par migration de solutés à partir d'organes tels que les racines, les gaines foliaires et les tiges.

- La **tolérance à la dessiccation** correspond à une capacité de la membrane cytoplasmique de retenir les électrolytes, donc de conserver son intégrité, en cas de dessiccation. L'acquisition de cette capacité est liée au passé de la plante. Il est en effet bien connu que des plantes soumises à la sécheresse au stade jeune seront plus tolérantes ultérieurement que celles dont le passé n'a pas connu de déficit hydrique.

- Un des effets de la sécheresse est de favoriser, chez certaines espèces végétales, telles que les céréales, la translocation des assimilats accumulés dans les racines, tiges et les gaines vers les grains afin de palier le déficit en eau. La capacité de **maintien de la translocation** constitue un mécanisme de tolérance au déficit hydrique.

6.3.2. L'évasion

Dans le cas de l'évasion, la plante effectue son cycle végétatif en dehors des périodes de sécheresse qui pourraient interférer de façon significative avec leur rendement. C'est le cas des cultivars (variétés) à cycle court dont la période de végétation se situe à l'intérieur de la saison favorable. C'est également le cas de plusieurs plantes des régions désertiques qui germent, se développent et fleurissent en quelques semaines après que la pluie ait mouillé le sol. De telles plantes complètent leur cycle de croissance avant qu'un stress hydrique sévère ne s'établisse. Certaines espèces végétales utilisent le phénomène de dormance durant la saison sèche et chaude comme moyen d'évasion envers la sécheresse.

6.3.3. L'esquive

La plante, dans le cas de l'esquive, fait appel à des mécanismes pour maintenir des potentiels hydriques relativement élevés.

Un des moyens les plus efficaces d'"assurance" contre les dommages causés par la sécheresse est un système racinaire dense, profond et à rapport pondéral racines/tiges élevé. Les plantes à enracinement superficiel et peu dense comme par exemple les pommes de terre, les oignons, la laitue vont souffrir plus tôt d'un déficit hydrique que les plantes à enracinement profond comme la luzerne, le maïs, le sorgho et la tomate. La "combinaison" d'une espèce végétale ayant un bon potentiel d'enracine-

ment profond avec des conditions de sol favorables à cet enracinement est vraisemblablement un environnement avantageux pour esquiver la sécheresse.

La deuxième manière de surseoir au déficit hydrique est le contrôle de la transpiration. Les moyens utilisés par les plantes pour cela sont la fermeture stomatique, la résistance cuticulaire, l'enroulement foliaire, la diminution de surface transpirante et la chute foliaire. Renard (1980) donne une discussion assez détaillée sur la prise en compte de ces mécanismes dans l'adaptation des plantes au déficit hydrique.

BIBLIOGRAPHIE

- Badji M. (1984), *Utilisation de l'eau du sol par une culture (Brachiaria ruziziensis) en conditions climatiques semi-arides : Analyse expérimentale et simulation numérique*, thèse de doctorat ès sciences agronomiques, Dissertationes de Agricultura, 125, Faculté des sciences agronomiques, K.U. Leuven, Belgique.
- Belmans C., Wesseling J.G. et Feddes R.A. (1982), *Simulation model of the water balance of a cropped soil providing different types of boundary conditions (SWATRE)*, ICW Nota n° 1257 (improved computer programme), Institute for Land and Water Management Research, Wageningen, Pays-Bas.
- Black C. R. (1979), "The relationship between transpiration rate, water potential and resistances to water movement in sunflower (*Helianthus annuus L.*)", *J. Exp. Bot.*, **30** : 235-243.
- Bouyocos G.J. (1949), "Nylon electrical resistance unit for continuous measurement of soil moisture in the field", *Soil Science*, **67** : 319-330.
- Bouyocos G.J. (1951), "Effect of fertilizers on the plaster of paris electrical resistance method of measuring soil moisture in the field", *Journal of America Society of Agronomy*, **43** : 508-511.
- Bouyocos G.J. (1953a), "An improved type of soil hydrometer", *Soil Science*, **76** : 377-378.
- Bouyocos G.J. (1953b), "More durable plaster of paris moisture blocks", *Soil Science*, **76** : 477-451.
- Bouyocos G.J. (1954), "New type electrode for plaster of paris moisture blocks", *Soil Science*, **78** : 339-342.
- Bouyocos G.J. et Mick A.H. (1948), "A comparison of electrical resistance units for making a continuous measurement of soil moisture under field conditions", *Plant Physiology*, **23** : 532-543.
- Campbell E.C. (1972), "Vapour sink and thermal gradient effects on psychrometer calibration", in *Psychrometry in Water Relations Research*, Brown R.W., Van Haveren B.P. (eds.), Logan, Utah Agricultural experiment Station, 94-97.
- Campbell E.C., Campbell G.S. et Barlow W.K. (1973), "A dewpoint hygrometer for water potential measurement", *Agricultural Meteorology*, **12** : 113-121.
- Doorenbos J., Kassam A.H., Bentvelsen C. et Uittenbogaard G. (1979), "Yield response to water", in *Irrigation and agricultural development*, Jöhl S.S. (ed.), Pergamon Press, 257-280.
- England C.B. (1965), "Changes in fiber-glass soil moisture electrical resistance elements in long-term installations", *Soil Science Society of America Proceedings*, **29** : 229-231.
- Feddes R.A., Kowalik P.J. et Zaradny H. (1978), *Simulation of field water use and crop yield*, Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, Pays-Bas.
- Hadas A. (1973), "Water transfer from soil to plant", in *Arid zone irrigation*, Yaron et al. (eds.), Springer Verlag, 111-122.

- Hanks R.J. et Ashcroft G.L. (1980), *Applied soil physics : Soil water and temperature applications*, Springer-Verlag.
- Hillel D. (1974), *L'eau et le sol : Principes et processus physiques*, traduit de l'anglais par L.W. De Backer, Vander (ed.), Leuven, Paris.
- Hoogland J.C., Belmans C. et Feddes R.A. (1981), "Root water uptake model depending on soil water pressure head and maximum extraction rate", *Actae Horticulturae*, **119** : 123-131.
- Hsiao T.C. (1973), "Plant responses to water stress", *Annual Review of Plant Physiology*, 519-570.
- Jones H.G. (1983), "Estimation of an effective soil water potential at the root surface of transpiring plants", *Plant, Cell and Environment*, **6** : 671-674.
- Jones H.G. (1984), "Physiological and environmental control of evapotranspiration from plants and implications for plant water status", in *Les besoins en eau des cultures/Crop water requirements*, Conférence internationale, Paris 11-14 sept. 1984, INRA, Paris, 23-33.
- Katerji N. et Cruiziat P. (1984), "Transfert hydrique chez les végétaux. Quelques faits et problèmes", in *Les besoins en eau des cultures/Crop water requirements*, Conférence internationale, Paris 11-14 sept. 1984, INRA, 35-54.
- Kramer P. J. (1969), *Plant and soil water relationships : a modern synthesis*, McGraw-Hill Book Company, New York.
- Letey J. (1966), "Measuring aeration", *Proceedings of the Conference on drainage for efficient crop production*, American Society of Agricultural Engineers, St. Joseph, Michigan, 6-10.
- Letey J. et Kemper W.D. (1967), "Soil aeration", in *Irrigation agricultural lands*, Hagan R.M. et al. (eds.), American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, 941-949.
- Levitt J. (1980), *Responses of plants to environmental stresses*, Academic Press, New York.
- Molz F.J. (1981), "Models of water transport in the soil-plant-system : A review", *Water Resources Research*, **17** : 1245-1260.
- Peters D.B. (1965), "Water availability", in *Methods of soil analysis*, Black I.C. A. (dir.), American Society of Agronomy, Monograph 9, 279-289.
- Renard C. (1980), "Mécanismes d'adaptation à la sécheresse chez le riz pluvial", in *Les besoins en eau des cultures/Crop water requirements*, Conférence internationale, Paris 11-14 sept. 1984, INRA, 195-203.
- Ritchie G.A. et Hinckley T.M. (1975), "The pressure chamber as an instrument for ecological research", *Advances in ecological Research*, **9** : 165-254.
- Rose C.W. (1966), *Agricultural physics*, Pergamon Press, Oxford.
- Running S.W. (1976), "Environmental control of leaf water conductance in conifers", *Canadian Journal of Forest Research*, **6** : 104-112.
- Salisbury F.B. et Ross C.W. (1985), *Plant physiology*, Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. et Hemmingen E.A. (1965), "Sap pressure in vascular plants : negative hydrostatic pressure can be measured in plants", *Science*, **148** : 339-346.
- Skaggs R.W., Miller D.E. et Brooks R.H. (1980), "Soil water. Part I. Properties", in *Design and operation of farm irrigation systems*, Jensen M.E. (ed.), an ASAE Monograph, 77-123.
- Slatyer R.O. et Taylor S.A. (1960), "Terminology in plant-soil-water relationships", *Nature*, **187** : 922-924.
- Taylor A.S. et Ashcroft G.L. (1972), *Physical edaphology. The physics of irrigated land and non-irrigated soils*, W.H. Freeman and Co, 553 p.

Chapitre 11

NUTRITION MINÉRALE DES PLANTES

Jean Lambert¹, Nicolas Tremblay² et Chantal Hamel³

1. Université catholique de Louvain-la-Neuve, Belgique

2. Station de recherches, Agriculture, Canada

3. Institut de recherche en biologie végétale de Montréal, Canada

Sommaire

1. Système racinaire et absorption

- 1.1. Introduction
- 1.2. Notions d'éléments essentiels et facultatifs
- 1.3. Notions d'éléments majeurs et d'éléments mineurs
- 1.4. Importance du système racinaire et absorption
- 1.5. La capacité d'échange cationique (C.E.C.) racinaire
- 1.6. Effet de l'absorption minérale au niveau racinaire sur la teneur des sols

2. Les mycorhizes

- 2.1. Définition
- 2.2. Classification
- 2.3. Rôle des mycorhizes
- 2.4. Signification écologique
- 2.5. Implications agronomiques

3. Mécanismes d'absorption et de mouvement des ions

- 3.1. La solution du sol
- 3.2. Les modes de transfert du sol vers la plante
- 3.3. Les conséquences pratiques de ces modes d'absorption
- 3.4. Les mécanismes de pénétration des électrolytes dans la plante

4. Besoins en éléments minéraux

- 4.1. Notions d'équilibre nutritionnel
- 4.2. Besoins qualitatifs
- 4.3. Synchronisme
- 4.4. Besoins bruts
- 4.5. Analyse de sol
- 4.6. Analyse foliaire
- 4.7. Perspectives

Bibliographie

NUTRITION MINÉRALE DES PLANTES

1. SYSTÈME RACINAIRE ET ABSORPTION

1.1. Introduction

Sans les végétaux, il n'y aurait aucune vie possible sur notre planète. En effet, ceux-ci, en utilisant le CO_2 dont l'excès rendrait l'atmosphère totalement irrespirable, assurent grâce au processus de la photosynthèse la transformation de l'énergie solaire en énergie chimique. Cependant, si les éléments indispensables tels que le carbone, l'hydrogène et l'oxygène sont fournis par le CO_2 et l' H_2O , la plante doit pour assurer sa survie puiser dans le sol les autres éléments dont elle a besoin. La nutrition minérale joue donc un rôle prépondérant lorsque l'on veut étudier les paramètres influençant la production végétale.

1.2. Notions d'éléments essentiels et facultatifs

Depuis les expériences de Jan Baptiste Van Helmont (1577-1644), on sait que la croissance et le développement d'une plante sont assurés d'une part par les produits élaborés par la photosynthèse et d'autre part par l'eau et les éléments minéraux puisés dans le substrat. Ces éléments sont acheminés sous forme de sels minéraux jusqu'aux parties supérieures de la plante où ils sont combinés aux glucides obtenus par la photosynthèse pour former les composants indispensables à tous les végétaux. Il importe donc de rappeler rapidement :

- quels sont les éléments minéraux indispensables et quel est leur rôle ;
 - comment ces éléments parviennent du sol jusqu'à la plante ;
 - de quelle façon ils sont absorbés par la plante.
-
- Un **élément essentiel** répond aux critères suivants :
 - sa carence empêche la plante de parfaire son cycle même si tous les autres éléments sont présents et si l'environnement est favorable ;
 - la déficience doit être spécifique pour l'élément considéré, il doit donc être irremplaçable ;
 - son absence empêche directement l'une ou l'autre réaction essentielle du métabolisme (par exemple, il doit être un constituant d'un métabolite essentiel ou bien il est nécessaire à l'action d'un système enzymatique comme c'est le cas du molybdène, pour la nitrate réductase) ;
 - incorporé au milieu de culture, injecté ou pulvérisé, l'élément supposé essentiel doit faire disparaître les symptômes de carence foliaire ou autres imputés à son absence. Il doit amener la plante à sa croissance maximale dans les limites imposées par tous les autres facteurs chimiques et physiques.

Tableau 11.1. Liste des éléments indispensables à la plante.

Carbone	C	Calcium	Ca	Molybdène	Mo
Hydrogène	H	Magnésium	Mg	Bore	B
Oxygène	O	Fer	Fe	Chlore	Cl
Phosphore	P	Manganèse	Mn	(Sodium)	(Na)
Soufre	S	Cuivre	Cu	(Silice)	(Si)
Potassium	K	Zinc	Zn	(Cobalt)	(Co)

Dans le tableau 11.1, on note que les trois premiers éléments C, H, O sont fournis par l'atmosphère et par l'eau, et interviennent dans la photosynthèse. Les trois derniers éléments Na, Si, Co repris entre parenthèses ne sont pas reconnus comme essentiels pour toutes les plantes supérieures. Ils sont cependant nécessaires à certaines plantes. C'est le cas notamment pour le sodium très utile aux chénopodiacées adaptées aux conditions salines et qui sont capables de l'absorber en très grande quantité. Le silicium serait un élément indispensable pour la nutrition du riz. Enfin, le chlore a été ajouté à la liste des éléments essentiels.

Les investigations récentes montrent que certains autres éléments peuvent être essentiels pour des types d'organismes bien déterminés. C'est ainsi par exemple que le vanadium est un élément essentiel pour certains micro-organismes.

Connaissant la relation fondamentale entre un élément nutritif et le rendement d'une plante, on peut écrire que : $y = f(x)$, où y = le rendement et x = l'élément nutritif considéré. Dans le cas d'un élément essentiel, le rendement s'annule pour $x = 0$.

• **L'élément facultatif**, bien que se retrouvant dans la plupart des plantes, n'est pas indispensable à l'accomplissement du cycle végétal. Cela ne signifie cependant pas qu'il soit sans influence sur le rendement. Ainsi par exemple, le sodium qui est un élément facultatif pour de nombreuses espèces, augmente de façon très sensible le rendement des cultures.

Pour un élément facultatif, l'équation citée plus haut devient : $y = f(x) + A$, c'est-à-dire qu'elle ne s'annule pas pour $x = 0$. La valeur de A varie évidemment avec les différents éléments considérés.

On peut donc écrire l'équation générale : $y = f(x) + A$, où $A = 0$ pour un élément essentiel, et A diffère de 0 pour un élément facultatif (voir figure 11.1).

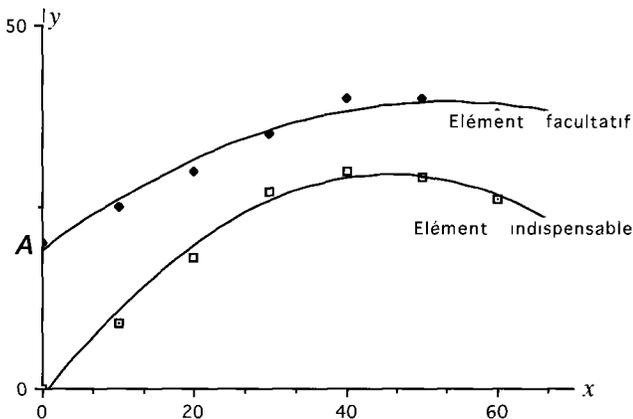


Figure 11.1. Illustration graphique de la définition d'élément nutritif indispensable et facultatif.

1.3. Notions d'éléments majeurs et d'éléments mineurs

• **L'élément majeur** ou **macronutrient** ne manifeste un effet utile qu'à des concentrations relativement importantes. A ces concentrations, aucun effet toxique n'est constaté.

Les éléments majeurs sont : C, H, O, N, P, S, K, Ca, Mg (Na et Si).

Tableau 11.2. Classification des principaux éléments minéraux nécessaires à la plante.

Eléments nutritifs	Formes de prélèvement	Fonctions
Premier groupe : C, H, O, N, S	Absorbés sous forme de CO_2 , HCO_3^- , H_2O , O_2 , NO_3^- , NH_4^+ , N_2 , SO_4^{2-} , SO_2	Composants principaux de la matière organique. Éléments essentiels impliqués dans des processus enzymatiques Assimilation par oxydo- réduction
Deuxième groupe : P, B, Si	Absorbés sous forme de phosphates, d'acide borique, de borate ou de silicates provenant de la solution du sol	Esthérification avec les groupes alcooliques Esthers phosphoriques impliqués dans la trans- formation de l'énergie
Troisième groupe . K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl	Sous forme d'ions en provenance de la solution du sol	Pas de fonction spécifique au cœur de la chlorophylle, mais contribuent au potentiel osmotique. Participent à l'activation enzymatique. Établissement des liaisons entre différentes réactions. Compléments électriques aux anions en solution. Contrôle de la perméabilité membranaire et des potentiels électriques
Quatrième groupe : Fe, Cu, Zn, Mo	Sous forme d'ions ou de chélates, en provenance de la solution du sol	Présents préférentiellement sous forme chélatée incor- porée dans les groupes prosthétiques, participent au transport d'électrons par changement de valence.

Source : Mengel K. et Kirkby E.A (1982), *Principles of plant nutrition*, International Potash Institute Bern, Suisse, p. 13

• **L'élément mineur** ou **micronutrient** manifeste un effet à de très faibles doses ; pour des doses encore plus faibles, il produit un effet toxique appréciable.

Les éléments mineurs sont : Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B, Cl, Se, Co, Va.

On le voit, cette distinction entre éléments majeurs et éléments mineurs est assez arbitraire. Ainsi, dans certains cas, la teneur en Fe ou en Mn est parfois aussi élevée que la teneur en S ou Mg. Autre exemple, le chlore, nécessaire en quantité infime, est cependant contenu dans la plante à des concentrations qui sont souvent très élevées. Cet exemple montre bien que la teneur des différents organes d'une plante (feuille, tige, fruit, racines) ne donne que des indications assez faibles sur les besoins physiologiques de cet élément. On peut par exemple trouver de très hautes concentrations d'éléments non essentiels, qui peuvent même être toxiques. Citons l'aluminium, le nickel, le sélénium et le fluor.

Le tableau 11.2 nous donne une classification plus précise des formes sous lesquelles on trouve en général les principaux éléments majeurs et mineurs indispensables à la plante.

1.4. Importance du système racinaire et absorption

On rappellera tout d'abord que les éléments nutritifs se trouvent sous 4 formes dans le sol :

- dissous dans la solution du sol ;
- fixés au sol sous une forme plus ou moins échangeable ;
- incorporés dans la matière organique et libérés au fur et à mesure de la minéralisation. Cette fixation est particulièrement importante pour les 3 anions indispensables : N, P, S ;
- éléments précipités sous une forme temporairement ou définitivement non assimilable par la plante (ex. : rétrogradation acide ou basique des phosphates).

L'interface sol-racine joue un rôle particulièrement important dans l'absorption minérale et depuis quelque temps on attache une importance croissante à sa connaissance. Les considérations qui suivent sont inspirées principalement des travaux de Mengel et Kirkby (1982) et de Callot et al. (1982). Comme on le verra au paragraphe 3, des éléments nutritifs peuvent parvenir au niveau de la racine par flux de masse (*mass flow*), par diffusion ou par interception racinaire (*root interception*). On comprend que la structure du système racinaire joue un rôle primordial sur l'absorption des minéraux. Des expériences menées par Callot et al. (1982) ont montré que la capacité d'absorption de racines de maïs est très élevée et que, sur une partie isolée du système racinaire, on peut avoir une absorption équivalente à celle que l'on trouve ordinairement sur l'ensemble du système de la plante.

Le développement du système racinaire dépend de facteurs internes et externes.

• **Les facteurs internes.** Les monocotylédones développent un tissu racinaire tout à fait différent de celui des dicotylédones. En effet, chez les premières, on trouve des racines séminales à forte capacité d'absorption bientôt suivies de racines adventives auxquelles s'ajoutent des racines coronaires ou d'ancrage comme c'est le cas chez le maïs.

Chez les dicotylédones, la petite racine qui est formée au moment de la germination s'étend rapidement en profondeur dans le sol. L'abondance et la profondeur du système racinaire varient également suivant les facteurs génétiques. On note ainsi de grandes différences non seulement entre espèces mais aussi entre les différentes variétés d'une même espèce. En général, les espèces pérennes ont des racines plus profondes que les espèces annuelles.

• **Les facteurs externes.** Les éléments comme l'atmosphère du sol (teneurs comparées en O₂ et CO₂) et la résistance mécanique influencent considérablement le développement des racines. Celui-ci dépend également de la structure et de la texture des sols. Les sols à texture grossière et à structure finement grumeleuse sont les plus favorables au développement d'un chevelu racinaire à haute capacité d'absorption. Si l'on excepte le cas des plantes en début de végétation ou d'une mise en place à très grand écartement, on peut considérer que l'occupation latérale du terrain dans les couches superficielles du sol est à peu près totale. En conséquence, c'est la *profondeur d'enracinement qui caractérise le plus les différents systèmes*. Des développements récents de De Nobili et al. (1990) ont montré que le rôle du système racinaire pénétrant dans le sous-sol avait en général été fortement sous-estimé. Les espèces à enracinement profond comme la luzerne (*Medicago sativa*), le soja (*Glycine max*) et le coton (*Gossypium hirsutum*) ont un très fort potentiel pour l'exploitation du potassium dans le sous-sol. Mais dans certaines conditions, des céréales peuvent absorber plus de 50 % du potassium en provenance du sous-sol.

1.5. La capacité d'échange cationique (C.E.C.) racinaire

Tout comme pour les sols, la C.E.C. (capacité d'échange cationique) racinaire est définie comme la capacité d'absorption exprimée en milli-équivalents (meq) par 100 g de racines sèches. Cette capacité d'échange est une constante pour une espèce donnée et un type de fertilisation. On distingue 2 types d'espèces :

- les plantes à forte capacité d'échange, essentiellement les légumineuses, ont une absorption préférentielle des ions bivalents Ca-Mg et une absorption moindre des monovalents K-Na ;
- les espèces à faible capacité d'échange sont moins bien armées pour l'absorption des bivalents Ca-Mg.

Plus la capacité d'échange est faible, plus la plante est apte à se développer en milieu pauvre en potassium. Les valeurs suivantes chiffrent l'importance de la capacité d'échange pour quelques graminées et légumineuses fourragères : dactyle (25 meq/100 g), ray-grass anglais (de 20 à 27 meq/100 g), fléole (30 meq/100 g), blé (9 meq/100 g), trèfle blanc (43 meq/100 g), trèfle violet (48 meq/100 g).

En général, on estime que la C.E.C. varie de 25 à 100 meq/100 g chez les dicotylédones et de 10 à 50 meq/100 g chez les monocotylédones.

1.6. Effet de l'absorption minérale au niveau racinaire sur la teneur des sols

L'absorption des éléments nutritifs aux environs de la racine crée un "puits" vers lequel les différents éléments nutritifs peuvent diffuser. L'épuisement en minéraux dépend de la balance entre ce qui est apporté par le sol et ce qui est absorbé par la plante. Des besoins élevés créés par des racines à fort pouvoir d'absorption donnent naissance à un effet de "puits" très fort. Ceci semble indiquer que la racine elle-même et son métabolisme influencent la disponibilité des éléments. Lorsque la diffusion est le principal processus par lequel un élément nutritif est transporté à la surface racinaire, la quantité de cet élément absorbé par la racine peut être décrite approximativement par l'équation suivante (Mengel et Kirkby, 1982, page 66) :

$$Q = 2\pi a \alpha c t$$

où : Q est la quantité d'éléments absorbés par cm de longueur racinaire,
 a = le rayon de la racine en cm,
 α = la capacité d'absorption de la racine pour un élément nutritif exprimé par cm de longueur racinaire,
 c = la concentration moyenne à la surface racinaire,
 t = le temps de l'absorption racinaire.

Cette capacité d'absorption a des conséquences très importantes sur l'interface sol-racine et peut, comme le montre le tableau 11.3, créer de très grandes différences à ce niveau par rapport à ce qui existe dans le reste du sol.

Tableau 11.3. Gradient d'humidité provoqué en 10 jours dans un sol argileux de jeunes racines d'orge ; teneur initiale en eau : 25,9 %.

Teneurs finales en eau % de terre sèche						
Zone bien explorée par les racines	Distance en cm de la zone explorée par les racines					
	1,25	3,5	6	8,8	12,5	17,5
15,3	18,8	20	21,9	24,3	24,2	25

Source Blanchet R (1968), "La nutrition des plantes", *Bulletin technique d'information*, n° 231, Ministère de l'Agriculture, France.

Comme le montrent les tableaux 11.4 et 11.5, l'activité des racines provoque à micro-échelle une hétérogénéité considérable au niveau du sol. Cette hétérogénéité est provoquée par l'absorption sélective de la plante qui par exemple consomme plus de potassium que de calcium.

Plus on est proche de la racine, plus le sol est appauvri en P et en K.

Tableau 11.4. Gradients de concentrations en phosphore et en potassium provoqués, en un mois, par de jeunes racines de maïs, dans un sol de limon.

Distance en cm de la zone bien explorée par les racines	Éléments absorbés ppm de terre		Concentrations des solutions de la terre, mg/litre	
	P isotopiquement diluable	K échangeable	P	K
4	100	75	0,16	2,2
5,9	104	80	0,18	2,1
7,7	112	80	0,21	2,8
10	125	88	0,26	3,3

Source . Blanchet R (1968), *op. cit.*

La sélectivité de l'absorption racinaire prend une signification supplémentaire : "Elle implique en effet que le prélèvement effectué par les racines modifie le substratum dans lequel elle se développe. Il en résulte que les végétaux vont contribuer à modeler le milieu dans lequel ils vivent. L'évolution d'un sol sera donc non seulement le résultat de son origine géologique et des conditions climatiques mais elle sera profondément marquée par l'activité des êtres vivants qu'il abrite et en particulier celle de la végétation qu'il supporte" (Callot et al., 1982, p. 127).

Tableau 11.5. Comparaison des teneurs en potassium et en calcium échangeables observées sur des échantillons de terre sableuse diversement explorés par les racines de blé. (Essai en vase de végétation, durée 1 mois.)

Milieu étudié	K échangeable ppm de terre	Ca échangeable ppm de terre	Rapport Ca/K
Terre initiale	124	520	4,2
Terre peu explorée par les racines	65	356	5,5
Terre prélevée dans la rhizosphère	48	696	14,5

Source . Blanchet R. (1968), *op. cit*

2. LES MYCORHIZES

2.1. Définition

Organes mixtes, résultant de l'association entre des hyphes fongiques et des racines, ces complexes ont reçu de Frank, en 1885, le nom de mycorhizes. De telles associations se sont révélées par la suite très communes. La symbiose mycorhizienne, en fait, est la règle plutôt que l'exception chez les plantes. Le caractère fondamental de la symbiose mycorhizienne s'explique par l'origine très lointaine de l'association. En effet, des restes fossiles datant de 400 millions d'années, époque où les plantes n'avaient pas encore développé de racines, indiquent que celles-ci vivaient déjà en symbiose avec des champignons très semblables aux champignons endomycorhiziens à vésicules et arbuscules modernes. Il est probable que ces champignons, en augmentant la capacité d'absorption des rhizomes préhistoriques, ont aidé les plantes à sortir du milieu aquatique où elles vivaient, pour coloniser la terre ferme (Pirozynski et Dalpé, 1989). Les plantes ont évolué conjointement avec les champignons mycorhiziens.

2.2. Classification

Suivant que les hyphes pénètrent ou non les cellules radiculaires, on parle d'endo- ou d'ectomycorhizes. Du point de vue taxonomique, ces associations sont très variées. Si nombre d'entre elles appartiennent aux **basidiomycètes**, on trouve également des **ascomycètes**, des **zygomycètes** et des *Fungi imperfecti*. Les ectomycorhizes décrites en premier lieu probablement parce que leurs manchons visibles à l'œil nu trahissent leur présence, se retrouvent principalement chez quelques espèces arborescentes des forêts tempérées, appartenant aux familles pinacées, salicacées, bétulacées et fagacées.

On trouve les endomycorhizes pratiquement chez l'ensemble des espèces végétales autres que celles qui ont des ectomycorhizes. Il existe différents types d'endomycorhizes : l'orchidoïde, l'éricoïde, l'arbutoïde et l'endomycorhize à vésicules et arbuscules (V.A.). Ce dernier groupe est de loin le plus important. L'endomycorhize V.A. est formée par l'association entre les champignons des genres *Glomus*, *Gigaspora*, *Sclerocystis*, *Acaulospora* et *Entrophospora* de la famille des glomacées

(environ deux cents espèces), et la plupart des espèces végétales herbacées ou arborescentes, dont la plupart des espèces d'intérêt agricole, horticole ou forestier. Cette symbiose se retrouve sous toutes les latitudes.

2.3. Rôle des mycorhizes

Ce n'est pratiquement que depuis les cinquante dernières années que l'on étudie leur rôle important, dans la nutrition des végétaux. Aujourd'hui, il est largement reconnu que la symbiose mycorhizienne augmente l'efficacité d'absorption des plantes, plus particulièrement l'absorption de l'eau et des éléments peu mobiles dans le sol comme le P. La présence du champignon dans le cortex des racines de la plante-hôte change la physiologie et la morphologie de cette dernière. Par exemple, le rapport tige/racine est souvent moins élevé chez les plantes mycorhizées que chez les plantes vierges. D'autre part, les cellules des racines colonisées ont une durée de vie plus longue, caractéristique qui contribue à l'efficacité des mycorhizes. Les racines mycorhizées sont aussi métaboliquement plus actives et peuvent absorber le P plus énergiquement contre le gradient qui se crée lors de l'absorption de l'élément (Bielecki, 1973). Ainsi, les racines mycorhizées peuvent extraire le P du sol à des concentrations en deçà du seuil requis par un système racinaire vierge.

Toutefois, le mécanisme contribuant le plus à la capacité d'absorption de la mycorhize est tout simplement physique. Les hyphes des champignons mycorhiziens s'étalent sur plusieurs centimètres dans le sol, bien au-delà des 1 à 2 mm de la zone d'épuisement du P formée autour des racines, par une absorption des ions phosphate plus rapide que ne s'effectue leur diffusion vers la racine (Bielecki, 1973).

Le Tacon et al. (1984) ont montré que dans le Massif Central il existait plus de 50 espèces ectomycorhiziennes vivant en symbiose avec le pin et l'épicéa. Ces mycorhizes favorisent l'absorption des éléments minéraux et particulièrement des éléments les moins mobiles du sol : P, Cu, Zn. Elles jouent un rôle favorable sur le métabolisme de l'azote, l'alimentation en eau, l'élaboration de substances de croissance et la protection phytosanitaire des racines contre les agents pathogènes du sol. Ce dernier aspect de protection phytosanitaire, souvent négligé, est pourtant très important.

Comme le fait remarquer Pierart (1988) : (1) le manteau constitue une barrière mécanique d'autant plus efficace qu'il est épais et dense ; (2) le champignon peut produire des antibiotiques actifs sur certains organismes pathogènes ; (3) le champignon peut exercer une attraction pour les communautés bactérienne et fongique de la rhizosphère qui constituent une protection vraisemblable vis-à-vis des pathogènes. De plus, les mycorhizes constituées par certains champignons peuvent manifester une certaine résistance vis-à-vis des aphides et des nématodes.

Clément et al. (1977) ont montré que la tolérance au calcaire du pin noir d'Autriche en conditions naturelles n'est pas une caractéristique génétique de l'espèce. En effet, en l'absence de mycorhization, le pin noir sur substrat calcaire présente une chlorose sévère s'accompagnant de troubles du métabolisme de l'azote et d'une absorption excessive des cations. La mycorhization élimine la chlorose, rétablit une croissance normale, empêche la surcharge des tissus en cations et assure un métabolisme normal de l'azote au niveau de la synthèse des acides aminés et des protéines. Pour favoriser cet effet bénéfique, on pratique souvent l'inoculation avec des champignons ectomycorhiziens des bois ligneux pour reboiser des sols qui en

sont dépourvus au départ. Des expériences effectuées par M. Bouchard de la station forestière de Champenoux (Nancy) ont montré que l'inoculation avec *Laccaria-Laccata* augmentait de façon significative la reprise et la croissance du douglas en forêt. On pratique avec succès l'inoculation du champignon endomycorhizien sur les agrumes.

2.4. Signification écologique

L'endomycorhize V.A., contrairement à l'ectomycorhize, se caractérise par une très faible spécificité entre les deux partenaires, n'importe quelle espèce de champignon endomycorhizien V.A. pouvant coloniser les racines de pratiquement toutes les plantes capables de former ce type de symbiose. Devant ce caractère universel de l'endomycorhize V.A., Read et Birch (1988) ont présenté un concept très intéressant : les plantes d'un écosystème font partie d'un tout, où chacune d'elles est prise en charge par un immense réseau mycélien qui, entre autres, la relie à ses voisines. Le mycélium endomycorhizien peut permettre une redistribution des ressources entre les plantes d'un écosystème. Il a clairement été démontré que P pouvait être transloqué d'une plante saine à une voisine carencée, par voie d'hyphes endomycorhiziens (Newman et Ritz, 1986). D'autre part, Hamel et al. (1991) ont montré que l'endomycorhize V.A. joue un rôle significatif dans le transfert d'azote qui s'effectue entre les légumineuses et les graminées en culture intercalaire.

Il est intéressant de noter que plusieurs espèces de plantes qui ne forment pas d'endomycorhize, sont des mauvaises herbes notoires. Gerdemann (1968) énumère quatorze familles où la symbiose se retrouve rarement, dont celles des cypéracées, brassicacées, caryophyllacées et urticacées.

2.5. Implications agronomiques

Il est clair que la symbiose endomycorhizienne V.A. peut être bénéfique à la production agricole. Cette association augmente l'efficacité d'absorption des racines (Jeffries, 1987) et donc l'efficacité des fertilisants, améliore la tolérance des plantes à la sécheresse (Nelsen et Safir, 1981) et réduit l'impact des pathogènes (Dehne, 1982). Malheureusement, certaines pratiques culturales comme le labour (Evans et Miller, 1990), les rotations impliquant des plantes non hôtes (Ocampo et Hayman, 1981) ou des périodes de jachère (Harinikumar et Bagyaraj, 1988), certains fongicides, les fumigants, et la fertilisation phosphatée (Schubert et Hayman, 1986) nuisent à la colonisation endomycorhizienne des cultures.

De plus, comme les champignons endomycorhiziens V.A. sont biotrophes et, dans l'état actuel des connaissances, ne peuvent pas être produits en bioréacteur, le dommage infligé aux populations indigènes de champignons endomycorhiziens V.A. peut difficilement être compensé par l'inoculation des cultures. Les coûts prohibitifs de production d'inoculum sur plantes-hôtes cultivées en pots restreignent cette pratique aux cultures transplantées. Il conviendrait donc de considérer l'impact potentiel des pratiques culturales sur la microflore endomycorhizienne des sols agricoles lors de l'élaboration de stratégies de production. Récemment, Sieverding (1991) et Jeffries (1987) ont exposé l'état des connaissances sur l'écologie et la biologie des endomycorhizes V.A. dans le cadre de la production agricole.

3. MÉCANISMES D'ABSORPTION ET DE MOUVEMENT DES IONS

3.1. La solution du sol

La partie la plus importante de l'absorption se fait à partir de la solution du sol. Il est indispensable d'avoir une idée des quantités d'éléments chimiques contenues dans la solution du sol. En effet, on admet généralement que le passage de l'élément minéral du sol à la plante se fait par l'intermédiaire de l'eau du sol, d'après le schéma suivant : l'élément diffuse du sol dans l'eau contenue dans ce sol, par **équilibre de Donan**, et passe ensuite à la racine. L'absorption ne se fait pas uniquement par les poils absorbants, comme on le croyait autrefois.

On a parfois émis l'hypothèse que la plante pouvait assimiler les éléments minéraux par contact direct, la racine épousant la particule du sol, sans l'intervention de la phase "solution du sol". Pour certains auteurs cependant, il y aurait toujours passage à cette phase de solution, mais de façon à peine perceptible au niveau de la racine. La figure 11.2 donne une idée de la façon dont pourrait s'établir cet échange direct entre le sol et la racine. Des ions H^+ , libérés par les racines peuvent s'échanger avec des cations adsorbés sur les colloïdes du sol.

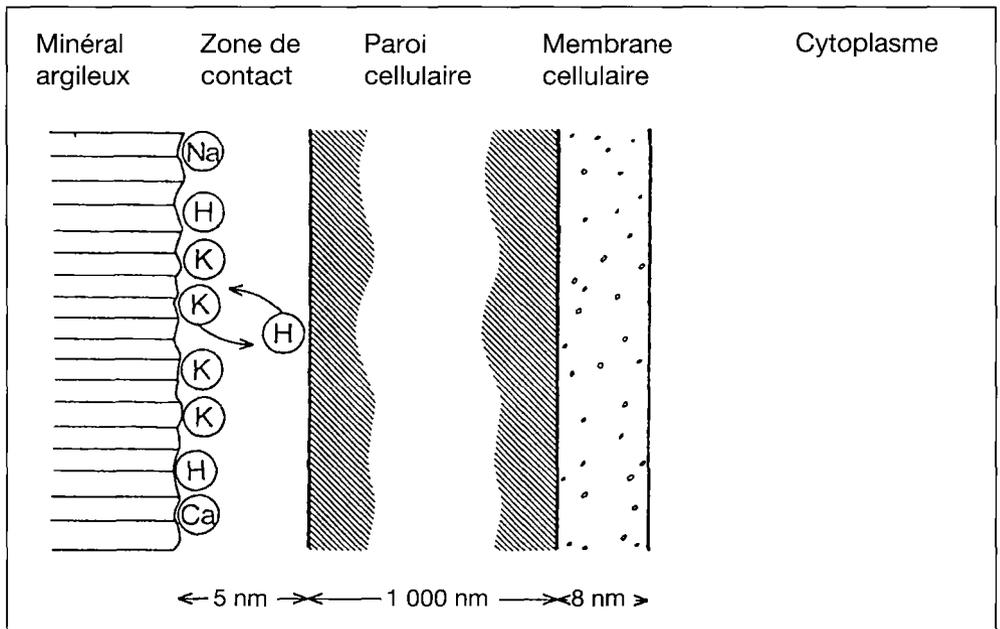


Figure 11.2. Zone d'échange entre un minéral argileux et une cellule de l'épiderme racinaire.

Source : Mengel K et Kirkby E.A. (1982), *op. cit.*, p 64.

On voit d'après ce schéma, que seuls les cations pourraient subir ce type d'échange. De toute façon, comme le fait remarquer Mengel, la quantité totale d'éléments qui seraient échangés par contact direct, est extrêmement faible par rapport à la demande totale en minéraux. C'est surtout vrai lorsque les éléments sont demandés en quantités importantes. C'est la raison pour laquelle, le flux de masse et la diffusion jouent un rôle plus important que l'interception racinaire.

La quantité d'éléments contenues dans le sol varie évidemment dans de très larges proportions. On comprend aisément qu'elle dépend, d'une part, de la quantité totale de minéraux contenus dans le sol, donc de la richesse chimique de ce sol et de sa C.E.C., et, d'autre part, de la quantité d'eau disponible, faisant varier la concentration. C'est la raison pour laquelle, pour éliminer le deuxième point, on se réfère souvent à un sol saturé en eau, par exemple, lors de la capacité au champ.

Les tableaux 11.6 et 11.7 donnent une idée de l'importance de ces concentrations.

Tableau 11.6. Concentrations en éléments majeurs du sol.

Éléments	Valeurs extrêmes pour l'ensemble des sols		Sols acides		Sols calcaires	
	mg/l	meq/l	mg/l	meq/l	mg/l	meq/l
Ca	20 – 1 520	1 – 76	136	6,8	560	28
Mg	16,8 – 2 400	1,4 – 200	45	3,8	168	14
K	7,8 – 390	0,2 – 10	27	0,7	39	1,0
Na	9,2 – 3 450	0,4 – 150	23	1,0	667	29
N(NO ₃ ⁻)	9,9 – 3 410	0,16 – 55	750	12,1	806	13
P(H ₂ PO ₄ ⁻)	0,097 – 97	0,001 – 1	0,68	0,007	2,91	0,03
S(SO ₄ ²⁻)	9,6 – 14 400	0,2 – 300	48	1,0	2 304	48
Cl	7,1 – 8 165	0,2 – 230	39	1,1	710	20

Source : Callot G et al (1982), *Les Interactions sol-racine. Incidence sur la nutrition minérale*, INRA, Paris

Tableau 11.7. Concentrations en oligo-éléments dans l'eau du sol.

Eléments	Concentrations en mg/l	Concentrations en µM/l (micromoles)
Fer	10 ⁻⁶ - 10 ⁻⁷	0,056 - 0,0056 µM
Manganèse	0,1	5 500 µM
Cobalt	0,02	1 180 µM
Cuivre	0,006	381 µM
Zinc	0,02	1 300 µM

Source : Callot et al (1982), *op. cit*

On notera en passant que la solution du sol est très peu concentrée par rapport aux solutions nutritives qui sont utilisées en physiologie végétale. Il faut cependant savoir que la solution du sol se renouvelle constamment au contact de la phase solide du sol. La vitesse de la circulation de l'eau dans un sol a donc une très grande importance : elle détermine le temps de contact entre la phase solide et la phase liquide, ainsi que la masse de soluté qui peut être entraînée par le flux pour une concentration donnée de la solution.

3.2. Les modes de transfert du sol vers la plante

Les éléments nutritifs sont mis à la disposition de la plante de trois façons :

• **Par diffusion des ions.** Ceux-ci atteignent les espaces du sol qui sont ou seront occupés par les racines. La diffusion a lieu lorsqu'un ion est transporté d'une concentration plus élevée vers une concentration moins élevée, par les mouvements thermiques aléatoires. Il y a diffusion lorsque la concentration à la surface racinaire est, soit plus élevée, soit plus basse que celle de la solution environnante. La diffusion a lieu vers la racine lorsque la concentration au niveau de la surface racinaire est abaissée, et elle a lieu de la racine vers le sol lorsque la concentration au niveau de la surface racinaire est plus élevée. La diffusion suit la loi de Fick, on a :

$$F = -D \frac{dc}{dx}$$

où : F est la vitesse de diffusion, quantité diffusée par unité de section et par unité de temps,
 dc/dx est le gradient de concentration,
 c est la concentration,
 D est le coefficient de diffusion,
 x représente la distance.

Les racines des végétaux peuvent donc créer un courant de diffusion des ions. L'importance de ce transfert dépend du rapport entre ce qui est apporté par le sol et ce qui est demandé par la plante. Une demande importante de la part de la plante ou un pouvoir d'absorption élevé chez la racine donnent lieu à un courant plus fort. Ceci montre donc que la racine elle-même et son métabolisme propre influence la disponibilité des éléments nutritifs. On a vu précédemment que l'importance du phénomène dépend de l'effet "puits" créé par la racine.

• **Par transport des ions** dans la solution du sol (*mass flow*). Il s'agit des éléments minéraux présents dans la solution du sol, qui sont absorbés par le courant de transpiration. On comprend aisément que le flux de masse joue un rôle important pour tous les éléments qui sont présents en haute concentration dans la solution du sol. Ce sera le cas notamment pour le calcium, le magnésium et l'azote sous forme de nitrates.

• **Par déplacement de la racine vers l'élément nutritif** (*root interception*). On sait que les racines, par chimiotropisme, peuvent se déplacer vers les endroits qui sont les plus riches en éléments nutritifs. Cependant, cette interception racinaire ne jouerait pas un rôle très important et ne dépasserait pas 2 % des besoins totaux.

3.3 Les conséquences pratiques de ces modes d'absorption

Ainsi qu'on l'a vu plus haut, le flux de masse est capable d'apporter la majeure partie, voire parfois des quantités excédentaires, de calcium, magnésium et azote, indispensable à la plante. Par contre, les éléments tels que le potassium et surtout le phosphore doivent parvenir au végétal par la diffusion.

On peut en tirer une conclusion très importante concernant l'application raisonnée de la fumure phospho-potassique. "Le volume du sol réellement exploité par les racines apparaît très variable selon la nature des éléments minéraux considérés. L'ensemble de la profondeur colonisée par le système racinaire semble bien participer, grâce au mouvement d'eau, à l'alimentation N, S, Ca et Mg (sous réserve naturellement que la fertilisation et l'activité biologique du sol soit assurée). Par contre, l'alimentation potassique et surtout l'alimentation phosphatée s'effectuent essen-

tiellement aux dépens des agrégats situés au voisinage de la racine. Ce fait explique la nécessité de la constitution des réserves phospho-potassiques très supérieures aux besoins annuels des cultures” (Blanchet, 1968).

On peut conclure que l’approche de la fertilisation doit être tout à fait différente suivant que l’on envisage les engrais phospho-potassiques, d’une part, ou les engrais Ca, Mg et N, d’autre part.

Dans le premier cas, à moins d’utiliser par exemple des engrais liquides, il est très difficile de remédier rapidement à une carence en ces éléments dans le sol. Pour l’azote, il en va tout autrement et une application de nitrates peut être rapidement suivie d’un effet positif sur la plante. C’est d’ailleurs sur cette constatation que sont basées, entre autres, toutes les techniques qui font appel au fractionnement de l’azote, comme c’est le cas notamment pour les céréales.

L’ion phosphorique migre très lentement dans le sol et on cite des valeurs de coefficients de diffusion de l’ordre de $5 \cdot 10^{-9}$ cm/seconde. Cependant, l’ion phosphorique peut diffuser suffisamment vite pour expliquer le prélèvement, observé pendant plusieurs jours, par une jeune racine, et à la fin de cette période les racines auront exploré de nouveaux endroits dans le sol. Nous signalons, en passant, la technique du placement qui consiste à enrober certaines graines avec du P et du K, rapidement assimilables par les jeunes racines.

Les mesures effectuées montrent que le potassium se déplace environ 100 fois plus vite que le phosphore. On a effectué des mesures qui montrent que le potassium peut migrer latéralement à 19 cm de sa localisation initiale dans le sol.

La différence de concentration dans la solution du sol entraîne une autre conséquence : au niveau de la racine, on trouve souvent des teneurs très différentes de ce qui passe à quelques cm de celle-ci. En effet, la racine agit comme un filtre qui peut absorber préférentiellement certains éléments pour en laisser d’autres. On estime que le flux de masse transporte la majeure partie de l’azote nécessaire aux cultures et leur fournit un surplus de Ca et de Mg ; par contre, il apporte moins de 10 % de P et moins de 20 % de K. Le reste du P et du K doit donc être fourni par diffusion. Les tableaux 11.8 et 11.9 visualisent cet état de chose.

Tableau 11.8. Ordres de grandeur des transports d’éléments nutritifs par les mouvements d’eau.

Élément considéré	Concentration de la solution du sol, mg/l	Transport par 3 000 t d’eau, kg d’élément/ha	Besoins d’une culture kg/ha (ex. : céréale)	Importance du transport par rapport aux besoins
P	0,2	0,6	25	très insuffisant
K	10	30	120	insuffisant
Ca	200	600	75	largement excessif
Mg	25	75	20	excessif

Source . Blanchet R (1968), *op cit*

Tableau 11.9. Quantités d'éléments majeurs disponibles en fonction des besoins du végétal.

Élément considéré	Quantités disponibles		% du total nécessaire aux plantes	
	dans la couche fertile du sol (kg / ha)	dans l'eau du sol (ppm)	intercepté par les racines	transporté jusqu'aux racines par l'eau courante
N	330	–	4	(96)
P	100	0,05	7	0,4
K	330	4	6	10
Ca	4 400	30	200	187
Mg	825	25	50	208

Source . Blanchet R (1968), *op. cit*

3.4. Les mécanismes de pénétration des électrolytes dans la plante

Les substances minérales pénètrent dans la plante de deux façons très différentes : par **diffusion** (appelée phase passive) ou par **accumulation** (appelée phase active).

Le transport actif est caractérisé par les points suivants :

- c'est une accumulation d'anions et de cations qui n'est plus en rapport avec le milieu externe ;
- cette accumulation continue lorsque la solution externe est nettement moins concentrée que la solution interne ;
- la vitesse d'accumulation dépend de la concentration pour les solutions très diluées, mais devient indépendante de la concentration pour les concentrations élevées ;
- cette vitesse dépend de la concentration interne, de l'espèce d'ions (les monovalents sont absorbés plus rapidement que les bivalents), de l'espèce végétale, de la compétition entre différents ions, de la respiration.

L'accumulation se manifeste dans tous les tissus vacuolés. Les ions traversent la membrane sous forme de composés organiques assez complexes : ils sont pris en charge par des transporteurs ou "*carriers*", qui échangeront ensuite ces ions contre des ions H^+ ou HCO_3^- . Le trajet peut donc être schématisé comme suit :

Transporteur ou "*carrier*"

Espace libre apparent		Milieu interne échange contre H^+ ou HCO_3^-
-----------------------	--	--

La sélectivité de l'absorption s'explique par le fait qu'il y a des transporteurs spécifiques pour les différents ions. La compétition entre différents ions pourrait s'expliquer lorsque ces ions sont transportés par le même "*carrier*" ; ce serait par exemple le cas pour le potassium et le sodium ou le potassium et le rubidium ou le calcium et le césium, ou encore calcium, magnésium et potassium. Cependant cette explication semble assez peu plausible à cause de la différence en grandeur et la structure

de ces ions. Les effets de synergie peuvent à leur tour s'expliquer lorsqu'un ion est nécessaire à la synthèse du transporteur.

En conclusion, on retiendra comme principes généraux de l'absorption :

(1) Des cations mobiles entrent en grand nombre pour neutraliser les anions immobiles de la cellule. Simultanément nous assistons à la sortie d'autres cations.

(2) Là où la concentration en anions immobiles est élevée (c'est-à-dire dans les cellules méristématiques, peu vacuolisées), la concentration en cations est généralement élevée.

(3) Les anions mobiles pénètrent également dans la cellule, mais moins rapidement que les cations mobiles, et ceci à cause de la concentration en anions immobiles. Ces anions mobiles pénètrent lorsqu'ils servent aux combinaisons métaboliques (ex. phosphates et nitrates). Ces anions se rencontrent également à des concentrations élevées dans les cellules de croissance à métabolisme actif.

(4) Enfin, les cations mobiles comme les anions sont accumulés par le transport actif, dans les cellules vacuolisées.

On se souviendra donc que le prélèvement racinaire est sélectif ; c'est la raison pour laquelle la composition minérale des tissus peut être très différente du milieu dans lequel croît le végétal. La découverte du transport actif qui est relativement récente et date de moins d'un siècle explique pourquoi l'activité métabolique d'une cellule peut modifier l'entrée d'un ion minéral. Mais comme le font remarquer Callo et al. (1982, p. 127) : "La sélectivité est un aspect fondamental de la nutrition minérale. Parmi les molécules biologiques, seules les protéines paraissent avoir les caractères de spécificité indispensables pour effectuer le tri des ions minéraux offerts par le milieu à la cellule. Néanmoins, l'identification des transporteurs spécifiques qui seraient inclus dans les membranes est pratiquement inexistante."

4. BESOINS EN ÉLÉMENTS MINÉRAUX

Jadis considérée comme une question résolue, la détermination des besoins des cultures reste toujours d'actualité avec l'avènement de nouvelles techniques de production, la création de nouvelles variétés à haut rendement et les questions de protection de l'environnement.

4.1. Notions d'équilibre nutritionnel

De manière simplifiée, nous pouvons distinguer trois états impliquant la plante dans sa relation avec son apport d'éléments nutritifs : la carence, l'état d'équilibre et la toxicité. Ces états sont schématisés à la figure 11.3.

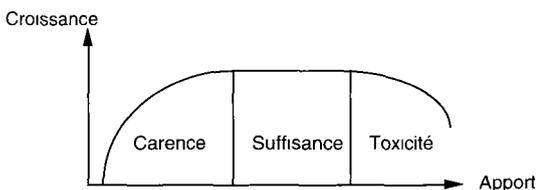


Figure 11.3. Relation entre l'apport d'éléments nutritifs et la croissance.

Ces états se traduisent dans la composition des tissus par une relation d'allure semblable.

• **Les carences.** La carence (ou **déficience**) est une situation d'insuffisance d'un élément caractérisée par l'apparition de symptômes. On distingue les carences "vraies" et les carences induites.

La **carence vraie** est le résultat d'un manque d'élément dans le sol. Cette insuffisance peut être naturelle ou consécutive à l'action épuisante des cultures qui s'y sont succédées. Les éléments majeurs, requis en plus grande quantité sont, davantage que les éléments mineurs, affectés par ce premier type.

La **carence "induite"** survient lorsque l'élément est présent en quantité suffisante mais que la plante se trouve dans l'impossibilité d'en faire l'absorption. Les causes peuvent se trouver dans les conditions physico-chimiques qui prévalent dans le sol. Ce sont principalement :

- trop forte fixation par le sol ;
- pH excessif ;
- antagonismes ou compétition entre éléments.

Les sols à texture sableuse et grossière fixent mal les fertilisants et sont sensibles à la perte par lessivage. Les éléments N, K, Ca et Mg disparaissent du profil, ce qui augmente les risques de carences vraies. De surcroît, la perte des éléments Ca et Mg est associée également à une acidification du sol qui peut, à son tour, réduire la disponibilité d'autres éléments. Les éléments P, K, Ca, Mg, S et Mo sont donc particulièrement sensibles à cet égard (Maynard, 1979).

• **Les interactions.** Les éléments peuvent s'influencer mutuellement d'une manière défavorable à l'absorption. Citons quelques exemples :

- carence en Mg par excès de K ;
- carence en Zn par excès de P ;
- carence en Mn après chaulage ;
- carence en K par excès de Ca ou Mg.

Le bicarbonate (HCO_3^-) peut pénétrer la racine et y augmenter le pH. Dans ces conditions, le fer que contient la racine devient inutilisable et des symptômes de carence se manifestent. Ce phénomène est connu sous le nom de "chlorose liée à l'application de chaux". Des mécanismes ont été identifiés qui permettent à certaines espèces ou variétés de surmonter cette difficulté. Une première stratégie consiste à stimuler la production d'acides organiques pour rétablir l'acidité des cellules, excréter des protons dans la rhizosphère et ainsi solubiliser le fer. Une seconde stratégie fait intervenir l'excrétion de chélates qui permettent la récupération du fer dans les zones de pH alcalins (Findenegg et al., 1986).

4.2. Besoins qualitatifs

La plupart des problèmes liés à la nutrition des cultures peuvent être associés aux situations suivantes : sols sableux (sujets au lessivage), sols organiques (histosols), sols acides, sols alcalins, erreurs humaines ou mécaniques (Maynard, 1979). Également, certaines conditions doivent être réunies avant que la culture puisse satisfaire ses besoins en éléments nutritifs.

• **La température.** L'effet de la température sur la capacité d'absorption de la

plante peut être masquée par son influence indirecte sur la disponibilité des ions dans le sol (Barrow, 1992). Selon Cornillon (1977), l'absorption du phosphore est gênée par les températures froides alors que l'inverse se produit pour l'ammonium (NH_4^+). En période froide, des carences en phosphore sont fréquemment constatées sur les graminées.

- **Le pH.** Fréquemment, le retour à un pH optimal est de nature à solutionner un problème de déséquilibre nutritionnel (Maynard, 1979). Dans ce cas, c'est son influence sur la disponibilité des éléments qui favorise la nutrition.

- **La salinité.** Pour réaliser l'absorption des éléments nutritifs dont elle a besoin, la plante ne doit pas être soumise à un stress hydrique induit par la salinité du sol. La tolérance à la salinité prend parfois une importance prépondérante. Cette question est abordée en détail par Maas (1986).

- **L'aération.** L'aération du sol devient insuffisante lorsque l'importance des pores est limitée par le compactage ou une saturation en eau. Dans un cas comme dans l'autre, l'azote est dénitrifié et soustrait à l'absorption par les racines. Dans un sol compact, les racines croissent avec difficulté et l'absorption de l'ensemble des éléments s'en trouve gênée (Wolkowski, 1990).

- **La forme chimique.** Il est essentiel que l'absorption d'ions de la solution du sol s'effectue de façon à préserver au sein de la plante un certain équilibre des charges électriques positives et négatives (Findenegg et al., 1986). L'azote, qui a la particularité d'être absorbé sous forme anionique en quantité importante est le principal agent en cette matière. Lorsqu'il est absorbé sous forme nitrate (NO_3^-), le résultat est l'alcalinisation de la rhizosphère.

Inversement, l'absorption d'ammonium (NH_4^+) mène à l'acidification de la rhizosphère (Marschner et al., 1986 ; Römheld, 1986). Selon la capacité du sol à réagir aux pressions exercées par la plante sur son pH, la zone d'influence de la rhizosphère peut être plus ou moins grande (Schaller, 1987). L'absorption dans la racine de cations accompagnateurs coïncide généralement avec celle du nitrate. Les plantes alimentées en nitrate contiennent ainsi davantage de cations dans leurs parties foliaires que celles qui absorbent plutôt de l'ammonium.

Pour préserver son équilibre électrique, la plante peut également mobiliser son activité métabolique. Il en résulte alors soit une production, soit une consommation de protons associées respectivement à la synthèse ou à la dégradation d'acides organiques (Findenegg et al., 1986).

4.3. Synchronisme

Le rythme d'absorption d'un élément nutritif donné n'est pas constant au cours de la saison. A titre d'exemple, il est rapporté par Beringer (1985) que, à l'hectare, l'absorption de P_2O_5 par le maïs atteint un maximum environ 60 jours après le semis. Selon Tinker (1985), les percées majeures qu'il faut attendre dans le domaine de la nutrition minérale seront associées à un meilleur synchronisme dans l'espace et dans le temps entre l'apport de fertilisants et les besoins de la culture.

4.4. Besoins bruts

• **Prélèvements.** La quantité d'éléments que la culture intègre dans sa matière vivante à des fins de croissance et de développement est définie par le terme "prélèvement". Leur appréciation est la méthode la plus simple et la plus sûre pour juger des besoins en éléments nutritifs d'une culture.

• **Exportations.** Les "exportations" se rapportent à la partie des éléments nutritifs qui est définitivement retirée du sol lorsque la récolte est consommée. Lorsque, à la suite de la récolte, des parties inutilisées de la culture sont retournées au sol pour y être incorporées, une certaine "restitution" des prélèvements en éléments nutritifs est ainsi réalisée. Les "pertes" sont consécutives à l'action érosive du vent et des eaux de ruissellement, à l'évacuation des eaux de drainage et à la migration des éléments à travers le profil de sol jusqu'à la nappe phréatique.

4.5. Analyse du sol

Le sol doit procurer un approvisionnement en éléments nutritifs suffisant et bien réparti dans le temps. Les analyses permettent, au moyen de solutions extractives, de simuler sa capacité de fournir l'un ou l'autre des éléments nutritifs. Suivant les objectifs poursuivis, la solution extractive peut varier de l'eau distillée aux acides forts. En général, on donne la préférence aux solutions dont la capacité d'extraction se rapproche le plus de celle du système racinaire. On utilise le plus souvent des acides faibles bien tamponnés. Les méthodes diffèrent essentiellement par le type de solution extractive, le rapport sol / solution extractive et la durée de l'extraction. Les méthodes sont validées en corrélant la quantité extraite au rendement ou, avec plus de succès, à l'absorption de l'élément par la plante.

Lorsque les analyses ne portent que sur deux éléments (P et K), le risque est grand de négliger d'autres facteurs importants. De même, en règle générale, les échantillons sont limités à la couche arable et négligent le fait que les cultures peuvent exploiter une profondeur bien plus grande. Les analyses de sols sont surtout utiles pour apprécier la capacité des sols pauvres à fournir les besoins des cultures. En situation d'agriculture intensive, les sols contiennent généralement des quantités largement suffisantes ou même excessives de fertilisants. Les analyses de sols sont alors utiles pour déceler les excès nocifs pour l'environnement et réaliser des économies d'engrais. Avec les sols riches, on distingue trois attitudes agronomiques (Beringer, 1985) :

- (1) le comblement des exportations ;
- (2) l'équilibre des éléments caractérisant la capacité d'échange cationique (C.E.C.) i.e. 65 % par le Ca^{++} , 10 % par le Mg^{++} , 5 % par le K et 20 % qui reste par H^+ , Na^+ et les autres cations ;
- (3) le maintien des réserves du sol au niveau duquel aucune augmentation de rendement ne peut plus être obtenue.

4.6. Analyse foliaire

• **Valeur minimale critique.** Historiquement, les programmes destinés à diagnostiquer les besoins en fertilisants à partir des analyses foliaires ont été basés sur la "valeur minimale critique", définie comme la concentration de l'élément (dans une certaine partie de la plante, et à un stade précis) sous laquelle une baisse de rende-

ment de 5 à 10 % peut être prévue. Cette approche rencontre de sérieuses limitations (Sumner, 1979). Comme pour l'analyse de sol, dès que la valeur minimale critique est atteinte, l'interprétation de la relation entre la concentration de cet élément et la croissance est rendue difficile par la présence d'interactions avec d'autres éléments nutritifs (Beringer, 1985).

- **DRIS.** Le "DRIS" (*Diagnosis and Recommendation Integrated System*) a été développé avec succès chez plusieurs cultures à partir des rapports d'éléments minéraux qui parviennent le mieux à caractériser les populations à haut rendement (Sumner, 1979 ; Walworth et Sumner, 1987). Les rapports qui unissent les éléments minéraux entre eux sont souvent moins variables que les concentrations individuelles. On a démontré que l'utilisation du DRIS remédiait à plusieurs des limitations de l'approche diagnostique traditionnelle. Par exemple, les problèmes causés par le pourcentage variable de matière sèche de l'échantillon sont réduits, et les effets de l'âge du tissu, du cultivar et de la position du tissu échantillonné sur la plante sont considérablement diminués. Le DRIS résout mieux les problèmes de déséquilibres minéraux que l'approche de la valeur minimale critique (Davee et al., 1986). Le DRIS comporte l'avantage supplémentaire de classer les éléments de l'analyse foliaire selon qu'ils sont plus ou moins limitatifs (l'élément dont la valeur indice est la plus négative est l'élément le plus requis par la plante) et de donner un aperçu général de l'état nutritionnel de la plante au moyen de la somme des valeurs absolues des indices.

L'élaboration de normes DRIS est documentée pour un ensemble de cultures : maïs grain (Elwali et al., 1985), soja (Bethlenfalvay et al., 1990) ; herbe de Bahia (Payne et al., 1990) ; laitue (Sanchez et al., 1991) ; céleri (Tremblay et al., 1990).

- **Coefficient d'absorption.** Dans le cas d'espèces pérennes vivant en association, comme c'est le cas des prairies ou des pâturages, on a montré (Lambert et al., 1972 ; Lambert et al., 1973) qu'on pouvait utiliser un coefficient synthétique défini comme le **coefficient spécifique relatif** ($C.S.R. = T_s/T_{ss}$) qui, pour chaque élément minéral, est égal au rapport entre la teneur de l'espèce considérée (T_s) et la teneur de toutes les espèces composant la phytocénose (T_{ss}). Suivant que le coefficient est inférieur, égal ou supérieur à 1 on parlera d'espèce épuisante, neutre ou enrichissante pour l'association végétale.

Il existe de grandes différences dans les capacités spécifiques d'absorption des plantes prairiales. En général les graminées ont des C.S.R. faibles pour la plupart des éléments. Au contraire, les légumineuses ont des C.S.R. très élevés pour le calcium et le magnésium et certaines autres dicotylédones comme *Taraxacum officinale*, *Heracleum sphondylium* ou *Plantago lanceolata* se caractérisent par des C.S.R. très élevés pour le potassium ou le sodium. L'utilisation de ces coefficients est un atout précieux pour prévoir les changements des teneurs minérales des associations végétales en fonction des modifications du rapport entre les espèces.

4.7. Perspectives

Depuis le virage vers l'agrochimie, et malgré les recommandations d'analyse de sol, l'application d'un excès de fertilisant constitue pour le producteur une sorte d'assurance que les besoins de sa culture soient "rencontrés". Cette pratique d'application superflue est toutefois de moins en moins tolérable étant donné les impacts sur la compétitivité des entreprises, la pollution diffuse des cours d'eau et l'induction de déséquilibres nutritionnels. La plante déséquilibrée par un apport im-

modéré de fertilisant devient plus sensible aux carences induites et aux attaques de ravageurs, ce qui contribue à alimenter le cercle vicieux de l'utilisation des pesticides. Ainsi, la question de la nutrition minérale déborde le cadre immédiat de la simple obtention des meilleurs rendements possibles et ses implications rejoignent plusieurs aspects dont la génétique, la protection contre les ravageurs et la valeur alimentaire.

En somme, les méthodes permettant d'estimer les besoins en éléments minéraux sont variées. L'expérience montre que l'agronome doit avoir recours à tous les moyens qui lui permettent de porter un diagnostic sur la fertilité du sol et donc sur les compléments d'engrais minéraux à appliquer pour assurer le rendement optimal. Il utilise parallèlement les résultats fournis par l'analyse des sols et des plantes et les observations de terrain : plantes indicatrices et examen des carences éventuelles. D'autres méthodes utiles font appel au végétal telles que les indicateurs phytosociologiques, les essais à long terme et la méthode des bilans.

BIBLIOGRAPHIE

- Barrow N.J. (1992), "A Brief Discussion on the Effect of Temperature on the Reaction of Inorganic Ions with Soil", *Journal of Soil Science*, **43** (1) : 37-45.
- Beringer H. (1985), "Adequacy of soil testing for predicting fertilizer requirements", *Plant Soil*, **83** : 21-37.
- Bethlenfalvay G.J., Franson R.L. et Brown M.S. (1990), "Nutrition of Mycorrhizal Soybean Evaluated by the Diagnosis and Recommendation Integrated System (DRIS)", *Agronomy Journal*, **82** (2) : 302-304.
- Bielecki R.L. (1973), "Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability", *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **24** : 225-252.
- Blanchet R. (1968), "La nutrition des plantes", *Bulletin technique d'information*, n° 231, Ministère de l'Agriculture, France, juillet/août 1968.
- Broyer T.C., Carlton A.B., Johnson C.M. et Stout P.R. (1954), "A micronutrient element for higher plants", *Plant Physiol.*, **29** : 526-532.
- Callot G., Chamayou H., Maertens C. et Salsac L. (1982), *Les interactions sol-racine. Incidence sur la nutrition minérale*, INRA, 1-325.
- Clément A., Garbaye et Le Tacon F. (1977), "Importance des ectomycorhizes dans la résistance au calcaire du Pin noir (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans* host)", *Œcol. plant.*, **12** (E) : 111-131.
- Cornillon P. (1977), "Effet de la température des racines sur l'absorption des minéraux par la tomate", *Ann. agron.*, **28** (4) : 409-423.
- Davee D.E., Righetti T.L., Fallahi E. et Robbins S. (1986), "An evaluation of the DRIS approach for identifying mineral limitations on yield in 'Napolean' sweet cherry", *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **111** (6) : 988-993.
- Dehnbe H.W. (1982), "Interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens", *Phytopathol.*, **72** : 1115-1119.
- De Nobili M., Vittori L., Antisari et Sequi P. (1990), "K uptake from subsoil" in *Development of K-fertilizer recommendations*, Proceedings of the 22^e Colloquium of the International Potash Institute, Soligorsk, Russie, 1990, 133-144.
- Elwali A.M.O., Gascho G.J. et Sumner M.E. (1985), "DRIS Norms for 11 Nutrients in Corn Leaves", *Agronomy Journal*, **77** : 506-508.
- Evans D.G. et Miller M.H. (1990), "The role of the external mycelial network in the

- effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize”, *New Phytol.*, **114** : 65-71.
- Findenegg G.R., van Beusichem M.L. et Keltjens W.G. (1986), “Proton balance of plants : Physiological, agronomical and ecological implications”, *Neth. J. Agric. Sci.*, **34** (3) : 371-379.
- Gerdemann J.W. (1968), “Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth”, *Ann. Rev. Phytopathol.*, **6** : 397-415.
- Hamel C.U., Barrantes-Cartin V. Furlan et Smith D.L. (1991), “Endomycorrhizal fungi in nitrogen transfer from soybean to corn”, *Plant and Soil*, **138** : 33-40.
- Harinikumar D.M. et Bagyaraj D.J. (1988), “Effect of crop rotation on native vesicular arbuscular mycorrhizal propagules in soil”, *Plant and Soil*, **110** : 77-80.
- Jeffries P. (1987), “Use of mycorrhizae in agriculture”, *CRC Crit. Rev. Biotech.*, **5** : 319-357
- Lambert J., Denudt G. et Van Oudenhove C. (1973), “Aspects écologiques et phytosociologiques de l’analyse minérale des herbages”, *Revue de l’Agriculture*, n° 4, juillet-août 1973, 893-908
- Lambert J., Denudt G. et Toussaint B. (1972), “L’indice de modification spécifique : une mesure des effets primaires et secondaires de la fumure azotée”, CIEC, VII^e Congrès mondial des fertilisants, 15-19 mai 1972, Wien und Baden, 155-161.
- Le Tacon F., Lamoure D., Guimberteau J. et Fike C. (1984), “Les symbiotes mycorrhiziens de l’*épicéa* commun et du douglas dans le Limousin”, *R.F.F.*, **XXXVI** (4) : 325-338.
- Maas E.V. (1986), “Salt tolerance of plants”, *Applied Agric. Res.*, **1** (1) : 12-25.
- Marschner H., Romheld V., Horst W.J. et Martin P. (1986), “Root-induced changes in the rhizosphere : Importance for the mineral nutrition of plants”. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, **149** (4) : 441-456.
- Maynard D.N. (1979), “Nutritional disorders of vegetable crops : a review”, *Plant nutr.*, **1** (1) : 1-23.
- Mengel K. et Kirkby E.A. (1982), *Principles of Plant Nutrition*, International Potash Institute Bern, Suisse, 7-654.
- Nelsen E.I. et Ritz C.R. (1981), “Increased drought resistance of mycorrhizal onion plants”, *Phytopathol.*, **71** : 896-897.
- Newman E.I. et Ritz K. (1986), “Evidence on the pathways of phosphorus transfer between vesicular-arbuscular mycorrhizal plants”, *New Phytol.*, **104** : 77-87.
- Ocampo J.A. et Hayman D.S. (1981), “Influence of plant interactions on vesicular-arbuscular mycorrhizal infections. II. Crop rotation and residual effects of non-host plants”, *New Phytol.*, **87** : 333-343.
- Payne G.G., Rechcigl J.E. et Stephenson R.J. (1990), “Development of Diagnosis and Recommendation Integrated System Norms for Bahiagrass”, *Agronomy Journal*, **82** (5) : 930-934.
- Pierart P. (1988), *Écophysiologie des mycorrhizes*, Université d’État de Mons, 3^e édition, 84 p.
- Pirozynski K.A. et Dalpe Y. (1989), “Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis”, *Symbiosis*, **7** : 1-36.
- Read D.J. et Birch C.P.D. (1988), “The effects and implications of disturbance of mycorrhizal mycelial systems”, *Proc. Royal Soc. Edinburg*, 948 : 13-24.
- Romheld V. (1986), “pH changes in the rhizosphere of various crop plants, in relation to the supply of plant nutrients”, *Potash Review*, **55** (12) : 16 p.
- Sanchez C.A., Snyder G.H. et Burdine H.W. (1991), “DRIS Evaluation of the Nutritional Status of Crisp-Head Lettuce”, *Hortscience*, **26** (3) : 274-276.
- Schaller G. (1987), “pH changes in the rhizosphere in relation to the pH-buffering of soils.”, *Plant Soil*, **97** (3) : 439-444.

- Schubert A. et Hayman D.S. (1986), "Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XVI. Effectiveness of different endophytes at different levels of soil phosphate", *New Phytol.*, **103** : 79-90.
- Sieverding E. (1991), "Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agroecosystems", Deutsche Gesellschaft for Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn.
- Simon L., Bousquet J., Levesque R.C. et Lalonde M. (1993), "Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants", *Nature*, **363** : 67-69.
- Sumner M.E. (1979), "Interpretation of foliar analyses for diagnostic purposes.", *Agron. J.*, **71** : 343-348.
- Tinker P.B. (1985), "Crops nutrients : control and efficiency of use", *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, **B. 310** (1144) : 175-191.
- Tremblay N., Parent L.E. et Gosselin A. (1990), "Elaboration de normes DRIS provisoires pour des transplants de céleri.", *Phytoprotection*, **71** (3) : 129-136.
- Walworth J.L. et Sumner M.E. (1987), "The diagnosis and recommendation integrated system (DRIS)" in *Advances in soil science*. Stewart B.A. (ed.), Springer Verlag, New York, **6** : 149-188.
- Wolkowski R.P. (1990), "Relationship Between Wheel-Traffic-Induced Soil Compaction, Nutrient Availability, and Crop Growth : A Review", *Journal of Production Agriculture*, **3** (4) : 460-469.

Chapitre 12

FIXATION BIOLOGIQUE DE L'AZOTE

Mohamed Ismaili

Faculté des sciences, Meknès, Maroc

Sommaire

1. Introduction

2. Fixation biologique de l'azote

- 2.1. Les macrosymbiotes
- 2.2. Les microsymbiotes
- 2.3. Nodulation
- 2.4. Inoculation

3. Méthodes de mesure de la fixation biologique de l'azote

- 3.1. Réduction de l'acétylène
- 3.2. Méthode de différence
- 3.3. Méthode de dilution isotopique

4. Métabolisme de l'azote chez les légumineuses et les plantes non fixatrices

- 4. 1. Métabolisme de l'azote chez les plantes non fixatrices de l'azote
- 4. 2. Métabolisme de l'azote chez une légumineuse

5. Conclusion

Bibliographie

FIXATION BIOLOGIQUE DE L'AZOTE

1. INTRODUCTION

L'ensemble des réactions de transformation de l'azote, par la microflore, et de son devenir dans le système sol-plante-atmosphère forment le cycle de l'azote, étudié dans le chapitre 5. Brièvement, l'azote de l'air (N_2) peut être fixé en azote organique par des microbes libres ou par des associations symbiotiques microbe-plante qui rendent l'azote directement disponible aux plantes. L'azote des tissus végétaux est consommé par les animaux qui le transforment en protéines animales. Quand les animaux et les plantes sont dégradés par les microbes, l'azote organique est libéré sous sa forme minérale, qui est utilisée par les plantes ou oxydée en nitrate. Le nitrate peut être perdu par lessivage, peut servir comme nutriment aux plantes ou être réduit en ammonium ou en azote N_2 gazeux qui s'échappe dans l'atmosphère, fermant ainsi le cycle de l'azote (figure 12.1).

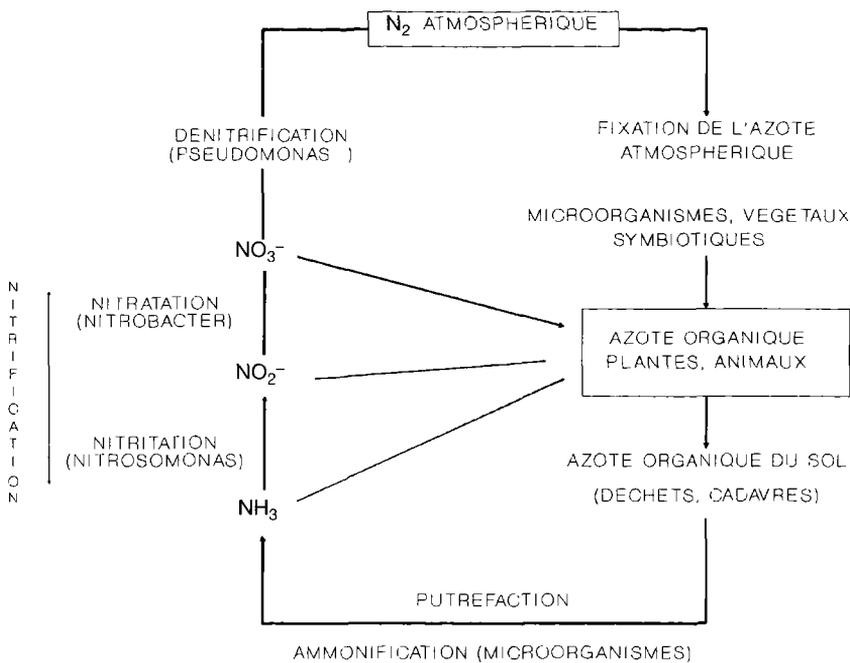


Figure 12.1. Cycle de l'azote montrant les transformations majeures dans le système sol-plante-atmosphère.

Source : Mazliak P. (1974), p 238

La partie du cycle de l'azote qui est contrôlée par le métabolisme microbien se compose des transformations accompagnant les processus de minéralisation, de nitrification et d'immobilisation. La minéralisation des substances organiques et l'assimilation microbienne des ions inorganiques se font simultanément. L'équilibre entre les deux processus, immobilisation et minéralisation, est largement contrôlé par le rapport C/N de la matière organique. On considère en général que les résidus végétaux à C/N inférieur à 20 (%N > 1,8 %) permettent la libération de l'azote minéral, alors que les résidus ayant un C/N supérieur à 30 (%N < 1,2 %) provoquent une immobilisation nette de l'azote minéral (Tisdale et Nelson, 1966). La figure 12.2 illustre ce phénomène.

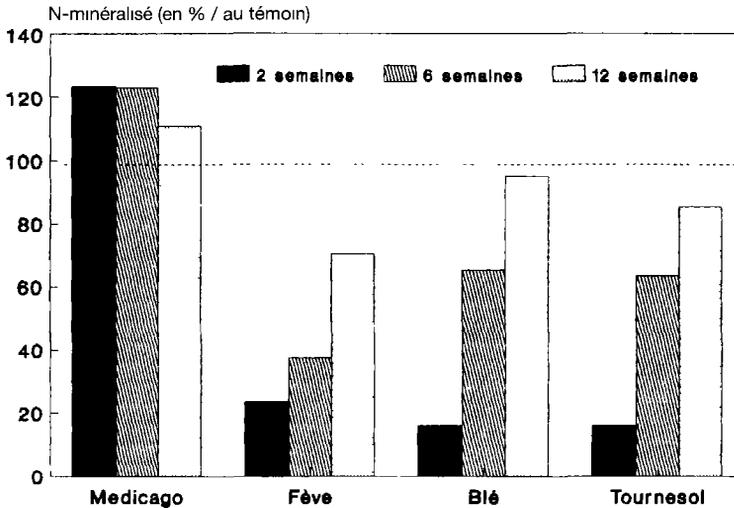


Figure 12.2. Influence de différents types de résidus de cultures à différents %N sur la minéralisation de l'azote organique dans un sol limoneux de la région de Meknès (Maroc). L'azote minéralisé a été déterminé par la technique des incubations successives dans des tubes de percolation en conditions d'aérobiose à 32 °C. Les résidus de *Medicago* à teneur en azote élevée permettent une plus grande libération de l'azote minéral.

Du point de vue agronomique, l'immobilisation biologique de l'azote est indésirable durant le cycle de croissance de la culture, car elle peut diminuer la disponibilité de l'azote pour les plantes. Cependant, l'immobilisation peut être bénéfique sous certaines conditions puisqu'elle permet de protéger l'azote du sol sous forme organique contre les pertes par drainage, volatilisation et dénitrification. Les pertes par dénitrification peuvent être compensés par la fixation biologique de l'azote.

2. FIXATION BILOGIQUE DE L'AZOTE

La fixation biologique de l'azote atmosphérique est la voie majeure d'introduction de l'azote gazeux dans l'écosystème. Elle est faite par des procaryotes libres, associatifs ou symbiotiques.

- **Les fixateurs libres** sont terrestres ou aquatiques ; ils peuvent être aérobies photosynthétiques comme *Chromatium*, aérobies facultatifs comme *Rhodospseudomona*

ou hétérotrophes comme *Azotobacter*, ou encore des cyanophycées (*Anabeana*, *Nostoc*).

• **Les fixateurs associatifs** (*Azospirillum*) vivent dans la rhizosphère des plantes et fixent l'azote en étroite association avec la plante.

• **Les fixateurs symbiotiques** appartiennent aux genres *Rhizobium*, *Azorhizobium* et *Frankia*. Ils forment des excroissances corticales appelées **nodosités**. A l'exception des plantes *Trema* et *Parasponia*, l'infection par le *Rhizobium* est limitée à la famille des légumineuses. Le *Frankia* a une nodulation plus étendue et concerne toutes les plantes ligneuses (exceptées les distacées) nommées communément plantes actinorhiziennes.

Les légumineuses diffèrent par leur capacité à fixer l'azote de l'air (tableau 12.1). Cette capacité est souvent représentée par la proportion d'azote dérivant de l'atmosphère (%N dfa). Le %N dfa diffère selon les espèces, leur provenance (Sanginga et al., 1990a), ainsi que selon les conditions de culture.

Tableau 12.1. Taux de fixation chez quelques légumineuses annuelles

Espèce	%N dfa	Source
<i>Phaseolus vulgaris</i>	16 à 68	Rennie et Kemp, 1983
<i>Lens culinaris</i>	46	Bremner et al., 1988
<i>Pisum sativum</i>	54	Bremner et al., 1988
<i>Vicia faba</i>	71	Bremner et al., 1988
<i>Lupinus angustifolius</i>	> 80	Evans et al., 1987 ; Herridge et Doyle, 1988 , Palmason et al., 1992
<i>Trifolium repens</i>	> 90	Broadbent et al., 1982 , Labandera et al., 1988
<i>Trifolium vesiculosum</i>	> 90	Morris et Weaver, 1987

2.1. Les macrosymbiotes

2.1.1. Famille des légumineuses

La famille des légumineuses détient une place importante parmi les plantes à fleurs. Elle est à dominance tropicale et comprend différentes formes biologiques : des herbacées (trèfle), des buissons (genêt), des arbrisseaux (lupins) et des arbres (*Acacia*). Les espèces cultivées comprennent des plantes alimentaires (haricot, lentille, fève...) et des plantes fourragères et pastorales (luzernes, vesce...). La famille des légumineuses est divisée en 3 sous-familles différentes par la fréquence de nodulation :

– la sous-famille des césalpiniaées (*Cassia*, *Gleditsia*, *Caesalpinia*...), presque dépourvue d'espèces fixatrices d'azote à cause d'un facteur intrinsèque inhibiteur de la nodulation ;

– la sous-famille des mimosacées (*Acacia*, *Leucaena*, *Prosopis*...) ;

– la sous-famille des papilionacées (*Medicago*, *Trifolium*, *Sesbania*...) où la nodulation est très fréquente : 85 % des espèces sont nodulées (Lim et Burton, 1982).

Les légumineuses ne répondent pas de la même façon à l'inoculation par les *Rhizobium* (tableau 12.2). On distingue 6 groupes d'inoculation croisée, chaque groupe contient les légumineuses qui peuvent interchanger leur *Rhizobium* : (1) luzernes et mélilot ; (2) trèfles ; (3) pois et vesces ; (4) soja ; (5) haricot ; et (6) lupins. Les *Rhizo-*

bium capables de noduler les six groupes sont respectivement : *Rh. meliloti*, *Rh. trifolii*, *Rh. leguminosarum*, *Rh. japonicum*, *Rh. phaseoli*, *Rh. lupini*. D'autres groupes existent, comme *Rhizobium* spp. de *Vigna unguiculata* (L) Walp., infectant plusieurs espèces : *Arachis*, *Acacia*, *Cajanus*, *Phaseolus aureus* (Lim et Burton, 1982).

Tableau 12.2. Nodulation de différentes provenances de *Casuarina equisetifolia* et *C. cunninghamiana* inoculés avec un mélange de souches de *Frankia*

Provenances	<i>C. equisetifolia</i>		<i>C. cunninghamiana</i>	
	Nodules (N ^b /plante)	Masse (mg/nodule)	Nodules (N ^b /plante)	Masse (mg/nodule)
1	3	44	4	37
2	3	54	7	19
3	9	11	2	8
4	8	19	7	19
5	9	21	1	42
6	7	29	6	22
7	10	20	7	22
8	10	21	8	20
9	10	23	7	23
10	9	22	2	22
11	25	5	2	77
PPDS 5 %	12	38	NS	42

PPDS : plus petite différence significative.

NS : différence non significative

Source : Sanginga N , Bowen G D., Danso S K A. (1990a), p. 544.

Cette classification est contestée à cause de l'existence de souches non spécifiques. En effet, certaines souches du groupe *Vigna unguiculata* forment des nodules avec plusieurs genres, espèces et variétés de légumineuses du groupe haricot (*Phaseolus retensis* et *P. adenathus*) alors que *P. coccineus* et *P. angustifolia* sont infectés par *Rh. phaseoli*. Les espèces du groupe trèfle requièrent des souches différentes et spécifiques (Lim et Burton, 1982).

Les arbres fixateurs de l'azote sont classés en 3 groupes (Dreyfus et Dommergues, 1981) :

- plantes nodulant avec des *Rhizobium* à croissance rapide : *Acacia raddiana*, *Acacia farneisiana*, *Leucaena leucocephala*, *Sesbania rostrata* et *Acacia senegal*, *Acacia nilotica*, *Prosopis alba* et *Sesbania grandiflora* ;
- plantes nodulant avec des *Rhizobium* à croissance lente : *Acacia albida*, *Acacia holosericea*, *Acacia mearnsii*, *Acacia melanoxylon* et *Albizia lebbec* (*Bradyrhizobium*) ;
- plantes répondant aux *Rhizobium* et *Bradyrhizobium* : *Acacia seyal*, *Acacia cyanophylla* et *Parasponia* spp., *Prosopis glandilosa* et *Gliricidia sepium*.

Le premier groupe est spécifique et requiert des pH élevés et du calcium. L'établissement de ces plantes nécessite l'inoculation avec les souches compatibles qui sont généralement moins ubiquistes. Les plantes nodulant avec les *Bradyrhizobium* ré-

pondent rarement à l'inoculation comme c'est le cas dans les sols tropicaux (Bowen, 1991). Chez les césalpiniacées, la nodulation est moins fréquente que chez les mimosacées et les papilionacées. De plus, certaines espèces nodulent en certaines aires et pas en d'autres. En effet, une restriction géographique a été démontrée pour certaines associations actinorhiziennes (*L. leucaena* nodule bien au Nigéria, rarement au Zaïre et pas au Zimbabwe). Le genre *Cassia* (césalpiniacées), considéré non fixateur, a été divisé en 3 genres : *Cassia*, *Senna* et *Chamaechrista*. Ce dernier comporte des espèces nodulantes (Lim et Burton, 1982).

Certains auteurs ont défini le potentiel de fixation et la fixation réelle (Bowen, 1991). Le premier paramètre est déterminé par le génotype de la plante, l'âge et la souche rhizobienne. Par exemple, *A. mangium* et *L. leucocephala* ont un potentiel de fixation élevé alors que *A. albida* et *A. senegal* ont un potentiel faible. Les arbres à croissance rapide ont généralement un potentiel de fixation élevé (Bowen, 1991).

L'activité fixatrice est élevée chez les jeunes plantes. Elle diminue avec l'âge à cause d'une retranslocation de l'azote des parties âgées vers les tissus jeunes, et de la combinaison *Rhizobium*/arbre à cause de l'effectivité des rhizobia (Bowen, 1991). La fixation réelle est affectée par le génotype, la souche et les conditions édaphiques et climatiques. Ainsi, il y a une grande variation entre les saisons et même au sein d'une même saison. La fixation est réduite en saison aride quoiqu'une fixation substantielle puisse persister en horizons profonds humides.

Les conditions du sol (fortes ou faibles températures, humidité, acidité, salinité, teneur en azote inorganique et en phosphore) affectent la fixation à travers la survie des rhizobia, la nodulation et l'activité fixatrice. Le stress hydrique réduit la fixation de l'azote par une action directe sur le système de fixation ou une action indirecte sur la croissance de la plante (Ismaili et al., 1983). Des pH acides réduisent la croissance de la plante hôte et la survie des rhizobia dans le sol (Rice, 1982, Nazih, 1992).

La fixation biologique est également affectée par la teneur du sol en éléments minéraux comme le potassium (Barta, 1982) et le bore (Agbenin et al., 1990). La fixation de l'azote est réduite par l'azote inorganique du sol. Certaines espèces d'aulnes tolèrent une certaine dose d'azote qui stimule leur activité fixatrice. Le phosphore est important pour la croissance des plantes et pour la fixation de l'azote. Chez *Gliricidia sepium* et *Leucaena leucocephala*, la fertilisation phosphatée réduit le délai de nodulation et augmente le nombre et le poids sec des nodules (Sanginga et al, 1991).

2.1.2. Plantes actinorhiziennes

Le *Frankia* induit des nodules chez 23 genres, répartis en 8 familles dont la famille des bétulacées (genre *Alnus*) et celle des casuarinacées (genres : *Casuarina*, *Allocasuarina*). Presque 200 espèces ligneuses forment des associations symbiotiques avec *Frankia*. Toutefois, les plantes actinorhiziennes sont moins nombreuses que les légumineuses quant au nombre des espèces fixatrices. Trois groupes d'inoculation ont été déterminés :

- (1) *Frankia* - éléagnacées compatibles ;
- (2) *Frankia* - *Alnus* - *Comptonia* (myricacées) compatibles ;
- (3) *Frankia* - *Casuarina* - *Allocasuarina* compatibles.

Les deux derniers groupes sont proches entre eux et éloignés du premier. Les *Frankia* du *Myrica* peuvent infecter les groupes (1) ou (2). Certains *Frankia* sont capables de noduler à la fois *Alnus* et *Elaeagnus*. Les *Allocasuarina* et les *Casuarina*

sont très spécifiques alors que *Alnus glutinosa*, *Elaeagnus angustifolia* et *Myrica gale* sont non spécifiques. Enfin, les casuarinacées sont réparties en deux groupes : groupe des *Casuarina*, avec une cross-inoculation entre ses espèces, et celui des *Allocasuarina*, avec une cross-inoculation entre ses espèces. Entre les 2 genres, la cross-inoculation est faible (Torrey et Racette, 1989).

2.2. Les microsymbiotes

2.2.1. *Rhizobium* (O : rhizobiales ; F : rhizobiacées)

Le principal caractère distinctif des *Rhizobium* est l'induction de nodules, ou **infectivité** (Date, 1982). L'infectivité se perd moins rapidement que l'effectivité qui peut se perdre après plusieurs années de stockage ou après plusieurs repiquages sur un milieu riche en certains acides aminés (Vincent, 1982).

Pour isoler des *Rhizobium* du sol, le passage par la plante est obligatoire, car il n'y a pas de milieux sélectifs pour ces bactéries (Date, 1982). Dans le sol, les rhizobia sont libres sous forme de bâtonnets gram négatif, de taille petite à moyenne, mobiles grâce à des flagelles polaires ou périphériques ; aérobies strictes même si certains peuvent supporter de faibles pressions d'oxygène (Vincent, 1982).

Le *Rhizobium* croît sur milieu à base de mannitol et d'extrait de levure. Sa température optimale est de 25 à 30 °C et le pH de 5 à 8,5. Il a des besoins élevés en fer et en calcium. Les métaux lourds (Ni, Cr, Zn) ont des effets toxiques même à faible concentration (Vincent, 1982).

• **Description de la nodulation.** Après inoculation d'une légumineuse avec des rhizobia, on peut avoir :

- une plante non nodulée : pas de nodules, pas d'excroissances observées sur les racines et donc l'initiation de la nodulation n'a pas eu lieu. La plante est petite, jaune et présente des symptômes de déficience en azote ;
- une plante nodulée : l'initiation des nodules sur les racines a été faite.

La nodulation peut être :

- inefficace, les racines portant des excroissances corticales ou/et de petites nodules blanches et vertes. La plante reste alors petite, jaune et montre une déficience en azote ;
- efficace, les racines étant bien nodulées.

Même lorsqu'elle est efficace, la nodulation peut être inefficace : les nodules sont verts et blancs à l'intérieur et quelquefois roses ; la plante reste petite et jaune. A l'inverse, dans le cas d'une nodulation efficace, les nodules sont rouges à l'intérieur ; la plante est vert foncée et se porte très bien.

L'infectivité est l'aptitude d'une souche à induire des nodules sur les racines de la plante hôte. L'effectivité est la capacité de fixer l'azote. Une nodulation efficace est une nodulation résultant en une fixation d'azote : les nodules sont larges, concentrés sur la partie supérieure du système racinaire et de coloration rouge (due à la **leghémoglobine**). Quand les nodules se développent mais fixent peu ou pas d'azote, ils sont dits inefficaces. Ils sont petits, nombreux et dispersés sur le système racinaire.

Les termes "effectif" et "efficent" sont parfois utilisés dans un même sens, or ils sont différents. Les nodules effectifs peuvent être efficients ou inefficients. Les nodules effectifs inefficients sont de petite taille et de couleur blanche à rose et fixent peu ou pas d'azote. Les plantes avec ce type de nodules sont chlorotiques. Les nodules effectifs et efficients sont de grande taille, de couleur rose à rouge et fournissent de grandes quantités d'azote. Les plantes avec ce type de nodules sont vertes et vigoureuses. Plus récemment, l'effcience est utilisée pour évaluer le pourcentage d'électrons transférés à la nitrogénase et réellement utilisés dans la fixation de l'azote. Le reste étant utilisé pour la production d'hydrogène et donc non bénéfique pour l'hôte. Enfin, le terme ineffcient décrit les nodules produits par les rhizobia à grande capacité fixatrice mais qui ne peuvent pas fonctionner proprement à cause d'une déficience en molybdène, ou à cause d'un stress thermique et/ou hydrique.

La classification des *Rhizobium*, basée sur l'affinité par rapport aux plantes (groupes de cross-infection), est remplacée par une nouvelle classification basée sur des critères divers : [G,C], homologie d'ADN, sérologie et transfert des plasmides. On distingue alors deux genres : *Rhizobium* et *Bradyrhizobium*.

Les *Rhizobium* ont une croissance rapide ; le temps de génération est de 2-4 heures. Ils forment des colonies circulaires, translucides, gommeuses, de 2-4 mm de diamètre après 3-5 jours d'incubation. Les *Rhizobium* utilisent différents sucres et leur [G,C] est de 59,1 à 63,1 % (Vincent, 1982).

Les *Bradyrhizobium* ont une croissance lente ; le temps de génération est de 6 à 8 heures. Ils forment des colonies circulaires, opaques dont le diamètre est inférieur à 1 mm même après 10 jours d'incubation. Les *Bradyrhizobium* produisent des alcalins alors que les *Rhizobium* produisent des acides (Vincent, 1982).

Les *Rhizobium* associés aux arbres sont classés en 3 genres : *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* et *Azorhizobium*. Le degré de spécificité est variable. Certaines plantes sont très spécifiques (*Sesbania rostrata*, *Acacia mangium*) et d'autres sont peu spécifiques et répondent à des *Rhizobium* et des *Bradyrhizobium* (*Crassicaarpa*). D'autres encore (*Acacia auriculiformis*) sont intermédiaires (Galiana et al, 1989).

2.2.2. Frankia (O : actinomycétales)

C'est une bactérie filamenteuse qui a été isolée de plusieurs espèces de casurinacées. Dans les racines, les *Frankia* forment des hyphes et des vésicules. Au microscope, on distingue 3 structures : (1) les hyphes filamenteuses, septées et ramifiées (structure végétative) ; (2) les sporanges polymorphes (structures de reproduction), et (3) les vésicules (système de fixation de l'azote). Dans le cas des plantes âgées, une quatrième structure peut exister : des hyphes toruleuses issues de l'élargissement et du cloisonnement des hyphes normales (Elsas et Heijnen, 1990). Ces structures assurent la survie et la régénération des *Frankia*. La capacité de sporuler *in vitro* est déterminée par certaines conditions physico-chimiques. Les *Frankia* possèdent une sporulation endophytique et complexe, contrôlée par la génétique du microsymbiote, la physiologie de l'hôte et les facteurs de l'environnement (Torrey, 1987).

2.3. Nodulation

La nodulation comprend différentes phases (figure 12.3), dont l'infection qui commence par une multiplication des *Rhizobium* dans la rhizosphère, suivie de l'adhé-

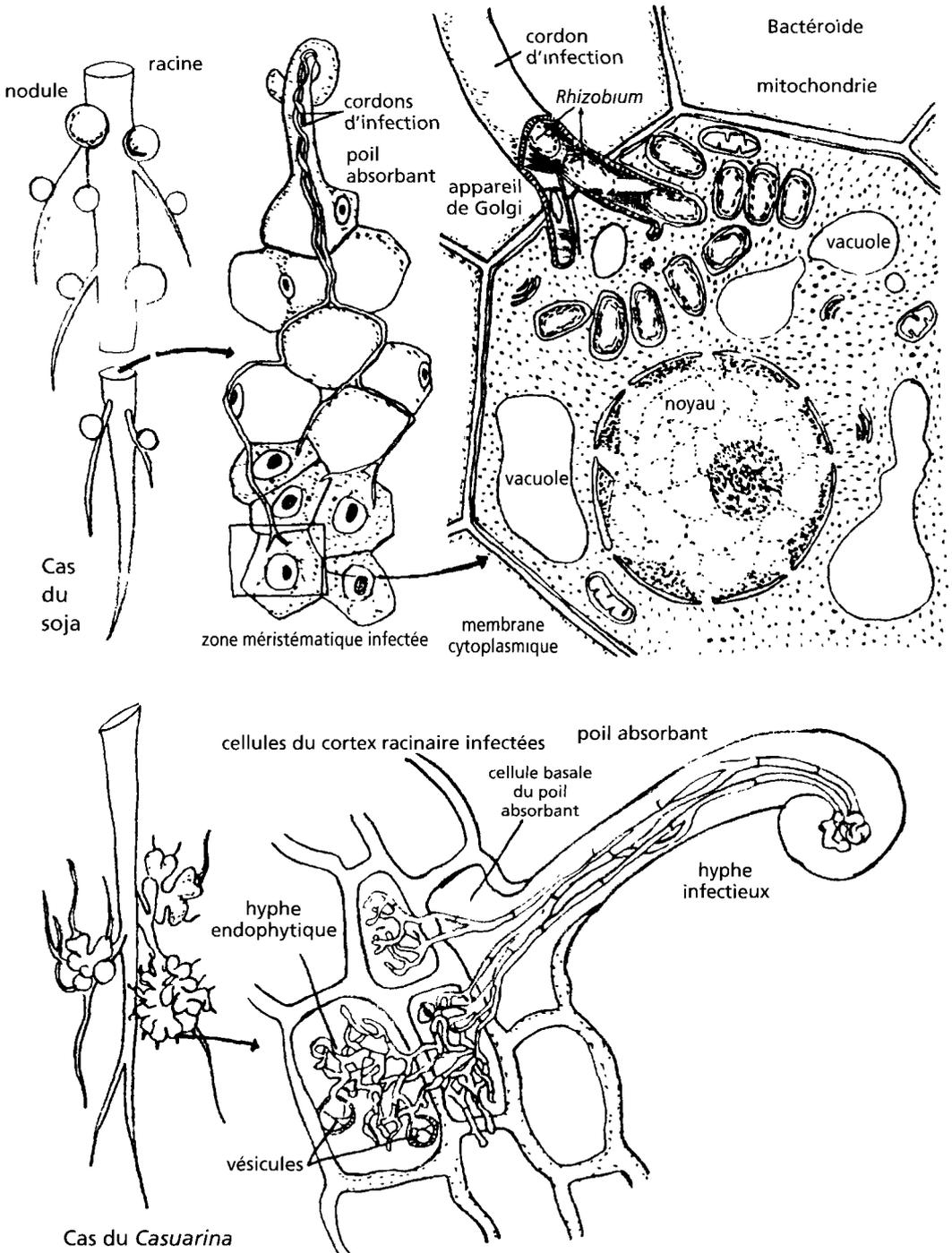


Figure 12.3. Processus de la nodulation dans le cas du soja et du *Casuarina*.
 Source Dommergues Y, Dreyfus B et al. (1985), *La Recherche*, 16 (162), p. 27.

sion des bactéries à la surface des poils absorbants qui se courbent en crosse. La spécificité à ce stade est assurée par des lectines, molécules ponts entre des récepteurs à la surface des poils et d'autres à la surface du *Rhizobium* (Dommergues et al., 1985). Ensuite il y a formation d'une structure tubulaire (cordon infectieux) à l'intérieur duquel les bactéries se disposent en file. Le cordon pénètre dans les cellules du cortex dont plusieurs se divisent et forment un méristème. Chaque bactérie

est entourée d'une enveloppe appelée membrane pér bactéroïde (Dommergues et al., 1985). Les cellules infectées se multiplient jusqu'à former des excroissances de taille variable : les nodules.

A l'intérieur des nodules, la réduction de l'azote en ammoniac est assurée par la nitrogénase. La léghémoglobine transporte l'oxygène vers les bactéroïdes à une concentration qui n'entraîne pas l'inhibition de la nitrogénase mais assure la phosphorylation oxydative et donc la production d'ATP.

Certaines plantes tropicales (*Sesbania rostrata*, 17 espèces d'*Aeschynomene* et une espèce du genre *Neptunia*) forment des nodules colinéaires. L'infection se fait au niveau de sites prédéterminés sur la tige, constitués d'ébauches racinaires perçant l'épiderme. Elle débute au niveau de fissures circulaires au point d'émergence de l'ébauche (Barreto et Cagnaire, 1989). Les bactéries se multiplient entre les cellules et forment des poches intercellulaires à côté desquelles certaines cellules de la couche interne de l'écorce se divisent et forment un méristème. A partir de ces poches se développent des cordons qui pénètrent dans les cellules du méristème. Les cellules envahies de bactéroïdes, devenant nombreuses, constituent un tissu central volumineux donnant une forme globuleuse ou nodule (Dommergues et al., 1985).

Pour *Frankia*, l'infection commence par la courbure des poils absorbants en crosse et, au lieu du cordon infectieux, il se développe des hyphes qui s'allongent pour atteindre les cellules de l'écorce. Dans le nodule, les hyphes s'entourent de gaines peptiques (originaires de la plante), de vésicules et parfois de sporanges (Dommergues et al., 1985). L'activité nitrogénase débute avec la formation des vésicules dont la paroi protège la nitrogénase de l'oxygène. Chez *Casuarina*, il n'y a pas de vésicules et la nitrogénase est protégée dans les hyphes (Torrey et Racette, 1989).

Les nodules sont pérennes et peuvent dépasser 10 cm de diamètre chez l'aulne et *Casuarina*.

2.4. Inoculation

L'inoculation, ou bactérisation, des légumineuses et des plantes actinorhiziennes consiste en l'introduction dans le sol de souches de *Rhizobium* ou de *Frankia*, pour permettre la nodulation, une activité fixatrice élevée et une meilleure productivité. L'inoculation n'est pas toujours nécessaire et s'impose quand une espèce est introduite pour la première fois dans une région, ou si elle a eu une mauvaise nodulation, et dans les sols laissés en jachère pendant plusieurs années. En présence de souches indigènes, la réponse à l'inoculation peut être très faible ou nulle, mais on peut y remédier par l'apport de grandes quantités d'inoculum.

2.4.1. Inoculation des légumineuses

La première étape dans la production d'un inoculum est la sélection de souches efficaces, compétitives et avec une grande capacité de survie dans le sol. En effet, après introduction dans le sol, les rhizobia sont affectés par les facteurs abiotiques et édaphiques, et par les antagonistes.

L'industrie des inoculums à *Rhizobium* comprend : des cultures dans l'agar, des cultures liquides, des cultures disséquées dans la vermiculure, des cultures lyophilisées et des cellules incorporées dans des supports organiques (tourbe, compost de paille,

bagasse, déchets de plantes, poudre de cellulose, charbon). D'autres supports sont utilisés tels que : argile, limon, terreau et bentonite. Toutefois, le support le plus utilisé est la tourbe. Après sélection de la souche, elle est multipliée dans de larges fermenteurs, en milieu à base de mannitol, extrait de levure, additionné de glucose et de sucrose. La troisième étape est l'inclusion dans la tourbe. Celle-ci est finement broyée, stérilisée (autoclavage ou irradiation aux rayons gamma), neutralisée par du CaCO_3 et son taux d'humidité est ajusté à 40-50 %. Ensuite, la souche est introduite dans le support et l'ensemble est incubé à 20-25 °C pendant 4 jours (Okon et Hadar, 1987).

Un autre inoculum consiste en l'encapsulation des *Rhizobium* dans des supports synthétiques qui sont des polymères non toxiques, homogènes, à qualité constante et biodégradables dans le sol pour libérer des rhizobia d'une façon progressive (Diem et al., 1988).

Les méthodes d'inoculation sont de deux types, directes et indirectes. Dans l'inoculation indirecte, les graines sont semées et l'inoculum est appliqué au sol. Dans l'inoculation directe, les graines sont inoculées avant le semis ; elle peut se faire par poudrage, bouillie ou enrobage.

2.4.2. Inoculation des plantes actinorhiziennes

L'inoculation peut être réalisée par des sols où des plantes actinorhiziennes ont été cultivées, par des suspensions de nodules frais ou dessiqués ou par des inoculums liquides. Le processus d'infection inclut la pénétration d'un filament hyphal dans les cellules du poil absorbant d'où la nécessité d'inoculer avec une culture jeune. Toutefois, on a montré que les spores issues de vieilles cultures étaient capables de germer et de former des hyphes infectieux (Smolander et al., 1990).

• **Inoculation par des suspensions de nodules.** Des nodules frais sont écrasés, homogénéisés et lavés plusieurs fois par des centrifugations répétées, dans du tampon phosphate salin et 2 % de polyvinyle pyrrolidone (PVP) qui élimine les phénols. La suspension des nodules écrasés est diluée dans de l'eau de robinet puis directement appliquée aux plantes. Une quantité de 1 à 2 grammes de nodules suffit pour inoculer 1 000 plantes (Burleigh et Torrey, 1990).

• **Inoculation par des cultures pures.** L'utilisation de cultures pures de *Frankia* est plus rentable car, en utilisant des broyats, il y a risque d'introduire des pathogènes et des souches inefficaces (Diem et al., 1988 ; Burleigh et Torrey, 1990). Dans ce cas, les nodules, stérilisés avec du tetroxyde d'osmium pendant 30 s à 6 min puis lavés plusieurs fois à l'eau stérile, sont découpés en petits morceaux en présence de tampon PVP qui protège l'endophyte exposé vis-à-vis des phénols. Les morceaux de nodules sont transférés aseptiquement dans des tubes à milieu nutritif contenant du glucose et de la lécithine. Le propionate peut être utilisé comme source de carbone et le casamino-acide comme source d'azote. Des colonies se développent alors sur la périphérie des nodules. *In vitro*, le *Frankia* peut former des hyphes, des sporanges et des vésicules (sièges de la fixation d'azote). Pour induire la formation des vésicules, le même milieu est utilisé sans source d'azote inorganique (Burleigh et Torrey, 1990).

L'inoculation peut être faite de deux façons : dans des pots et sachets où les plantes sont semées (inoculation en phase pépinière) ou directement sur le terrain, par injection de l'inoculum à la base des racines au moment de la transplantation des plants (Burleigh et Torrey, 1990). La réussite de l'inoculation dépend de la quantité et de la qualité de l'inoculum, du moment et de la méthode d'application de l'ino-

culum et du statut nutritionnel du sol. Des essais ont montré que l'inoculation en sachets était meilleure, que l'aulne rouge avait une meilleure nodulation quand il est inoculé au moment du semis en comparaison avec son inoculation 4 semaines après semis, et enfin, que l'azote minéral permet d'améliorer la croissance mais réduit la nodulation.

Il existe un autre type d'inoculum qui consiste en un piégeage aseptique de cellules de *Frankia* dans des billes d'alginate. La méthode de fabrication comprend le mélange de culture de *Frankia* avec de l'alginate, suivi d'une précipitation dans du CaCl_2 et d'un lavage à l'eau stérile ; ces billes à *Frankia* peuvent être stockées à 20-25 °C pendant plusieurs mois (Diem et al., 1988).

3. MÉTHODES DE MESURE DE LA FIXATION BIOLOGIQUE DE L'AZOTE

3.1. Réduction de l'acétylène

Cette méthode est basée sur la mesure de l'activité de l'enzyme nitrogénase. Cette dernière n'est pas spécifique à la triple liaison du diazote N_2 , elle catalyse aussi la réduction de l'acétylène C_2H_2 en éthylène C_2H_4 . Cette propriété est exploitée pour mesurer la fixation biologique de l'azote. Il s'agit de mesurer l'accumulation de l'éthylène dans un bocal fermé de volume connu, contenant des nodosités détachées ou collées aux racines, après un certain temps d'exposition à l'acétylène. La quantité d'éthylène est mesurée par chromatographie en phase gazeuse (Hardy et al., 1968).

Cette méthode est rapide, extrêmement sensible et peu chère. Cependant, la nécessité d'avoir accès au système racinaire et l'aspect très aléatoire de la transformation de cette mesure en quantité d'azote fixé ont suscité le développement d'autres méthodes de mesure (Messenger, 1987).

3.2. Méthode de différence

C'est une méthode qui dépend du rendement en azote d'une légumineuse fixatrice d'azote et d'une plante non fixatrice (plante de référence), plantées en même temps et sous les mêmes conditions (Boddey, 1987). La différence entre l'azote total de la plante fixatrice et la plante référence est supposée être la part d'azote qui vient de la fixation de l'azote atmosphérique (LaRue et Patterson, 1981 ; Weber, 1966) :

$$\%N_{\text{dfa}} = \left(\frac{N_f - N_{\text{nf}}}{N_f} \right) \times 100$$

N_f et N_{nf} sont respectivement l'azote total de la plante fixatrice et de la plante non fixatrice.

La méthode de différence suppose que la plante fixatrice et la plante référence assimilent la même quantité d'azote du sol. Pour cela, les deux plantes doivent avoir la même capacité d'extraction de l'azote du sol, assimiler cet azote durant la même période de leur croissance (Weaver, 1986) et doivent être affectées de la même façon par les variations de l'environnement (Philips et al., 1983).

3.3. Méthode de dilution isotopique

Dans la plupart des cas, les systèmes fixateurs obtiennent une partie seulement de leur azote via la fixation biologique, le reste provenant du sol par simple absorption. Seule la technique isotopique permet de distinguer l'apport respectif des deux sources. La méthode de dilution isotopique est fréquemment utilisée. Elle consiste à épandre un engrais marqué et à déterminer dans la plante la proportion d'azote qui provient de l'engrais (Zapata et Hardarson, 1989). On compare l'enrichissement en ^{15}N de la légumineuse qui utilise l'azote marqué du sol et le $^{14}\text{N}_2$ atmosphérique à celui de la plante témoin qui utilise seulement l'azote marqué du sol (Hauck et Bremner, 1976).

Pour pouvoir déterminer les proportions relatives d'azote dérivant de l'air et du sol, il faut admettre que la plante fixatrice et la plante référence assimilent l'azote du sol et celui de l'engrais avec un même ratio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. La plante fixatrice et la plante référence reçoivent la même quantité d'engrais avec un même enrichissement en ^{15}N . Donc, s'il n'y avait comme source d'azote que le sol et l'engrais, ces deux plantes auraient une même composition isotopique $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Mais la présence d'une troisième source d'azote chez la légumineuse fait que le % ^{15}N atome excès de la plante fixatrice devient inférieur à celui de la plante référence. Et c'est à la base de cette différence que le %N dfa est calculé et représente le pourcentage d'azote dérivant de l'atmosphère chez la légumineuse (Fried et Middelboe, 1977) :

$$\%N \text{ dfa} = \left(1 - \frac{\%^{15}\text{N atome excès de la plante fixatrice}}{\%^{15}\text{N atome excès de la plante témoin}} \right) \times 100$$

La précision de cette méthode dépend aussi du choix de la plante référence appropriée qui ne doit pas être une plante fixatrice d'azote, et doit avoir la même profondeur d'enracinement pour tirer son azote de la même zone que la plante testée (Fried et Middelboe, 1977 ; Witty, 1983 ; Weaver, 1986). En plus, les deux plantes doivent être semées et récoltées en même temps, et doivent être affectées de la même façon par les changements des conditions de l'environnement (Hardarson et Danso, 1990). Les estimations obtenues par cette méthode varient selon le choix de la plante référence (Wagner et Zapata, 1982 ; Ledgard et al., 1985 ; Sanginga et al., 1990b).

4. MÉTABOLISME DE L'AZOTE CHEZ LES LÉGUMINEUSES ET LES PLANTES NON FIXATRICES

4.1. Métabolisme de l'azote chez les plantes non fixatrices

Chez les graminées, le nitrate est absorbé par les racines. Une partie de l'azote absorbé du sol est réduite ou assimilée dans des substances organiques azotées au niveau des racines. Une autre partie des nitrates absorbés peut être stockée dans les racines pour une utilisation ultérieure. Mais la majorité des nitrates absorbés est transportée vers la partie aérienne dans le xylème. Les parties âgées peuvent utiliser les nitrates directement du xylème. Le nitrate transporté dans le xylème est essentiellement stocké dans le parenchyme des entre-nœuds et des pétioles. Une petite partie de ces nitrates peut être réduite par la nitrate réductase de ces organes, mais généralement, l'activité nitrate réductase est faible dans les tiges.

Tous les nitrates qui entrent dans les feuilles âgées sont réduits par une nitrate réductase active. Cette activité permet la production d'acides aminés et de protéines libres qui ne s'accumulent pas dans les feuilles âgées et sont continuellement exportés vers les parties jeunes de la plante. Ainsi, les nitrates ne peuvent pas être détectés dans les feuilles âgées à cause de leur réduction rapide même si l'activité nitrate réductase est faible dans ces feuilles.

Les parties jeunes de la plante, à croissance rapide, sont très actives dans la réduction des nitrates, en raison d'une activité nitrate réductase élevée. Les nitrates y sont très rarement accumulés, alors que les constituants aminés s'accumulent dans les parties jeunes pour contribuer à la croissance de la partie aérienne. Les squelettes carbonés nécessaires pour la synthèse des acides aminés sont essentiellement fournis par la photosynthèse.

Dans les feuilles âgées, le principal produit de la photosynthèse est l'amidon et le saccharose. Le saccharose exporté des feuilles est transporté pour être utilisé essentiellement dans la synthèse des carbohydrates insolubles et non dans la synthèse des acides aminés. Durant le vieillissement des feuilles, la concentration de l'azote soluble et des protéines diminue. Les acides aminés produits de ces sources peuvent être transportés dans le phloème vers les méristèmes des racines et de la partie aérienne. En plus, les acides aminés produits par le recyclage des protéines des feuilles peuvent être transportés vers les parties jeunes de la plante. L'amidon, les nitrates et les protéines s'accumulent dans les racines et les tiges et forment des réserves qui contribuent à la synthèse des acides aminés et de sucre, dans les parties jeunes de la plante, durant des conditions de déficience en nutriments.

4.2. Métabolisme de l'azote chez une légumineuse

Chez une légumineuse nodulée, on distingue trois sites d'assimilation d'azote organique : les nodules fixateurs d'azote, la nitrate réductase dans les racines et la nitrate réductase dans la partie aérienne. Les nitrates absorbés par les racines sont essentiellement réduits par la nitrate réductase utilisant un pouvoir réducteur provenant de la respiration. Les produits de l'assimilation des nitrates par les racines sont surtout des acides aspartique et glutamique, qui sont en majorité transportés vers les feuilles. Toutefois, une petite partie des nitrates assimilés est stockée dans les racines ou transportée vers les zones de croissance des racines.

Les amides, glutamines et asparagines provenant de la fixation biologique de l'azote dans les nodules, sont transportés vers les autres parties de la plante, dans le xylème. Lorsque l'on analyse les exsudats du xylème on y trouve des uréides (acide allantéique) et quelques acides aminés. L'azote de ces exsudats peut provenir soit de la fixation symbiotique de l'azote ou du métabolisme des nitrates. Une partie de l'azote fixé est utilisée dans le développement des racines et des nodules. Les feuilles âgées peuvent absorber des métabolites azotés du xylème : amides, acides aminés, nucléotides, acides nucléiques, protéines, etc. Ces métabolites sont dégradés, et les substances azotées libérées sont transportées vers les feuilles jeunes et vers les racines ; ils peuvent servir comme source d'azote pour la production photosynthétique des acides aminés. Les nitrates qui arrivent dans les feuilles âgées peuvent être réduits par la nitrate réductase utilisant un pouvoir réducteur provenant de la photosynthèse.

Dans les feuilles âgées, la synthèse des protéines est minimale. En effet, au cours du vieillissement des feuilles, on observe une diminution de la teneur en azote et des

protéines solubles. Ainsi, les produits du métabolisme de l'azote dans ces feuilles sont surtout transportés comme acides aminés et amides vers les points de croissance.

Les parties jeunes de la plante sont approvisionnées en azote par trois sources : la fixation biologique de l'azote dont le transport est assuré par le xylème ; la réduction des nitrates dans les racines (transport par le xylème) ; et les acides aminés transportés par le phloème. En plus, les nitrates transloqués dans le xylème sont métabolisés par la nitrate réductase à pouvoir réducteur photosynthétique dans les feuilles jeunes. Le phloème approvisionnerait les racines en azote à partir du système aérien.

5. CONCLUSION

La fixation de l'azote, symbiotique et asymbiotique, permet de transformer l'azote de l'air en azote minéral et organique, et de compenser ainsi les pertes par dénitrification.

La fixation biologique de l'azote se mesure par la méthode de réduction de l'acétylène, la méthode de différence et la méthode de dilution isotopique, chacune ayant ses avantages et ses inconvénients. Ces techniques plus ou moins sophistiquées sont toutes utiles pour l'agronome qui essaie d'évaluer les quantités d'azote disponibles pour les plantes, de comprendre le métabolisme azoté et de raisonner l'apport d'azote. La rationalisation de la fertilisation azotée et des autres pratiques culturales permet non seulement d'augmenter le rendement des cultures et d'améliorer la qualité des produits mais aussi de préserver l'environnement. Ce sont ces considérations qui font l'objet des chapitres suivants de cet ouvrage.

BIBLIOGRAPHIE

- Agbenin J.O., Lombin G., et Owonubi J.J. (1990), "Effect of boron and nitrogen fertilization on cowpea nodulation, mineral nutrition and grain yield", *Fertilizer Research*, **22** : 71-79.
- Barreto S. and Cagnaire J. (1989), "Les mamelons caulinaires de *S. sesbania* : "Développement en racines adventives et rôle dans l'absorption minérale", *Acta Oecologica, Oecol. plant*, **10** (4) : 411-422.
- Barta A.L. (1982), "Response of symbiotic N₂ fixation and assimilate Partitioning to K supply in Alfalfa", *Crop Science*, **22** : 89-92.
- Boddey R.M. (1987), "Methods for quantification of nitrogen fixation associated with gramineae", reprinted from the CRC Critical Reviews in *Plant Sciences*, **6** (3) : 209-266.
- Bowen G. (1991), "Managing Nitrogen fixation by trees", *FAO/IAEA Regional training course and nuclear techniques in studies on soil-plant relationships with emphasis on agroforestry and plant nutrition* ; RAF/5/020, 29 juillet-30 août 1991.
- Bremner E., Rennie R.J. and Rennie D.A. (1988), "Dinitrogen fixation of lentil field pea and fababean under dryland conditions", *Can. J. Soil Sci.*, **86** : 553-562.
- Broadbent F.E., Nakashima T. and Chang G.Y. (1982), "Estimates of nitrogen fixation by isotope dilution in field and greenhouse experiments", *Agron. J.*, **74** : 625-628.

- Burleigh S. and Torrey J.G. (1990), "Effectiveness of different *Frankia* cell types as inocula for the actinorhizal plant *Casuarina*", *Applied and Environmental Microbiology*, **56** (8) : 2565-2567.
- Date R.A. (1982), "Assessment of Rhizobial status of the soil", in *Nitrogen fixation in legumes*, Academic Press Australia, 85-94.
- Diem H.G., Ben Khalifa K., Neyra M. and Dommergues Y. (1988), "Recent advances in the inoculant technology with special emphasis on plant symbiotic microorganisms", workshop on *Advanced technologies for increased agricultural production*, Santa Margherita Ligure, Italy, 196-209.
- Dommergues Y., Dreyfus B., Diem H.G. and Duhoux E. (1985), "Fixation de l'azote et agriculture tropicale", *La Recherche*, **16** (162) : 22-31.
- Dreyfus B. and Dommergues Y. (1981), "Nodulation of *Acacia* species by fast and slow growing tropical strains of *Rhizobium*", *Applied and Environmental Microbiology*, **41** (1) : 97-99.
- Elsas J.D.V. and Heijnen C.E. (1990), "Methods of introduction of bacteria into soil : a review", *Biol. Fertil. Soils*, **10** : 127-133.
- Evans J., Turner G.L., O'connor G.E. and Bergersen F.J. (1987), "Nitrogen fixation and accretion of soil nitrogen by field-grown lupins (*Lupinus angustifolius*)", *Field Crops Research*, **16** : 309-322.
- Fried M. and Middelboe V. (1977), "Measurement of amount of nitrogen fixed by a legume crop", *Plant and Soil*, **47** : 713-715.
- Galiana A., Chaumont J., Diem H.G. and Dommergues Y. (1989), "Nitrogen-fixing potential of *Acacia mangium* and *Acacia auriculiformis* seedlings inoculated with *Bradyrhizobium* and *Rhizobium* spp.", *Biol. Fertil. Soils*, **9** : 261-267.
- Hardarson G., Danso S.K.A. (1990), "Use of ¹⁵N methodology to assess biological nitrogen fixation", in *Use of Nuclear Techniques in Studies of Soil-Plant Relationships*, AIEA (Vienne), 129-160.
- Hardy R.W.F., Holsten R.D., Jackson E.K. and Burns R.C. (1968), "The acetylene-ethylene assay for N₂ fixation : laboratory and field evaluation", *Plant Physiol*, **43** : 1185-1207.
- Hauck R.D. and Bremner J.M. (1976), "Use of tracers for soil and fertilizer nitrogen research", *Advances in Agronomy*, **28** : 219-266.
- Herridge D.F. and Doyle A.D. (1988), "The narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.) as a nitrogen fixing rotation crop for cereal production. II. Estimates of fixation by field-grown crops", *Aust. J. Agric. Res.*, **39** : 1017-1028.
- Ismaili M., Briske D.D., and Weaver R.W. (1983), "Nitrogen fixing activity of water stressed siratro", *Agron. J.*, **75** : 649-653.
- Labandera C., Danso S.K.A., Pastorini D., Curbelo S. and Martin V. (1988), "Nitrogen fixation in a white clover-fescue pasture using tree method of nitrogen-15 application and residual nitrogen-15 uptake", *Agron. J.*, **80** : 265-268.
- LaRue T.A. and Patterson T.G. (1981), "How much nitrogen do legumes fix ?" in N.C. Brady (ed.), *Advances in Agronomy*, **34** : 15-38.
- Ledgard S.F., Morton R., Freney J.R., Bergerson F.J. and Simpson J.R. (1985), "Assessment of the relative uptake of added and indigenous soil nitrogen by nodulated legumes and reference plants in the ¹⁵N dilution measurement of N₂ fixation : Derivation of method", *Soil Boil. Biochem.*, **17** (3) : 317-321.
- Lim G. and Burton J.C. (1982), "Nodulation status of the leguminosea", in *Nitrogen Fixation*, vol 2 : *Rhizobium*, Clarendon Press, Oxford, 1-34.
- Mazliak P. (1974), *Physiologie végétale et métabolisme*, Hermann, Paris, 171-238.
- Messenger A. (1987), "Sélection des légumineuses pour l'amélioration de leurs aptitudes à la symbiose fixatrice de l'azote", in P. Guy (ed.), *Nutrition azotée des légumineuses*, Les colloques de l'INRA (37), Versailles, 309-332.
- Morris D.R. and Weaver R.W. (1987), "Competition for nitrogen-15 depleted am-

- monium nitrate and nitrogen fixation in arrowleaf clover-gulf regrass mixtures", *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **51** : 115-119.
- Nazih N. (1992), *Populations sizes of clover rhizobia in soil in East Texas, Influence of liming of rhizobial survival and number of rhizobia needed for prompt nodulation of arrowleaf and crimson clovers.*, Ph. D. diss., Texas A&M Univ.
- Okon Y. and Hadar Y. (1987), "Microbial inoculants as crop yield enhancers". *CRC Critical Reviews in Biotechnology*, **6** (1) : 61-85.
- Palmason F., Danso S.K.A. and Hardarson G. (1992), "Nitrogen accumulation in sole and mixed stands of sweet-blue lupin (*Lupinus angustifolius* L.), regrass and oats", *Plant and Soil*, **142** : 135-142.
- Phillips D.A., Jones M.B., Center D.M. and Vaughen C.E. (1983), "Estimating symbiotic nitrogen fixation by *Trifolium subterraneum* L. during regrowth", *Agron. J.*, **75** : 736-741.
- Rennie R.J., and Kemp G.A. (1983), "N₂-fixation in field beans quantified by ¹⁵N isotope dilution. I. Effect of strains of *Rhizobium phaseoli*", *Agron. J.*, **75** : 640-644.
- Rice W.A. (1982), "Performance of *Rhizobium meliloti* strains selected for low pH tolerance", *Can. J. Plant Sci.*, **62** : 941-948.
- Sanginga N., Bowen G.D. and Danso S.K.A. (1991), "Intraspecific variation in growth and P accumulation of *Leucaena leucocephala* and *Gliricidia sepium* as influenced by soil phosphate status", *Plant and Soil*, **133** : 201-208.
- Sanginga N., Bowen G.D. and Danso S.K.A. (1990a), "Genetic variability in symbiotic nitrogen fixation within and between provenances of two *Casuarina* species using the ¹⁵N-labelling methods", *Soil Biol. Biochem.*, **22** (4) : 539-547.
- Sanginga N., Danso S.K.A., Zapata F. and Bowen G.D. (1990b), "Influence of reference trees on N₂-fixation estimates in *Leucaena leucocephala* and *Acacia al-bida* using ¹⁵N-labelling techniques", *Biol. Fertil. soils*, **9** : 341-346.
- Smolander A., Rönkkö R., Lassla E.L.N. and Hahtela K. (1990), "Growth of *Frankia* in the rhizosphere of *Beula pendula* an nonhost tree species", *Can. J. Microbio.*, **36** : 649-658.
- Tisdale S.L. and Nelson W.L. (1966), "Soil and fertiliser nitrogen", in *Soil fertility and fertilizers*, 2^e edition, Mc Millan, 126-180.
- Torrey J. and Racette S. (1989), "Specificity among the casuarinacea in root nodulation by *Frankia*", *Plant and soil*, **118** : 157-164.
- Torrey J. (1987), "Endophyte sporulation in root nodules of actinorhizas", *Physiol. Plantarum*, **70** : 279-288.
- Vincent J.M. (1982), "Nature and basic properties of the rhizobia", in *Nitrogen Fixation in legumes*, Academic Press, Australia, 5-11.
- Wagner G.H. and Zapata F. (1982), "Field evaluation of reference crops in the study of nitrogen fixation by legumes using isotope techniques", *Agron. J.*, **74** : 607-612.
- Weaver R.W. (1986), "Measurement of biological dinitrogen fixation in the field", in R.D. Hauck and R.W. Weaver (eds.), *Field measurement of dinitrogen fixation and dinitrification*, Soil Sci. Soc. Am. Spec. Pub 18. Madison, WI, 1-10.
- Weber C.R. (1966), "Nodulating and nonnodulating soybean isolines : I. Agronomic and chemical attributes", *Agron. J.*, **58** : 43-46.
- Witty J.F. (1983), "Estimating N₂-fixation in the field using ¹⁵N-labelled fertilizer : Some problems and solutions", *Soil Biol. Biochem.*
- Zapata F. and Hardarson G. (1989), "La fertilité des sols : recherches et formation (FAO/IAEA) au laboratoire de Seibersdorf", *AIEA Bulletin*, **4** : 55-60.

**PARTIE IV : BASES AGRONOMIQUES
DE LA PRODUCTION VÉGÉTALE**

Chapitre 13

**CRÉATION VARIÉTALE
ET AMÉLIORATION DES PLANTES**

J. Bouharmont

Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique

Sommaire

1. Généralités

- 1.1. Origine des plantes cultivées
- 1.2. Objectifs de l'amélioration
- 1.3. Adaptation des variétés et des méthodes agricoles
- 1.4. Uniformité et plasticité des variétés

2. Principes de la création variétale

- 2.1. Diversité génétique
- 2.2. Conservation de la diversité
- 2.3. Sélection et hybridation
- 2.4. Les modes de reproduction

3. Sélection clonale

- 3.1. Origine des clones
- 3.2. Création de la variation
- 3.3. Sélection
- 3.4. Synthèse de clones hybrides
- 3.5. Les chimères

4. Sélection de lignées

- 4.1. Principes
- 4.2. Sélection de lignées
- 4.3. Création variétale
- 4.4. Introgression
- 4.5. Composites et multilignées

5. Les variétés hybrides

- 5.1. Consanguinité et dépression
- 5.2. Hétérosis
- 5.3. Aptitude à la combinaison
- 5.4. Production de la semence hybride
- 5.5. Applications aux autogames

6. Amélioration des populations

- 6.1. Sélection massale
- 6.2. Sélection récurrente
- 6.3. Plantes pérennes

7. Résistance aux maladies et parasites

- 7.1. Importance de l'amélioration génétique
- 7.2. Contrôle génétique de la résistance
- 7.3. Amélioration de la résistance

8. Hybridation interspécifique et polyploidie

- 8.1. Objectifs et difficultés
- 8.2. Autopolyploidie
- 8.3. Hybrides et allopolyploïdes artificiels
- 8.4. Amélioration par introgression

9. Mutagenèse artificielle

- 9.1. Méthodes
- 9.2. Utilité des mutations induites

Bibliographie

CRÉATION VÉGÉTALE ET AMÉLIORATION DES PLANTES

1. GÉNÉRALITÉS

1.1. Origine des plantes cultivées

Les nombreuses plantes utilisées par l'homme pour son alimentation, son agrément et ses industries ont été domestiquées à des époques plus ou moins lointaines. Cette domestication implique la protection, la propagation, la récolte, la conservation et l'extension des cultures par migration et échanges. La culture entraîne automatiquement une évolution progressive des populations, qui les écarte des plantes sauvages dont elles dérivent ; cette évolution est une adaptation au nouvel environnement agricole. D'autre part, l'agriculteur a exercé une sélection inconsciente ou réfléchie, favorisant les individus les plus intéressants pour lui. Les plantes domestiquées sont ainsi caractérisées par l'hypertrophie des organes récoltés (racines, tiges, feuilles, fleurs, fruits, graines), par leur rendement, leur précocité, l'uniformité, la facilité de conservation et d'utilisation, leur goût ou leur couleur.

Certaines familles ont été, dès l'origine de l'agriculture, une source particulièrement importante de formes domestiques : c'est le cas des graminées et des papilionacées, mises en valeur dans toutes les grandes régions du monde en raison de diverses caractéristiques, surtout de la valeur nutritive et de la facilité de conservation des graines. L'action des agriculteurs a parfois transformé considérablement l'aspect des plantes : les affinités entre le maïs cultivé et le téosinte sauvage ne sont pas évidentes. Pendant plusieurs millénaires parfois, cette sélection empirique a conduit beaucoup d'espèces essentielles pour l'homme à des rendements appréciables.

Il y a environ deux siècles que des sélectionneurs ont entrepris une amélioration des plantes domestiquées sur des bases scientifiques. Cependant, pour certaines espèces et dans des régions peu développées, des méthodes empiriques sont encore utilisées par les agriculteurs eux-mêmes.

1.2. Objectifs de l'amélioration

Une amélioration des rendements est indispensable pour faire face aux besoins croissants de l'humanité. Cette amélioration peut être très rapide pour des espèces récemment domestiquées (palmier à huile, hévéa). Les progrès restent importants pour les céréales traditionnelles et d'autres plantes cultivées depuis des millénaires. Il existe cependant une limite : c'est la quantité de matière organique qui peut être produite dans une région donnée en fonction de la température et de l'insolation.

Un objectif constant est une répartition des produits du métabolisme de la plante en faveur des organes récoltés, limitant au maximum les déchets : chez les céréales, cette répartition implique un développement maximal du grain et un appareil végétatif réduit. Le sélectionneur doit tenir compte non seulement de la productivité, mais aussi de caractères plus qualitatifs, comme la valeur nutritive, les propriétés organoleptiques et la composition des produits, l'esthétique, la résistance, la facilité de récolte, de transport, de conservation, le rendement à l'usinage.

En résumé, le sélectionneur doit se fixer un **idéotype**, une image idéale de la plante qu'il souhaite créer. Un idéotype très précis est cependant utopique, parce que trop de facteurs souvent contradictoires interviennent, entre lesquels un équilibre doit être trouvé. D'autre part, la création d'une nouvelle variété demande généralement de nombreuses années, pendant lesquelles le sélectionneur doit être capable de modifier ses objectifs et ses méthodes pour s'adapter à des conditions nouvelles, corriger ses erreurs ou profiter de l'expérience de ces concurrents.

1.3. Adaptation des variétés et des méthodes agricoles

L'accroissement des rendements n'est dû qu'en partie à l'amélioration génétique : les variétés modernes ne sont pas adaptées aux conditions de culture primitives et les variétés traditionnelles utilisent mal les engrais. On estime généralement que la génétique et les techniques agricoles prennent une part équivalente dans l'amélioration du rendement des céréales. Les populations peu améliorées sont rustiques, peu sensibles aux aléas climatiques, à la concurrence des adventices et aux maladies ; elles assurent ainsi une production relativement constante, mais faible. La création variétale aboutit, comme la sélection naturelle, à des écotypes spécialisés, mais ils sont adaptés aux conditions artificielles qui sont celles de l'agriculture moderne, impliquant l'utilisation d'engrais, l'élimination des adventices, la protection contre les parasites, éventuellement l'irrigation.

La révolution verte, résultat de la diffusion des variétés semi-naines de blé et de riz vers 1965, ne fut un succès que dans les régions et chez les agriculteurs qui purent adapter leurs techniques aux nouveaux besoins. Pour que l'amélioration atteigne ses objectifs essentiels qui sont l'intérêt des agriculteurs et le bien-être de l'humanité, il faut, d'une part, que les variétés nouvelles soient adaptées aux conditions locales et que, d'autre part, l'environnement agricole dans son ensemble s'améliore parallèlement.

1.4. Uniformité et plasticité des variétés

Les méthodes actuelles de culture et de récolte, les exigences commerciales et industrielles, ainsi que les législations sur le contrôle des semences, conduisent à la mise sur le marché de variétés très uniformes, quel que soit le mode de reproduction de la plante. D'autre part, si une variété est visiblement supérieure aux autres ou si la publicité est efficace, le même génotype se répand sur de très grandes surfaces. Cette situation est *dangereuse, parce qu'elle met les cultures à la merci d'aléas climatiques et surtout des épidémies*. Parmi d'autres exemples historiques, on peut rappeler la famine de 1844-46, provoquée en Irlande et en Europe occidentale à la suite de l'infection des clones de pomme de terre par le mildiou, les dégâts dus à la rouille chez les variétés hybrides de maïs aux États-Unis et la perte de plus de deux millions de tonnes due à l'infection du blé par la rouille au Pakistan en 1979.

Il existe des clones et des variétés homogènes moins sensibles que d'autres aux fluctuations climatiques et leur résistance aux maladies est plus ou moins durable. Ce sont des critères importants dans le choix des variétés. Très souvent, il sera nécessaire d'adapter les méthodes d'amélioration de manière à pouvoir diffuser des combinaisons de génotypes ou des populations dont l'hétérogénéité génétique limite les risques de pertes. La plasticité des cultures est primordiale dans les régions où les conditions locales sont hétérogènes, où le climat est irrégulier et les maladies dangereuses, mais aussi lorsque la survie des agriculteurs et l'alimentation du pays sont conditionnées par des récoltes suffisantes.

2. PRINCIPES DE LA CRÉATION VARIÉTALE

Dans la nature, l'évolution résulte de **pressions de sélection** qui s'exercent sur des **populations polymorphes**. De même, la création variétale suppose l'existence d'une diversité parmi les plantes cultivées et l'application de pressions sélectives par l'homme.

2.1. Diversité génétique

Dans certains cas, l'objectif est la création de variétés entièrement nouvelles à partir de génotypes de provenances diverses. Le plus souvent, le point de départ est une variété déjà bien acceptée dont on veut améliorer certains caractères en faisant appel à des génotypes introduits d'ailleurs. Dans les deux cas, la base génétique disponible est souvent déficiente.

Beaucoup d'espèces domestiquées à une époque récente proviennent de l'introduction de petits échantillons et leur potentiel n'a pas eu le temps de s'enrichir par mutation : les cultures de pomme de terre, de colza, de caféier arabica, d'hévéa, de betterave sucrière ont été développées à partir d'un nombre très limité de plantes. Les espèces cultivées anciennes, comme les céréales, sont représentées par de nombreux génotypes souvent très divers. Cependant, lorsqu'une variété de bonne qualité est disponible, elle est régulièrement utilisée dans beaucoup de programmes d'amélioration, de telle sorte que la plupart des variétés cultivées dans une même région sont plus ou moins étroitement apparentées. Lors de nouveaux croisements effectués entre elles, le nombre de caractères susceptibles de se recombiner est donc limité et les véritables innovations sont rares.

Pour élargir la diversité génétique, on peut rechercher dans la nature des formes spontanées proches des variétés domestiques ou réaliser des hybridations avec des espèces voisines. Pour les céréales, les croisements entre variétés très différentes et l'emploi de formes anciennes peu améliorées donnent des descendances hétérogènes, avec une majorité de combinaisons de caractères sans intérêt, mais aussi des possibilités de transgressions dans des directions utiles.

La mutagenèse artificielle a été appliquée avec un certain succès chez quelques espèces, mais son impact sur l'amélioration variétale est restée marginale. Quant aux techniques récentes de génie génétique, on peut en espérer une nouvelle diversification du matériel soumis à la sélection, grâce aux possibilités qu'elles offrent de surmonter les barrières entre groupes d'organismes très différents.

2.2. Conservation de la diversité

Les populations sauvages et les variétés traditionnelles (*landraces*) nécessaires aux progrès futurs de l'amélioration tendent à se raréfier, d'une part, à cause de la disparition des habitats naturels et, d'autre part, en raison de l'élimination rapide des variétés locales par des variétés modernes à haut rendement.

La conservation de ces génotypes sur place, dans des réserves naturelles, est pratiquement exclue, mais de nombreux organismes internationaux, nationaux et privés, ont créé des banques de gènes qui peuvent compter plusieurs dizaines de milliers d'accessions d'une même espèce : on y trouve le plus grand nombre possible de variétés améliorées, des mutants, les races anciennes et des formes spontanées. Beaucoup d'espèces pérennes sont maintenues en culture (arbres et arbustes), les annuelles autogames (céréales, légumineuses) sont semées périodiquement en petites parcelles et les allogames (maïs) en parcelles isolées plus vastes. Pour réduire la fréquence des cultures et les risques de mélanges, les semences sèches et propres sont souvent conservées en atmosphère amorphe à basse température. Pour d'autres plantes (pomme de terre), on expérimente la conservation prolongée de méristèmes ou de tissus dans l'azote liquide ($-196\text{ }^{\circ}\text{C}$).

À côté des grandes banques de gènes, les institutions engagées dans l'amélioration ont besoin de collections de travail qui se limitent aux souches potentiellement utiles pour les croisements. Le matériel nécessaire à ces collections peut être obtenu auprès des organismes nationaux et internationaux, ainsi que par des échanges entre organismes travaillant sur les mêmes plantes.

Le rôle du sélectionneur ne doit cependant pas se limiter à l'exploitation des banques de gènes ; il peut aussi contribuer à leur enrichissement par l'envoi de son propre matériel amélioré et des échantillons de populations non sélectionnés. Il peut aussi participer à l'évaluation des génotypes en collection en communiquant aux responsables des banques de gènes des informations sur leur comportement dans les environnements où ils sont cultivés.

2.3. Sélection et hybridation

L'améliorateur exerce, sur les populations hétérogènes, des pressions sélectives plus ou moins fortes, par élimination des individus qui s'écartent du type recherché ou choix de quelques plantes qui produiront la génération suivante. Lorsqu'un caractère est très héritable, la sélection est généralement facile. Pour les autres caractères, l'observation d'un individu ne suffit pas, il faut contrôler sa valeur génotypique après multiplication clonale ou semis de sa descendance.

Les populations allogames sont suffisamment hétérogènes pour que la sélection y soit efficace. Chez les autogames, les variétés anciennes sont également polymorphes, mais les modernes sont très uniformes : dans ce cas, la recherche de nouvelles combinaisons de gènes est précédée de croisements entre plusieurs génotypes. En général, il suffit d'obtenir quelques plantes hybrides : les fleurs sont castrées, isolées et pollinisées manuellement. On se contente souvent de combiner deux parents choisis pour leurs caractères complémentaires. Cependant, une population issue de croisements successifs entre un plus grand nombre de génotypes représente une source potentielle de combinaisons génétiques exceptionnelles.

2.4. Les modes de reproduction

L'application des principes d'amélioration dépend beaucoup du mode de reproduction de l'espèce. Chez les autogames, les populations sont composées d'individus plus ou moins homozygotes et le premier objectif de l'amélioration est l'isolement de lignées supérieures. Les allogames sont hétérogènes : le sélectionneur cherche à améliorer ces populations en maintenant une diversité importante (variétés **synthétiques**) ou privilégie l'uniformité par la création de variétés **hybrides**. Les plantes propagées par voie végétative sont des allogames où des génotypes sélectionnés sont cultivés sous forme de clones.

La liaison entre les différentes méthodes d'amélioration et le mode de reproduction n'est pas absolue, en premier lieu parce que la frontière entre autogames et allogames n'est pas toujours nette. La plupart des allogames peuvent être autofécondées et toutes les autogames peuvent être croisées. Les taux d'allogamie sont variables, ils dépendent de l'espèce, du génotype et de l'environnement. Lorsqu'elles sont avantageuses, les variétés hybrides sont utilisées aussi chez les plantes autogames. Les lignées obtenues par autofécondation ou consanguinité chez le maïs et d'autres espèces allogames se comportent à peu près comme des lignées autogames et peuvent être traitées comme telles.

La propagation végétative et la sélection clonale sont les seules voies possibles pour les espèces stériles comme les bananiers. Les clones représentent un moyen rapide d'amélioration chez des plantes pérennes récemment domestiquées comme le caféier robusta, l'hévéa, le cacaoyer, mais les populations synthétiques et les variétés hybrides sont parfois plus intéressantes. A l'inverse, les progrès de la micropropagation permettent la création de clones chez des espèces habituellement reproduites par graines comme le palmier à huile. Beaucoup de méthodes d'amélioration décrites d'abord pour un type particulier de plantes ont ensuite été adaptées pour des groupes différents.

Dans son sens strict (**agamospermie**), l'**apomixie** est une forme de reproduction végétative par graines, où l'embryon se développe parthénogénétiquement à partir d'une cellule diploïde de l'ovule. Comme les autres mécanismes naturels ou artificiels, elle produit des clones uniformes.

3. SÉLECTION CLONALE

3.1. Origine des clones

La multiplication végétative est le seul mode de propagation possible pour des plantes stériles, qui sont souvent des hybrides interspécifiques ou des polyploïdes apparus spontanément ou obtenus artificiellement (bananiers triploïdes, canne à sucre, plantes vertes et bulbeuses). C'est aussi le mode de propagation le plus utilisé chez beaucoup d'arbres fruitiers et de plantes ornementales qui possèdent cependant une reproduction sexuée : ces espèces sont allogames, fortement hétérozygotes, elles combinent parfois des caractères de plusieurs espèces spontanées. Les semis donnent des descendance très hétérogènes, alors que la propagation végétative conserve les qualités commerciales de l'individu choisi.

Plusieurs espèces allogames récemment domestiquées sont multipliées soit par boutures, soit par graines. L'amélioration génétique est lente, à cause de la durée du cycle de ces espèces et parfois de mécanismes d'auto-incompatibilité, et le clonage permet de conserver les combinaisons de caractères choisis, ainsi que l'hétérosis. Cependant, le semis peut devenir avantageux lorsque l'amélioration génétique est assez avancée pour aboutir à des descendance ou des hybrides suffisamment uniformes. Le polymorphisme résiduel des semis favorise l'adaptation des populations à des environnements instables.

3.2. Création de la variation

Lorsqu'un clone est cultivé pendant de nombreuses années sur de grandes surfaces, des mutations apparaissent spontanément. Chez les arbres fruitiers (citrus, pêchers, pommiers), beaucoup de nouvelles variétés sont des mutants trouvés dans les vergers et caractérisés par des modifications dans la croissance de l'arbre, la couleur, l'aspect ou la fertilité des fruits. Des mutations apparaissent aussi pour des caractères quantitatifs importants pour la productivité, mais leur identification est plus difficile, à cause de l'influence de l'environnement. Des clones dérivés de greffons prélevés sur des pommiers d'une même variété et cultivés dans des conditions identiques, montrent des différences très significatives, aux points de vue précocité, production, taille des fruits et résistance aux maladies.

La mutagenèse induite, surtout par irradiation, est souvent appliquée pour accélérer l'apparition de nouveaux caractères : elle est à l'origine, chez les plantes ornementales, de nombreuses nouveautés caractérisées par des formes ou des pigmentations différentes. Les mutations induites par la culture des cellules (**variation somaclo-nale**), éventuellement complétées par une sélection appliquée aux cellules elles-mêmes, pourraient apporter une solution à des problèmes spécifiques, comme la sensibilité des bananiers à plusieurs maladies. La mutagenèse présente l'avantage de conserver les caractères variétaux en corrigeant un défaut particulier.

Lorsque la reproduction sexuée est possible, des clones possédant des caractères intéressants et complémentaires sont croisés ; la sélection s'effectue parmi les individus issus de ce croisement.

3.3. Sélection

Beaucoup de caractères qualitatifs sont faciles à détecter, et un premier tri peut s'effectuer parmi les mutants ou dans les descendance de croisements. Pour apprécier la productivité, la résistance aux maladies, la qualité du produit et divers caractères quantitatifs souvent peu héritable, il est indispensable de soumettre les têtes de clones potentiels à une sélection plus ou moins sévère.

Après un choix basé sur l'aspect des plantes, et donc surtout sur des caractères qualitatifs, les individus retenus sont multipliés végétativement (greffe, bouture) et cultivés en petites parcelles, dans un environnement uniforme. Sur base de la croissance, du comportement et du rendement, quelques clones seront conservés pour une seconde étape (figure 13.1). Celle-ci est nécessaire pour mieux faire ressortir les performances de ces clones ; les génotypes sélectionnés sont comparés sur des parcelles plus grandes, avec plusieurs répétitions et généralement des essais multi-locaux destinés à estimer leur adaptabilité. En fin d'expérimentation, un ou plu-

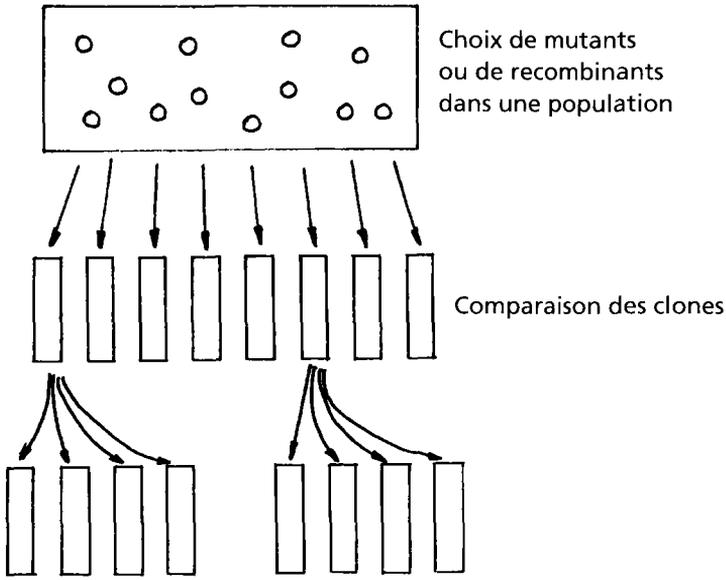


Figure 13.1. Sélection clonale.

sieurs clones seront proposés, éventuellement pour des régions ou des conditions d'exploitation particulières.

Pour certaines espèces, les cultures peuvent être établies à partir d'un seul clone, mais il est souvent indispensable de prévoir des plantations pluriclones, surtout quand elles sont établies pour de nombreuses années et sur des surfaces importantes (espèces forestières). L'hétérogénéité des populations diminue les risques d'accidents climatiques et d'épidémies. Lorsqu'une espèce cultivée pour la production de fruits ou de graines est auto-incompatible (cacaoyer, caféier robusta), le choix des clones doit aussi tenir compte des possibilités de pollinisation efficace entre eux.

3.4. Synthèse de clones hybrides

Lorsqu'une plante cultivée est stérile, la sélection clonale classique repose uniquement sur les mutations. La stérilité provient généralement d'irrégularités méiotiques, provoquées elles-mêmes par l'origine hybride des clones. Lorsque les espèces parentales fertiles sont identifiées et existent encore, elles peuvent servir à la synthèse de nouveaux hybrides, parmi lesquels des clones seront sélectionnés.

Cette possibilité existe chez les bananiers cultivés : la plupart sont triploïdes et dérivent de deux espèces diploïdes (*Musa acuminata* et *M. balbisiana*), vivant en Asie du Sud-Est. Bien que les triploïdes ne produisent pas de graines, des ovules viables non réduits (triploïdes) sont souvent différenciés dans les fleurs et leur fécondation par du pollen haploïde donne des embryons et des plantes tétraploïdes. Un second croisement par une espèce diploïde spontanée rétablit le niveau triploïde initial. Après plusieurs dizaines d'années, ce schéma n'a pas abouti à des tétraploïdes ou triploïdes commercialisables : Stover et Buddenhagen (1986) proposent plutôt de synthétiser de nouveaux triploïdes à partir de diploïdes actuels.

Une stratégie comparable est appliquée pour la création d'hybrides commerciaux (arabusta) entre *Coffea arabica* et *C. canephora* : la descendance des hybrides étant trop disparate pour servir de base à la sélection, l'obtention de clones supérieurs re-

pose sur le choix d'arabicas et de robustas autotétraploïdes capables de donner des hybrides de bonne qualité.

3.5. Les chimères

Chez les angiospermes, le méristème apical dont dérivent les organes aériens est formé d'une ou de plusieurs assises externes, indépendantes du corpus central. Chaque assise dépend de l'activité de plusieurs cellules méristématiques et se prolonge dans l'épiderme, les assises sous-épidermiques et les tissus internes de la tige, des feuilles et des fleurs. En conséquence, une mutation survenant dans une cellule méristématique ne se transmet pas à l'ensemble de la tige, mais reste limitée aux tissus qui dérivent de la cellule mutée. La plante devient donc hétérogène : c'est une chimère.

On distingue plusieurs types de chimères en fonction de la répartition des tissus. La chimère est **péricline** lorsqu'une mutation est présente dans toutes les cellules d'un tissu (épiderme, sous-épiderme, corpus). Elle est **sectorielle** lorsqu'elle se limite à un secteur de la tige et aux organes insérés sur cette partie de la tige. Le plus souvent, dans une chimère désignée comme sectorielle, la mutation (par exemple l'absence de pigmentation) n'est présente que dans une assise : elle est apparente parce que cette assise est superficielle ou visible par la transparence de l'épiderme : c'est une chimère **méricline** (figure 13. 2).

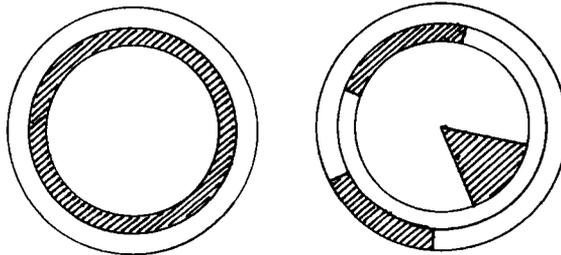


Figure 13.2. Types de chimères : péricline à gauche, mériclines (ou sectorielles) à droite.

Les chimères périclines sont normalement reproduites fidèlement par les méthodes traditionnelles de propagation végétative, ainsi que par microbouturage, parce que la structure des méristèmes axillaires correspond à celle du méristème apical. Par contre, l'induction de méristèmes adventifs à partir de tissus divers provoque des remaniements ; la reproduction par graines donne des plantules homogènes, possédant uniquement les gènes présents dans l'assise sous-épidermique. Lorsque la chimère est méricline (ou sectorielle), les bourgeons axillaires donnent des tiges homogènes ou chimériques selon leur position sur l'axe.

Beaucoup d'espèces ornementales, d'arbres fruitiers et de plantes à tubercules sont des chimères. Des clones diffèrent uniquement par la coloration de l'épiderme et sont recherchés pour leur esthétique. La résistance de l'épiderme des feuilles ou des fruits aux prédateurs et aux blessures représente aussi un avantage. Les ronces sans aiguillons sont des chimères périclines. La grande majorité des chimères sont dues à des mutations spontanées et sont donc aléatoires. On en obtient parfois à la suite de greffes entre espèces ou génotypes différents, par sélection de tiges développées au niveau de la cicatrice.

4. SÉLECTION DE LIGNÉES

4.1. Principes

Les variétés anciennes de céréales (*landraces*) étaient hétérogènes, à la suite de fréquents mélanges de semences, de mutations, de recombinaisons après croisements spontanés. L'agriculture moderne a conduit à l'uniformisation et à la stabilité des variétés. En théorie, une variété moderne est une lignée pure, produit de la multiplication de plantes homozygotes identiques entre elles. L'uniformité et la stabilité des variétés répondent à une nécessité pour la culture, la récolte, le conditionnement et le commerce. Elles représentent un avantage si la combinaison génétique a été bien choisie ; les dispositions légales concernant la commercialisation et la protection des variétés supposent un contrôle de l'uniformité.

Cependant, le manque de plasticité des lignées pures est un défaut lorsque les conditions climatiques, l'incidence des maladies et parasites diffèrent au cours des saisons ou selon les régions. Dans de nombreux cas, il sera utile de rechercher un compromis entre l'uniformité des variétés pour leurs caractères agronomiques et commerciaux d'une part, un polymorphisme génétique suffisant pour leur adaptation d'autre part.

4.2. Sélection de lignées

Une simple sélection massale a permis aux agriculteurs eux-mêmes de transformer peu à peu des plantes spontanées en variétés cultivées, puis d'obtenir des lignées homogènes à partir de populations disparates. Elle peut consister en une simple élimination des individus indésirables (**hors types**). Pour aboutir rapidement à une variété stable, on peut aussi produire la semence pour la génération suivante à partir d'une ou de quelques plantes choisies dans une population hétérogène.

La plupart des plantes étant homozygotes pour la majorité de leurs gènes, la descendance d'un individu représente une lignée pure. Si les caractères sélectionnés sont

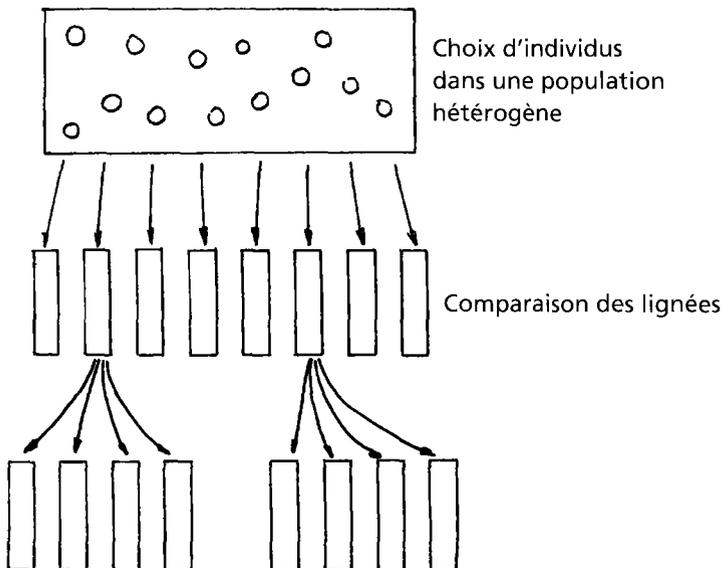


Figure 13.3. Sélection de lignées.

très héréditaires et facilement identifiables (couleur des fleurs, forme du fruit), la sélection massale est efficace, aboutissant, dès la première étape, à une lignée stable. Pour d'autres caractères fortement influencés par l'environnement, comme le rendement, elle est par contre peu efficace. Après un premier choix d'individus dans la population, leur descendance doit être observée de façon plus précise. Les semences récoltées sur les plantes choisies sont semées en petites parcelles, dans des conditions uniformes, où le rendement, mais aussi d'autres caractères agronomiques importants sont comparés. Après cette seconde sélection, les meilleures lignées subissent de nouveaux tests, avec répétitions et essais multilocaux (figure 13.3). La sélection de lignées est comparable à la sélection clonale.

4.3. Création variétale

Les méthodes traditionnelles d'amélioration ont deux objectifs : d'une part, sélectionner de nouvelles combinaisons de gènes dans une population dérivée d'un croisement et, d'autre part, rétablir l'homozygotie, au moins pour les caractères agronomiques visibles. Parmi les méthodes disponibles, certaines favorisent surtout la sélection, d'autres privilégient plutôt la stabilisation des descendance.

4.3.1. Sélection généalogique (pedigree)

A partir de la F_2 , les recombinaisons de caractères sont apparentes et un choix peut être fait, en fonction des critères définis. La descendance de chaque plante choisie est semée individuellement (figure 13.4). Dans chacune des parcelles, en F_3 et au cours des générations suivantes, des individus sont choisis pour leurs caractères propres, mais on prend aussi en considération les performances des familles dont

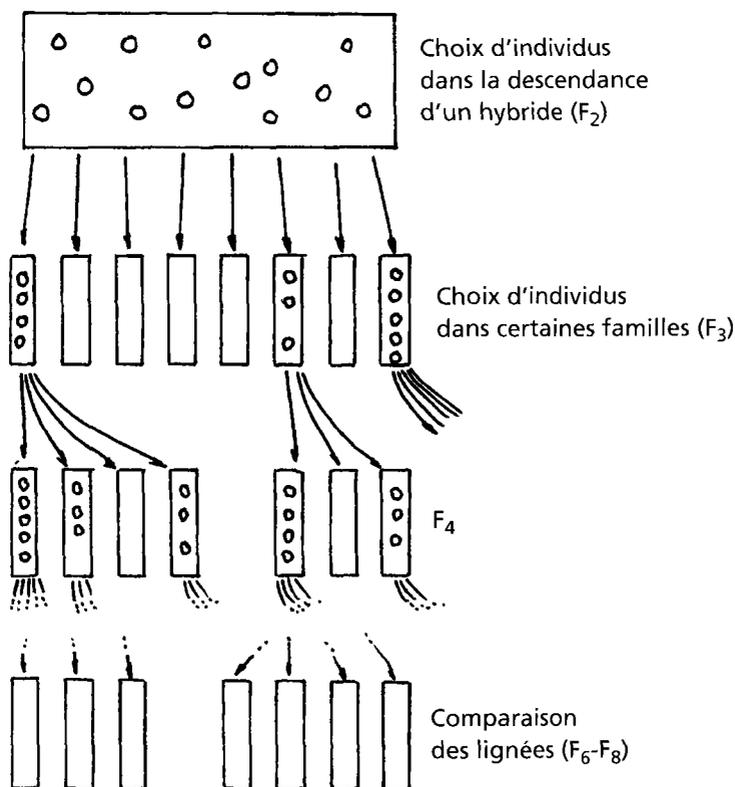


Figure 13.4. Sélection généalogique.

ils font partie. Lorsqu'une descendance est homogène, toute la famille est retenue ou éliminée. Les lignées retenues sont encore multipliées pour vérifier leur stabilité et étudier des caractères qui demandent un nombre plus important de plantes (productivité, qualité boulangère, etc.).

La séparation des familles en parcelles distinctes réduit les risques de croisement accidentel entre génotypes différents et facilite donc le rétablissement rapide de l'homozygotie. L'observation continue des descendance donne au sélectionneur une bonne connaissance de son matériel, facilite l'identification des caractères à forte héritabilité et l'isolement des lignées uniformes requises par l'agriculture moderne. Cependant, c'est une méthode coûteuse en travail, demandant l'observation de nombreux individus ; au cours des premières générations, le niveau élevé d'hétérozygotie peut masquer des caractères récessifs. Cette hétérozygotie peut aussi provoquer l'hétérosis et rendre difficile la sélection des gènes responsables de la productivité.

4.3.2. Les populations hybrides (*bulk-populations*)

Le principe de cette méthode est simple : pendant plusieurs générations, les semences sont récoltées sans sélection précise et semées en mélange. Pendant cette période, les populations sont soumises à la sélection naturelle, qui favorise l'adaptation aux conditions locales (tolérance au froid, à la sécheresse ...). Pour certains caractères (sensibilité aux maladies, taille de la plante) il est utile de compléter l'action de l'environnement par élimination sélective des individus qui ne conviennent pas. Après quelques générations, l'homozygotie s'est progressivement rétablie et de nouvelles lignées peuvent être sélectionnées dans la population (figure 13.5).

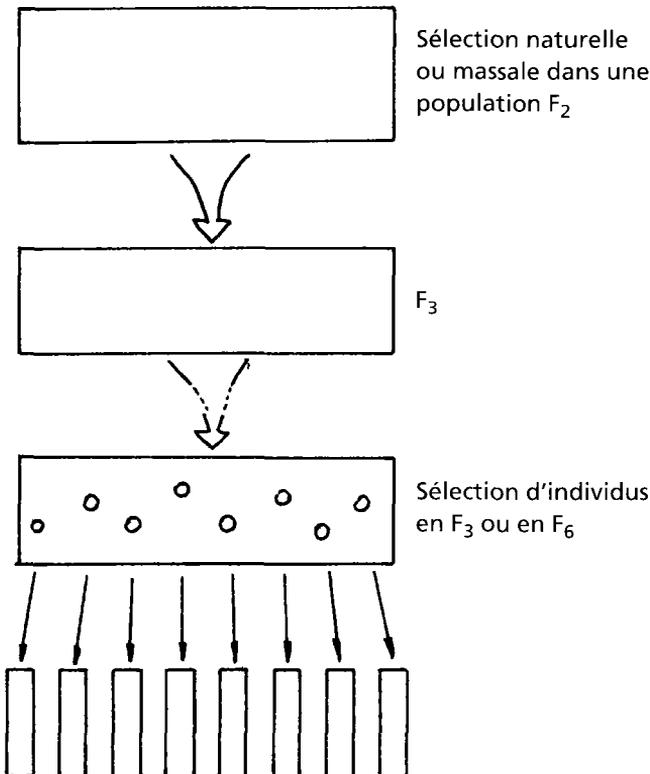


Figure 13.5. Populations hybrides.

Outre sa simplicité, la méthode des populations hybrides a l'avantage de mieux préserver les gènes multiples responsables du rendement et d'autres caractères de nature quantitative. Si les populations sont cultivées dans les conditions auxquelles les nouvelles variétés sont destinées, l'adaptation sera facilitée : à partir d'un même hybride, plusieurs variétés adaptées à des régions différentes peuvent ainsi être isolées. Cependant, des caractères désavantageux seront conservés si une sélection artificielle n'est pas appliquée : couleur du grain, morphologie de la plante, précocité. D'autre part, le rétablissement de l'homozygotie peut être ralenti par la promiscuité de plantes génétiquement différentes, surtout en cas de stérilité pollinique partielle ou si l'hétérosis avantage les plantes hétérozygotes.

4.3.3. *Single seed descent* (SSD, filiation unipare)

Cette méthode est destinée à rétablir rapidement l'homozygotie après une hybridation, sans aucune sélection artificielle : à chaque génération, depuis la F_1 , une graine est conservée pour chaque plante semée. Sauf accident, le nombre de lignées, après 5 à 8 générations, correspond au nombre de plantes F_1 . Puisqu'il n'y a pas de sélection et le nombre de plantes cultivées étant minime, la culture peut être faite en serre ou dans une région autorisant plusieurs cycles en un an, ce qui réduit beaucoup la durée de l'expérience. Cette méthode convient pour des espèces déjà fortement améliorées, pour combiner des caractères présents chez deux variétés ne différant que par peu de gènes.

Chez les espèces où la culture d'anthères est efficace, les haploïdes doublés jouent le même rôle que la méthode SSD. Les anthères d'hybrides sont mises en culture et les plantes haploïdes qui en résultent sont traitées par la colchicine, produisant des individus F_2 parfaitement homozygotes.

4.3.4. Méthodes combinées

De nombreux schémas ont été décrits : ce sont des combinaisons et adaptations des méthodes de base, imposées par la biologie des espèces, les conditions locales, les moyens disponibles, le but de la sélection. Très souvent, l'application de la sélection généalogique est précédée par une ou deux cultures de populations sur lesquelles une sélection est exercée uniquement en faveur de la tolérance à une maladie importante. A ce stade, le choix des individus et des familles est plus facile qu'en F_2 , le niveau d'hétérozygotie étant déjà réduit.

Pour accélérer l'obtention des lignées, deux générations peuvent être cultivées chaque année, l'une en station, l'autre dans une région chaude, en contre-saison ; dans ce cas, la sélection ne peut être appliquée qu'en station, les autres cultures servant uniquement au rétablissement de l'homozygotie.

4.4. Introgression

Lorsqu'un seul caractère, ou quelques caractères doivent être introduits dans une variété déjà améliorée, le croisement initial est suivi d'une série de **retrocroisements** (*back-cross*) par cette variété, désignée comme **parent récurrent**. A chaque génération, les plantes possédant le caractère souhaité sont choisies. La méthode ne s'applique donc, en principe, qu'aux caractères qualitatifs dominants. Lorsque le gène à introduire est récessif, il n'est pas possible de distinguer les hétérozygotes des homozygotes dominants : après chaque retrocroisement, des plantes sont pollinisées par le parent récurrent, mais d'autres fleurs de ces mêmes plantes sont auto-

pollinisées, de façon à identifier les hétérozygotes pendant la saison suivante. Seules sont conservées pour les étapes ultérieures, les semences provenant de ces hétérozygotes pollinisés par le parent récurrent (figure 13.6).

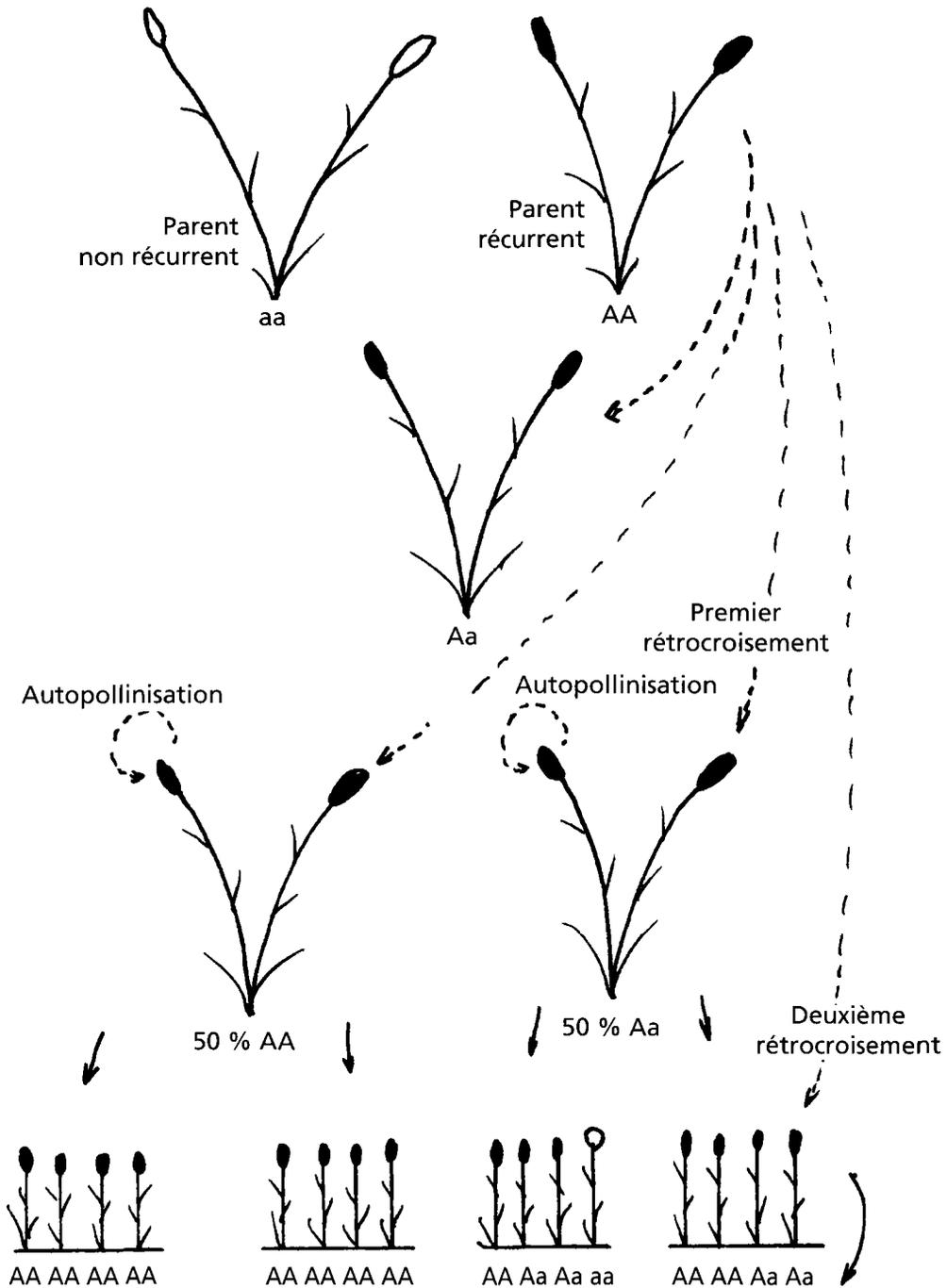


Figure 13.6. Amélioration par introgression d'un allèle récessif "a".

On utilise une méthode comparable pour réunir, dans une même variété, les caractères nucléaires d'une lignée et cytoplasmiques d'une autre (stérilité pollinique). Après un premier croisement, on prend comme parent récurrent la lignée dont on veut conserver les caractères nucléaires. A chaque étape, le cytoplasme du parent

“femelle” est conservé, tandis que les gènes nucléaires du pollinisateur s’accumulent dans le noyau.

4.5. Composites et multilignées

L’homogénéité des lignées pures les rend vulnérables aux aléas climatiques et aux maladies. C’est pour éviter cette vulnérabilité génétique que les variétés composites sont proposées. Il s’agit de populations hybrides résultant le plus souvent de croisements entre lignées plus ou moins nombreuses. Ces populations sont soumises à la sélection naturelle, évoluent et s’adaptent progressivement aux conditions locales. Pour éviter le rétablissement de l’homozygotie et la stabilisation de la population, on peut ajouter quelques plantes “mâle-stériles” (à contrôle nucléaire) qui sont spontanément pollinisées par les plantes voisines, provoquant à chaque génération de nouveaux brassages de gènes.

Le principal mérite des composites est leur plus grande sécurité lorsque l’environnement est instable. Le rendement moyen augmente peu : pour maintenir leur compétitivité par rapport aux variétés plus récentes, ces populations peuvent être améliorées en y introduisant des génotypes modernes disponibles.

Les multilignées représentent un autre moyen de limiter les risques, en cultivant un mélange de lignées semblables pour la majorité de leurs caractères agronomiques. Des lignées isogéniques peuvent dériver d’une même variété dans laquelle différents allèles de résistance à une maladie ont été introduits par back-cross. Dans ces populations hétérogènes, la progression de l’agent pathogène est ralentie et les pertes sont réduites.

5. LES VARIÉTÉS HYBRIDES

Cette méthode a été développée pour le maïs, aux États-Unis ; elle a été appliquée ensuite à plusieurs autres espèces allogames, puis à quelques autogames. Elle implique l’obtention de lignées fortement homozygotes, suivie d’une hybridation entre lignées qui manifestent une bonne aptitude à la combinaison. Les variétés hybrides sont uniformes et vigoureuses, mais elles sont hétérozygotes et leur descendance est donc hétérogène, ce qui nécessite le remplacement des semences à chaque culture.

5.1. Consanguinité et dépression

Chez beaucoup de plantes allogames, autofécondations et croisements consanguins réduisent plus ou moins la vigueur des plantes, leur fécondité et leur production. Cette dépression est importante chez le maïs, où les meilleures lignées épurées (*inbred lines*) obtenues par autofécondation produisent deux fois moins que les populations initiales. D’autres espèces, comme la luzerne et la carotte, sont encore plus sensibles à l’autofécondation, qui provoque l’apparition d’un grand nombre de plantes **létales** ou **sublétales**. D’autres espèces sont au contraire très peu sensibles à la consanguinité (seigle, tournesol, cucurbitacées) et il est possible d’obtenir des lignées pures non dégénérées.

La dépression s'explique, au moins en partie, par l'existence de nombreux allèles létaux récessifs (albinisme) ou d'allèles désavantageux, qui se manifestent seulement à l'état homozygote, donc surtout après autofécondation.

5.2. Hétérosis

La vigueur des plantes est restaurée lorsque deux lignées provenant d'autofécondations sont croisées. Souvent, la vigueur est également accrue lorsque deux populations hétérozygotes sont croisées. Cette vigueur hybride ou **hétérosis** se traduit par un meilleur état général des plantes : croissance, rendement, précocité, tolérance aux parasites, aux conditions climatiques défavorables. La réunion, chez l'hybride, d'allèles dominants présents chez les parents peut expliquer en partie l'hétérosis. Certains auteurs privilégient cette interprétation, estimant donc que la plus grande partie de l'hétérosis peut être fixée à l'état homozygote (Gallais, 1988). Cependant, si les nombreux efforts faits depuis le début du siècle ont amélioré le niveau des lignées de maïs, la différence entre lignées épurées et hybrides ne s'est pas réduite. Bien que les mécanismes précis responsables de l'hétérosis restent inexpliqués, la superdominance reste la meilleure interprétation : la vigueur est attribuée à l'hétérozygotie des hybrides pour un nombre élevé de gènes.

5.3. Aptitude à la combinaison

A cause du niveau élevé d'hétérozygotie, le phénotype d'une plante ou d'une lignée ne représente pas son potentiel génétique : pour connaître celui-ci, il faut observer les descendances. Cependant, la consanguinité entraîne une perte de vigueur, quelle que soit la valeur intrinsèque de la plante. Après un croisement, le potentiel de la plante testée peut être masqué par les gènes de l'autre.

Les tests d'aptitude à la combinaison ont pour but d'estimer le niveau d'hétérosis qui peut être attendu lorsqu'une lignée épurée sera croisée avec d'autres. Le choix du testeur est conditionné par l'objectif recherché : il peut être une plante, une lignée, une population définie ou un mélange quelconque. Une lignée possède une bonne aptitude générale si elle donne des hybrides productifs avec divers autres génotypes. Son aptitude est spécifique si l'hétérosis se manifeste à l'égard d'une autre lignée.

Deux tests sont d'habitude appliqués, souvent successivement, pour le choix des lignées parentales. Le *top-cross* (croisement) est un test où des plantes ou des lignées sont croisées avec un testeur commun. Les croisements **dialèles** sont plus précis, mais ils demandent aussi plus de travail : chaque lignée est croisée avec chacune des autres ; les croisements réciproques sont réalisés si une influence maternelle est suspectée.

5.4. Production de la semence hybride

Chez le maïs, la semence hybride a d'abord été produite après élimination manuelle des inflorescences mâles d'un des parents. Actuellement, le parent femelle est une lignée mâle-stérile cytoplasmique et le pollinisateur possède un allèle dominant qui restaure la fertilité dans la F_1 . Pendant une certaine période, on a utilisé des hybrides doubles, par pollinisation d'un hybride F_1 par un autre. Les semences ainsi produites étaient moins coûteuses et de meilleure qualité, à cause de la vi-

gueur plus grande des géniteurs, mais la descendance produite est hétérogène, puisqu'elle provient d'un croisement entre deux hétérozygotes. Une amélioration des lignées épurées elles-mêmes a permis d'en revenir aux hybrides simples.

Les variétés hybrides sont utilisées sur une grande échelle chez les cucurbitacées, l'épinard, certaines plantes ornementales. Les croisements sont facilités par la dioécie chez l'asperge, par la stérilité mâle chez le tournesol, les choux, l'oignon, par l'auto-incompatibilité chez certaines variétés de choux.

5.5. Applications aux autogames

La commercialisation d'hybrides F_1 est justifiée chez les espèces autogames lorsque l'hétérosis est suffisante pour compenser le prix plus élevé de la semence. Une autre justification, pour le producteur de semences, est l'obligation pour le cultivateur de renouveler chaque année son matériel végétal.

La production des hybrides sur une grande échelle est difficile : il faut disposer de lignées mâle-stériles fiables, induites soit par des gènes cytoplasmiques (riz, tomate), soit par des traitements gamétocides (blé). D'autre part, la quantité de pollen produite par les autogames et leur biologie florale sont peu compatibles avec une pollinisation croisée efficace. Celle-ci peut être améliorée par sélection ou par introduction de gènes à partir d'espèces allogames apparentées. La production des champs semenciers reste toujours faible et le coût élevé de la semence hybride doit être compensé par un accroissement suffisant du rendement de la culture. L'exemple le plus spectaculaire est le développement des variétés hybrides de riz en Chine : en une dizaine d'années, ces hybrides ont couvert plus de 8 millions d'hectares et l'augmentation du rendement dû à l'hétérosis atteint 20 à 30 %.

6. AMÉLIORATION DES POPULATIONS

Le principal défaut des variétés hybrides est leur manque de souplesse et leur susceptibilité aux maladies. L'amélioration des populations passe essentiellement par une modification des fréquences alléliques, aboutissant à la fixation des allèles recherchés, mais conservant un niveau élevé d'hétérozygotie. La sélection massale est d'abord phénotypique et s'adresse aux caractères fortement héritable. Pour les caractères quantitatifs comme la productivité, des tests de descendance sont indispensables. Les populations améliorées sont reproduites indéfiniment, alors que les variétés synthétiques sont régulièrement reconstituées à partir de leurs parents ; ceux-ci peuvent être annuels ou pérennes. Les populations parentales sont elles-mêmes progressivement améliorées, en particulier par sélection récurrente.

6.1. Sélection massale

Cette méthode a longtemps été appliquée avec succès chez beaucoup d'espèces allogames. Elle consiste à récolter la semence destinée à la génération suivante sur les plantes correspondant aux souhaits de l'agriculteur. Pour les caractères fortement héritable, la sélection est efficace, elle se traduit par une augmentation progressive de la fréquence des allèles favorables dans les populations ; elle est plus

lente que chez les autogames, surtout lorsque plusieurs gènes sont impliqués. L'observation du phénotype suffit pour la couleur du fruit, la morphologie de l'inflorescence ou la précocité. Pour des caractères tels que la teneur en sucre de la betterave ou en huile dans les grains de maïs, la sélection est conditionnée par l'existence de méthodes d'analyse applicables à de nombreux individus.

La sélection massale pour le rendement est plus difficile : un test de descendance portant sur quelques dizaines de plantes est nécessaire pour contrôler la valeur des individus repérés au champ. Après une pollinisation libre ou par un testeur, une partie de la semence est conservée, l'autre est semée pour la comparaison des descendance. La génération suivante est constituée à partir des graines conservées, provenant des plantes qui ont satisfait au test de descendance (figure 13.7).

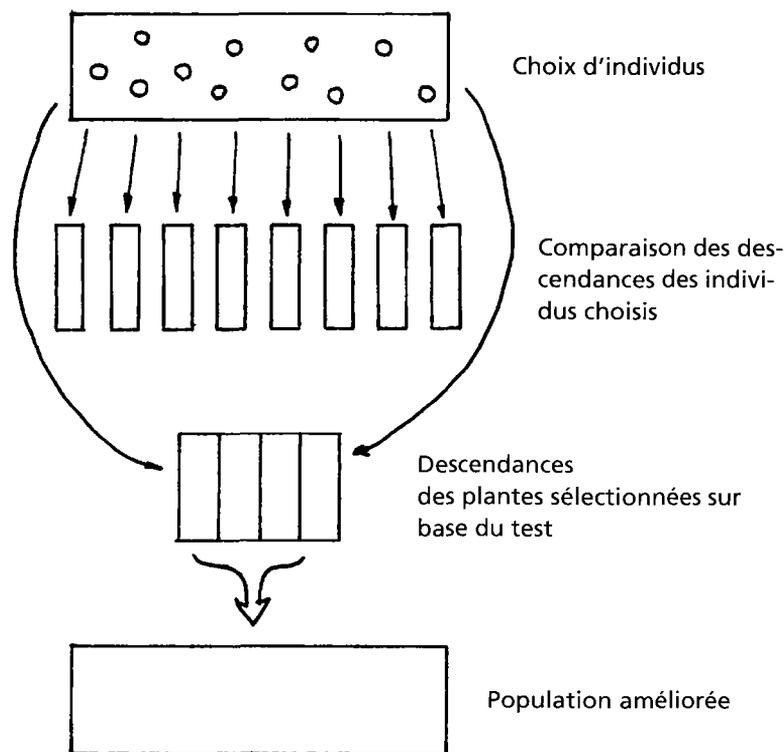


Figure 13.7. Sélection massale avec test de descendance

6.2. Sélection récurrente

Cette méthode consiste à améliorer progressivement une population par une série de cycles où alternent autofécondation et croisement. Des plantes sont choisies dans une population, elles sont autopollinisées et les descendance sont semées en lignes contiguës. Après croisement entre ces descendance, la semence récoltée donne une nouvelle population qui sera soumise à d'autres cycles de sélection (figure 13.8). Une variété synthétique peut être commercialisée après un ou plusieurs cycles. La sélection accroît la fréquence des gènes recherchés, l'alternance autofécondation-croisement maintient la vigueur.

La sélection récurrente s'applique à des caractères mesurables sur les plantes indi-

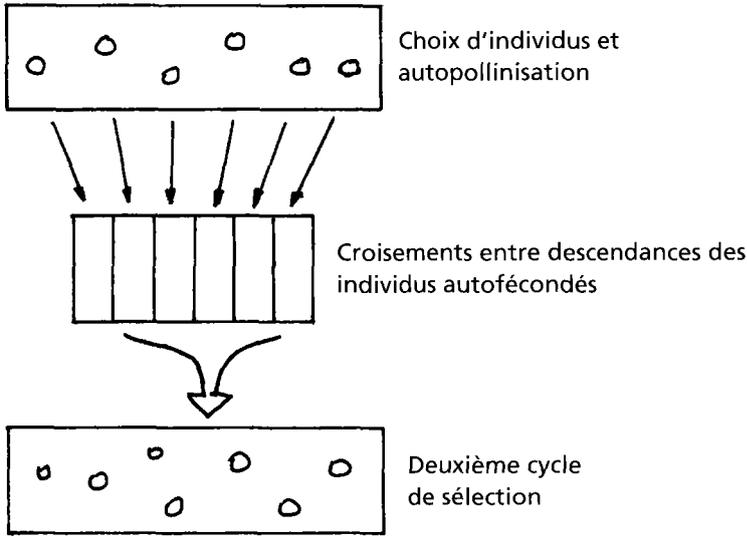


Figure 13.8. Sélection récurrente simple.

viduelles, comme la teneur en huile chez le maïs. Pour améliorer la productivité (hétérosis), des tests de descendance sont indispensables, comme pour la sélection massale, ce qui allonge d'un an la durée de chaque cycle. Sur les plantes choisies dans la population, certaines fleurs ou inflorescences sont autopolinisées, d'autres sont croisées avec un testeur. Pendant la seconde année, les descendance des croisements sont comparées ; les semences provenant de l'autofécondation des plantes qui manifestent une bonne aptitude à la combinaison sont semées et les plantes obtenues sont croisées. La population synthétique est obtenue après croisement de la population améliorée et du testeur.

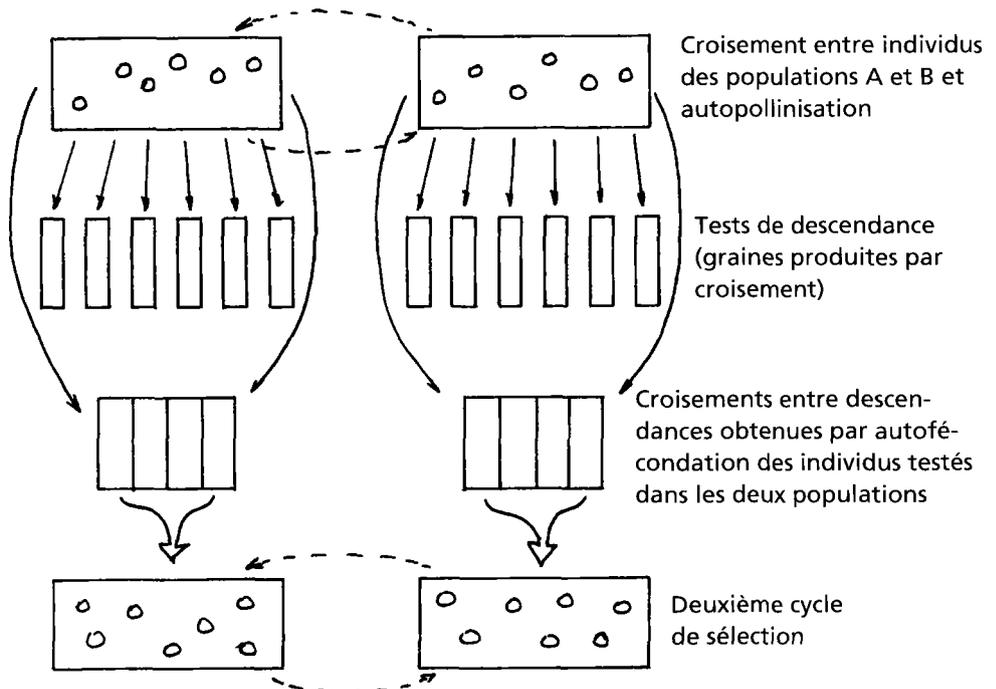


Figure 13.9. Sélection récurrente réciproque.

La sélection réciproque est une variante de la précédente, où deux populations sont améliorées pour leur aptitude réciproque à la combinaison : des plantes de chaque population servent de testeur pour l'autre (figure 13.9). Le croisement entre les deux populations fournit la semence commerciale.

6.3. Plantes pérennes

Les méthodes appliquées à certaines de ces plantes rappellent les variétés hybrides, les semences étant produites à partir de deux ou de plusieurs génotypes parentaux (plantes ou clones) choisis pour leur aptitude à la combinaison. Cependant, ces génotypes ne sont pas des lignées épurées, ils sont hétérozygotes ; les variétés produites sont des synthétiques.

Les plantations de palmier à huile sont formées d'individus de type *tenera*, dont le fruit possède une coque mince c'est un hétérozygote Dd obtenu par croisement entre *dura* (DD) et *pisifera* (dd). De nombreux tests de descendance sont réalisés, afin de choisir les individus complémentaires. Ceux-ci peuvent produire une descendance nombreuse, en raison de leur longévité, de la taille des inflorescences femelles et de l'abondance du pollen. Les croisements sont facilités par la séparation des inflorescences des deux sexes et la longévité du pollen. Les hybrides produits sont uniformes en ce qui concerne l'épaisseur de la coque, mais restent hétérozygotes pour d'autres caractères.

Chez le cacaoyer, la plupart des plantations sont actuellement établies après hybridation entre clones préalablement testés pour leur aptitude à la combinaison. Lorsqu'un clone au moins est auto-incompatible, des plantations biclonales sont installées et la pollinisation est assurée par les insectes. Même pour ces clones, une pollinisation manuelle améliore beaucoup la fructification. L'hétérozygotie des clones parentaux assure, aux populations synthétiques qui en dérivent, une plasticité suffisante. Cependant, pour réduire encore la probabilité de combinaisons incompatibles, les descendance de plusieurs hybrides sont souvent plantées en mélange.

Les semences de graminées et de légumineuses fourragères sont généralement des populations synthétiques. Beaucoup de ces plantes peuvent être propagées végétativement et sont auto-incompatibles. Le principal critère de sélection est le développement végétatif, fortement influencé par l'hétérosis. L'aptitude à la combinaison est généralement testée par un *polycross* : les plantes choisies dans un premier temps sont clonées et les clones sont répartis sur le terrain de façon à assurer à chacun une pollinisation aléatoire par l'ensemble des autres. Les clones qui donnent les descendance les plus vigoureuses sont propagés en champs semenciers.

7. RÉSISTANCE AUX MALADIES ET PARASITES

7.1. Importance de l'amélioration génétique

Maladies, parasites et prédateurs ont toujours provoqué des pertes considérables. En l'absence d'une protection efficace, les variétés modernes sont plus exposées que les populations anciennes à cause de la disparition d'adaptations protectrices au cours de la domestication, de l'uniformité des variétés, qui facilite l'adapta-

tion des agents pathogènes, et de l'extension des cultures, favorable à celle des parasites.

La protection des cultures par des pesticides devrait être réservée à la lutte contre des épidémies accidentelles et localisées. L'utilisation prolongée de ces produits n'est pas justifiée, à cause de leur coût, de leurs conséquences écologiques et de l'adaptation inévitable des parasites. *L'amélioration de la résistance des variétés est donc primordiale, mais elle est difficile parce que les agents pathogènes s'adaptent aussi à la résistance des plantes*, obligeant le sélectionneur à modifier sans cesse les variétés pour surmonter la virulence du parasite.

7.2. Contrôle génétique de la résistance

Bien que certains cas paraissent intermédiaires, les mécanismes de résistance se répartissent en deux groupes : une résistance complète (**immunité**) et une **tolérance** qui se manifeste surtout par un ralentissement de la prolifération du parasite et par des symptômes moins graves. Le contrôle génétique est surtout étudié pour les rouilles et autres infections disséminées dans l'atmosphère, mais les mécanismes se sont souvent révélés comparables pour d'autres cryptogames, des virus, insectes, nématodes et même angiospermes parasites.

• **Résistance spécifique.** Cette résistance, appelée aussi **verticale**, est en principe totale, mais n'est efficace qu'à l'égard de certaines souches du parasite. Elle s'explique par une interaction entre molécules des deux partenaires. Cette interaction se traduit généralement par une réaction d'hypersensibilité impliquant la destruction presque immédiate des cellules végétales autour du site d'infection et la mort de l'agent pathogène. Souvent sont impliqués des **phytoalexines**, antibiotiques de nature généralement phénolique, dont la synthèse est induite localement par des "éliciteurs" émis par le parasite. Cette faculté de réaction de la plante dépend d'un gène, le plus souvent dominant.

La résistance verticale disparaît si le parasite devient virulent, c'est-à-dire s'il ne produit plus, à la suite d'une mutation, le signal qui déclenche la réaction de la plante. Certains parasites, comme *Phytophthora infestans*, se modifient et s'adaptent particulièrement vite. De façon générale, la présence continue de populations importantes du parasite augmente la probabilité de voir apparaître des mutants virulents et la pression de sélection en faveur de ces mutants s'accroît avec l'étendue des cultures résistantes. En conséquence, la résistance verticale ne protège que temporairement une plante de grande culture contre des agents pathogènes endémiques, polymorphes et qui possèdent une grande capacité de dissémination.

• **Résistance non spécifique.** Cette forme de résistance (résistance **horizontale**) se manifeste par une inhibition variable, mais partielle, de l'infection par les différentes souches d'un parasite. Elle est contrôlée par un nombre indéterminé de gènes dont l'action exacte est diverse, mais pour une bonne part inexpliquée. En principe, cette résistance est stable, parce que le parasite ne s'y adapte pas.

Lorsqu'une population végétale reste en présence d'un parasite, sa résistance s'accroît progressivement par accumulation de gènes horizontaux. Au contraire, ceux-ci tendent à disparaître si le parasite est absent ou si la population est protégée par un pesticide ou par un gène vertical.

7.3. Amélioration de la résistance

La résistance spécifique étant contrôlée par des gènes majeurs dominants, l'amélioration est facile. L'introduction d'un gène de résistance à l'égard d'une souche de l'agent pathogène à partir d'une espèce ou d'une variété résistante se fait par back-cross. Il faut toutefois se souvenir que cette introgression n'a pas d'intérêt si le parasite est capable de s'adapter rapidement. Dans certains cas, on a pu protéger des variétés de façon durable en y accumulant préventivement deux ou trois gènes de résistance ; ces gènes représentent, pour le parasite, un obstacle qui ne peut être surmonté que par la mutation de deux ou trois de ses propres gènes.

L'amélioration de la résistance non spécifique est souvent indispensable, mais elle est plus difficile, à cause de la difficulté d'identifier les gènes. On peut espérer trouver ces gènes dans des populations d'origines diverses, soumises à l'action du pathogène et non protégées par des gènes majeurs. Les populations hybrides seront cultivées en présence de cet agent pathogène, de façon à accumuler les gènes de résistance. La sélection récurrente est aussi possible.

8. HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE ET POLYPLÔIDIE

8.1. Objectifs et difficultés

Beaucoup d'espèces cultivées (blés, avoine, cotonniers, tabac) sont des **allopolyploïdes**, provenant d'hybridations interspécifiques spontanées et d'un doublement du nombre chromosomique. D'autres sont des **autopolyploïdes**, réunissant généralement quatre lots chromosomiques homologues (luzerne, pomme de terre). Dans les deux cas, le doublement du nombre de chromosomes procure un enrichissement génétique en rassemblant les génomes d'espèces ou de variétés différentes.

L'hybridation interspécifique artificielle a pour but de reconstituer des polyploïdes à partir de leurs parents ou de créer des formes nouvelles sur le modèle de celles qui existent en nature, ou encore de transférer un certain nombre de gènes d'une espèce sauvage à une variété cultivée.

Cette hybridation se heurte souvent à des obstacles d'incompatibilité et à la stérilité des hybrides dès que les relations entre les parents sont distantes. Divers artifices sont appliqués pour surmonter ces difficultés : fécondation *in vitro*, culture d'embryons, choix des génotypes parentaux ou d'espèces ponts pour le transfert de caractères entre parents incompatibles.

8.2. Autopolyploïdie

Le traitement des cellules en division par la colchicine est une méthode simple permettant d'obtenir des cellules et des plantes tétraploïdes. Aux alentours de 1950, ce traitement a été appliqué à la plupart des plantes cultivées, dans l'espoir d'accroître la taille des organes et la production, grâce à l'augmentation du nombre de chromosomes. Cependant, la polyploïdie a presque toujours une influence négative sur la fertilité, qui ne peut être éventuellement corrigée que par une sélection de longue durée.

Les formes cultivées autopolyploïdes ne sont nombreuses que chez des espèces ornementales, où des fleurs ou inflorescences plus grandes représentent un objectif prioritaire ; la fertilité réduite et l'augmentation du coût des semences restent acceptables. Il existe aussi des lignées cultivées autotétraploïdes de seigle et de trèfle rouge, mais l'accroissement des rendements par rapport aux diploïdes n'est pas suffisant pour encourager une généralisation de cette méthode.

L'autopolyploïdie est surtout importante chez la betterave sucrière : la majorité des variétés cultivées, en Europe et au Japon, sont des triploïdes. La semence est obtenue par pollinisation de diploïdes mâle-stériles par des autotétraploïdes. La polyploïdie réduit la tendance à la floraison prématurée et permet de réunir un plus grand nombre d'allèles dans un même génome. La production de sucre est la meilleure au niveau triploïde, mais la stérilité des plantes nécessite la reconstitution de la variété hybride chaque année.

8.3. Hybrides et allopolyploïdes artificiels

Beaucoup de plantes ornementales sont des hybrides interspécifiques stériles, mais propagés végétativement (orchidées). Les hybrides sont également fréquents parmi les essences forestières, pour lesquelles la réduction éventuelle de la fertilité est compensée par la longévité des arbres. Lorsqu'une plante est cultivée pour ses fruits ou ses graines, la fertilité est essentielle : beaucoup de ces hybrides sont polyploïdes.

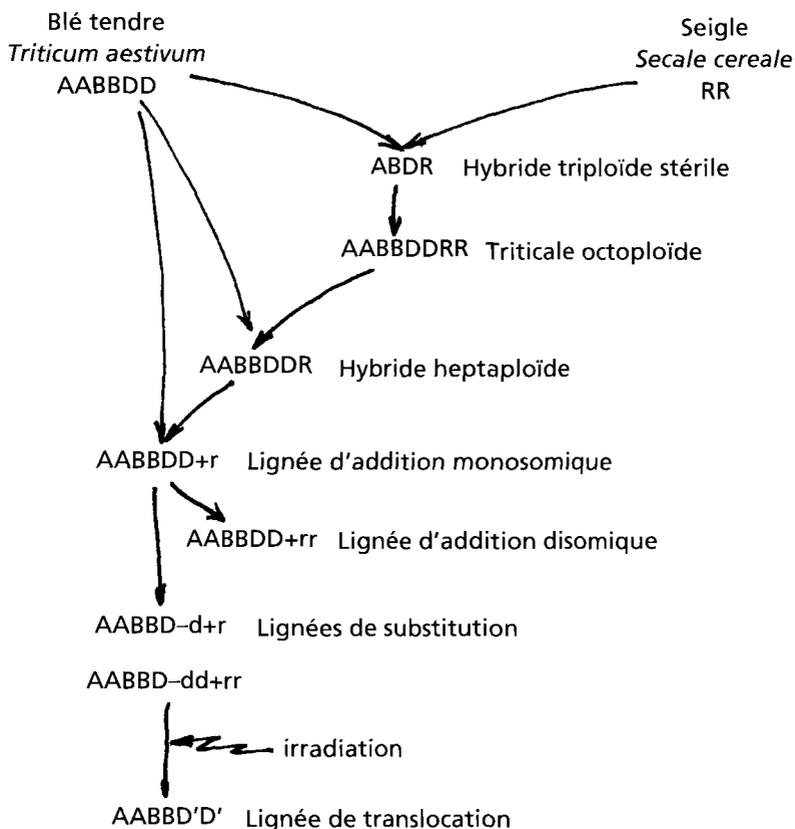


Figure 13.10. Allopolyploïdie et manipulations chromosomiques chez le blé.

Les **triticales** sont des allopolyploïdes réunissant les génomes du blé (dur ou tendre) et du seigle (figure 13.10). Ils sont connus depuis plus d'un siècle, combinant la productivité et les qualités boulangères du blé à la rusticité et à la composition des protéines du seigle. Les triticales sont principalement cultivés sur sols pauvres, où ils remplacent avantageusement le blé. Leur amélioration repose surtout sur des croisements avec le blé, qui aboutissent en fait à l'élimination d'une grande partie du génome du seigle.

La création du caféier "arabusta", hybride entre *Coffea arabica* (tétraploïde) et *C. canephora* (diploïde) avait pour but d'améliorer surtout la résistance aux maladies du caféier cultivé à basse altitude. Le croisement est précédé d'un doublement du nombre chromosomique chez *C. canephora*. Un choix judicieux des génotypes parentaux a donné des hybrides de bonne qualité. Cependant, leur fertilité reste insuffisante et, à long terme, l'amélioration semble devoir passer par des croisements, afin d'éliminer une partie des gènes du robusta.

8.4. Amélioration par introgression

Chez les plantes de grande culture, seuls les hybrides entre deux espèces cultivées possèdent des qualités agronomiques acceptables. Même dans ces conditions, une tendance se dessine en faveur de l'élimination de la majorité des caractères d'un des parents (seigle, caféier robusta, *Oryza glaberrima*). L'objectif des croisements impliquant une forme cultivée et une spontanée est toujours le transfert d'un nombre limité de gènes de celle-ci vers les variétés cultivées. Les méthodes disponibles diffèrent selon le niveau d'homologie entre les génomes parentaux. Leur application demande généralement beaucoup de temps mais, quand un gène étranger est introduit dans une variété, il peut être ensuite transféré facilement à d'autres par back-cross.

- **Introgression génique.** Lorsque les chromosomes de deux espèces sont capables de s'apparier et de former des crossing-over, par exemple lors de croisements entre une plante cultivée et son ancêtre non domestiqué, les méthodes ne diffèrent guère de celles qui sont utilisées à l'occasion de croisements entre deux variétés, sauf que des problèmes d'incompatibilité et de stérilité se posent souvent. C'est de cette façon que de nombreux caractères ont été introduits chez la tomate à partir de quelques espèces sauvages.

Le niveau de ploïdie différent chez les parents n'empêche pas les transferts de gènes par introgression, pour autant que ces gènes soient localisés sur des génomes homologues. Par exemple, un gène de résistance présent dans le génome A de *Triticum timopheevi* (AAGG) peut être introduit chez le blé tendre (AABBDD) après une série de croisements où ce dernier est le parent récurrent. Mais les gènes de G ne pourront être introduits de cette manière.

- **Lignées d'addition.** A la suite de back-cross et d'une sélection pour un caractère porté par un chromosome non homologue, on obtient parfois des lignées de type cultivé possédant ce caractère (figure 13.10). Ces lignées ont recouvert tous les chromosomes du parent récurrent et possèdent, en plus, une paire supplémentaire (42 chromosomes du blé et une paire du génome G de *T. timopheevi* par exemple). Ces lignées sont souvent instables, parce que le chromosome supplémentaire tend à disparaître en l'absence de pression de sélection, et la présence d'un chromosome "sauvage" complet implique le maintien de nombreux gènes indésirables qui y sont localisés.

• **Lignées de substitution.** Certaines plantes obtenues après croisements et sélection ont le nombre chromosomique du parent cultivé récurrent : ce sont des lignées de substitution, où une paire de chromosomes de la variété a été remplacée par une paire de l'espèce spontanée. Cette substitution n'est possible que si les chromosomes échangés sont homéologues, s'ils possèdent des gènes capables d'assurer les mêmes fonctions vitales. Les lignées de substitution sont plus stables que les lignées d'addition, parce que la perte accidentelle du chromosome échangé est létale. Comme les précédentes, elles possèdent cependant trop de caractères sauvages.

• **Substitution par translocation.** Pour diminuer l'importance des caractères de l'espèce spontanée, il faut pouvoir transférer un petit segment chromosomique portant le gène souhaité et l'insérer sur un chromosome de la variété. La méthode appliquée consiste à irradier des lignées d'addition ou de substitution, afin de provoquer des translocations entre les génomes ; une sélection est exercée en faveur d'un caractère porté par le chromosome supplémentaire. Une des premières applications de cette méthode a été l'introduction, chez le blé tendre (AABBDD), d'un gène de résistance à la rouille présent chez *Aegilops umbellulata* (CC).

• **Transformation génétique.** Les différentes techniques expérimentées pour transformer les cellules végétales ont aussi pour but de surmonter les barrières d'incompatibilité et d'introduire des gènes étrangers, par exemple par l'intermédiaire du plasmide tumorigène d'*Agrobacterium tumefaciens* ou d'un plasmide recombiné. En théorie, les applications possibles sont beaucoup plus larges que pour l'hybridation interspécifique, puisque les vecteurs peuvent transporter non seulement des gènes provenant d'espèces végétales plus ou moins éloignées, mais aussi des gènes bactériens (pour l'insecticide de *Bacillus thuringiensis*) ou viraux (protéine de la capsid) et même des gènes synthétiques, comme celui qui a été inséré au génome de la pomme de terre afin de lui faire produire des protéines riches en méthionine.

Les hybrides asymétriques obtenus par fusion de protoplastes correspondent à des lignées d'addition ou de substitution ; comme la transformation, la fusion de protoplastes permet de surmonter les obstacles qui s'opposent à la transmission de certains caractères par voie sexuée.

9. MUTAGENÈSE ARTIFICIELLE

9.1. Méthodes

A partir des années 1950, on a mis beaucoup d'espoir dans l'irradiation des plantes comme moyen de diversification génétique. Cependant, les radiations ionisantes produisent surtout des cassures chromosomiques, entraînant des délétions, inversions et translocations. Ultérieurement, il a semblé plus judicieux d'utiliser des mutagènes chimiques : ce sont des substances, le plus souvent des alkylants ou des analogues de bases, qui agissent au niveau de l'ADN en cours de répllication et produisent donc surtout des mutations ponctuelles.

Les différents mutagènes augmentent la fréquence des mutations qui peuvent être soumises à la sélection, mais aucun n'est spécifique d'un type de mutation. La plupart des mutations induites sont récessives : elles correspondent à la perte d'un segment d'ADN (délétion) ou à son altération (mutation ponctuelle). Sauf quand le

traitement est appliqué à une plante haploïde, les mutations récessives ne s'observent que dans la descendance des plantes traitées.

Une nouvelle source de mutation est apparue avec l'application des cultures *in vitro*. La variation somaclonale et gamétoclonale comprend, à côté de modifications non héréditaires, des mutations ponctuelles et chromosomiques dont le spectre peut différer de celui des mutations spontanées et induites par d'autres voies.

9.2. Utilité des mutations induites

La mutagenèse est beaucoup utilisée pour les plantes ornementales propagées végétativement. Les clones obtenus diffèrent souvent de leur géniteur par des modifications dans la forme ou la couleur des fleurs, ou par leur structure anatomique chimérique.

Pour les céréales et autres plantes de grande culture, le temps qui s'écoule entre l'isolement d'un mutant et la commercialisation éventuelle d'une nouvelle variété est toujours plus long, parce que les critères d'appréciation sont plus nombreux. Certaines nouvelles variétés ainsi obtenues dérivent directement d'une autre variété améliorée dont un caractère a été corrigé par mutagenèse. D'autres mutations sont utilisées indirectement, après leur transfert à une autre variété.

Plusieurs centaines de variétés dérivent directement ou indirectement de mutations induites, surtout à la suite d'irradiations. Elles ne représentent qu'une faible proportion des variétés mises chaque année sur le marché, mais certaines ont une importance commerciale notable. Les principaux caractères améliorés sont surtout des modifications de la morphologie de la plante (réduction de la taille), la précocité, la résistance aux maladies, la production, la qualité du produit. La majorité des variétés produites par mutagenèse appartiennent à des plantes annuelles autogames (riz, blé, orge). Il y en a beaucoup moins chez les allogames, où la distinction entre mutations et recombinaisons n'est pas toujours facile.

BIBLIOGRAPHIE

- Allard R.W. (1960), *Principles of plant breeding*, Wiley, New York, 485 p.
- Demarly Y. (1977), *Génétique et amélioration des plantes*, Masson, Paris, 287 p.
- Fehr W.R. (1987), *Principles of cultivar development*, Vol. 1. *Theory and technique*, MacMillan, New York, 672 p.
- Fehr W.R. (ed.) (1987), *Principles of cultivar development*, Vol. 2. *Crop species*, MacMillan, New York, 761 p.
- Gallais A. (1988), "Heterosis : its genetic basis and its utilization in plant breeding", *Euphytica*, **39** : 95-104.
- Gallais A. (1990), *Théorie de la sélection en amélioration des plantes*, Masson, Paris, 588 p.
- North C. (1979), *Plant breeding and genetics in horticulture*, MacMillan, Londres, 150 p.
- Plucknett D.L., Smith N.J.H., Williams J.T. & Murthi Anishetty N. (1990), *Banques de gènes et alimentation mondiale*, INRA-Economica, Paris, 228 p.
- Richards A.J. (1986), *Plant systems*, Allen & Unwin, Londres, 529 p.

- Russell G.E. (1978), *Plant breeding for pest and disease resistance*, Butterworth, Londres, 485 p.
- Simmonds N.W. (ed.) (1976), *Evolution of crop plants*, Longman, New York, 349 p.
- Simmonds N.W. (1979), *Principles of crop improvement*, Longman, New York, 408 p.
- Stover R.H. et Buddenhagen I.W. (1986), "Banana breeding : polyploidy, disease resistance and productivity", *Fruits*, **42** : 175-191.
- Valdeyron G. (1961), *Génétique et amélioration des plantes*, Baillière, Paris, 374 p.
- Van der Plank J.E. (1978), *Genetic and molecular basis of plant pathogenesis*, Springer, Berlin, 167 p.

Chapitre 14

LE TRAVAIL DU SOL

A. Berrada* et M. Gandah

Institut national de recherche agronomique de Niamey, Niger

* Adresse actuelle : Station expérimentale de l'université d'État du Colorado,
États-Unis

Sommaire

1. Caractéristiques du profil cultural

- 1.1. Définition
- 1.2. Éléments constitutifs du profil cultural

2. Contraintes agronomiques liées au travail du sol

- 2.1. Climat
- 2.2. Caractéristiques du terrain

3. Réalisation du travail de sol : choix des outils et dates d'intervention

- 3.1. Travaux primaires
- 3.2. Travaux superficiels du sol
- 3.3. Combinaison d'outils

4. Méthodes conventionnelles de travail du sol et tendances futures

- 4.1. Méthodes conventionnelles
- 4.2. Tendances futures

5. Conclusion

Bibliographie

LE TRAVAIL DU SOL

Les objectifs assignés au travail du sol peuvent être multiples :

- amélioration de la condition physique du sol, en détruisant les semelles de labour et autres obstacles à l’infiltration de l’eau et la prolifération des racines ;
- contrôle des mauvaises herbes, des insectes et maladies ;
- incorporation des engrais, herbicides et résidus de récolte ;
- préparation du lit de semences ;
- conservation de l’eau et du sol.

Il est souvent nécessaire de recourir à plusieurs opérations de travail du sol pour aboutir au résultat recherché. L’agriculteur peut choisir parmi un grand nombre d’outils aratoires pour effectuer ces opérations. Le choix des outils, des dates d’opération et de leur séquence dépend de plusieurs facteurs, tels que les conditions climatiques, l’état du profil cultural et le système de production.

Il n’y a pas de programme de travail de sol “passe-partout”. Chaque programme doit être adapté aux conditions spécifiques imposées par le milieu physique et socio-économique pour lequel ce programme est conçu. Néanmoins, la tendance générale, depuis quelques années, est à la réduction du nombre d’opérations aratoires, et au recours de moins en moins fréquent au labour profond, pour réduire les risques d’érosion et les pertes d’eau par évaporation.

1. CARACTÉRISTIQUES DU PROFIL CULTURAL

1.1. Définition

Le **profil cultural** a été défini par Hénin et al. (1969) comme étant “l’ensemble constitué par la succession des couches de terre, individualisées par l’intervention des instruments de culture, les racines de végétaux et les facteurs naturels réagissant à ces actions”.

La description du profil cultural permet de dégager les principales caractéristiques des diverses couches de terre qui constituent le profil cultural et la façon dont elles sont exploitées par les racines. Hénin et al. (1969) ont décrit en détail les techniques de préparation de tranchées et d’observation du profil cultural. Nous n’y reviendrons pas dans ce chapitre.

L’examen détaillé du profil cultural permet de tirer beaucoup de renseignements utiles sur son état et sur celui de la culture en place. Cependant, il est souvent né-

cessaire de compléter ou de confirmer ces renseignements par des analyses au laboratoire. Celles-ci peuvent porter sur des propriétés physiques, comme la composition granulométrique du sol, sa densité apparente, ou sa stabilité structurale, ou sur des propriétés chimiques (pH, CEC, etc.). Les méthodes de détermination des propriétés physiques et chimiques des sols sont décrites en détail dans de nombreux ouvrages dont celui de Bonneau et Souchier (1994). La biodynamique du sol a été traitée dans le chapitre 5 de ce manuel.

En plus des résultats des analyses au laboratoire, il est utile de connaître l'histoire parcellaire sur au moins les deux à trois dernières années pour pouvoir établir des relations entre l'état du profil cultural et les techniques culturales qu'il a subies.

1.2. Éléments constitutifs du profil cultural

Dans ce qui suit, nous allons passer en revue les éléments essentiels dont il faudra tenir compte pour faire un diagnostic aussi complet que possible de l'état du profil cultural.

1.2.1. Épaisseur des couches de terre

Il convient de mesurer l'épaisseur approximative des couches de terre qui constituent le profil cultural. La distinction entre ces couches se fait sur la base du changement de texture et structure de sol, sa couleur, la profondeur de travail du sol, etc.

1.2.2. Texture du sol

Le sol est constitué d'éléments grossiers (cailloux, concrétions, gravier) et de terre fine (particules < 2 mm). Cette dernière est composée de sables (0,02-2 mm), limons (0,002-0,02 mm) et argiles (< 0,002 mm). La proportion exacte de chacune de ces composantes est déterminée au laboratoire. Toutefois, il existe des méthodes simples d'appréciation de la texture du sol au champ. Une personne expérimentée peut parvenir à une estimation tactile (pétrissage entre les doigts) assez précise de la texture du sol (Baize, 1988). Ainsi, on dira qu'un sol ou qu'une couche de sol a une texture très fine (argileuse), fine (argilo-limoneuse, argilo-sableuse), moyenne (limoneuse, sablo-argileuse), ou grossière (sableuse).

La composition granulométrique du sol, et surtout sa fraction argileuse ont une grande influence sur ses propriétés physiques (infiltration et capacité de rétention de l'eau, cohésion, plasticité) et chimiques (capacité d'échange cationique). L'argile elle-même présente plus ou moins intensément certaines de ces propriétés selon sa nature minéralogique.

1.2.3. Structure du sol

Elle traduit la manière dont les constituants élémentaires (sables, limons, argiles) et complexes (agglomérats, éléments structuraux) du sol sont disposés les uns par rapport aux autres (Monnier, 1973). La structure du sol est le résultat d'interactions multiples entre ces constituants, d'une part, et un ensemble de facteurs liés au climat, à l'activité de la faune et des racines, et aux techniques culturales, d'autre part.

Au cours de l'observation du profil cultural, il convient de noter la taille (grossiers, fins, très fins) des éléments structuraux, leur forme, cohésion et agencement des uns par rapport aux autres. Ces éléments de diagnostic devront être complétés par

des analyses au laboratoire de la stabilité structurale du sol, de sa porosité, et d'autres propriétés physiques (exemple : limites d'Atterberg) qui permettront d'évaluer de manière objective l'état du profil cultural.

On distingue généralement trois grands types de structure de sol :

- **Structure particulière** : il n'y a pas de cohésion entre les éléments constitutifs du sol (exemple : sables).
- **Structure continue** : type ciment, grès, ou poudingue.
- **Structure fragmentaire** : les éléments fragmentaires sont constitués de particules grossières englobées par un ciment argileux. Les ensembles ainsi constitués se détachent aisément les uns des autres. Ils peuvent avoir plusieurs formes : arrondie (structure grenue), angulaire (structure polyédrique, cubique, lamellaire, prismatique), ou intermédiaire (structure grumeleuse).

La cohésion entre les éléments structuraux peut être appréciée par la force nécessaire pour en provoquer la rupture. Elle peut varier selon l'état d'humidité du sol (Hénin, 1969). La stabilité structurale est étroitement liée à la quantité et forme de la matière organique présente dans le sol, et à la composition de son complexe absorbant. Ainsi, par exemple, les sols pauvres en matières organiques et les sols dont le complexe absorbant est riche en sodium sont généralement peu stables.

Le volume de sol qui n'est pas occupé par la matière solide représente la porosité totale du sol. Les pores les plus gros (macropores) permettent la circulation de l'eau et de l'air, alors que les pores plus fins (micropores) permettent le stockage de l'eau. Les fissures résultant des phénomènes de dessiccation et d'humectation, ne sont pas incluses dans la définition de la porosité totale (Baize, 1988).

1.2.4. Matières organiques

Elles comprennent les matières organiques libres (racines mortes, résidus de récolte, résidus animaux, amendements organiques enfouis par le travail du sol, etc.), et les matières organiques évoluées liées à la fraction minérale du sol. Ce sont les matières organiques libres qui sont les plus faciles à observer sur le terrain. Il convient de noter la présence d'amas de matières organiques, leur localisation dans le profil cultural, leur couleur, odeur et état de décomposition.

1.2.5. Faune

Elle est constituée de plusieurs espèces, dont certaines ont une action favorable sur le profil cultural (vers de terre), alors que d'autres sont nuisibles aux cultures (vers blancs, taupins). Par exemple, les vers de terre créent des galeries qui permettent une bonne circulation de l'eau. Ils assurent également le mélange de la matière organique avec le sol. Les termites que l'on trouve en abondance dans les régions tropicales, remontent la terre fine des couches profondes en surface, ce qui entraîne des effets notables sur les propriétés physiques et chimiques du sol (Lee et Wood, 1971).

1.2.6. Racines

L'observation des racines constitue un élément très important du diagnostic du profil cultural. Parmi les observations à faire, il faut noter la forme des racines, leur répartition dans le profil cultural, et leur état de développement ainsi que leur état sanitaire. Il faut également noter les obstacles à la pénétration et au développement normal des racines, et la réaction (déformations, courbures, déviations) de celles-ci à ces obstacles. En plus de la méthode d'observation des racines dans le sol en

place, il existe des méthodes quantitatives de mesure du poids de racines, de leur longueur, et de leur densité (nombre de racines par unité de volume). Une méthode assez récente d'évaluation et de suivi du système racinaire, consiste à placer des tubes en plexiglass à proximité des racines et à y introduire des lentilles pour observer et photographier les racines (Bohm, 1979).

Les systèmes racinaires les plus fréquents chez les plantes cultivées sont le système pivotant et le système fasciculé. Le **système pivotant** (exemple : betterave à sucre et luzerne) est constitué par une racine principale d'où partent des racines secondaires de plus faible diamètre qui s'étendent latéralement et se raméfient de plus en plus (Hénin et al., 1969). Le **système fasciculé**, par exemple chez les graminées, est caractérisé par un grand nombre de racines de faible diamètre.

Les racines jouent le rôle d'ancrage, d'alimentation du végétal, et d'organe de réserve. L'absorption de l'eau et des éléments nutritifs se fait essentiellement par les jeunes racines grâce à leurs poils absorbants. Ces poils ont un faible diamètre (de l'ordre de 1/100 mm) et s'insèrent facilement dans les petits pores de sol.

Dans un sol meuble et homogène, les racines se développent normalement. Mais quand elles rencontrent des obstacles sur leur trajet, elles réagissent de plusieurs manières, selon la nature et la sévérité de l'obstacle. Ainsi, il peut y avoir arrêt ou réduction de la croissance des racines, courbures, déviations, changement de section, ou absence de ramification. Les changements brusques de compacité du sol, par exemple, peuvent provoquer des malformations et une mauvaise répartition du système racinaire dans le profil cultural. Certaines déformations des racines peuvent être dues à des maladies ou parasites comme les nématodes qui provoquent des protubérances.

Les obstacles à la croissance et au développement des racines au niveau du profil cultural peuvent être mécaniques ou chimiques. Quelques exemples d'obstacles mécaniques sont : les graviers, cailloux, zones indurées, couches compactes, zones lissées, cavités, fissures, couches de matières organiques grossières, et nappe d'eau. Les obstacles de nature chimique sont par exemple le manque d'oxygène (milieu asphyxiant), ou la présence de certaines substances (Al, Mn) en quantités toxiques.

2. CONTRAINTES AGRONOMIQUES LIÉES AU TRAVAIL DU SOL

Certains obstacles (exemple : semelles de labour, compaction) à la pénétration des racines et l'infiltration de l'eau peuvent être dus à un travail de sol effectué dans de mauvaises conditions (exemple : sol trop humide), ou avec des outils peu ou non adaptés à ces conditions. Ainsi, le choix des outils et des dates de travail de sol doit tenir compte de plusieurs contraintes. On peut citer parmi ces contraintes : l'état du profil cultural, le climat, le système de production, les conditions socio-économiques, la politique gouvernementale (incitation à l'utilisation de tel ou tel outil de travail du sol) et la tradition. Dans ce chapitre, nous nous intéresserons uniquement aux contraintes agronomiques liées au climat, à l'état du profil cultural et au système de culture.

2.1. Climat

Les facteurs climatiques qui ont une influence majeure sur le travail du sol sont la pluie, la température, l'ensoleillement et le vent (Unger, 1984).

2.1.1. Pluie

Les agriculteurs se trouvent souvent affrontés à des situations d'excès ou de déficit hydrique, selon la zone climatique (aride, semi-aride, tempérée) dans laquelle ils se trouvent et l'époque de l'année. Dans les régions à faible pluviométrie, un des objectifs majeurs des techniques culturales doit être la conservation de l'eau et son utilisation efficiente par les plantes cultivées. Pour cela, plusieurs mesures peuvent être prises :

- augmentation de l'infiltration de l'eau dans le sol ;
- réduction des pertes d'eau par évaporation, en maintenant par exemple une couche de résidus végétaux sur la surface du sol ;
- réduction des pertes d'eau par ruissellement, en favorisant l'infiltration de l'eau dans le sol (destruction de la croûte de battance) et par le biais de techniques de défense et de restauration des sols (terrasses) ;
- élimination des mauvaises herbes ;
- choix judicieux des cultures, variétés (exemple : variétés à cycle court), dates et densités de semis.

Dans les régions ou époques de l'année à forte pluviosité, plusieurs phénomènes peuvent se produire selon la durée et l'intensité des pluies, et la nature du terrain (pente, type de sol). Ainsi, si le sol est peu perméable, il peut y avoir stagnation d'eau et ruissellement, ce qui entraînera le retard des opérations culturales et l'érosion du sol. L'excès d'eau peut également entraîner la dégradation de la structure du sol (battance, prise en masse), ce qui accélérera l'érosion. Dans ces conditions, le drainage sera nécessaire pour évacuer l'excès d'eau, et permettre les opérations de travail de sol. La protection de la surface du sol par une couche de paille ou de végétation cultivée réduira les risques de formation de croûte de battance et donc de ruissellement, et favorisera l'infiltration de l'eau dans le sol (Damagnez, 1973).

2.1.2. Température et ensoleillement

La forte insolation à certaines époques de l'année dans les régions arides et semi-arides impose au sol nu un régime de température élevé, ce qui accroît l'évaporation de l'eau. De même, les températures élevées entraînent une dégradation rapide de la matière organique, ce qui est peu favorable au maintien d'une bonne structure du sol. Par conséquent, les agriculteurs de ces régions auront intérêt à maintenir une couche de résidus végétaux sur la surface du sol. Ces résidus agiront sur la température du sol en reflétant une partie de la radiation solaire (effet "mulch"), et assureront une protection contre l'érosion hydrique et éolienne. En saison chaude, la température du sol à proximité du mulch sera légèrement inférieure à celle de la température ambiante. On peut s'attendre à un effet inverse pendant la saison froide, ce qui permettra par exemple d'avancer la date de semis de certaines cultures. L'effet des résidus végétaux sur la température du sol et l'évaporation de l'eau peut varier selon la nature de ces résidus, leur quantité et leur pourcentage de couverture du sol, leur couleur, et leur âge (Van Doren et Allmaras, 1978).

2.1.3. Vent

Les vents forts peuvent accélérer l'évaporation de l'eau, l'érosion du sol et entraîner des dégâts sur les jeunes plantules (exemple : vents de sable). Certaines tech-

niques de travail du sol permettent d'atténuer les effets du vent sur le sol et la culture, alors que d'autres techniques les accentuent. Ainsi, par exemple, le travail excessif du sol accélère les risques d'érosion éolienne et hydrique en créant des particules fines qui peuvent être emportées facilement par le vent ou transportées par l'eau. Par contre le travail minimal du sol permet de maintenir les résidus de récolte sur le sol, et donc de réduire les risques d'érosion. Une autre technique consiste à faire des billons perpendiculaires à la direction prédominante du vent, et à semer dans les sillons ou sur les flancs des billons, ce qui permet de protéger les jeunes plantules contre les vents forts.

2.2. Caractéristiques du terrain

Les caractéristiques de terrain qui ont une influence sur le travail du sol sont la pente, la profondeur du sol et l'état du profil cultural. La variabilité spatiale dans certaines de ces caractéristiques, ainsi que la forme et les dimensions du champ à cultiver peuvent également influencer sur le choix des techniques de travail du sol et sur le résultat de ce travail.

2.2.1. Pente

Plus la pente du terrain est élevée, plus les risques d'érosion sont importants, et plus le choix des techniques de travail du sol devient limité. Dans les terrains accidentés, il est nécessaire de faire des aménagements anti-érosifs (exemple : terrasses) avant de pouvoir les cultiver. Si la pente est moins importante, certaines techniques telles que le travail du sol selon les courbes de niveau, l'alternance de bandes cultivées et de bandes enherbées permettent une exploitation rationnelle du terrain tout en minimisant les risques d'érosion.

2.2.2. Profondeur du sol

La profondeur de travail du sol est limitée par les facteurs tels que l'outil de travail, la puissance de traction, mais aussi par la profondeur de sol. En sol peu profond, la multiplication des opérations de travail du sol augmente les risques d'érosion.

2.2.3. État du profil cultural

La présence de cailloux peut entraîner l'usure des outils de travail du sol, et diminuer la vitesse et la profondeur de travail. Le comportement du sol vis-à-vis de l'action des engins et outils mécaniques est étroitement lié à sa texture et à son humidité. Les sols légers sont relativement faciles à travailler, ce qui n'est pas le cas pour les sols lourds (argileux). Ces derniers deviennent très durs quand ils sont secs, et collent aux outils à l'état humide. Hénin et al. (1969) ont défini trois zones de comportement du sol selon son humidité (figure 14.1). Il apparaît donc que la gamme d'humidité optimale pour la préparation du lit de semences est située autour de l'intersection entre les courbes d'humidité et d'adhérence du sol.

Après une pluie, il faut attendre que le sol soit suffisamment ressuyé avant de pouvoir circuler dans le terrain sans causer de dégâts. Le temps de ressuyage dépend en particulier de la quantité d'eau tombée et de la perméabilité du sol. En général, le temps de ressuyage est rapide pour les sols sableux, et plus long pour les sols à texture fine. Dans les vertisols, la présence de fentes de retrait permet d'accroître l'infiltration de l'eau et/ou son évaporation.

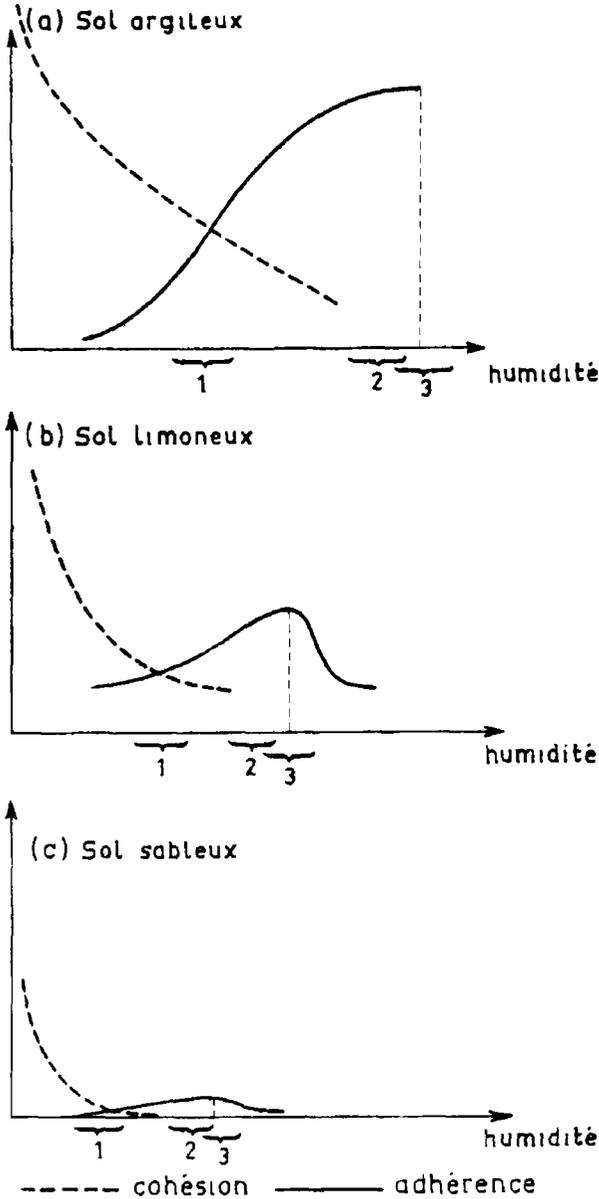


Figure 14.1. Cohésion et adhérence du sol en fonction de son humidité. 1 : zone de rupture ; fabrication de terre fine 2 . zone de labour moulé. 3 : zone de gâchage possible

Source . Hénin et al (1969), *Le Profil cultural*, Masson, Paris, p 175.

Le passage des engins de travail du sol, d'entretien des cultures, et de récolte entraînent la compaction du sol, surtout en conditions humides (figure 14.2). La stagnation de l'eau dans les zones compactées peut favoriser le développement de certaines maladies cryptogamiques. De même, les zones compactées peuvent constituer un obstacle à la pénétration des racines. La susceptibilité des sols à la compaction varie selon leur texture. Par exemple, les sols sableux sont moins susceptibles à la compaction que les sols sablo-limoneux et sablo-argileux.



Figure 14.2. Compaction du sol par les roues du tracteur.

2.2.4. Système de culture

Le système d'assolement et de rotation pratiqué par l'agriculteur lui impose certaines contraintes quant au choix des outils et des dates de préparation de sol. Parmi ces contraintes on peut citer :

- le *temps disponible pour la préparation de sol*. Ce temps est délimité par la récolte de la culture précédente et la date optimale de semis de la culture suivante ;
 - l'*état du profil cultural après la récolte* de la culture précédente ;
 - l'*état de profil cultural qui convienne le mieux à la culture ou cultures suivantes*.
- Ainsi, les plantes qui fructifient dans le sol (exemple : betterave, pomme de terre et arachide) nécessitent un sol bien travaillé dans la zone racinaire pour donner un bon rendement. A leur tour, ces cultures laissent un sol assez meuble qui nécessite peu d'interventions pour la préparation du lit de semences pour la culture suivante. Certaines cultures dites nettoyantes (exemple : coton) laissent derrière elles un sol assez propre, ce qui réduit également le nombre d'opérations de travail de sol.

Les systèmes de cultures faisant intervenir la jachère permettent suffisamment de temps pour la préparation de sol. Elles permettent également au sol de reconstituer une partie de ses réserves en eau et éléments nutritifs. Ceci est à nuancer en fonction du type de jachère (exemple : jachère travaillée ou jachère pâturée) et de sa durée. Dans beaucoup de pays, la pression démographique fait que les superficies en jachère sont de plus en plus réduites, ce qui contribue à la longue à la dégradation du sol.

3. RÉALISATION DU TRAVAIL DE SOL : CHOIX DES OUTILS ET DATES D'INTERVENTION

Depuis l'invention de la charrue par l'empereur Chin Noug de Chine en l'an 3200 av. J.-C. (Lacombe, 1973), un grand nombre d'outils de travail de sol ont été déve-

loppés. Le choix des outils les mieux adaptés à une opération donnée dépend de l'objectif recherché, de l'état du profil cultural, ainsi que des conditions socio-économiques prédominantes. Souvent, plusieurs opérations de travail de sol sont nécessaires pour aboutir à l'état souhaité de profil cultural. Le temps disponible pour effectuer ces opérations est limité par le système de culture (dates de récolte et de semis), et les conditions climatiques, en particulier.

Dans beaucoup de pays africains, la majorité des terres sont travaillées à l'aide d'outils manuels ou à traction animale (figure 14.3). L'utilisation des outils à traction mécanique est généralement limitée aux grandes exploitations, mais prend de plus en plus en d'ampleur.



Figure 14.3. Préparation de billons dans un champ de mil en zone sahélienne.

Jones et al. (1990) ont groupé les outils de travail de sol selon leur fonction primaire :

1. **retournement du sol** : charrues à disques ou à socs ;
2. **ameublissement du sol** : ce sont essentiellement les outils à dents comme *chisel*, *ripper* (sous-soleuse) et "*paratiller*" ;
3. **pulvérisation du sol** : houes rotatives (*rotavator*), *cover-crop*, *offset disque*, cultivateurs ;
4. **finition** (préparation du lit de semences) : herses, rouleaux ;
5. **billonnage** : butteuses ;
6. **entretien** (cultures en lignes) : cultivateurs.

Pour plus de clarté, nous distinguerons deux grandes catégories d'opérations de travail de sol : (1) les opérations primaires (sous-solage, labour) qui consistent à travailler le sol sur une profondeur importante, et (2) les opérations de travail plus ou moins superficiel du sol qui permettent de compléter l'action des outils de travaux primaires et/ou de préparer le lit de semences. Nous donnerons des exemples d'outils couramment utilisés pour chaque opération, et les conditions sous lesquelles leur utilisation serait ou non recommandée.

3.1. Travaux primaires

3.1.1. Sous-solage

Le sous-solage a pour but de désorganiser les couches imperméables ou rocheuses profondes pour assurer un meilleur drainage et une meilleure aération, sans modifier la structure de la zone arable (*Mémento de L'Agronome*, 1980). La profondeur de sous-solage est généralement 50 à 60 cm, ce qui demande un effort de traction considérable. Le sous-solage doit être effectué de préférence en sol sec pour permettre un bon éclatement de la couche travaillée.

3.1.2. Labour

Le labour est traditionnellement effectué par les charrues à disques ou à socs. Celles-ci se distinguent des autres appareils à disques ou à dents, du fait qu'elles permettent le retournement complet de la terre. Leur action permet également de détruire les mauvaises herbes et d'enfouir les résidus de récolte, le fumier et les engrais (figure 14.4). La profondeur de travail des charrues peut atteindre 35 cm.



Figure 14.4. Labour avec la charrue à socs.

• **Charrues à socs.** Les agriculteurs disposent d'une gamme complète de corps de labour (contre-soc-versoir) de forme et de dimensions variées. Les versoirs cylindriques courts sont recommandés pour les labours d'hiver ou d'automne émiettés en terres sèches avant semis (Chaussade, 1973). Les versoirs cylindriques longs sont utilisés pour effectuer des labours profonds (≥ 30 cm), alors que les versoirs hélicoïdaux sont utilisés pour des labours légers ou moyens (≤ 25 cm). Ces derniers donnent des labours moulés et sont recommandés lorsqu'on veut éviter de trop briser la bande de terre. Les versoirs universels sont intermédiaires entre les deux formes précédentes. Ils conviennent bien aux terres franches pour des labours moyens.

- **Charrues à disques.** Elles sont mieux adaptées que les charrues à socs aux (1) sols durs et secs, (2) sols collants, (3) sols meubles et (4) aux sols abrasifs qui contiennent par exemple des cailloux (Bolton and Booster, 1977). L'action de découpage et de soulèvement du sol par le disque permet de bien mélanger les résidus de cultures au sol.

Il y a deux grands types de charrues à disques : les charrues standard et les charrues à disque vertical. Ces dernières sont utilisées pour les labours moins profonds (5-20 cm). Elles ont tendance à retourner moins bien le sol que les charrues standard. Elles sont aussi plus difficiles à régler.

En retournant la terre, le labour expose les couches profondes à l'action des agents atmosphériques, ce qui permet entre autres un dessèchement rapide du sol, et son réchauffement. C'est un des objectifs des labours de printemps en climat méditerranéen, et dans les sols peu perméables ou l'excès d'eau peut retarder le semis. Cependant, si le labour est effectué en sol trop humide, il y aura formation de mottes qui deviennent très dures à l'état sec. La destruction de ces mottes nécessitera de nombreuses façons superficielles qui entraîneront une compaction préjudiciable de la partie inférieure de la couche labourée (Hénin et al. 1969).

3.1.3. Pseudo-labour

Dans les régions semi-arides, où un des soucis majeurs est la conservation de l'eau, les outils à dents tels que le **chisel** sont parfois utilisés en remplacement des charrues. Les chisels peuvent avoir des dents de formes variées : droites, incurvés, plus ou moins souples, ou rigides. L'espacement standard entre les dents est de 30 cm. La profondeur de travail des chisels peut varier de 15 à 46 cm (Marshall, 1978). Deux passages croisés obliques sont souvent nécessaires pour atteindre la profondeur de travail optimale pour la croissance de certaines cultures. Le passage des dents du chisel entraîne le fendillement du sol et son éclatement. L'intensité de ces actions dépend de l'état du profil cultural avant le passage du chisel, de l'espacement entre les dents, de leur forme et dimensions, et de la vitesse de travail (Dalleine, 1973). C'est en sol sec que l'action d'éclatement du chisel est la plus importante. Si le sol est humide, le chisel peut créer de grosses mottes qui peuvent être remontées en surface et devenir très dures à l'état sec.

Des socs de forme variée peuvent être attachés aux dents des chisels selon l'objectif recherché. Par exemple, les socs pointus sont utilisés de préférence en sol dur et compacté. Les socs à pattes d'oie (de 15 à 50 cm de largeur) sont très efficaces dans la lutte contre les mauvaises herbes, à faible profondeur. Elles permettent de découper les racines de mauvaises herbes sous la surface de sol.

Les chisels peuvent être employés juste avant le semis, en terres sablonneuses ou limoneuses par exemple. En terre argileuse, il est préférable de faire le labour, avec ou sans retournement de sol, quelques mois avant le semis pour permettre au sol de s'affiner sous l'action de dessèchement et de gel (s'il y en a). Dans les sols qui ont été labourés auparavant, les chisels permettent de briser les semelles de labours, et donc de favoriser la circulation de l'eau et la pénétration des racines.

Parmi les avantages attribués aux chisels par rapport aux charrues, on peut citer :

- Du fait que les chisels ne retournent pas le sol (ou très peu), une grande partie des résidus de récolte reste en surface (figure 14.5), ce qui contribue à la lutte contre l'érosion éolienne et hydrique.



Figure 14.5. Préparation du sol avec le chisel.

- La puissance de traction des chisels est environ la moitié de celle de la charrue à socs pour des profondeurs de travail similaires (18 à 25 cm). Par conséquent, des chisels plus larges peuvent être opérés avec le même tracteur, et donc plus de terre peut être travaillée pendant le même temps (Marshall, 1978). Toutefois, la force de traction des chisels augmente considérablement si la profondeur de travail est importante (> 25 cm).
- Les chisels sont mieux adaptés que les charrues au travail en sol sec. Ils y ont une meilleure pénétration. De même, l'équilibre entre mottes et terres fines y est plus riche en particules fines, ce qui permet d'éviter les sols trop creux (Dalleine, 1973).
- Les chisels sont aussi mieux adaptés que les charrues au travail du sol en terres caillouteuses, sur les pentes et dans les parcelles de forme irrégulière.

L'inconvénient majeur de l'usage généralisé du chisel est le salissement plus important des terres par les mauvaises herbes. Un autre inconvénient est le maintien d'une grande proportion des débris végétaux en surface ce qui peut nuire au passage du semoir, et favoriser le développement de maladies et parasites. Enfin, il est nécessaire de disposer d'un gros tracteur, d'une puissance nominale de 10 à 15 chevaux par dent, pour faire un travail convenable avec les chisels. La puissance nécessaire est d'autant plus élevée que le sol est sec et argileux, et que la vitesse requise pour un bon émiettement est importante (Dalleine, 1973).

3.2. Travaux superficiels du sol

Les opérations de travail superficiel du sol se distinguent des labours en ce que les outils utilisés ne réalisent pas de retournement de sol, mais provoquent essentiellement sa division et son brassage (Héning et al. 1969).

3.2.1. Outils à disques

Ils se distinguent de la charrue à disques par l'assemblage des trains de disques sur un axe unique et par le fait que les disques travaillent perpendiculairement au sol (*Mémento de l'Agronome*, 1980). Les **déchaumeuses** comprennent un seul train de disques reposant sur une roue de guéret qui permet de régler la profondeur de travail.

Les **pulvérisateurs** sont composés de plusieurs trains de disques assemblés en X (pulvérisateurs-tandem) ou en V (cover-crop ou offset disque) (figure 14.6). L'angle d'attaque des pulvérisateurs à disques varie selon les réglages souhaités, pour accroître la pénétration dans le sol, ou pour modifier l'émiettement obtenu. La pénétration de ces outils peut être gênée par la présence de masses importantes de débris végétaux sur lesquels les disques ont tendance à rouler. De même, leur pénétration est limitée par une dessiccation et une compaction excessive de la surface du sol (Dalleine, 1973).

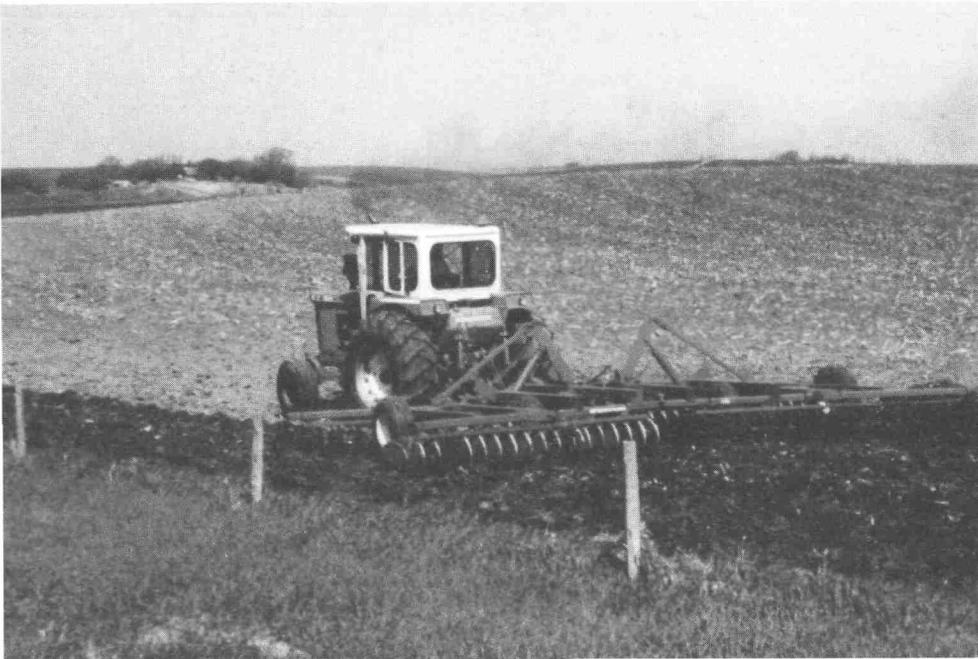


Figure 14.6. Travail du sol avec un pulvérisateur tandem.

Les pulvérisateurs à disques sont probablement les outils à traction mécanique les plus utilisés en Afrique. Parfois, ce sont les seuls outils utilisés pour le travail du sol et la préparation du lit de semences. Leur utilisation abusive entraîne l'affinement excessif du sol, ce qui accroît les risques d'érosion, surtout en sols battants. En conditions humides, les outils à disques entraînent le tassement du sol en dessous d'eux, et la création de zones lissées. Ce tassement est d'autant plus important que le nombre de passages de ces outils est élevé. Un autre danger de l'utilisation abusive des appareils à disques est leur action de dissémination des mauvaises herbes à rhizomes (Hénin et al. 1969).

3.2.2. Outils à dents

Ils peuvent être utilisés pour le pseudo-labour, la préparation du lit de semences, ou l'entretien des cultures en place. Nous distinguerons deux groupes : les cultivateurs et les herses.

- Les **cultivateurs** ressemblent aux chisels, mais ils sont plus légers. Ils peuvent avoir des dents souples, semi-rigides ou rigides portant les pièces travaillantes de diverses formes et dimensions selon l'objectif recherché, et l'état du profil cultural. Ainsi, les cultivateurs équipés de socs à pattes d'oie sont utilisés pour le contrôle des mauvaises herbes, l'affinement du sol et la préparation du lit de semences (figure 14.7). Cependant, il est nécessaire de compléter l'action des cultivateurs par celles d'autres outils comme les herse pour réaliser un lit de semences compact.

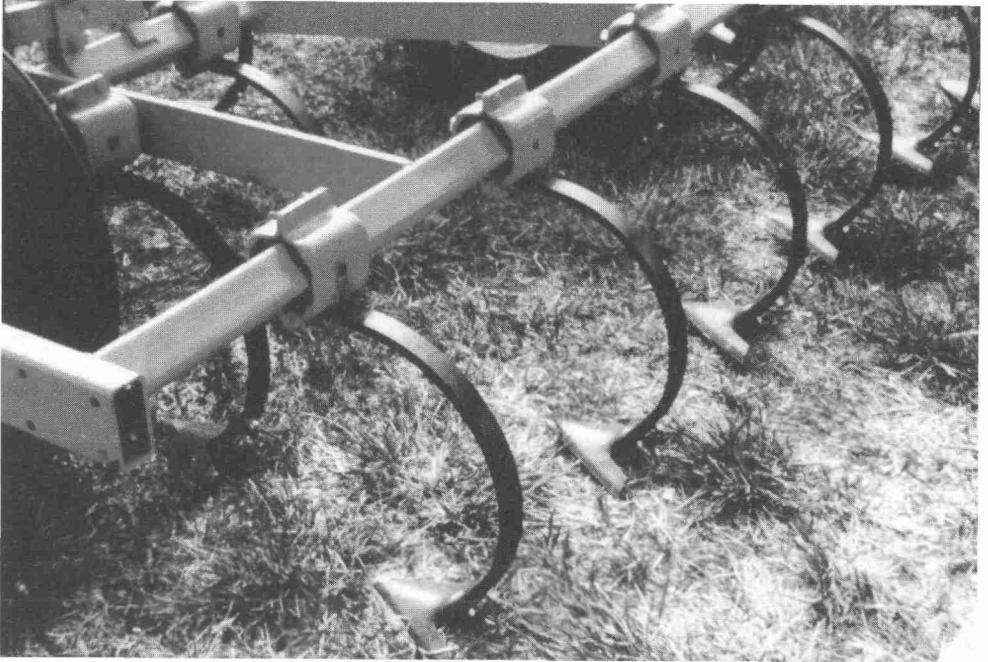


Figure 14.7. Cultivateur à dents munies de socs à pattes d'oie.

- Les **herse**s possèdent des dents moins longues que celles des cultivateurs. Les herse à dents rigides (herse-peignes) sont munies de pointes à section carrée de 10 à 20 mm de côté et de 15 à 28 cm de longueur utile (*Mémento de l'Agronome*, 1980). Elles sont utilisées pour égaliser la surface travaillée, briser les mottes, tuer les jeunes plantes de mauvaises herbes et compacter le lit de semence avant le semis (Bolton & Booster, 1977). La herse canadienne est équipée de dents semi-rigides munies d'un soc analogue à celui d'un cultivateur. Il existe aussi des herse dont les dents sont groupées sous forme d'étoiles montées sur un axe leur permettant de tourner (figure 14.8). Ces herse sont utilisées pour briser les croûtes de battance et les mottes dures (Hénin et al. 1969).

Les dents montées sur des cages roulantes offrent l'avantage de réaliser en une seule opération l'émiettement du sol et le tassement du lit de semences. Les **rouleaux** (exemple : *crosskills*) sont généralement des appareils lourds qui, grâce au tassement qu'ils produisent, permettent un bon contact entre le sol et les semences. Ce contact doit être d'autant plus intime que les semences sont petites ou entourées d'une enveloppe cellulosique qui s'humecte difficilement (Hénin et al. 1969). Mais si le tassement est excessif ou effectué dans des conditions humides, il peut gêner le développement des jeunes plantules.

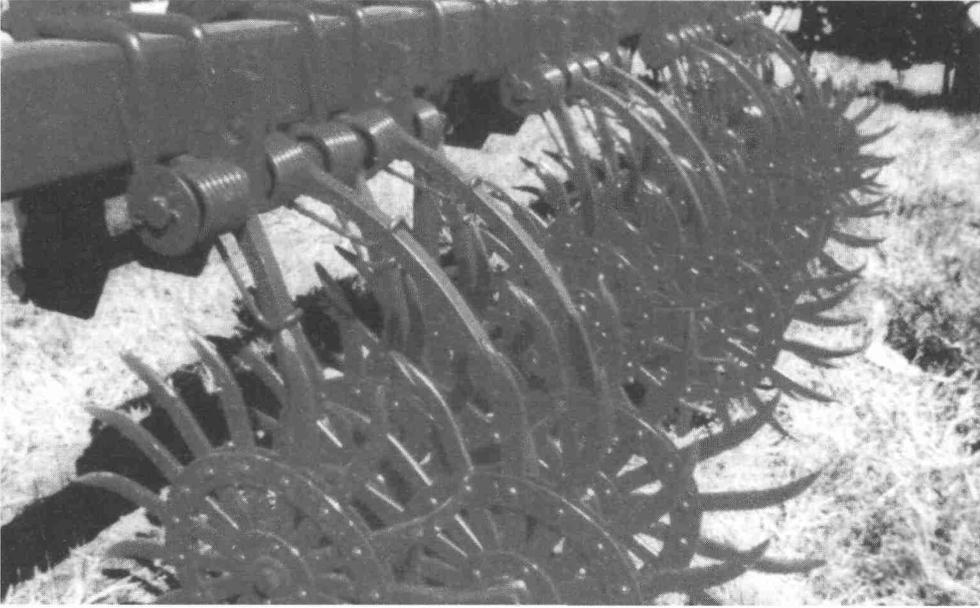


Figure 14.8. Herse à dents groupées en forme d'étoiles.

3.2.3. Outils rotatifs

“Ils sont constitués par un tambour muni de pièces travaillantes tournant autour d'un axe horizontal perpendiculaire à l'axe de déplacement” (*Mémento de l'Agro-nome*, 1980). Les outils rotatifs puisent leur énergie à partir du tracteur. Ils peuvent être utilisés pour ameublir le sol, détruire la végétation superficielle, ou pour enfouir les résidus de récolte et les engrais verts. Parmi les outils rotatifs on peut distinguer les **houes rotatives** qui sont munies de lames en forme de L (figure 14.9), et les **fraises** qui sont munies de griffes à ressorts. Leur action énergique permet de diviser les mottes les plus dures, que d'autres outils ont du mal à briser. Il y a cependant le danger d'une pulvérisation excessive du sol, et aussi les risques de formation de semelles de pseudo-labour en conditions humides (Hénin et al. 1969).

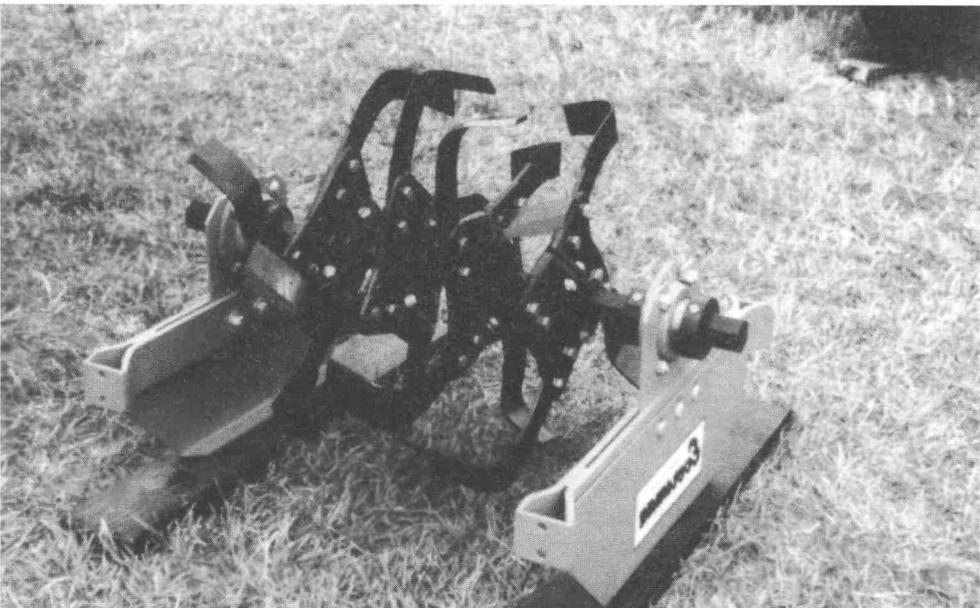


Figure 14.9. Houe rotative munie de lames en forme de L.

3.2.4. Le "sweep"

Il s'agit d'un outil qui possède une ou plusieurs lames en forme de V montées sur un support rigide (figure 14.10). La largeur de ces lames varie typiquement de 1,5 à 2,4 m. Ces lames permettent de couper les racines des mauvaises herbes sous la surface du sol (5 à 10 cm de profondeur), et de laisser les résidus en surface puisqu'elles ne retournent pas le sol. Quand le sweep est en opération, ses lames doivent être bien plats, sinon la profondeur de travail ne sera pas homogène, et la force de traction sera élevée (Bolton and Booster, 1977). Le pourcentage élevé de résidus de récolte laissés sur la surface de sol après le passage du sweep permet de réduire les risques d'érosion hydrique et éolienne et les pertes d'eau par évaporation.

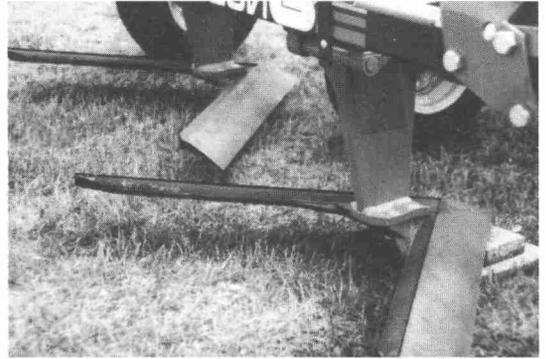


Figure 14.10. Sweep muni de lames en forme de V.

3.3. Combinaison d'outils

Dans les exploitations mécanisées, on assiste de plus en plus à l'utilisation de deux ou plusieurs outils de travail de sol en une seule opération. Ceci peut avoir comme avantages : (1) une meilleure utilisation de la puissance de traction, (2) la réalisation des travaux au moment opportun, (3) la réduction du nombre de passages du tracteur, et donc de la compaction du sol ; et (4) la réduction du coût de préparation du sol. Nous donnerons deux exemples de combinaisons d'outils de travail de sol : (1) la herse utilisée derrière le cultivateur, ou un pulvérisateur à disques, permet de compléter l'action de triage de la terre fine et des mottes, et d'égaliser la surface travaillée ; (2) la combinaison d'un semoir et d'une houe rotative permet en même temps de préparer le lit de semences et de semer.

4. MÉTHODES CONVENTIONNELLES ET TENDANCES FUTURES

4.1. Méthodes conventionnelles

Comme nous l'avons plus ou moins décrit auparavant, le schéma conventionnel de préparation du sol comprend plusieurs opérations :

- une opération primaire comme le labour pour enfouir les résidus de récolte, détruire les mauvaises herbes et les obstacles à la pénétration de l'eau et des racines ;
- des opérations secondaires pour briser les mottes créées par le labour, contrôler les mauvaises herbes et préparer un lit de semences à structure fine et compacte. Ces opérations peuvent être effectuées par un grand nombre d'outils tels que le cover-crop, les cultivateurs et la herse. Enfin, les rouleaux permettent de tasser le sol sur quelques centimètres, et d'affiner le sol s'ils sont équipés de dents, ce qui permet un bon contact sol-graine. Après le semis, les mauvaises herbes sont contrôlées par l'intermédiaire d'herbicides, ou par le sarclage.

Dans les régions arides et semi-arides, le labour avec retournement de sol est peu pratiqué. Par contre on a recours à des outils comme le cover-crop pour pulvériser le sol et détruire les mauvaises herbes. Les passages répétés de ces outils permettent également d'enfouir une grande partie des résidus de récolte, si ceux-ci n'ont pas déjà été broutés par les animaux, brûlés, ou enlevés du champ pour servir à des fins diverses.

Parmi les avantages attribués aux méthodes conventionnelles de préparation du sol, on peut citer :

- le contrôle efficace des mauvaises herbes,
- l'amélioration de l'infiltration de l'eau,
- l'augmentation de l'aération du sol,
- la préparation d'un lit de semences propre, bien affiné et compact,
- l'augmentation du taux de minéralisation de l'azote grâce à l'incorporation de la matière organique, et l'amélioration de l'aération du sol,
- la réduction de l'érosion éolienne et hydrique dans le cas où le sol n'est pas trop affiné (surface rugueuse).

Ces méthodes ont également plusieurs inconvénients (Jones et al., 1990) tels que :

- l'augmentation des risques d'érosion et de dégradation du sol à cause de (1) l'absence d'une couverture protectrice de résidus végétaux sur la surface du sol, et de (2) son affinement excessif ;
- l'augmentation des pertes d'eau par évaporation pour les mêmes raisons citées ci-dessus, plus les actions de retournement et d'ameublissement du sol par les outils conventionnels ;
- l'augmentation de la compaction du sol sous l'effet de passages répétés de tracteurs et d'outils de travail du sol ;
- les besoins élevés en traction et en énergie.

4.2. Tendances futures

Les données contenues dans le tableau 14.1 proviennent de stations de recherche situées dans une région semi-aride des USA, où le système de culture le plus pratiqué est la rotation : blé d'hiver-jachère. Ces données reflètent plus ou moins bien l'évolution des systèmes de travail de sol dans beaucoup d'autres régions du monde où la conservation de l'eau et des sols constitue un objectif prioritaire. Cette évolution est caractérisée par :

- l'élimination totale ou partielle du labour profond avec retournement du sol ;
- la réduction du nombre d'opérations de travail du sol ;
- l'utilisation d'outils qui permettent de contrôler les mauvaises herbes, tout en maintenant le maximum de résidus végétaux sur la surface du sol. Il s'agit par exemple de *sweeps*, *rod weeders*, *chisels* et cultivateurs équipés de socs à pattes d'oie ;
- le remplacement total ou partiel des opérations de travail de sol par les herbicides pour contrôler les mauvaises herbes.

Les systèmes de **travail minimal** du sol permettent de diminuer les risques d'érosion éolienne et hydrique, et les pertes d'eau par évaporation. En outre, les risques de compaction du sol sont réduits par rapport aux méthodes conventionnelles de travail du sol. Ces systèmes sont recommandés pour les régions où l'eau constitue un facteur limitant, pour les terrains en pente et pour les sols sensibles à l'érosion.

Un des inconvénients majeurs des systèmes de travail minimal du sol est relatif au

Tableau 14.1. Évolution des systèmes de travail du sol durant la période de jachère, dans la partie centrale des grandes plaines des USA.

Système de travail du sol	Période	Nb. d'opérations de travail du sol	% eau* stockée
Travail maximal • avec retournement du sol • sans retournement du sol	1916-30	7-10	19
	1931-45	5-7	24
Travail réduit • <i>sweep</i> et <i>rodweeder</i> • herbicides + <i>sweep</i> et <i>rod weeder</i>	1946-60	4-6	27
	1961-75	2-3	33
Pas de travail du sol (<i>no-till</i>)	1975-90	0-1	40

* Pourcentage d'eau de précipitations (pluie + neige) stockée dans le sol à la fin de 14 mois de jachère à Akron, Colorado.

Source : adapté de Greb et al. (1979).

contrôle des mauvaises herbes. En effet, en éliminant le labour et d'autres opérations de travail du sol, les agriculteurs doivent compter de plus en plus sur les herbicides pour contrôler les mauvaises herbes. Ce système de gestion du sol peut avoir plusieurs limitations : (1) la disponibilité et le coût des herbicides, (2) les dangers que représentent l'emploi des herbicides pour l'environnement et (3) la sélectivité des herbicides par rapport aux plantes cultivées et adventices. Ceci est particulièrement important en culture continue, où certaines plantes adventices ont un cycle de développement similaire à celui de la plante cultivée.

Un autre problème potentiel des systèmes de travail minimal du sol concerne la transmission de certaines maladies et parasites par les résidus de récolte laissés sur la surface du sol. Ces résidus peuvent également gêner l'opération de semis, mais ceci n'est plus un problème depuis le développement de semoirs capables de semer dans des champs entièrement couverts de résidus de récolte (figure 14.11).

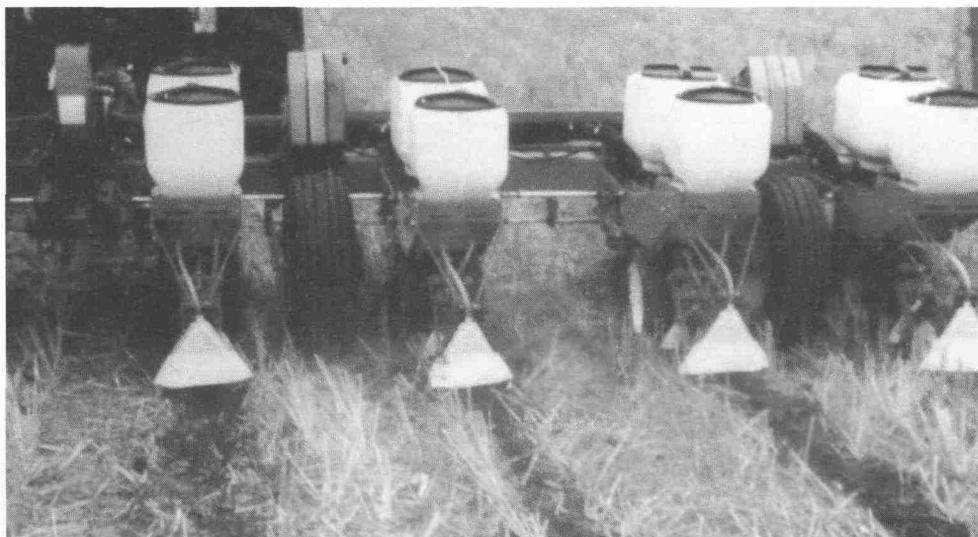


Figure 14.11. Semis dans un champ à précédent blé (système *no-till*).

Ces inconvénients expliquent l'adoption très lente du système de "no-till" où aucune opération de travail du sol n'est effectuée avant le semis. Le meilleur système est probablement celui qui combine un nombre réduit d'opérations de travail de sol avec l'utilisation rationnelle d'herbicides et d'autres moyens (exemple : rotations de cultures) pour lutter contre les mauvaises herbes.

Une autre méthode assez récente de préparation du sol dans les régions semi-arides est celle des **billons cloisonnés**. La distance entre les cloisons dépend de la pluviométrie, de la pente, et du type de sol. Elle varie généralement entre 1 et 2 m. L'eau des pluies retenue dans les sillons aura le temps de s'infiltrer dans le sol, au lieu d'être perdue par ruissellement. Ceci est particulièrement important pour les sols des régions où l'intensité des pluies dépasse souvent la vitesse d'infiltration de l'eau (Jones et al., 1990).

5. CONCLUSION

L'objectif à court terme du travail du sol est de créer un état de profil cultural favorable à la germination, à l'émergence et à la croissance des plantes cultivées. Un programme conséquent de gestion du sol ne doit pas se limiter à des objectifs à court terme. Il doit viser à long terme le maintien ou l'amélioration de la productivité du sol, ce qui implique en particulier le maintien d'un niveau satisfaisant de matière organique dans le sol et le contrôle efficace de l'érosion éolienne et hydrique. Les systèmes conventionnels qui font intervenir plusieurs outils et/ou opérations pour la préparation du sol peuvent entraîner, à la longue, la dégradation de la structure du sol et une baisse de sa productivité. Par contre, les méthodes de travail minimal du sol permettent de préserver la stabilité structurale du sol, de réduire les risques d'érosion, et de réaliser une économie substantielle de l'eau des pluies.

BIBLIOGRAPHIE

- Baize D. (1988), *Guide des analyses courantes en pédologie*, INRA, Paris.
- Bohm W. (1979), "Methods of studying root systems", *Ecological Studies* 33, Springer-Verlag, New York.
- Bolton F.E. and Booster D.E. (1977), "Tillage, moisture conservation and water use efficiency for dryland cereal production in winter rainfall regions", in *An international symposium on rainfed agriculture in semi-arid regions*, April 17-22 1977, University of California, Riverside, p. 552-588.
- Bonneau M., Souchier B. et al. (1994), *Pédologie*, tome 2 : *Constituants et propriétés du sol*, 2^e édition, Masson, Paris, 692 p.
- Greb B.W., Smika E.E., and Welch J.R. (1979), "Technology and wheat yields in the central Great Plains.", *Experiment Station Advances. J. Soil and Water Conserv.* **34** : 264-268.
- Hénin, S., Gras, R., et G. Monnier (1969), *Le Profil cultural*, Masson, Paris.
- Jones O.R., Allen R.P., and Unger P.W. (1990), "Tillage systems and equipment for dryland farming", in *Dryland Agriculture : Strategies for Sustainability*, R.P. Singh, J.F. Parr, and B.A. Stewart (eds.), *Advances in Soil Science*, Volume 13, Springer-Verlag, New York, p. 89-130.

- Lee K.E. and Wood T.G. (1971), *Termites and soils*, Academic Press, London & New York.
- Marshall F.F. (1978), *Farm machinery fundamentals*, American Publishing, Madison, États-Unis, p. 141-175.
- Mémento de l'Agronome* (1980), 3^e édition, Ministère de la Coopération, p. 442-451.
- Unger P.W. (1990), "Conservation tillage systems.", in *Dryland Agriculture : Strategies for Sustainability*, R.P. Singh, J.F. Parr, and B.A. Stewart (eds.), Advances in Soil Science, Volume 13, Springer-Verlag, New York, p. 27-66.
- Unger P.W. (1984), "Tillage systems for soil and water conservation", *FAO Soils Bulletin*, n° 54.
- Van Doren D.M., Jr., and Allmaras R.R. (1978), "Effect of residue management practices on the soil physical environment, microclimate, and plant growth", in *Crop residue management*, ASA Special Publication n° 31, Madison, États-Unis, p. 49-83.
- Les articles suivants ont été publiés dans le *Bulletin technique d'information*, numéro spécial 278 : Le travail du sol et ses conséquences en zone méditerranéenne, Ministère de l'Agriculture et du Développement rural, Paris :
- Chabert F. (1973), "Infiltration de l'eau et processus de dessèchement", p. 191-194.
- Chamayou H. (1973), "Relations entre la réserve en eau et le travail du sol", p. 185-190.
- Chaussade J. (1973), "Les charrues, travail du sol et corps de labour", p. 209-216.
- Dalleine E. (1973), "Choix des outils à dents et à disques pour le travail du sol sous climat méditerranéen", p. 217-226.
- Damagnez J. (1973), "Le climat méditerranéen et les travaux agricoles", p. 171-176.
- Lacombe R. (1973), "Évolution des façons culturales et des appareils correspondants", p. 205-208.
- Lucas A. (1973), "Les outils rotatifs commandés", p. 227-236.
- Monnier G. (1973), "Problèmes de physique du sol soulevés par l'introduction de nouvelles techniques culturales", p. 177-184.

Chapitre 15

IRRIGATION ET RESSOURCES EN EAU

Étienne Persoons

Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique

Sommaire

1. Introduction

2. Origine des eaux d'irrigation

- 2.1. Eaux souterraines
- 2.2. Eaux de surface

3. Distribution de l'eau

- 3.1. Modes de distribution
- 3.2. Types de distribution

4. Régulation de la distribution

- 4.1. Régulation hydraulique
- 4.2. Régulation manométrique
- 4.3. Régulation dynamique

5. Économie en eau et énergie

6. Techniques particulières

- 6.1. Irrigation localisée
- 6.2. Pivots centraux
- 6.3. Rampe linéaire

7. Conclusion

Bibliographie

IRRIGATION ET RESSOURCES EN EAU

1. INTRODUCTION

L'irrigation consiste à suppléer le manque d'eau de pluie nécessaire à l'alimentation de la végétation.

Rappelons, dès l'abord, qu'il faut de l'ordre de 1 000 litres d'eau pour produire 1 kg de matière sèche. Si on admet qu'un hectare produit de l'ordre de 6 000 kg de matière sèche par cycle végétatif, il faut 6 000 000 litres d'eau, soit 6 000 m³ à l'hectare ou encore 600 mm d'eau pour alimenter la végétation lors d'un cycle, du moins si l'on souhaite aboutir à une production qualifiée d'agricole.

Dans les pays où la pluviosité est insuffisante ou mal répartie pendant l'année, la mobilisation de la ressource en eau permet de disposer d'eau d'irrigation, soit en collectant les eaux de pluie d'une grande surface pour irriguer une petite, soit en déplaçant géographiquement des eaux de pluie qui tombent sur des surfaces incultes – des montagnes – vers des endroits propices à la culture – des plaines.

Une attention particulière doit être apportée au renouvellement de la ressource afin de ne pas déséquilibrer le cycle naturel et de ne pas aboutir à des situations irréversibles. L'agronome est et doit rester le gardien de la nature. En tant qu'ingénieur du vivant, il doit *veiller à respecter les grands équilibres naturels et à sauvegarder le renouvellement des ressources qu'il utilise.*

Dans ce chapitre, nous comptons passer en revue les grands types de mobilisation et de distribution de l'eau tels que pratiqués en cultures irriguées. Nous désirons avant tout initier l'agronome à quelques principes de base qui devraient lui permettre de dialoguer en connaissance de cause avec ceux qui seront chargés du projet d'irrigation et de son exécution.

Il n'est pas aisé de traiter en une dizaine de pages du vaste dossier de l'irrigation. C'est pourquoi, ce chapitre doit être considéré comme une rapide introduction à l'irrigation et principalement en ce qui concerne la relation avec la ressource en eau. Ce document est forcément incomplet, nous invitons le lecteur à ne considérer les valeurs citées en toute première approximation et à l'étoffer à partir de documents spécialisés cités dans la bibliographie, ainsi que les documents édités par la FAO qui existent en plusieurs langues.

2. ORIGINE DES EAUX D'IRRIGATION

Les eaux susceptibles d'être utilisées en irrigation sont soit des eaux souterraines, soit des eaux de surface.

2.1. Eaux souterraines

Les eaux souterraines exploitables sont les eaux qui occupent les interstices restés libres entre les particules de sols ou les fissures dans les roches. Une nappe d'eau se crée dans le sol lorsque l'eau rencontre dans son parcours vertical une assise moins perméable. La vitesse de l'eau est ralentie. L'eau s'accumule dans ce qu'on appelle une **nappe** plus ou moins importante, compte tenu de l'importance relative de la perméabilité et de l'apport.

La quantité d'eau exploitable dépend de la porosité du milieu, généralement 5 à 10 % en volume, parfois plus pour des roches perméables telles des roches calcaires.

Les nappes souterraines ont deux origines comme nous le voyons ci-dessous.

2.1.1. Apport vertical

La partie d'eau de pluie infiltrée dans le sol sature la couche arable, la traverse et est drainée vers la profondeur. Notons que la partie d'eau de pluie qui atteint le sous-sol est faible pour deux raisons :

- la partie d'eau de pluie qui s'infiltré est très variable, quelques % lors d'averses intenses sur sols imperméables à forte pente, à cent pour cent lors de pluies faibles sur sols perméables à pente nulle ;
- l'eau infiltrée alimente d'abord la couche arable. Ce n'est que lorsque cette couche est saturée que l'eau draine vers la profondeur. Le drainage profond ne se produit donc qu'en période de faible évaporation, c'est-à-dire lorsque la couche arable se sèche lentement et reste constamment à saturation.

Ce trajet de l'eau de la surface vers les nappes profondes est extrêmement lent. En Belgique, sur sols limoneux, la vitesse a pu être estimée à environ 10 mètres par an.

La quantité d'eau exploitable dans ces conditions est donc peu importante puisque l'alimentation est faible. Cette eau ne devrait pas être exploitée pour l'irrigation, il faut la réserver pour l'eau potable. En effet, vu l'importance du volume d'eau nécessaire en irrigation, l'exploitation d'une nappe alimentée "localement" ne mènerait qu'à un assèchement rapide et irrévocable de la nappe.

2.1.2. Alimentation différée dans le temps

Il s'agit essentiellement de nappes fossiles qui sont situées à grande profondeur – plus de 100 mètres – et qui ont été alimentées localement à une époque où le lieu recevait des pluviosités importantes. L'exploitation de ces nappes est irréversible.

2.1.3. Alimentation différée dans l'espace

La figure 15.1 montre comment une nappe située dans une plaine peut être alimentée par drainage profond à partir de montagnes voisines où la pluviosité est impor-

tante. L'exploitation doit se faire avec prudence, car même s'il y a réalimentation par le transfert horizontal, ce transfert est extrêmement lent – moins de 10 m par an.

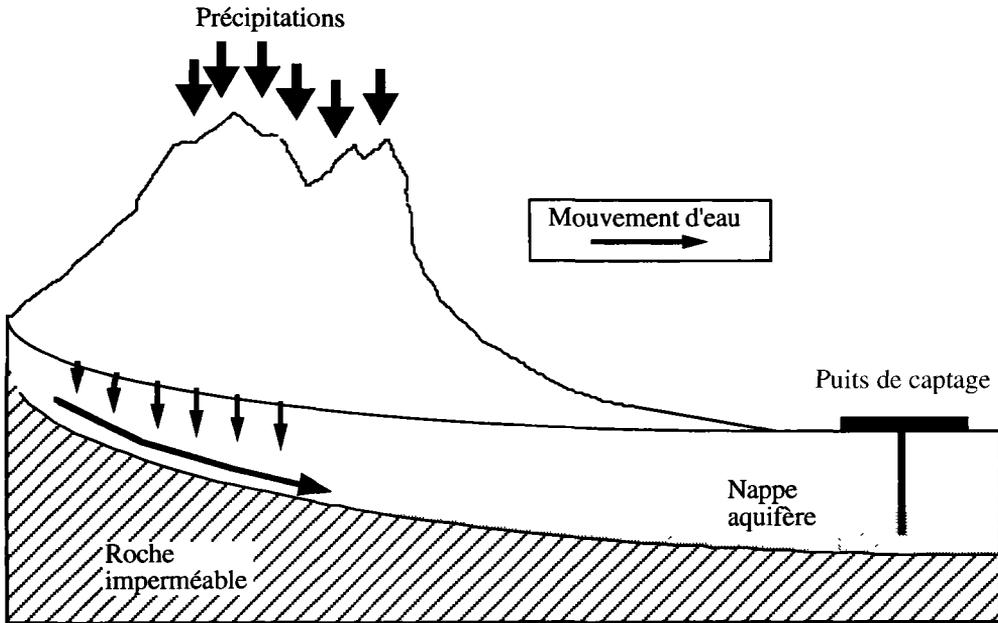


Figure 15.1. Alimentation différée dans l'espace.

2.2. Eaux de surface

Les eaux de surface sont issues de la partie de la pluie qui ruisselle. Il s'agit de celles qui ne sont pas infiltrées. Le pourcentage varie donc aussi de 0 à 100 %, mais en sens opposé de l'infiltration. Ces eaux ruissellées alimentent, en partie, les ruisseaux, les rivières, les fleuves, les oueds...

L'autre partie est le débit de base, c'est-à-dire celui provenant des nappes souterraines dont le trop-plein passe vers les rivières.

L'irrigation peut se concevoir en puisant l'eau directement dans un cours d'eau. Sans soutien du débit de la rivière, on risque rapidement de perturber le cours d'eau et d'entraver d'autres activités en aval. En effet, l'irrigation se fait en période de faible pluviosité, c'est-à-dire en période de faible alimentation. C'est pourquoi, dans la majorité des cas, il faut mobiliser la ressource pendant une période plus ou moins longue, ce qui revient à stocker l'eau et à la relâcher lors du besoin. La construction de barrages permet de créer des réserves de taille très variable, quelques millions de mètres cubes pour les retenues collinaires à quelques milliards pour les grands barrages.

Il n'est pas dans l'objet de ce chapitre de parler de constructions de barrages. Signalons toutefois quelques aspects particuliers sur lesquels il faut attirer l'attention du maître d'œuvre :

- La création d'un réservoir d'eau entraîne des pertes considérables. Ainsi, le barrage de Ouagadougou (Burkina Faso) perd annuellement deux tiers de sa capacité

par évaporation et infiltration. Celui de Ouarzazate (Maroc du Sud) perd de manière identique 100 à 150 millions de mètres cubes par an pour une capacité maximale de 530 millions de mètres cubes.

- La majorité de cette perte est de l'évaporation, d'où augmentation de la salinité de l'eau stockée.
- L'arrêt de l'eau courante provoque des **atterrissements** importants. Une récente étude marocaine montre que le Maroc perdra en 20 ans 10 % de sa capacité de mobilisation à cause de l'ensablement. On cite aussi le cas de ce barrage algérien qui s'est empli de terre en une crue.
- Le barrage sert aussi à écrêter les crues, ainsi la crue du 5 au 7 décembre 1989 dans la vallée du Drââ (Sud marocain) a permis de limiter la crue à 1 500 m³/s alors qu'à l'entrée du barrage le débit a atteint 4 000 m³/s.
- L'inondation dans la vallée se trouve ainsi limitée – au grand bonheur des habitants –, mais le lessivage des sels est réduit sur les terres traditionnellement inondées.

3. DISTRIBUTION DE L'EAU

L'eau d'irrigation doit être distribuée de son lieu de mobilisation ou de stockage vers l'utilisateur. Différencions les modes de distribution et les types de distribution.

3.1. Modes de distribution

En périmètres irrigués, il existe deux grands modes de distribution.

3.1.1. Distribution au tour d'eau avec contrôle par l'amont

Chaque parcelle à irriguer reçoit "à son tour" l'eau nécessaire. Le tour d'eau est l'intervalle entre deux périodes successives d'irrigation. Le gestionnaire organise le tour d'eau, c'est-à-dire qu'il planifie la distribution de telle sorte que chaque parcelle cultivée reçoive régulièrement la quantité d'eau nécessaire à la bonne tenue de ses cultures.

Ce mode de distribution est aussi en commande par l'amont. En effet, puisque le gestionnaire est le décideur, c'est lui qui gère le lâcher de l'eau, par exemple du barrage, pour qu'elle aboutisse là où il faut. C'est l'amont qui contrôle l'ensemble du système et à chaque nœud de la distribution.

Le tour d'eau (T_e en jours) est calculé à partir du rapport entre la réserve d'eau facilement utilisable (RFU en mm) et le besoin journalier des plantes calculé à partir de l'évaporation réelle (ET_r en mm/jour) :

$$T_e = \frac{RFU}{ET_r}$$

La réserve d'eau facilement utilisable est égale à la capacité utile (CU en % en volume) multipliée par la profondeur d'enracinement (p en mm) et par un facteur "f" qui dépend de la limite acceptée quant à la facilité pour la plante de puiser l'eau dans le sol.

La capacité utile est la différence entre le volume d'eau retenu dans le sol à la capacité au champ F_{cy} (*field capacity*) et au point de flétrissement permanent W_p (*wilting point*). D'où :

$$CU = F_{cy} - W_p \quad \text{en \% en volume}$$

$$RFU = (CU)pf \quad \text{en mm}$$

Ainsi, pour un sol de $F_{cy} = 35 \%$, et de $W_p = 15 \%$ en volume, pour une profondeur d'enracinement de $p = 600$ mm et pour un $f = 0,6$, on a :

$$RFU = (0,35 - 0,15) \times 600 \times 0,6 = 72 \text{ mm}$$

Si l' ET_r est de 6 mm/jour, le tour d'eau est donné par :

$$T_e = 72/6 = 12 \text{ jours.}$$

3.1.2. Distribution à la demande avec contrôle par l'aval

Dans ce cas, l'agriculteur décide du moment où il irrigue. Dès lors, il aura sa vanne et se sert d'eau quand le besoin se fait ressentir. Le gestionnaire du réseau d'irrigation doit quant à lui organiser sa distribution pour que l'eau soit disponible lorsque l'agriculteur le demande.

Comme c'est l'aval qui appelle l'eau, le système est organisé avec appel à commande par l'aval.

3.1.3. Critique des deux modes de distribution

Chaque mode de distribution a ses défauts et ses qualités. Notons, dès l'abord, que l'eau se déplace en canaux ou en conduites à des vitesses rarement supérieures à 1 m/s. Or, il est courant dans les grands périmètres irrigués de constater des distances de l'ordre de 100 km ou plus entre le barrage et la parcelle, c'est-à-dire des temps de transfert dépassant largement la journée. Une distribution qui serait intégralement à commande par l'aval est impensable.

En effet, lorsque l'agriculteur ouvre sa vanne il faudra plus de 24 heures pour que "sa commande" agisse sur la vanne du barrage, et plus de 24 heures pour que l'eau arrive à sa parcelle.

Si on multiplie l'intervention de l'agriculteur par 100 agriculteurs, le système se trouve totalement désorganisé. On se trouve très loin d'une distribution à la demande.

D'où, distribution par commande par l'amont : le gestionnaire du périmètre irrigué décide quand il faut irriguer et quel ordre respecter en fonction, bien sûr, des besoins des agriculteurs.

Cette technique demande une organisation considérable dans laquelle l'agriculteur manifeste le souhait de disposer de l'eau à un instant donné et le gestionnaire essaie de satisfaire au mieux les souhaits de chacun.

Ce système, très lourd en organisation, est aussi très peu économe en eau, car l'eau lâchée du barrage n'est pas nécessairement utilisée vu les temps de transfert qui peuvent atteindre plusieurs jours.

3.2. Types de distribution

La distribution de l'eau peut être gravitaire ou sous pression.

3.2.1. Distribution gravitaire

L'eau se déplace dans des canaux à ciel ouvert uniquement sous l'effet de forces de gravité. La surface de l'eau est à la pression atmosphérique. Les canaux ont des pentes de l'ordre de 0,1 à 1 m par 1 000 mètres. Il s'agit dans ce cas, de disposer de terrains suffisamment plats. Généralement, ce sont des vallées. Les canaux "montent" sur les pentes le long du "thalweg", c'est-à-dire que les canaux auront des pentes inférieures à celles du thalweg. On peut ainsi amener l'eau en surplomb par rapport aux terres à irriguer. Souvent cependant il faudra soit creuser le sol pour passer une butte, ou porter le canal pour passer un creux ou encore installer un siphon inversé pour passer une route.

3.2.2. Distribution sous pression

L'eau est véhiculée dans des tuyaux et s'y trouve à une pression différente de la pression atmosphérique. Dans ce cas, on pourra délivrer de l'eau sous pression et actionner directement un réseau d'irrigation par aspersion.

4. RÉGULATION DE LA DISTRIBUTION

Quel que soit le mode et le type de distribution, il s'agit de réguler la distribution de manière plus ou moins automatisée.

4.1. Régulation hydraulique

Les grands maîtres de la régulation hydraulique sont issus des écoles et industries hydrauliques de Grenoble avec successivement Neyrpic, Neyrtec et Alsthom qui ont transféré des licences de fabrication dans le monde entier.

Le principe de base est d'équiper les canaux de systèmes à commandes purement hydrauliques. L'ouvrage de base est la vanne à niveau constant, ainsi la vanne AMIL – amont constant – montre un niveau constant à l'amont (figure 15.2). Quand l'eau monte en amont, la vanne s'ouvre, le débit augmente et la montée de l'eau est limitée. L'asservissement hauteur-ouverture est tel que la variation de niveau en amont de la vanne est fortement limitée.

Pour la vanne AVIS à niveau aval constant, c'est le niveau aval qui est maintenu stable (figure 15.3). Ce dispositif permet d'automatiser le transfert de l'eau uniquement en ouvrant l'amont pour la commande par l'amont, ou l'aval pour la commande par l'aval.

Par ailleurs, le gestionnaire doit moduler les débits entre les différentes régions, secteurs ou utilisateurs. En chaque nœud, il faut pouvoir partager l'eau vers différents endroits. Ce partage doit être modulable. Les débits doivent rester les plus constants possible.

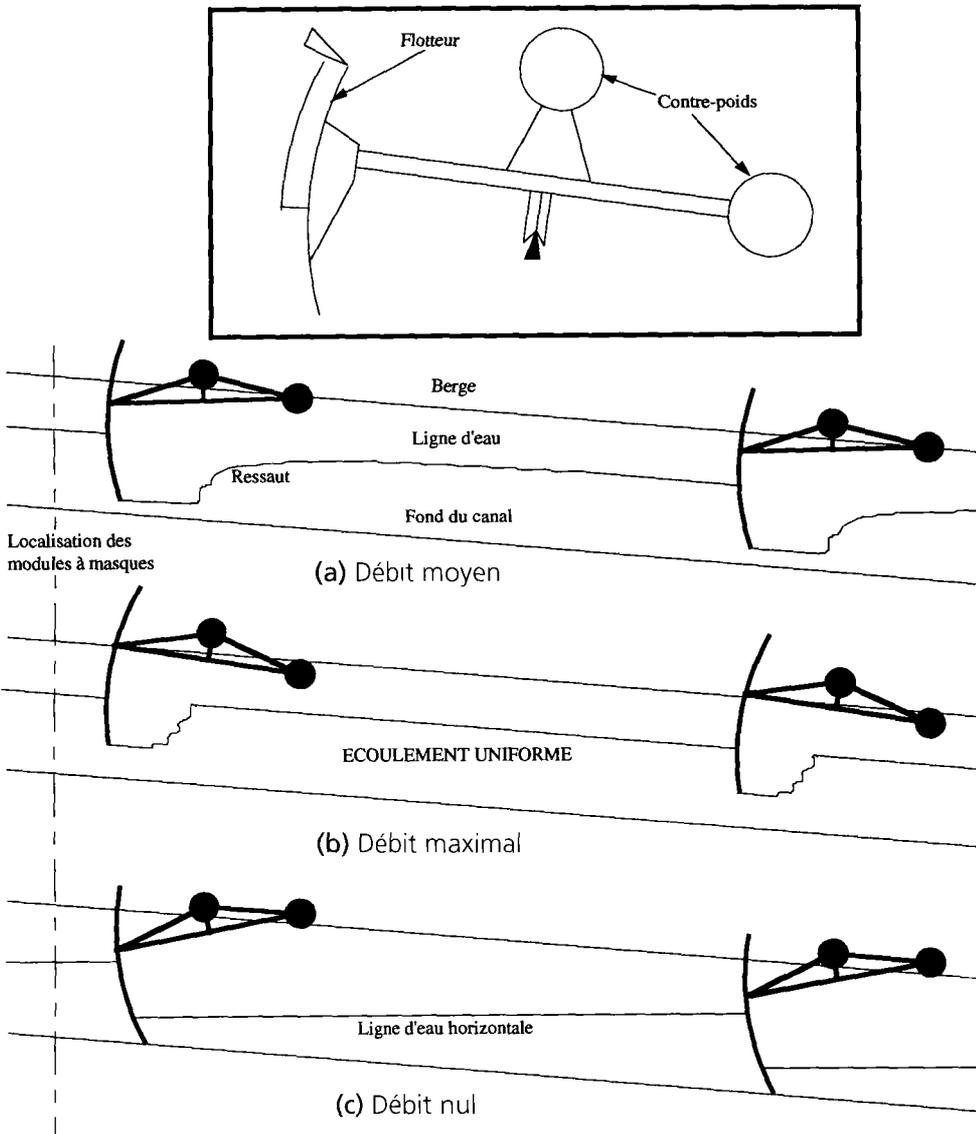


Figure 15.2. Vanne Amil = contrôle par l'amont

L'appareil inventé ici est la batterie de "module à masque". Le module à masque est équipé d'une vannette qui permet d'ouvrir le module.

Une batterie de module à masque est composée de plusieurs modules dimensionnés chacun pour un débit nominal en litre par seconde. Une batterie de modules est composée de plusieurs masques, par exemple 1 de 10 ; 2 de 20 ; 3 de 40. On peut ainsi moduler le débit de 10 à 170 litres par seconde de 10 en 10 litres.

L'hydraulique nous apprend que le débit Q qui passe au-dessus d'un déversoir de largeur l sous une charge h est donné par :

$$Q = mlh (2gh)^{0.5}$$

où m est un coefficient de débit.

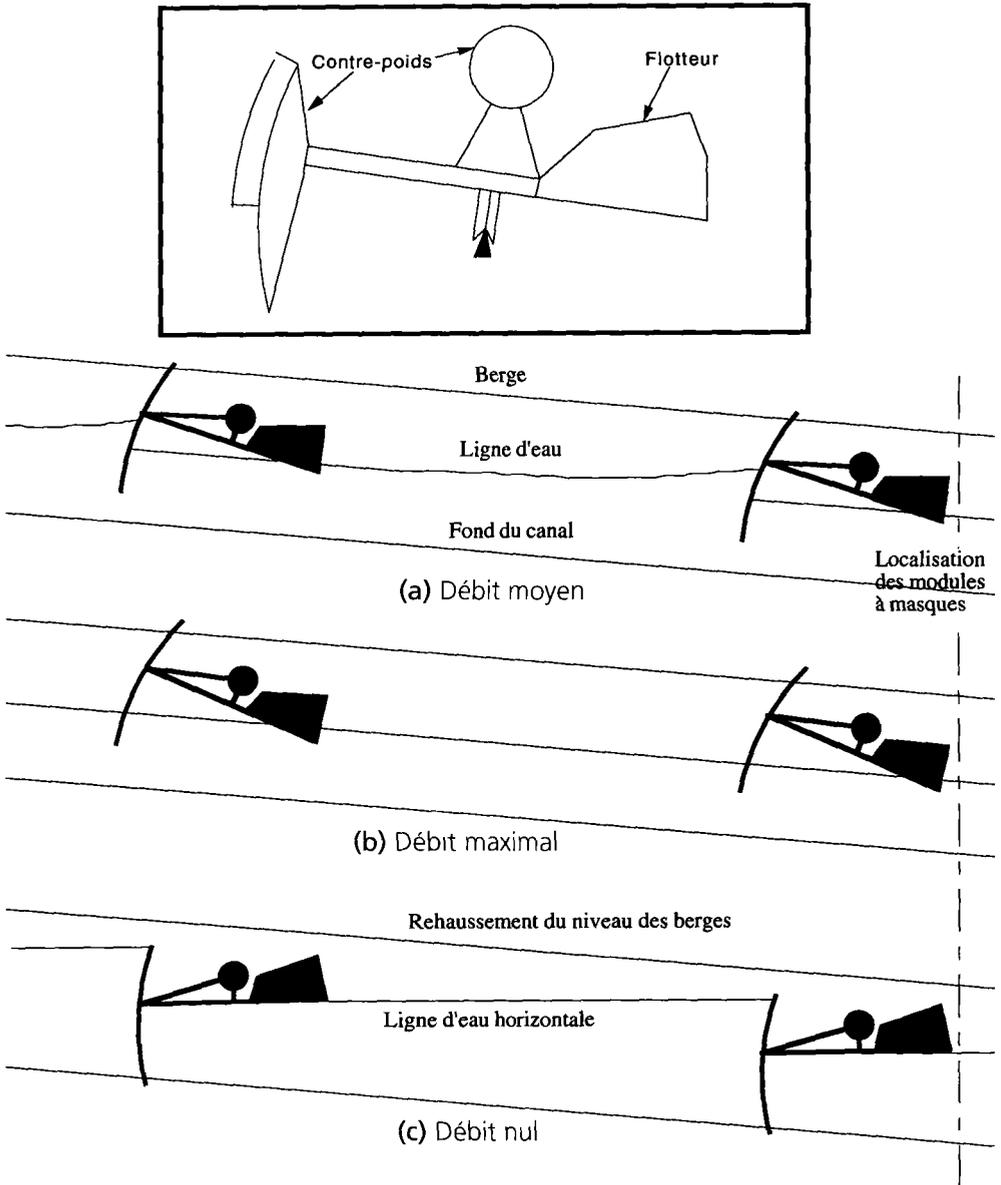


Figure 15.3. Vanne Avis = contrôle par l'aval.

Introduisons :

$$k_1 = ml(2g^{0,5})$$

On obtient :

$$Q = k_1 h^{1,5}$$

Sans dispositif particulier, le débit passant par l'orifice délivrant l'eau vers un canal secondaire serait fortement influencé par la variation de hauteur d'eau en amont de l'ouvrage.

Aussi, les batteries de modules à masque sont placées aux endroits où le niveau bouge peu : en amont de vannes AMIL et en aval de vannes AVIS.

Le (ou les) masque(s) tels qu'ils apparaissent dans la figure 15.4 a comme mission de minimiser l'influence d'une variation de hauteur sur le débit. En effet, tant que l'eau ne touche pas le masque, la relation hauteur-débit répond à une équation du type :

$$Q = k_1 h^{1,5}$$

avec h charge d'eau et k_1 le coefficient de débit comprenant $\sqrt{2g}$.

Par contre, quand l'eau touche le masque cette relation devient :

$$Q = k_2 O h^{0,5}$$

avec O ouverture entre l'arête inférieure du masque et le sommet du seuil.

La courbe h, Q prend la forme globale de la figure 15.4. On a ainsi minimisé l'influence d'une variation de hauteur sur le débit.

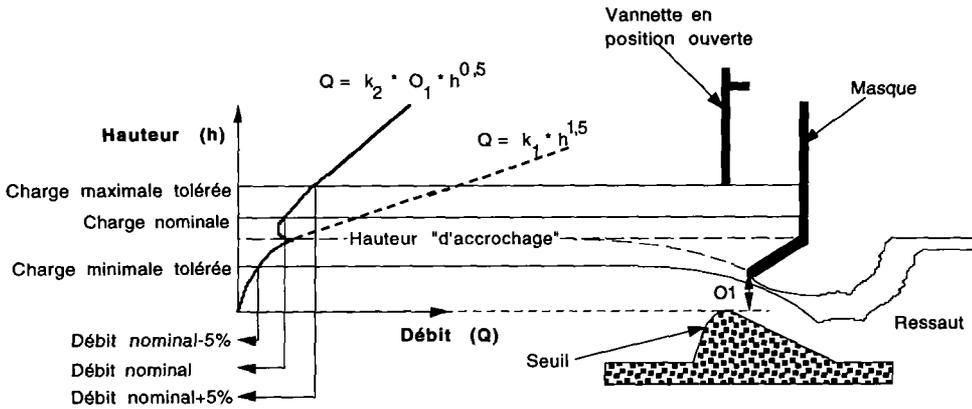


Figure 15.4. Principe de fonctionnement d'un module à masque.

La disposition d'une batterie de modules à masques par rapport à un canal d'alimentation est donnée à la figure 15.5.

A côté de ces équipements classiques, il existe toute une série d'autres tels Giraudet, bec de canard, vanne à commande mixte (amont et aval), etc. Nous renvoyons le lecteur à des ouvrages spécialisés.

La régulation hydraulique permet donc d'automatiser la distribution de l'eau sans intervention manuelle tant en commande par l'amont que par l'aval. Rappelons toutefois qu'en commande par l'aval, il ne peut fonctionner sur longue distance.

Ce type de régulation exige, d'une part, de la part du concepteur une excellente connaissance de l'hydraulique et, d'autre part, lors de l'exécution, un respect scrupuleux des cahiers des charges.

En effet, une fois réalisé, il n'y a souvent plus aucune possibilité de corriger les défauts. Prenons un exemple simple pour illustrer ces exigences.

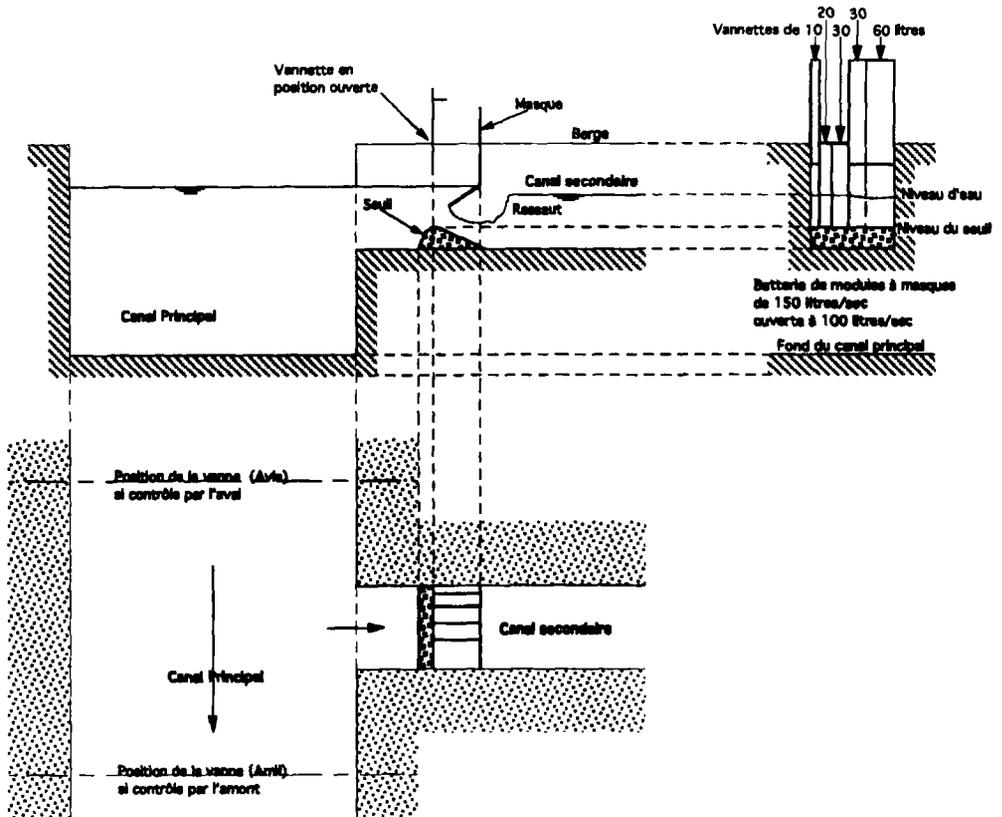


Figure 15.5. Module à masque.

L'équation la plus couramment utilisée aujourd'hui pour le calcul des écoulements uniformes est celle de Manning. Elle s'écrit :

$$Q = \frac{1}{n} AR^{2/3} S^{1/2}$$

avec n coefficient de rugosité

A section en m^2

R rayon hydraulique est égal à A/P et où

P est le périmètre mouillé

S est la pente du canal.

Dans cette équation, le coefficient de rugosité est toujours très difficile à estimer pour un auteur de projet. On peut aisément montrer que, toutes choses égales par ailleurs, le passage d'un coefficient de rugosité $n = 0,015$ (bon béton) à $n = 0,018$ (béton légèrement rugueux) entraîne une diminution du débit transporté de plus de 15 %. Or, il est courant de constater de telles variations dues simplement au vieillissement du béton. Une fois que le projet est fait, il n'est plus possible de modifier, ni les dimensions du canal, ni sa pente.

4.2. Régulation manométrique

Cette technique est réservée aux réseaux d'irrigation sous pression. L'eau est délivrée dans un réseau de tuyaux amenant l'eau à une borne d'irrigation où elle doit être disponible à un débit et sous une pression déterminée.

Très classiquement, l'ouvrage de régulation est un château d'eau dont le niveau maintient une pression constante au départ du réseau. La commande des batteries de pompe se fait à partir de détecteurs de niveaux placés au sommet du château d'eau.

Notons que le château d'eau sert uniquement à réguler la pression. Son volume est tout à fait insignifiant pour compenser une quelconque panne des pompes. Le volume sera calculé en fonction de l'intervalle de temps admis entre débuts de démarrage et arrêts successifs d'une pompe.

Le développement récent de l'électronique de puissance qui permet de réguler aisément la vitesse des moteurs électriques conduit au développement de systèmes de régulation sans château d'eau où les variations de pression sont compensées par la variation du nombre de tours d'une pompe. A notre connaissance, cette technique a été réservée jusqu'à ce jour à la distribution d'eau potable où les débits sont nettement moins importants.

4.3. Régulation dynamique

Le paragraphe sur la régulation hydraulique s'est terminé sur les difficultés de mise en œuvre correcte de ce type de régulation. Aussi, les hydrauliciens ont songé à développer des systèmes de régulation, dite dynamique, comportant un réseau de télémesure vers un centre de gestion qui télécommande des ouvrages de régulation.

Les progrès récents de l'électronique, de la télémesure et de l'informatique rendent cette technique très attrayante. Sa mise en œuvre s'avère cependant très délicate. En effet, le calage des modèles de transfert hydraulique sont très difficiles à cause de l'intervention de plusieurs coefficients qui varient au cours du temps (rugosité des parois, viscosité de l'eau, vitesse de transfert des ondes hydrauliques, etc.). Par ailleurs, le système ne fonctionne que si la totalité de la chaîne de mesures et de commandes est fonctionnelle.

Un capteur en panne, un moteur de commande en panne, une télémesure manquante, une télécommande défectueuse... bloquent tout le système. Il s'agit donc de bien mesurer les risques avant de se lancer dans une régulation dynamique.

5. ÉCONOMIE EN EAU ET ÉNERGIE

L'efficacité globale E de l'irrigation est le grand souci des gestionnaires de périmètres irrigués. Elle se calcule par le rapport entre le volume d'eau réellement utilisé par la plante et le volume total d'eau délivré aux périmètres.

Dans un grand périmètre irrigué de plusieurs dizaines de milliers d'ha, on estime qu'un E voisin de 50 % est bon. Toutefois, il n'est pas rare d'atteindre du 25 %, donc 75 % de perte. Cette perte se trouve à tous les niveaux : fuite dans les canaux, mauvais fonctionnement hydraulique, mauvaise utilisation à la parcelle, erreur de gestion... Notons que l'évaporation des canaux considérée par certains comme une partie importante est en fait tout à fait négligeable, de l'ordre de 0,5 %.

C'est pourquoi, d'aucuns se sont orientés vers l'irrigation sous pression qui devrait conduire à moins de perte parce que l'eau se trouve dans des tuyaux étanches et que surtout la fourniture se fait à la demande. Cependant, les coûts d'investissements y sont beaucoup plus importants et surtout les coûts de fonctionnement. Par ailleurs, même si l'efficacité est améliorée, il reste que par exemple au niveau des asperseurs l'efficacité est de l'ordre de 80 % à cause de la non-uniformité.

Et l'énergie dans tout cela ? Pomper de l'eau coûte cher. La puissance se calcule comme suit :

$$N_{\text{eff}} = \frac{H_m Q}{\eta}$$

avec N_{eff} = puissance effective en kW

H_m = hauteur manométrique en Pa, 10 m de CE (colonne d'eau) est égal à 10^5 Pa

Q = le débit en m^3/s

η = le rendement global comprenant le rendement de la pompe.

Ainsi, pomper $1 \text{ m}^3/\text{s}$ à 10 m de CE nécessite une puissance de 125 kW.

Exemple : Quel est le coût énergétique pour alimenter un périmètre irrigué de 2 000 ha par aspersion ?

Admettons une évapotranspiration moyenne de 6 mm/jour et une efficacité globale de 0,75. Le besoin global est de :

$$6 \text{ mm/jour} \times 2\,000 \text{ ha} \times 10 \text{ m}^3/\text{mm} \cdot \text{ha} = 120\,000 \text{ m}^3/\text{jour}$$

et $120\,000 \text{ m}^3/\text{jour}$ utile avec une efficacité E de 0,75 nécessite $160\,000 \text{ m}^3/\text{jour}$, ou encore $1,852 \text{ m}^3/\text{s}$ en tête de réseau.

Notons au passage que cela fait de l'ordre de 1 litre/s·ha.

Il est courant dans ce type de projet de construire des châteaux d'eau de 70 m de hauteur. La puissance P_{eff} est donc de :

$$P_{\text{eff}} = 70 \times 10^4 \times 1,852 \times \frac{1}{0,80} = 1\,620 \text{ kW}$$

$70 \text{ m de CE} \times 10^4 \text{ Pa par m de CE} \times 1,852 \text{ m}^3/\text{s}$ divisé par un rendement de 0,80 = 1 620 kW effectifs.

En une heure, l'énergie consommée est de 1 620 kWh ou encore de $1\,620 \text{ kWh} / 1\,852 \times 3\,600 = 0,243 \text{ kWh}/\text{m}^3$.

En énergie électrique comptée à 0,12 écus/kWh, le coût est de 0,03 écus/ m^3 d'eau.

En énergie GO (gas-oil) utilisons les éléments suivants :

- consommation : 0,250 kg de GO/kWh ;
- masse volumique : 0,85 kg de GO/litre ;
- coût du GO : 0,24 écus/litre.

$$\begin{aligned} 0,243 \text{ kWh}/\text{m}^3 \text{ d'eau} \times 0,250 \text{ kg de GO/kWh} \times \frac{1}{0,85} \text{ kg/l} \times 0,24 \text{ écu/l} \\ = 0,017 \text{ écu}/\text{m}^3 \text{ d'eau.} \end{aligned}$$

L'irrigation par aspersion entraîne des coûts énergétiques importants. Ainsi, irriguer les 2 000 ha pendant 4 mois nécessite, dans les conditions énumérées ci-dessus, des dépenses de fonctionnement pour l'énergie de :

$$120\,000 \text{ m}^3/\text{j} \times 30 \text{ jours} \times 4 \text{ mois} = 14\,400\,000 \text{ m}^3$$

- à 0,03 écu/m³ en électricité, cela donne : 432 000 écus/2 000 ha ou 200 écus/ha pour 4 mois ;
- à 0,017 écu/m³ en GO, cela donne : 245000 écus/2 000 ha ou environ 120 écus/ha pour 4 mois.

A une époque où l'énergie coûte cher, ce surcoût énergétique pour l'aspersion par rapport au gravitaire, fait que beaucoup de pays hésitent à encore investir en irrigation par aspersion, même si l'efficienne globale est meilleure.

6. TECHNIQUES PARTICULIÈRES

Le souci d'économiser l'eau, de minimiser les coûts énergétiques, de diminuer la main d'œuvre, d'améliorer l'efficacité et de minimiser l'effet de la salinité, font fonctionner l'imagination des chercheurs et des constructeurs d'équipement.

Ceci a conduit au développement de nouvelles techniques.

6.1. Irrigation localisée

L'irrigation localisée consiste à humidifier localement le volume de sol directement intéressé par une plante. Ce type d'irrigation permet une sérieuse économie en eau, c'est pourquoi il est pratiqué principalement dans les pays où l'économie en eau est un souci majeur.

6.1.1. Le goutte à goutte

Des dispositifs particuliers sont placés sur un tuyau principal. Ce sont des goutteurs qui permettent de distribuer l'eau en permanence suivant les besoins de la plante. Il permet de maintenir le système racinaire dans un milieu humide proche du F_{cy} . Un autre avantage est que la migration de l'eau se faisant vers l'extérieur du bulbe humide, les sels s'y concentrent en périphérie. Avec le danger cependant qu'en cas d'arrêt de l'irrigation, ces sels contamineront rapidement le bulbe humide et provoqueront l'empoisonnement de la plante.

6.1.2. Les mini-sprinklers

Dans ce cas, des mini-asperseurs – rayon de projection de l'ordre du mètre – mouillent le sol localement au pied de la plante à irriguer.

Nous conseillons les documents FAO (cf. bibliographie) pour tout complément d'information sur ces techniques.

6.2. Pivots centraux

La recherche de la minimisation des coûts de main d'œuvre a conduit au développement de matériel qui permet d'irriguer de grandes surfaces sans déplacement de matériel nécessitant beaucoup de main d'œuvre.

Le pivot central est essentiellement équipé d'une rampe mobile qui tourne autour d'un point d'où il est alimenté (souvent par pompage souterrain). Les asperseurs sont montés sur cette rampe.

Le rayon peut atteindre plusieurs centaines de mètres. La surface irriguée est de 20 ha pour un rayon de 250 mètres.

6.3. Rampe linéaire

L'inconvénient du pivot est d'irriguer un cercle. Aussi, des constructeurs ont développé des rampes qui se déplacent suivant la technique du pivot central, mais linéairement en pompant l'eau dans un canal ou alimentées par un tuyau souple.

7. CONCLUSION

Dans ce chapitre consacré à l'irrigation et la ressource en eau, le lecteur aura trouvé quelques informations générales sur l'origine des eaux d'irrigation et sur les modes de distribution. Il est clair que tout ingénieur qui souhaite œuvrer en la matière ne se contentera pas de ces informations et se référera à la bibliographie sur le sujet, entre autres, celle donnée ci-après.

BIBLIOGRAPHIE

- Association française pour l'étude des irrigations et du drainage, Compte rendu du séminaire "Drainage et Salinité", Montpellier, du 29 septembre-1^{er} octobre 1986.
- Carlier M. (1972), *Hydraulique générale et appliquée*, Eyrolles, Paris.
- Chow V.T. (1959), *Open Channels Hydraulics*, McGraw-Hill, New York, 655 p.
- Commission internationale des irrigations et du drainage (1985), *Les besoins en eau des cultures*, Conférence internationale (Versailles, septembre 1984), INRA, Paris, 927 p.
- FAO, *Bulletin FAO d'irrigation et de drainage*, 46 numéros disponibles auprès des points de vente des publications de la FAO, ou en s'adressant directement à la section distributions et ventes, FAO, Via delle Terme di Caracalla, 00100 Rome, Italie.
- Jensen M.E. (1983), *Design and Operation of Farm Irrigation Systems*, American Society of Agricultural Engineers, St Joseph, 829 p.

Chapitre 16

LA FERTILISATION MINÉRALE ET ORGANIQUE

A. Falisse¹ et J. Lambert²

1. Faculté des sciences agronomiques, Gembloux, Belgique
2. Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique

Sommaire

1. Notions générales

- 1.1. Notion de fertilité
- 1.2. La fertilisation
- 1.3. Les matières fertilisantes

2. Les amendements minéraux

- 2.1. Principaux effets des amendements minéraux
- 2.2. Appauvrissement du sol en calcium et acidification
- 2.3. Les matières utilisables

3. Les amendements organiques

- 3.1. Rôle de la matière organique dans la fertilité du sol
- 3.2. Évolution de la matière organique et son renouvellement
- 3.3. Les amendements humifères ou les sources de matières organiques restituables au sol

4. La fertilisation azotée

- 4.1. Rôles agronomiques de l'azote
- 4.2. Comportement de l'azote dans le sol
- 4.3. Comportement de l'azote en relation avec la nutrition des plantes
- 4.4. Complexité de la fertilisation azotée
- 4.5. Les engrais azotés

5. Fertilisation phosphatée et potassique

- 5.1. Rôles et comportement du phosphore
- 5.2. Les engrais phosphatés
- 5.3. Rôles et comportement du potassium
- 5.4. Les engrais potassiques
- 5.5. Principes des fertilisations phosphatées et potassiques

6. Schéma général de raisonnement de la fertilisation

Bibliographie

LA FERTILISATION MINÉRALE ET ORGANIQUE

Ce chapitre définit d'abord des notions générales concernant la fertilité, la fertilisation et les matières fertilisantes. Il présente ensuite les notions principales et les principes de base se rapportant aux amendements minéraux, aux amendements organiques, aux engrais azotés et à la fertilisation azotée, aux engrais et fertilisations phosphatés et potassiques. Il est fait appel à des notions exposées ailleurs dans cet ouvrage, en particulier dans le chapitre 5 et dans le chapitre 11. Ce texte ne constitue en aucune manière un cours de matières fertilisantes et de leur utilisation, il se veut seulement une base à leur connaissance.

1. NOTIONS GÉNÉRALES

1.1. Notion de fertilité

La fertilité d'un sol est sa capacité à produire des fruits c'est-à-dire à fournir des récoltes ayant un rendement élevé et de bonne qualité. Cette capacité repose sur un ensemble de propriétés du sol lui-même, telles la texture, la structure, la profondeur, la réaction du sol, sa teneur en éléments nutritifs, en humus, ses propriétés de sorption et ses teneurs éventuelles en éléments toxiques.

1.2. La fertilisation

La fertilisation est un ensemble de pratiques culturales coordonnées ayant pour objectif d'assurer aux plantes cultivées une alimentation correcte dans l'ensemble des éléments nutritifs. Par l'apport de matières fertilisantes (engrais et amendements), elle a pour buts :

- de créer, améliorer ou maintenir les caractéristiques biologiques et physico-chimiques du sol aptes à optimiser l'absorption par les plantes des éléments nécessaires à leur croissance et au rendement ;
- d'assurer la complémentarité des fournitures en provenance du sol.

1.3. Les matières fertilisantes

Les matières fertilisantes sont habituellement regroupées en deux catégories : les amendements et les engrais.

Les **amendements** sont des substances destinées à améliorer l'ensemble des propriétés des sols : propriétés physiques, chimiques et biologiques. Parmi les amendements, on distingue d'une part les matières minérales, d'autre part les matières organiques.

Les **engrais** sont des substances destinées à fournir aux plantes, en général par l'intermédiaire du sol, un ou plusieurs éléments destinés à compléter les fournitures en provenance du sol lui-même. Parmi les engrais, on distingue les engrais minéraux auxquels il convient d'ajouter des engrais organiques dits de synthèse.

La distinction entre amendements et engrais n'est pas parfaitement nette. Certains amendements, destinés dans un premier temps à l'amélioration des propriétés du sol, contiennent des éléments utilisables par la plante et qui participeront à sa nutrition.

2. LES AMENDEMENTS MINÉRAUX

Parmi les amendements minéraux, on trouve des matières qui ont pour effet essentiel de modifier la texture : ce sont par exemple le sable, destiné à alléger la texture d'un sol trop argileux, ou la marne argileuse, destinée à enrichir en fraction fine colloïdale les sols sableux trop légers. L'usage de ces amendements minéraux texturaux est en général réservé à des surfaces limitées, compte tenu qu'ils doivent être apportés en masses importantes à l'unité de surface cultivée.

Un autre groupe d'amendements minéraux, les amendements calcaires, a pour rôle d'améliorer les propriétés physico-chimiques du sol, en particulier l'état ionique de la solution du sol et du complexe argilo-humique. Il provoque comme modification principale l'augmentation du pH ainsi que celle des teneurs en calcium et en magnésium des sols.

2.1. Principaux effets des amendements minéraux

2.1.1. Amélioration des propriétés physiques des sols

- Le calcium rend les sols plus meubles et plus stables ; il favorise la porosité, donc l'économie en eau et l'aération ; il facilite le travail du sol et sa colonisation par les racines.
- Les ions Ca^{++} et Mg^{++} se fixent sur les colloïdes chargés négativement et provoquent la floculation.
- Le calcium favorise l'humification.
- Le calcium contribue à la formation du complexe argilo-humique.

2.1.2. Amélioration des propriétés chimiques des sols

- Le calcium et le magnésium régularisent le pH et favorisent les échanges d'ions nécessaires à la plante.
- Ca^{++} maintient le pH du sol dans des limites favorables à l'activité biologique, à la vie et à la croissance de la plante, à l'assimilabilité des ions nutritifs. En effet, les éléments nutritifs sont difficilement absorbables, voire inassimilables pour certains pH. Par exemple :

– en dessous de pH 5 : P, K, N, Ca, Mg, S, Mo sont difficilement absorbés ; par contre, certains éléments toxiques sont très assimilables à pH faible : l'aluminium contenu dans les minéraux silicatés, le manganèse, le cuivre...

– au-dessus de pH 7 : P cristallise ; Fe, Mn et Bo sont bloqués.

Le pH idéal pour la production végétale est donc, en moyenne, compris entre 6 et 7. Mais les possibilités de production sur des sols ayant d'autres pH sont bien réelles et il est parfois vain, voire néfaste de vouloir modifier ceux-ci (figure 16.1).

- Le calcium peut être échangé contre d'autres cations en particulier (K^+ , NH_4^+), avec remise en solution du Ca et perte possible (action décalcifiante de certains engrais souvent accompagnée d'une acidification du sol).
- Le calcium permet la fixation réversible du phosphore. Les ions $H_2PO_4^-$ et HPO_4^{2-} sont retenus sur le complexe par l'intermédiaire du calcium fixe sur les particules du sol, puis rendus disponibles facilement pour les plantes.
- L'excès de calcium insolubilise le phosphore et le rend peu disponible pour la plante.

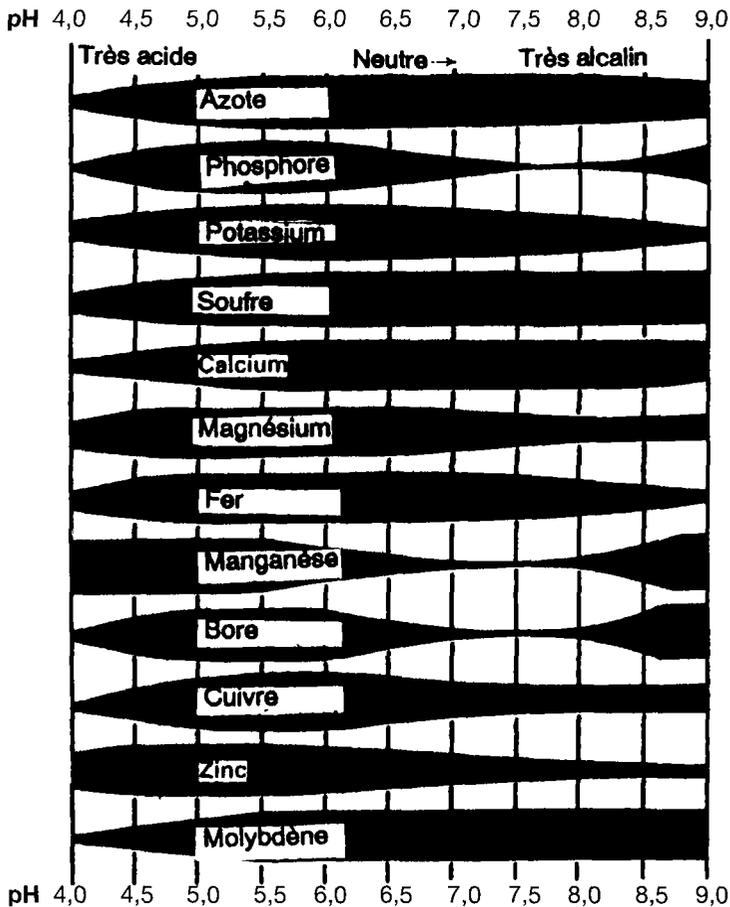


Figure 16.1. Influence des pH sur la disponibilité des éléments nutritifs dans des sols contenant de la matière organique, les zones larges des surfaces noires indiquent une disponibilité élevée.

Source : Mengel and Kirkby (1987)

2.1.3. Effets sur les propriétés biologiques

Le calcium et le magnésium rendent le milieu favorable aux micro-organismes du sol, agents de la décomposition des matières organiques, de l'humification, de la minéralisation, de la fixation symbiotique, etc.

Si le pH est nettement acide, les bactéries sont absentes tandis que se développent les champignons peu actifs dans l'humification, avec pour résultat une accumulation de la matière organique non décomposée. De même certains champignons parasites peuvent se développer (pied noir de la betterave, hernie des crucifères...).

D'autre part, si le milieu est asphyxiant, du fait de la mauvaise structure du sol par exemple, les bactéries anaérobies se développent, avec pour résultats la formation de gleys et l'apparition d'oxydes toxiques pour les plantes, ainsi qu'une tendance accélérée vers l'acidification.

Les plantes supérieures sont sensibles à l'acidité des sols et présentent une croissance optimale dans certaines zones de pH.

Le tableau 16.1 présente les zones de pH optimales pour quelques plantes cultivées.

Tableau 16.1. Limites de pH de différentes cultures.

Zones de pH	Cultures
3,5 - 8,0	<i>Hevea brasiliensis</i>
4,0 - 5,5	<i>Thea sinensis</i>
4,5 - 7,0	<i>Coffea</i> sp
4,8 - 6,5	<i>Solanum tuberosum</i>
5,0 - 6,0	<i>Gossypium hirsutum</i>
5,0 - 6,5	<i>Oryza sativa</i> , <i>Sorghum vulgare</i> v. <i>technicum</i> , <i>Ananas sativa</i>
5,0 - 7,0	<i>Secale cereale</i> , <i>Linum usitatissimum</i>
5,0 - 7,5	<i>Avena sativa</i>
5,5 - 7,0	<i>Fagopyrum esculentum</i> , <i>Brassica napobrassica</i> , <i>B. rapa</i>
5,5 - 7,5	<i>Zea mays</i> , <i>Nicotiana tabacum</i>
6,0 - 7,5	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Brassica napus</i> , <i>Helianthus annuus</i> , <i>Musa sapientium</i> , <i>Cocos nucifera</i>
6,0 - 8,0	<i>Saccharum officinarum</i> , <i>Olea europea</i>
6,5 - 8,0	<i>Hordeum sativum</i> , <i>Beta vulgaris</i>
	(Fabacées)
4,5 - 6,5	<i>Lespedeza japonica</i>
5,0 - 6,0	<i>Lupinus hirsutus</i> , <i>Lupinus luteus</i>
5,0 - 6,5	<i>Vigna sinensis</i> , <i>Medicago denticulata</i>
5,2 - 7,0	<i>Vicia villosa</i>
5,3 - 6,6	<i>Arachis hypogea</i>
5,4 - 6,5	<i>Ornithopus sativus</i>
5,5 - 6,5	<i>Lespedeza striata</i>
5,5 - 7,0	<i>T. incarnatum</i> , <i>T. repens</i> , <i>Lupinus albus</i>
5,5 - 7,5	<i>Trifolium hybridum</i>
6,0 - 7,0	<i>Glycine maxima</i> (soja)
6,0 - 7,5	<i>T. pratense</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>T. alexandrinum</i>
6,2 - 7,8	<i>Medicago sativa</i>
6,5 - 7,5	<i>Melilotus alba</i> , <i>Melilotus officinalis</i>

2.2. Appauvrissement du sol en calcium et acidification

Ces deux termes sont souvent confondus, bien qu'ils n'aient pas nécessairement la même signification.

L'acidification est le résultat du remplacement des cations minéraux par des ions H^+ sur le complexe absorbant du sol.

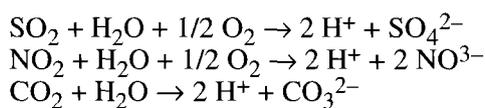
La décalcification est la perte d'ions Ca^{++} par le complexe, ions qui peuvent être remplacés par :

- des ions H^+ , avec modification de pH, acidification ;
- d'autres ions métalliques sans modification de pH.

En fait, les ions Ca^{++} étant en quantité relativement élevée, le plus souvent, la décalcification se traduit par une acidification, sauf s'il y a des réserves de Ca^{++} dans le sol.

Cette acidification est due à de nombreux facteurs dont le climat, principalement les précipitations ; l'eau de pluie contient, comme l'atmosphère, de faibles quantités des gaz carbonique, sulfureux et nitreux.

Cette acidification se déroule suivant une des réactions suivantes :



L'acidification est due aussi à la matière organique des sols et à sa décomposition. Ainsi, la minéralisation de l'azote, et surtout la nitrification, intervient d'une manière très active dans ce processus d'acidification.

Des pertes de calcium et de magnésium sont dues au lessivage des carbonates provoqués par le CO_2 et les acides organiques faibles excrétés par les plantes ou la matière organique du sol. Les pertes par lessivage des carbonates diffèrent suivant les types de sols et le climat.

Cumulées avec l'acidification, ces pertes peuvent s'élever, en région à drainage important, à environ :

- 200 - 300 kg CaO/(ha·an) en sols acides ;
- 300 - 400 kg CaO/(ha·an) en sols neutres, avec modification de pH ;
- 600 kg CaO/(ha·an) en sols calcaires, sans modification de pH.

Dans un sol cultivé, les pertes doivent aussi tenir compte des exportations par les récoltes ; celles-ci varient en fonction de l'espèce cultivée, des rendements exportés et de la richesse des sols.

Pour une céréale, les exportations par les grains et les pailles se situent à environ 50 kg de CaO par ha et par an pour un niveau de rendement de 5 tonnes de grain par ha ; elles peuvent atteindre 100 kg de CaO pour une betterave sucrière et jusque 300 kg par ha et par an pour une luzernière exploitée intensivement.

Enfin, certains engrais minéraux (en particulier les engrais ammoniacaux) ont une action décalcifiante.

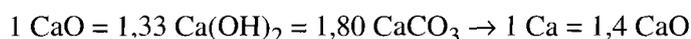
2.3. Les matières utilisables

De nombreux produits sont utilisables pour remédier à la décalcification des sols ou pour entretenir leur niveau en calcium.

2.3.1. Expression de la valeur des amendements

La valeur des amendements calcaires ou magnésiens dépend de leur teneur en CaO et/ou en MgO, de leur valeur neutralisante, de leur solubilité carbonique et de leur finesse de mouture.

On passe à la teneur en CaO par les relations suivantes :



La législation définit la valeur neutralisante comme le nombre indiquant la quantité, exprimée en ml, de HCl 0,357 N qui est neutralisée par 1 g de produit. L'oxyde de calcium pur (CaO) a ainsi une valeur de 100, celle des autres produits purs découle de leurs poids moléculaires respectifs (CaCO₃ pur : 56 ; Ca(OH)₂ pur : 75,7 ; MgO pur : 140).

La rapidité d'action dépendra de la solubilité carbonique (celle de CaO est plus élevée que celle de Ca(OH)₂, elle-même plus élevée que celle de CaCO₃) et de la finesse de mouture. Les normes de moutures seront donc plus sévères pour les carbonates.

2.3.2. Description des amendements

Chimiquement on peut classer ces produits en trois grandes catégories : les chaux vives (CaO et MgO), les chaux hydratées (Ca(OH)₂, Mg(OH)₂) et les carbonates ou produits crus (CaCO₃ et MgCO₃) ; il convient d'y ajouter des résidus industriels composés de ces différentes formes en proportion plus ou moins variable (écumes de sucrerie ou de papeterie, les cendrées de chaux...).

- Chaux vive (CaO) et chaux éteinte (Ca(OH)₂). Il s'agit essentiellement de chaux vive : plus de 80 % de CaO ; de chaux éteinte : de 50 à 70 % de CaO ; de cendres de chaux ; de chaux magnésienne (dolomies) : au moins 10 % de MgO.
- Calcaires (CaCO₃). Il s'agit essentiellement des calcaires broyés (58 % de CaO), des craies (environ 50 % CaO), des dolomies (au moins 17 % MgO), des marnes (minimum 25 % CaO), des dépôts marins (le maërl (40 % CaO + 4 % de MgO) et le trez, coquillages broyés).
- Résidus d'industrie. On trouvera essentiellement : écumes de sucreries (environ 40 % CaO) ; laitier de hauts fourneaux.
- Certains engrais minéraux jouent aussi un rôle d'amendement : les scories Thomas (environ 50 % CaO), les phosphates naturels, la cyanamide de chaux, le nitrate de chaux.

3. LES AMENDEMENTS ORGANIQUES

La matière organique est un constituant normal des sols où elle subit une série de transformations qui la font se décomposer, se transformer en humus, puis se minéraliser, sous l'action des micro-organismes et sous l'influence du milieu. L'apport

ou la restitution de matières organiques au sol constituent à la fois un “amendement” pour le sol et un apport alimentaire pour la plante.

3.1. Rôles de la matière organique dans la fertilité du sol

3.1.1. Action sur les propriétés physiques du sol

- **Structuration du sol.** L’humus permet d’obtenir la structure grumeleuse dans les sols légers aussi bien que dans les sols lourds, en raison des liaisons entre les grandes particules d’humus, les particules minérales, les matières adhésives produites par les micro-organismes du sol, les humates ou sels d’acides humiques ayant un effet stabilisant.

- **Maintien de la stabilité structurale.** La stabilité structurale est l’aptitude du sol à résister à la dégradation de leurs propriétés structurales lorsqu’agissent les agents destructeurs de cette structure ; ces agents destructeurs sont l’eau, le gel, certains travaux du sol, la compaction, etc. La structure obtenue à un moment donné a une plus grande stabilité lorsque le sol contient de la matière organique (fraîche ou humifiée) ; à cet égard, les différents types de matière organique utilisés ont des actions différentes :

- engrais vert = action nette mais de courte durée ;
- paille = effet plus prolongé ;
- fumier = action durable ;
- prairie = effet rapide et durable.

- **Action sur l’économie en eau.** L’humus améliore la capacité de rétention de l’eau dans les sols.

- **Amélioration de l’aération par la structuration du sol.**

- **Augmentation de la température du sol,** par un meilleur drainage et par la coloration foncée de la matière organique en cours d’humification.

3.1.2. Action sur les propriétés chimiques du sol

- **Augmentation de la capacité d’échange des sols.** La capacité d’échange de l’humus est plus élevée que celle de l’argile : il peut stocker en surface des ions nutritifs minéraux.

- **Contribution à la nutrition des plantes** par :

- la décomposition très rapide des matières organiques fraîches peu lignifiées ;
- la minéralisation lente de l’humus stable.

- **Maintien dans le sol d’un pH légèrement acide** favorable à l’assimilation des éléments minéraux.

- **Libération, par oxydation de l’humus, de gaz carbonique** qui accroît la solubilité de certains éléments nutritifs dans le sol et facilite leur utilisation par la plante, et qui est recyclé pour la photosynthèse.

- **Formation de complexes phospho-humiques** : du phosphore peut ainsi être maintenu sous forme assimilable malgré la présence de calcaire libre ou de fer libre.

- **Diminution de la rétrogradation du potassium.**

- **Amélioration de la pénétration des éléments fertilisants minéraux** à travers la membrane cellulaire des radicelles, d’où une meilleure utilisation des engrais minéraux par exemple.

3.1.3. Action sur les propriétés biologiques

La présence de matière organique jeune dans le sol est déterminante de la vie de la faune et de la flore des sols ; l'humus stable est moins favorable à leur prolifération.

De plus, l'humus libère des agents actifs de différents types, des sortes de substances de croissance, des inhibiteurs de croissance, des substances améliorant la résistance des plantes.

Au total donc, l'humus est un des agents de la capacité de production des sols : il améliore les conditions de vie pour la plante et lui permet de produire davantage.

3.2. Évolution de la matière organique et son renouvellement

3.2.1. Évolution de la matière organique dans le sol

Celle-ci peut se schématiser par les trois étapes suivantes :

- la décomposition des matières organiques jeunes,
- l'humification,
- la minéralisation.

Ces différentes étapes sont étudiées par ailleurs de manière approfondie (chapitre 5). On se limite ici à quelques mots de rappel.

- Décomposition de la matière organique jeune en sucres, amidon, cellulose, lignine, protéines et autres composés, y compris des matières minérales.
- Humification : phase de synthèse résultant de l'action d'agents physiques et biologiques qui provoquent l'apparition de types d'humus différents (voir 3.1).
- Minéralisation : phase de décomposition lente, progressive, continue sous l'action des micro-organismes.

La proportion du stock total d'humus minéralisé, donc détruit, au cours d'une année est donné par un **coefficient de minéralisation** parfois désigné par K_2 . Ce coefficient K_2 est fonction essentiellement du climat et du type de sol. Il varie de 1 à 2 % dans les sols normaux des régions tempérées, mais peut être beaucoup plus élevé dans certaines conditions de températures et d'humidité élevées au niveau du sol.

3.2.2. Rendement en humus des matières organiques enfouies

La quantité d'humus fournie varie suivant le type de matières organiques enfouies. A cet égard, le rapport C/N est une caractéristique importante de la matière organique. Un humus stable a un rapport C/N d'environ 10 à 15. Les matières organiques animales (muscle, graisse, sang...) ne contiennent pas de lignine, donc ne produisent pas d'humus.

Les matières à C/N faibles produisent peu d'humus, mais leur décomposition et la libération de l'azote qu'elles contiennent sont rapides.

Les matières à C/N fort, compris entre 15 et 30 par exemple, permettent une bonne humification, les micro-organismes trouvent suffisamment d'azote dans les matières organiques enfouies.

Les matières à C/N très élevé, supérieur à 30, sont capables de donner de très fortes

quantités d'humus, à condition que les micro-organismes puissent trouver ailleurs un complément d'azote minéral (pré-existant dans le sol ou apporté par une fumure minérale).

Le **coefficient iso-humique** K_1 définit la proportion d'humus relativement au poids sec de la matière organique.

Les valeurs indicatives du C/N, de la matière sèche et du K_1 de quelques matières organiques sont données dans le tableau 16.2.

Tableau 16.2. Valeurs indicatives de quelques caractéristiques de matières organiques utilisées en agriculture

Matière organique	C/N	Matière sèche	K_1	Quantité d'humus
Pailles et chaumes de céréales sans engrais azoté	80-100	90 %	0,11	100 kg/t
avec engrais azoté			0,22	200 kg/t
Luzeerne (2 à 3 ans)	10	24 %	0,25	
Engrais vert jeune		15 %	0,10	15 kg/t
Prairie (vieille)		22 %		20 kg/t
Fumier bien décomposé	20-25	20 %	0,50	100 kg/t
Fumier pailleux	30	25 %	0,30	75 kg/t

3.3. Les amendements humifères ou les sources de matières organiques restituables au sol

Dans un sol cultivé, entre 300 et 1 000 kg d'humus sont détruits chaque année par la minéralisation. Simultanément, la matière organique jeune disparaît du fait de prélèvements par les plantes ou de formation d'humus stable.

Afin de maintenir le "statut" organique et humique du sol, l'agriculteur dispose essentiellement des ressources suivantes :

- les effluents d'élevage : les fumiers, purins et lisiers ;
- les résidus de cultures, c'est-à-dire pailles et résidus non pailleux ;
- les engrais verts ;
- les prairies ;
- les composts ;
- de nombreux résidus de l'activité industrielle ou humaine : les gadoues de ville et les boues résiduaires de stations d'épuration des eaux.

3.3.1. Le fumier de ferme

• **Définition et composition.** Le fumier est constitué par un mélange de litière et de déjections animales ayant subi des fermentations plus ou moins poussées en étable et en tas. La composition varie dans de très larges limites suivant :

- la nature et la proportion des matières premières en présence (litières, excréments) ;
- la façon dont les fermentations ont été menées ;
- les soins d'entretien apportés de manière à éviter les pertes.

Composition des excréments. La composition des excréments varie suivant :

- l'espèce animale,
- l'âge et la production des animaux,
- le régime alimentaire de ceux-ci.

Tableau 16.3. Composition des excréments.

Espèces	Excréments	MS en %	N en % de la matière fraîche	P ₂ O ₅	K ₂ O
Cheval	solide	30	5	3	4
	liquide	10	15	0	10
Bovin	solide	1	7	4	22
	liquide	8	9	0	12
Mouton	solide	44	8	4	5
	liquide	13	12	4	12
Porc	solide	23	4	3	3
	liquide	4	5	1	6
Volaille		25	14	11	5

Le régime alimentaire des animaux peut avoir une influence profonde :

- 40 à 50 % de la matière organique et de l'azote ingérés se retrouvent dans les excréments ;
- 60 à 80 % du P₂O₅ et du K₂O s'y retrouvent aussi ;
- si les aliments contiennent une forte proportion de matières non digestibles (protéines peu digestibles, par exemple), celles-ci se retrouvent dans les excréments ;
- si les aliments ont une déficience en un quelconque des éléments minéraux, le fumier qui en résultera aura la même déficience et ne pourra donc servir à améliorer l'état de fertilité du sol à ce point de vue.

Composition du fumier de bovins. En moyenne :

- 1 tonne de fumier frais donne 100 kg d'humus ;
- 10 à 20 % de l'azote sont sous forme rapidement assimilable par la plante.

• **Utilisation du fumier.** Les apports d'amendements humigènes devraient se faire régulièrement, idéalement tous les ans. Dans la pratique, ils sont effectués tous les trois à six ans. En général, l'apport de fumier est réservé aux terres destinées aux cultures sarclées : betteraves, pomme de terre, maïs, crucifères, tournesol, plutôt qu'aux céréales.

Le plus souvent, les apports de fumier sont de l'ordre d'au moins 10 t/ha (quantité minimale apte à être épandue de manière régulière) à 60 t/ha (quantité maximale pouvant être réellement utilisée par

les cultures sans pertes diverses). Il est recommandé d'incorporer au sol de suite après l'épandage de manière à éviter les pertes (volatilisation de NH₃, décomposi-

Tableau 16.4. Composition moyenne du fumier de bovins contenant de 20 à 25 % de matière sèche.

Éléments	Teneurs par tonne de matière fraîche
Azote	4,0 kg
P ₂ O ₅	2,5 kg
K ₂ O	5,5 kg
CaO	5,0 kg
MgO	2,0 kg
S	0,5 kg
Mn	40 g
Bo	4 g
Cu	2 g

tion à l'air libre avec pertes de CO_2 au détriment de la formation d'humus). Il faut incorporer le fumier au sol plutôt que l'enfouir profondément ; en anaérobie, le fumier ne se décompose pas, ne se minéralise pas en aliments utiles à la plante et constitue une sorte de "discontinuité" dans l'horizon exploré par les racines, avec des risques d'intoxication et d'asphyxie pour la plante.

3.3.2. Le purin

On appelle "purin" l'ensemble des liquides s'écoulant des litières ou des fumières. C'est un produit très fermentescible, qui doit être rapidement mis à l'abri et conservé dans une fosse étanche, à l'abri de l'air, sous peine de voir se perdre une partie de l'azote qu'il contient (urée \rightarrow aérobie \rightarrow NH_3 qui se volatilise).

Sa composition est très variable ; en moyenne, 1 m^3 contient 1,5 kg à 2,5 kg d'azote ; 0,25 à 0,50 kg de P_2O_5 ; 4 à 6 kg de K_2O ; un peu de matière organique en suspension et des hormones qui exerceraient une action stimulante sur la croissance racinaire.

La pauvreté en phosphore peut être compensée par l'addition de superphosphate en étable ou à la fosse, qui permet en outre de fixer l'ammoniac NH_3 .

Le purin est plus un "engrais" qu'un amendement humigène (pas de matière organique apte à donner de l'humus) ; il est essentiellement utilisé :

- en application sur prairie ;
- en mélange à l'eau d'irrigation de certaines cultures (1 part de purin pour 10 à 20 parts d'eau) ;
- en application sur cultures, avec des enfouisseurs (sinon pertes par volatilisation).

3.3.3. Le lisier

On appelle "lisier" le mélange de déjections liquides et solides et d'eau, avec un minimum de litière (stabulation sans litière).

Un bovin adulte produit 1,3 à 1,8 m^3 de lisier par mois.

La composition des lisiers est variable et est approximativement la suivante :

- bovins : MS = 9 % ; 3 kg de N, 2 kg de P_2O_5 et 5 kg de K_2O par tonne de lisier frais ;
- porcs : MS = 11 % ; 6 kg de N, 4 kg de P_2O_5 et 6 kg de K_2O par tonne de lisier frais.

L'utilisation du lisier est très semblable à celle du purin ; son application nécessite des épandeurs de grandes largeurs (10-20 m). Il y a des problèmes de surproduction de lisier en certaines régions, avec difficultés d'évacuation (concentration de l'élevage industriel).

3.3.4. Les résidus de récolte

Ce sont les déchets organiques laissés sur le sol après l'enlèvement d'une récolte (feuilles, tiges, racines, etc.). On en distingue deux types : les résidus pailleux et les non pailleux, dont les valeurs indicatives sont données dans le tableau 16.5.

Certaines cultures laissent donc des résidus capables de compenser en moyenne les pertes d'humus consécutives à la minéralisation (voir 3.2).

Tableau 16.5. Valeurs des résidus de récolte.

Résidus	MS en kg/ha	Humus formé en kg/ha/an
Pailleux* :		
Blé-chaumes	3 - 4	450 à 600
Blé-paille	4 - 6	600 à 900
Orge-chaumes	2 - 3	300 à 450
Mais-tiges	8 - 10	1 200 à 1 500
Colza-tiges	≈ 8	≈ 1 500
Non pailleux :		
Verts de betteraves	4 - 6	600 à 800
Fanes de pommes de terre	1	moins de 100
Crucifère enfouie jeune	3	100
Luzerne deux ans	8 - 10	800 à 1 000
Prairie temporaire trois ans	15 à 18	750 à 900
Vieille prairie (+ de 10 ans)		10 à 20 t

* L'application d'azote minéral peut faire varier ces valeurs.

Les résidus pailleux permettent, s'ils ne sont pas utilisés comme alimentation animale ou litière (fumier), de restituer au sol de grandes quantités d'humus à conditions de réduire leur C/N par apport d'un peu d'azote, afin de :

- éviter leur effet dépressif sur la culture suivante par mobilisation de l'azote pour l'humification des pailles ;
- augmenter la quantité totale d'humus formé.

A cet effet, on réalise les opérations suivantes :

- hacher les pailles ;
- épandre 6 à 12 kg d'azote par tonne de paille (engrais liquide ou éventuellement par apport de lisier ou purin par exemple) ;
- incorporer le tout au sol.

3.3.5. Les engrais verts

On appelle "engrais verts" des cultures de plantes à croissance rapide destinées à être enfouies pour améliorer les propriétés physiques et chimiques du sol et l'enrichir en humus. On leur reconnaît plusieurs rôles :

- amélioration de la structure du sol par leur enracinement et protection de cette structure contre la dépréciation due aux eaux de précipitations ;
- contribution à la maturation des plantes :
 - par diminution du lessivage des éléments nutritifs solubles (azote nitrique par exemple) ;
 - par libération de matières minérales par décomposition ;
 - par remontée et restitution dans la zone superficielle de K_2O et P_2O_5 puisés dans les couches profondes ;
- éventuellement, en cas de besoin, production fourragère de secours.

En fait, ces cultures sont de très faibles productrices d'humus, mais la matière organique fraîche produite est très efficace pour l'amélioration de la fertilité chimique du sol et pour l'accroissement de son activité microbiologique.

Une culture d'engrais vert évapotranspire environ 150 à 200 mm d'eau de plus qu'un sol nu en conditions moyennes. Dans certaines régions, la culture suivante peut être gênée dans son développement par manque d'eau. Il y a donc lieu d'être prudent dans l'installation de ces cultures là où l'eau peut être un facteur limitant des rendements.

3.3.6. La prairie

Il est difficile d'évaluer la quantité d'humus produite par une prairie. Pour une prairie temporaire (3 ans), cette quantité est de 750 à 900 kg ; pour des prairies établies depuis plus longtemps, la valeur humus est d'au moins 1 000 kg par hectare, mais peut être beaucoup plus élevée (2 500 kg par hectare).

La prairie peut être simplement labourée ; il faut alors éviter le "placage" de l'herbe au fond de la raie.

3.3.7. Les composts

Le compostage est le traitement de nombreuses matières végétales ou animales en vue de faire démarrer en milieu normalement anaérobie une fermentation aérobie en atmosphère confinée dont l'effet sera la prolifération de micro-organismes avec réorganisation de matières minérales dont l'azote nitrique et ammoniacal.

- De nombreuses matières peuvent être compostées :
 - des déchets végétaux : fumiers, pailles, résidus de récoltes, foin, broussailles ;
 - des déchets d'industries : résidus de scieries, écorces, marcs, pulpes diverses, ... ;
 - des résidus urbains, gadoues de ville, ordures ménagères triées, ... ;
 - des résidus d'origine animale, riches en matières minérales qui peuvent être ajoutés à des matières végétales riches en carbone.
- Le compostage se fait en deux phases :
 - une phase d'imprégnation, d'imbibition par l'eau, avec un tassement ; les conditions sont aérobies ;
 - une phase de fermentation aérobie, ou compostage proprement dit, réalisée par l'ouverture du tas à composter, parfois broyage des matières et éventuellement addition de certaines substances activatrices (minéraux, calcium, phosphore, cultures de bactéries, ...) et parfois d'eau pour éviter un dessèchement trop important.
- Les conditions nécessaires à la réussite d'un compost sont les conditions favorables à une bonne humification ; ce sont :
 - la présence de matières carbonées et azotées : la décomposition est optimale pour des C/N de 30 à 50 ;
 - l'eau qui doit être présente pendant tout le compostage mais jamais en excès afin d'éviter l'anaérobie ;
 - l'air dont la présence doit maintenir l'aérobie, mais l'atmosphère doit rester "confinée" ;
 - des ferments qui peuvent être apportés par de la terre, par un ancien compost, par du fumier ou par des préparations commerciales d'activateurs microbiens ;
 - une base faible afin de favoriser la formation d'acides humiques flocculés à grosses molécules et de maintenir un pH optimum pour les bactéries ; on utilise généralement des carbonates (calcaires, dolomie, etc.) ;
 - de la terre pour provoquer une formation de complexe argilo-humique et éventuellement d'apporter des ferments bactériens nécessaires ;
 - un abri contre le soleil, les pluies excessives et les variations brutales de température ; cet abri peut être une couverture de paille, de déchets végétaux, de terre ou une toiture.

Tableau 16.6. Composition de quelques composts.

Compost	C/N	N % de la matière sèche	P	K
Broussailles	18	1,5	0,46	0,89
Ménager + jardin	17	0,38	0,7	1,5
Lemaire-Boucher (fumier)	14	1,34	1,5	2,3
Compost L.B	12	2,57	1,6	4,6
Fumier	15	1,31	1,1	1,5

4. LA FERTILISATION AZOTÉE

4.1. Rôles agronomiques de l'azote

L'élément azote est le facteur principal de la croissance des plantes et du rendement des cultures. Il favorise la croissance végétative, accentue la coloration verte liée à l'abondance de la chlorophylle, augmente la densité foliaire des couverts végétaux. Il tend à prolonger la durée du fonctionnement des organes verts, à retarder la sénescence et la maturation ; il contribue souvent à un affaiblissement des résistances mécaniques de la plante (verse des céréales) et à leur conférer une plus grande sensibilité à certaines maladies cryptogamiques.

4.2. Comportement de l'azote dans les sols

Dans les sols, l'azote se trouve présent sous trois formes principales : les formes organique, ammoniacale et nitrique.

- **L'azote organique, forme de réserve azotée du sol.** La matière organique des sols, présente le plus souvent pour environ 1 à 4 % de la masse du sol sec (environ 4 000 tonnes de terre par hectare sur une profondeur de 30 cm) contient en moyenne près de 5 % d'azote. Ceci correspond à environ 2 000 à 8 000 kg d'azote par hectare de sol agricole, azote présent sous forme organique non utilisable directement par la plante cultivée mais qui, par minéralisation, se transformera en formes minérales ammoniacale et nitrique. Le rythme de ces minéralisations varie suivant la nature de la matière organique et de l'humus présent dans le sol, suivant le climat (température et humidité du sol), suivant les conditions physico-chimiques qui influencent la vie microbienne elle-même responsable de la minéralisation. En moyenne, on peut compter des rythmes de minéralisation de l'ordre de 1 à 10 % de la masse totale de la matière organique dosée dans le sol, donc des libérations annuelles de l'ordre de 20 à 800 kg d'azote minéral par ha et par an, le plus souvent de 40 à 240 kg N.

- **L'azote ammoniacal.** Il s'agit d'une forme minérale, souvent transitoire, soluble dans l'eau, utilisable par la plante et bien retenue par le pouvoir absorbant du sol. Provenant de la minéralisation de la matière organique ou d'un apport d'engrais organique ou ammoniacal, l'ion NH_4^+ est transformé rapidement en azote nitrique NO_3^- . Les teneurs en azote ammoniacal dans le sol sont souvent assez faibles sauf dans les

couches profondes peu aérées ou dans les sols froids lorsque l'activité microbienne est ralentie ou inhibée.

- **L'azote nitrique.** Il s'agit de la forme minérale la plus oxydée ; très soluble dans l'eau, elle est facilement absorbée par la plante et mal retenue par le complexe absorbant du sol, donc mobile avec l'eau du sol.

L'azote nitrique va ainsi pouvoir subir un lessivage, un entraînement en profondeur, dans les périodes de drainage des eaux ; c'est surtout le cas en période hivernale avec forte pluviométrie et faible évapotranspiration. A l'opposé, en périodes sèches, l'azote nitrique est susceptible de remonter par capillarité jusqu'à la surface ou dans les couches superficielles du sol.

4.3. Comportement de l'azote en relation avec la nutrition des plantes

La plante absorbe préférentiellement l'ion NO_3^- , et ce de manière mal contrôlée. Si l'ion NO_3^- est présent en grande quantité dans la solution du sol, l'absorption par la plante peut être excessive par rapport à ses besoins réels, avec les conséquences négatives citées plus haut (fragilité des tissus, retard de végétation, ...). En cas d'absorption très excessive, il peut même s'avérer que les processus de réduction vers les formes hydroxylamine et acides aminés ne puissent se réaliser et que des formes oxydées – nitrates ou nitrites – s'accumulent dans la plante avec des risques d'intoxication pour le consommateur animal ou humain.

4.4. Complexité de la fertilisation azotée

Ces différents éléments rendent évidente la complexité de la fertilisation azotée. Si les besoins de la plante peuvent être connus, ce qui n'est pas toujours simple, il faut alors pouvoir estimer les quantités et le rythme de libération d'azote minéral à partir de la matière organique, afin de pouvoir déduire les quantités qui devront être apportées par les engrais minéraux et le calendrier de ces apports.

En matière d'alimentation azotée, le sol ne joue pas un rôle "régulateur" aussi marqué que celui qu'il joue pour la plupart des autres éléments. Ceci signifie que tout manque d'azote minéral dans le sol lors d'une période de besoins manifestés par la plante va se traduire par une perte de croissance et généralement de potentiel de rendement. A l'inverse, toute présence excessive a pour conséquences une absorption trop importante par la plante, avec des effets néfastes sur le rendement ensuite, un accroissement des risques de perte de l'élément, soit par lessivage (sous forme de NO_3) soit par volatilisation vers l'atmosphère (sous forme de NH_3 ou NO_2).

La détermination correcte des besoins en fertilisants passe donc par plusieurs étapes.

- **Évaluation des besoins totaux en azote.** Les besoins en azote des cultures seront fonction de leur potentiel de rendement : il est donc important d'en avoir une idée relativement précise de manière à ne pas surfertiliser les cultures à faible potentiel (par exemple des cultures risquant de souffrir de manque d'eau) ou à ne pas sous-fertiliser les cultures à haut potentiel capable de s'exprimer uniquement en présence d'une alimentation azotée suffisante.

Par exemple, les besoins totaux d'une céréale ayant un rendement de 4 t/ha sont de l'ordre de 120 kg N, alors que pour un rendement de 9 t ils sont d'environ 250 kg N.

• **Évaluation des fournitures par le sol.** Le sol peut fournir :

- les restes de fumure azotée non utilisés par la culture précédente ;
- l'azote provenant de la décomposition des matières organiques fraîches (résidus de culture de type paille, fanes de légumineuses, fumiers, composts, ...)
- l'azote provenant de la minéralisation des matières organiques humifiées.

• **Évaluation des possibilités de récupération de l'azote par le système racinaire.** L'azote minéral présent dans le sol peut être distribué à différentes profondeurs, en particulier du fait du lessivage. Il pourra être récupéré par la plante en fonction de la croissance en profondeur du système racinaire.

• **La fumure azotée minérale.** Elle est déterminée, pour chaque phase du cycle de développement de la culture, par comparaison entre les besoins, d'une part, et les disponibilités accessibles, d'autre part. Sur le plan pratique la fumure azotée sera ainsi souvent apportée en différentes doses, ou fractions, appliquées au cours des étapes successives de la croissance d'une culture.

4.5. Les engrais azotés

L'ensemble des engrais minéraux azotés est préparé à partir de deux produits de base, synthétisés en usine : l'ammoniac et l'acide nitrique.

La synthèse de l'ammoniac consiste à mettre en présence et forcer à réagir l'azote (N_2) de l'air et l'hydrogène (H_2), originaire de H_2O et de CH_4 ou de matières semblables (hydrocarbures). L'opération de synthèse doit être précédée d'une phase de préparation des deux gaz, N_2 et H_2 , consommatrice d'énergie fossile (hydrocarbures). La synthèse elle-même ne peut être réalisée que sous des conditions de pressions et de températures élevées. Globalement il faut environ deux litres de fuel par kg d'azote fixé sous forme de NH_3 .

Le NH_3 ainsi synthétisé pourra soit servir directement d'engrais fluide gazeux, soit être utilisé pour la préparation d'engrais ammoniacaux ou d'acide nitrique.

Les **engrais ammoniacaux** sont :

- les solutions ammoniacales, titrant de 20 à 40 % d'azote ;
- le chlorure ammonique (NH_4Cl) ;
- le sulfate ammonique ($(NH_4)_2SO_4$) ;
- les phosphates d'ammoniaque, le phosphate ammonique $NH_4H_2PO_4$ titrant 12% de N et 50 % de P_2O_5 et le phosphate diammonique $(NH_4)_2HPO_4$.

L'acide nitrique peut être préparé par oxydation de l'ammoniac ou encore d'une autre manière : on force à réagir, par émission d'un arc électrique, l'azote (N_2) et l'oxygène (O_2) de l'air. Ce procédé est intéressant lorsqu'on dispose d'énergie électrique peu coûteuse (énergie hydro-électrique).

L'acide nitrique servira de base à la préparation des **engrais nitriques**, principalement :

- le nitrate de calcium (ou de chaux), $Ca(NO_3)_2$, titre 16 % N ;
- le nitrate de sodium (ou de soude), $NaNO_3$, titre 16 à 18 % N ;
- le nitrate de potassium, KNO_3 , titre 14 % N, 46 % K_2O .

L'acide nitrique et l'ammoniac peuvent donner ensemble les engrais appelés ammonitrates, contenant essentiellement NH_4NO_3 , le nitrate ammonique, sel explosif, inflammable et hygroscopique, auquel on a ajouté une plus ou moins grande proportion de matières de charge capable de remédier à ces propriétés négatives. Ainsi, on trouve des ammonitrates à faible dosage (moins de 22 % de N), à moyen dosage (autour de 26 % de N) et à haut dosage (33 à 35 % de N).

Enfin parmi les principaux engrais azotés, il faut citer l'urée, $\text{NH}_2 - \text{CO} - \text{NH}_2$, titrant 46 % N et fabriquée à partir d'ammoniaque et de CO_2 .

De plus, il est possible de préparer, en particulier à partir de l'urée, des molécules organiques plus complexes contenant de l'azote et qui constituent des "engrais organiques azotés de synthèse", à partir desquels la libération d'azote sous des formes assimilables (NO_3^- ou NH_4^+) se fait généralement de manière lente et progressive.

5. FERTILISATION PHOSPHATÉE ET POTASSIQUE

5.1. Rôles et comportement du phosphore

La teneur des végétaux en P_2O_5 est de 0,5 à 1 % de la matière sèche. Sur le plan agricole, le phosphore est pour la plante un facteur de croissance, comme l'azote ; son action est importante dans les stades jeunes et se marquent en particulier sur le développement du système racinaire. Le phosphore est un facteur de précocité, opposé en cela à l'azote ; il raccourcit la durée du cycle végétatif et accélère la maturation. Il accroît la résistance au froid, aux maladies, au stress hydrique. De plus, c'est un facteur de qualité par l'augmentation des teneurs en phosphore des aliments qui détermine en partie leur intérêt pour l'animal et pour l'homme.

Dans le sol, de grandes quantités de phosphore peuvent être présentes, mais en général, seulement une faible partie d'entre elles sont sous des formes assimilables par la plante.

Les plantes prélèvent dans la solution du sol sous forme d'ions H_2PO_4^- , accessoirement sous forme HPO_4^{2-} .

Compte tenu du fait que le phosphore est relativement peu mobile dans le sol, la fourniture des ions nutritifs doit être assurée à proximité immédiate des racines actives. Ainsi, dans certains cas, la localisation d'engrais phosphatés solubles à proximité immédiate des jeunes plantes peut s'avérer intéressante.

5.2. Les engrais phosphatés

Le titre des engrais phosphatés est exprimé en leur teneur en équivalents de P_2O_5 qu'ils contiendraient. Pour passer de la teneur en P_2O_5 à celle en P, on divise par 2,3 (ou on multiplie par 0,44).

Les sources d'engrais phosphatés sont essentiellement constituées par les gisements de phosphates localisés en différentes régions du globe (Afrique du Nord, Sénégal, Floride,...).

Ces minerais, le plus souvent de l'apatite, contiennent le P sous la forme $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (phosphate tricalcique), sel insoluble dans l'eau et soluble seulement dans les acides forts. Des traitements industriels, mettant en œuvre, le plus souvent, les acides minéraux industriels (HCl , H_2SO_4 , HNO_3 et H_3PO_4) vont avoir pour objectif de rendre plus soluble la combinaison contenant le phosphore, en provoquant la formation de $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, ou phosphate monocalcique, sel soluble dans l'eau, ou au moins de CaHPO_4 , phosphate bicalcique, soluble dans les acides faibles.

Ainsi, la valeur d'un engrais phosphaté minéral sera fonction :

- de son **titre en phosphore**, exprimé par sa teneur en P_2O_5 ;
- de sa **solubilité**, donc de la forme sous laquelle le P est contenu dans l'engrais. On distingue, par ordre décroissant de solubilité :
 - les superphosphates : engrais qui contiennent le P sous la forme soluble dans l'eau $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$; ils titrent entre 18 % P_2O_5 (super-simple) et 44 % P_2O_5 ; les phosphates monoammoniques (11-50-0) et diammoniques (18-50-0) ;
 - les phosphates bicalciques, contenant P sous la forme CaHPO_4 soluble dans les acides faibles ;
 - les phosphates tricalciques, $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ insolubles dans l'eau, peu solubles dans les acides faibles et solubles seulement dans les acides forts ;
- de sa **présentation physique** (qualité des granules, leur calibre et résistance à la friabilité, engrais liquide, ...).

5.3. Rôles et comportement du potassium

Le potassium entre environ pour 3 % dans la constitution de la matière sèche des plantes. Très mobile dans la plante, il migre des organes âgés vers les plus jeunes. Il intervient principalement dans la synthèse des hydrates de carbone, leur migration et leur stockage. Sur le plan agricole, c'est un facteur de résistance au stress hydrique, au froid, au gel, aux maladies cryptogamiques.

Dans le sol, le potassium se trouve souvent en grande quantité dans la roche mère, dans les argiles où il n'est que peu utilisable par les plantes. Le potassium utilisable se trouve en surface sur les particules d'argile et d'humus, d'où il peut passer dans la solution du sol et servir de nutriment pour la plante.

Ainsi les méthodes d'analyse auront pour objectif de déterminer les teneurs en K_2O échangeables, c'est-à-dire réellement disponibles pour les plantes.

5.4. Les engrais potassiques

Les sels de potassium existent en larges quantités, soit à la surface du globe, cristallisables à partir des eaux saumâtres où ils sont en solution avec d'autres sels (lacs salés, mers intérieures) ou surtout en gisements salins présents dans de nombreuses régions.

La richesse en potassium des engrais potassiques s'exprime par leur teneur en K_2O . On passe de la teneur en K_2O à celle en K par un coefficient de 1,2.

Les formes existantes ou préparées industriellement sont le KCl ou chlorure de potassium (entre 60 % K_2O et 40 % K_2O suivant la pureté en KCl, celui-ci étant souvent accompagné de NaCl, le K_2SO_4 ou sulfate de potassium (50 % K_2O), le

KNO_3 ou nitrate de potassium (13 % N, 45 % K_2O), les mélanges et les sels complexes de K, Mg et Na principalement avec les ions chlorures et sulfates.

La valeur d'un engrais potassique est fonction :

- de sa teneur en potassium exprimée par son titre en K_2O ;
- de l'ion accompagnant le potassium :
 - le chlore du KCl est peu apprécié en agriculture : certaines plantes ne le supportent pas ; d'une manière générale, il contribue à accroître la salinité, à inhiber la germination et la croissance ;
 - l'ion sulfate est plus apprécié : utile à l'alimentation de la plante en soufre, exigé en fortes quantités par certaines cultures il ne s'accumule pas de manière aussi importante dans le sol que le Cl^- ;
 - l'ion nitrate est évidemment apprécié par l'azote qu'il contient sous forme directement assimilable ;
- des autres sels éventuellement présents : le NaCl est défavorable, le MgSO_4 est utile dans l'alimentation en S et en magnésium ;
- de la qualité de la formulation ou présentation physique.

5.5. Principes des fertilisations phosphatées et potassiques

Pour ces deux éléments, la fertilisation raisonnée repose sur la connaissance, au moins approximative, des teneurs des sols en P_2O_5 et en K_2O assimilables. Ces teneurs peuvent être déterminées par prélèvement de sol et analyses, en prenant soin d'utiliser les méthodes d'analyses adaptées à la nature des sols, en particulier, leur texture et la présence de calcaire. En fonction des résultats d'analyse, les sols pourront être considérés comme bien pourvus ou pauvres dans les éléments considérés.

Dans le cas où les sols sont bien pourvus, la fertilisation consistera en une **fumure d'entretien** du niveau de fertilité P ou K constaté. Il suffira alors de tenir compte des quantités exportées par les récoltes et perdues par les insolubilisations ou le lessivage, de les comparer aux restitutions, entre autres, contenues dans les matières organiques apportées au sol et d'en déduire, par différence, les quantités qui doivent être apportées par les engrais minéraux. Ces calculs peuvent être effectués pour chaque culture, et la fumure apportée au début de chaque saison culturale.

Dans le cas où le sol est pauvre dans l'élément considéré, une **fumure de redressement** devra être effectuée. Elle aura pour objectif d'accroître, de manière très progressive, les teneurs des sols en éléments déficients. Notons qu'il existe des situations dans lesquelles cet objectif ne peut être atteint et où seule une fertilisation apportant régulièrement des quantités faibles de l'élément sous une forme assimilable s'avère justifiée.

6. SCHÉMA GÉNÉRAL DE RAISONNEMENT DE LA FERTILISATION

La fertilisation raisonnée passe prioritairement par l'amélioration ou l'entretien des propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols. En particulier l'utilisation des amendements minéraux, là où ils s'avèrent nécessaires, et celle des amendements organiques, indispensables dans presque toutes les situations, sont les bases

de toute fertilisation. Ce n'est que dans ces conditions que l'utilisation des engrais minéraux, considérés comme des sources complémentaires d'éléments nutritifs, donnera les meilleurs résultats et trouvera sa pleine justification.

BIBLIOGRAPHIE

- Bockman O. Chr., Kaarstad O., Lie O. H., Richards I. (1990), *Agriculture and fertilizers. Fertilizers in perspective*, Agricultural Group, Norsk Hydro a.s, Oslo, Norvège.
- Finck A. (1982), *Fertilizers and fertilization : Introduction and Practical Guide to Crop Fertilization*, Verlag Chemie, Weinheim Deerfield Beach, Florida, Basel.
- Gros A. (1967), *Engrais : guide pratique de la fertilisation*, La Maison Rustique, Paris, 4^e édition.
- International Fertilizer Industry Association (1992), *IFA Word Fertilizer Use Manual*, Paris, 632 p.
- Mengel K. and Kirkby E.A. (1987), *Principles of plant nutrition*, 4^e édition, International Potash Institute, Bern, Suisse.

Chapitre 17

PROTECTION DES CULTURES

Jean Semal¹, Mohamed Besri², Philippe Lepoivre¹

1. Faculté des sciences agronomiques, Gembloux, Belgique
2. Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc

Sommaire

1. Les facteurs d'altération des cultures

- 1.1. Les causes d'altération
- 1.2. Les symptômes et leur étiologie
- 1.3. Les dégâts et les pertes
- 1.4. La protection des plantes en relation avec le contexte socio-économique

2. Méthodes de lutte contre les facteurs altérogènes

- 2.1. Les bases épidémiologiques de la lutte contre les ennemis des cultures
- 2.2. Méthodes de lutte contre les facteurs altérogènes
- 2.3. La lutte culturale
- 2.4. La lutte biologique
- 2.5. La lutte génétique
- 2.6. La lutte chimique
- 2.7. La lutte physique
- 2.8. La lutte intégrée
- 2.9. La quarantaine et les règlements phytosanitaires
- 2.10. La protection des produits stockés

3. Les problèmes actuels en protection des cultures

- 3.1. La permanence des problèmes phytosanitaires
- 3.2. Les progrès à réaliser en protection des cultures
- 3.3. Les perspectives des nouvelles technologies

Bibliographie

PROTECTION DES CULTURES

1. LES FACTEURS D'ALTÉRATION DES CULTURES

Les cultures sont menacées en permanence par des **facteurs altérogènes** susceptibles de déprécier la valeur des productions en quantité et en qualité. Les altérations peuvent concerner (1) les cultures sur pied aux différentes phases de leur développement, (2) les produits de la récolte (grains, fruits, légumes, tubercules, bois, etc.), pendant leur transport ou leur conservation et (3) le potentiel de production par érosion, salinisation, acidification, sécheresse, accumulation de germes ou de ravageurs, altération des cultures pérennes.

1.1. Les causes d'altération

1.1.1. Maladies non parasitaires

Nombre d'altérations résultant d'une inadéquation des conditions écologiques *sensu lato* sont dites non parasitaires, les causes correspondantes étant de nature **abiotique** (tableau 17.1). Les maladies non parasitaires sont non infectieuses et non transmissibles.

Tableau 17.1. Principales causes des maladies non parasitaires

Facteurs climatiques <ul style="list-style-type: none">• Excès thermiques : températures trop basses ou trop élevées• Excès hydriques : sécheresse, inondations• Conditions météorologiques : vent, orage, grêle, etc.
Facteurs édaphiques <ul style="list-style-type: none">• Nutrition minérale : carences, déséquilibres ioniques• Réaction du sol : acidité, alcalinité• Salinisation• Érosion de la couche arable
Facteurs de pollution <ul style="list-style-type: none">• Pollution de l'air : SO₂, ozone, etc.• Pollution de l'eau : pesticides, etc.• Pollution du sol : nitrates, pesticides, métaux lourds, etc.

1.1.2. Maladies parasitaires et ravageurs

Il existe une grande diversité de maladies **parasitaires** causées par l'action d'agents pathogènes (virus, bactéries, mycoplasmes, champignons, phanérogames, tableau 17.2) qui se développent aux dépens d'un végétal vivant. Ces parasites sont généralement **infectieux** (ils envahissent l'hôte et s'y multiplient) et **contagieux** (ils se transmettent d'une plante infectée à une plante saine).

Tableau 17.2. Classification des ennemis des cultures

Règne		Groupe	Ravageurs ou parasites
Animal	Invertébrés	Némathelminthes	Nématodes
		Mollusques	Gastéropodes (escargots, limaces, ...)
		Arthropodes	Insectes, acariens
	Vertébrés	Oiseaux	Moineaux, étourneaux
		Mammifères	Meriones, surmulot, rat noir
Végétal	Phanérogames	Dicotylédones	Cuscutacées : <i>Cuscuta</i>
Convolvulacées			
Orobanchacées <i>Orobanche</i>			
Scrophulariacées <i>Striga</i>			
Loranthacées : <i>Arceuthobium</i> , <i>Phoradendron</i> <i>Viscum</i>			
Microbien	Eucaryotes	Champignons	Archimycètes
			Phycomycètes
	Ascomycètes		
	Basidiomycètes		
Deutéromycètes			
Agonomycètes			
	Protozoaires	<i>Phytomonas</i>	
	Procaryotes	Bactéries	<i>Pseudomonas</i> , <i>Xanthomonas</i> , ...
		Mollicutes	Mycoplasmes, spiroplasmes
Macromolécules infectieuses	Virus	particules allongées ou particules isométriques	Virus de la mosaïque du tabac, Virus Y de la pomme de terre, ...
	Viroïdes		Virus de la mosaïque du concombre Exocortis des <i>Citrus</i> , Sommet buissonnant de la tomate (TBSV), ...

Les micro-organismes qui se développent en utilisant comme base alimentaire la matière organique morte sont qualifiés de saprophytes.

Les **ravageurs** regroupent l'ensemble des espèces animales causant des dégâts aux cultures (racines, feuilles, tiges, fruits) ou aux produits récoltés ou stockés. Le groupe de ravageurs le plus important est représenté par les **insectes phytophages**, arthropodes à six pattes qui consomment la matière végétale lorsqu'ils sont à l'état larvaire (exemple : chenilles) ou à l'état adulte. On y rencontre principalement les **orthoptères** (sauterelles), les **homoptères** (pucerons, cicadelles, aleurodes), les **hémiptères** (punaises), les **coléoptères**, les **lépidoptères** (papillons), les **diptères** (mouches) et les **hyménoptères**.

Outre les dégâts qu'ils causent en consommant des tissus végétaux ou en altérant les fonctions des plantes, certains insectes (principalement de type piqueur) peuvent provoquer des altérations indirectes en tant que vecteurs d'agents pathogènes (virus, mycoplasmes, bactéries, champignons).

Les **acariens** sont de petits arthropodes phytophages possédant typiquement 4 paires de pattes, qui s'alimentent en piquant le feuillage (araignées rouges externes) ou plus rarement en se développant à l'intérieur des tissus végétaux.

Les **nématodes** sont des vers microscopiques principalement présents dans les sols et qui se nourrissent généralement en piquant les racines. Quelques espèces de nématodes se développent à l'intérieur des tiges ou des feuilles de végétaux, tandis que d'autres sont vecteurs de virus.

1.2. Les symptômes et leur étiologie

Une culture résulte de l'introduction de **génotypes** particuliers de végétaux (cultivars ou variétés) dans un environnement déterminé. Les altérations s'y manifestent au niveau du **phénotype** ; pour l'agriculteur, l'horticulteur ou le sylviculteur, leur importance sera perçue essentiellement en fonction des objectifs économiques poursuivis (consommation locale, commercialisation, exportation). Les anomalies du phénotype par rapport à la norme attendue portent le nom de **symptômes**. Les altérations du produit de la culture ou du potentiel de production sont généralement appelées **dégâts** (en anglais : *damage*), tandis que le déficit économique ou social résultant des dégâts, exprimé en quantité du produit ou en valeur financière, porte le nom de **perte** (en anglais : *loss*).

La protection des végétaux exige une connaissance approfondie, d'une part, de la plante-hôte, de son environnement et des modalités de sa culture, et d'autre part des agents altérogènes ainsi que des conditions de leur interaction avec les plantes cultivées. Pour pouvoir mettre en œuvre des moyens de lutte adéquats contre les altérations, il faut identifier la cause exacte des symptômes observés, ce qui constitue le **diagnostic**. La science étudiant les causes des affections porte le nom d'**étiologie** ; elle constitue la base de la réflexion et de l'action en protection des végétaux.

Un même symptôme peut être induit par des causes très diverses. C'est ainsi que les **jaunissements** peuvent être dus à des facteurs non parasitaires (excès d'eau, carence en fer, absence de lumière, résidus d'herbicides) ou parasitaires (virus, viroïdes, mycoplasmes, champignons vasculaires, etc.). Les **balais de sorcière** peuvent être causés par des bactéries, des champignons, des mycoplasmes, des virus, des insectes, des agents toxiques, des facteurs climatiques. Un **flétrissement** peut être dû au manque d'eau dans le substrat, à l'altération des racines ou du collet (champignon ou insecte), à la perturbation du fonctionnement du système conducteur (champignon vasculaire ou bactérie), à une évaporation excessive (excès thermique).

D'autre part, une même cause peut provoquer des symptômes très différents selon la variété cultivée, le stade de développement de la culture, le moment où la cause agit, les conditions biotiques ou abiotiques du milieu, ou l'époque d'observation. Certaines affections présentent des symptômes typiques qui permettent d'identifier immédiatement la cause qui les provoque (charbons des céréales, oïdium, rouilles, insectes adultes). Cependant, dans de nombreux cas, la détermination d'une maladie ou d'un ravageur devra s'appuyer sur l'analyse des circonstances de temps et de lieu qui entourent l'apparition et le développement des symptômes ainsi que sur l'utilisation d'analyses particulières (microscopie, sérologie, mises en culture de l'agent pathogène, élevages d'insectes, etc.).

Une fois posé le diagnostic, la lutte contre les facteurs adverses des cultures se ba-

sera sur la réduction de l'impact qualitatif ou quantitatif des agents altérogènes (germes, ravageurs), sur la prévention de leur transport jusqu'au niveau des plantes et sur l'adaptation des conditions écologiques de l'environnement. Il conviendra de prendre en considération le génotype (caractères de **résistance** éventuels), le stade de développement de la plante-hôte (sensibilité particulière des semis, des jeunes plantules, des fleurs, des fruits), ainsi que les modalités d'extension spatiale et temporelle du facteur causal au sein d'une population de plantes saines (**épidémiologie**). On en déduira des moyens de lutte **préventifs** ou **curatifs** en vue de freiner ou d'arrêter l'évolution épidémique d'une maladie ou d'un ravageur.

S'insérant dans l'ensemble des processus de production agricole, la protection des végétaux présente un important volet *économique* (appréciation des dégâts, quantification des pertes encourues, financement des moyens de lutte), des aspects relatifs à la *santé publique* (effet des méthodes de lutte sur la qualité des produits, résidus toxiques) et un impact sur *le maintien soutenu du potentiel de production* et sur *la protection de l'environnement*.

1.3. Les dégâts et les pertes

1.3.1. Relations entre symptômes, dégâts et pertes

La relation entre symptômes, dégâts et pertes est généralement complexe, et le plus souvent, ne peut être exprimée par une fonction mathématique simple. Dès lors, l'information objective en matière de dégâts et de pertes est souvent fragmentaire et imprécise.

Parmi les paramètres à considérer, mentionnons le caractère plus ou moins *spectaculaire* des symptômes et le *stade de développement de la culture* où ils sont observés. Il faut également tenir compte des phénomènes de compensation qui font que, jusqu'à un certain point, la suppression d'une partie de l'appareil de production ne diminue pas la valeur du produit (fruits moins nombreux mais plus gros, diminution de la densité des céréales compensée par une plus forte production individuelle des plantes, etc.). Au contraire, certaines contaminations par des parasites et ravageurs peu visibles à un moment donné peuvent avoir ultérieurement des effets dommageables importants. Le type de production (cultures commerciales, cultures de subsistance, potagers ou vergers d'appoint) doit également être pris en considération dans l'appréciation des pertes encourues, les exigences du commerce étant différentes de celles de l'autoconsommation.

Enfin, la présence de substances toxiques en surface peut également dévaloriser des produits dont la qualité serait excellente par ailleurs : **mycotoxines** (produites par différents *Fusarium* notamment sur les céréales), **aflatoxines** (substances cancérogènes produites par *Aspergillus flavus* chez l'arachide, le maïs, etc.), **résidus** éventuels de pesticides (surtout pour les légumes et fruits consommés à l'état frais), etc.

1.3.2. L'appréciation des dégâts et des pertes

Pour évaluer les pertes potentielles, on compare une *situation de fait* (niveau de production en présence de maladie) à une *situation idéale* (niveau de production en absence de maladie). Cette évaluation est souvent difficile à apprécier, faute de témoins de référence valables constitués de plantes "saines" dont on puisse mesurer la production potentielle dans les différents lieux et aux différentes époques.

L'appréciation des pertes par rapport à une production potentielle théorique peut aussi se faire en réalisant, à échelle limitée, des *essais de protection totale* (indépendamment de leur rentabilité économique ou de leur impact sur l'environnement). On estime de la sorte le niveau maximal que peut atteindre une production végétale en l'absence de toute cause nuisible. Les résultats doivent cependant être interprétés avec prudence, étant donné les risques d'interactions d'un traitement donné avec divers facteurs de production (effets indirects des pesticides via la physiologie de la plante, effet insecticide des fongicides, effet fongicide des insecticides, etc.).

Il n'est pas possible d'étendre la protection totale à l'ensemble des cultures, tant pour des raisons de non-rentabilité économique qu'à cause des dangers qui en résulteraient sur le plan écologique. C'est pourquoi l'un des premiers soucis du défenseur des végétaux doit être d'établir des **seuils de tolérance**, au-dessous desquels le niveau des nuisances ou des pertes peut être toléré et au-dessus desquels il est au contraire indiqué d'intervenir de manière appropriée en vue de les réduire.

On estime qu'au plan mondial, 40 % de la production végétale potentielle sont soustraits à l'utilisation par l'homme, le niveau précis des pertes encourues variant avec la plante, le type de culture et l'état plus ou moins développé des techniques de production et de conservation des produits.

1.3.3. Les différents types de perte

Au stade de la cueillette au sein d'une végétation spontanée tropicale ou subtropicale (fruits sauvages, caoutchouc de la forêt amazonienne, parcours de troupeaux), la "perte" résulte souvent d'effets écologiques liés à la surexploitation (déforestation, désertification) et se traduit par un déficit global pour l'ensemble de l'écosystème. Au fur et à mesure que se complexifie l'exploitation des systèmes de production agricoles, horticoles ou sylvicoles, il y a croissance des investissements en travail et en matériel (ex. : horticulture intensive) et la perte se traduit essentiellement par un "déficit" de type économique ou social.

La nature et l'importance des pertes causées par les facteurs altérogènes varient avec la plante, les agents en cause, la localité, l'environnement, les méthodes de lutte pratiquées et avec la combinaison de tous ces facteurs. Les pertes peuvent être directes (pertes supportées par l'agriculteur) ou indirectes (pertes supportées par l'environnement ou/et les opérateurs économiques intervenant en aval de la production, tableau 17.3).

Les **pertes directes primaires** désignent, dans une culture en place, le déficit économique lié soit à la diminution partielle ou totale de la production (aspect quantitatif des dégâts), soit aux altérations qualitatives affectant les produits récoltés et entraînant une diminution de leur valeur commerciale (fruits tachés, produits contaminés par les mycotoxines).

L'évaluation du déficit en revenu lié à la présence des agents pathogènes doit également prendre en compte les dépenses supplémentaires que l'agriculteur doit engager pour mettre en œuvre les moyens de lutte. Les agents altérogènes limitent la durée de commercialisation des produits, obligeant ainsi l'agriculteur à les vendre pendant une période où ceux-ci sont abondants et bon marché. L'agriculteur peut être amené également à remplacer la culture atteinte par une autre, ou à remplacer une variété sensible mais performante, par une autre variété résistante mais de moins bonne qualité.

Tableau 17.3. Classification des pertes de produits agricoles dues à des agents altérogènes.

Pertes directes ¹		Pertes indirectes ²
Primaires	Secondaires	
<ul style="list-style-type: none"> • Rendement (quantité) • Qualité des produits • Dépenses supplémentaires pour accomplir les opérations de lutte <ul style="list-style-type: none"> – achat de produits et de matériel – récolte – triage – conditionnement – conservation – replantation • Pertes de revenus dues aux causes suivantes : <ul style="list-style-type: none"> – vente précipitée – utilisation de variétés moins performantes mais résistantes – remplacement de la culture 	<ul style="list-style-type: none"> • Contamination des <ul style="list-style-type: none"> – équipements agricoles – semences – plants • Augmentation du taux d'inoculum dans le sol • Défoliation précoce des plantes 	<ul style="list-style-type: none"> Exportateurs Importateurs Grossistes détaillants Gouvernement Environnement

1. Pertes primaires : pertes de la production en cours, supportées par l'agriculteur

Pertes secondaires : pertes des productions à venir, supportées par l'agriculteur

2. Pertes indirectes : pertes supportées par la communauté

Les **pertes directes secondaires** désignent le déficit économique supporté par l'agriculteur et relatives non pas à la production en cours, mais aux cultures à venir. Ces pertes résultent notamment des équipements agricoles contaminés et des semences ou plants produits en pépinières infestées, lesquels disséminent les agents pathogènes, avec des répercussions négatives sur le rendement des cultures ultérieures ainsi que sur la qualité des futurs produits récoltés. Dans le cas de plantes pérennes, la défoliation des arbres, par exemple, aura un effet négatif sur les productions futures.

1.4. La protection des plantes en relation avec le contexte socio-économique

Les plantes étant à la base de la transformation de l'énergie solaire en énergie biologique, il en résulte que tout ce qui touche à la production des végétaux constitue un des pôles essentiels de l'activité humaine et se répercute sur l'ensemble de la biosphère.

L'agriculture rationnelle *sensu lato* vise à obtenir de la nature un maximum (d'autres diront un optimum) de produits utiles, économiquement ou socialement rentables, tout en maintenant la pérennité de la capacité de production de l'écosystème.

L'importance des productions végétales dans les économies nationales est étroitement liée à la place que tient l'agriculture dans le revenu des États. En Allemagne par exemple, la valeur de la production agricole constitue moins de 5 % du produit

national. Par contre, elle représente plus de 80 % du revenu de certains pays africains. L'économie allemande peut être affectée par une réduction du revenu agricole, mais les conséquences ne seront pas comparables à celles d'une baisse de production ou d'un effondrement des prix de l'arachide au Sénégal, du coton au Tchad, du café en Ethiopie, du cacao en Côte-d'Ivoire ou au Ghana, ces produits constituant la principale source de devises des pays concernés.

Dans certaines zones, pour des raisons sociales ou économiques, des quotas de production sont achetés à des prix garantis, supérieurs à ceux du marché mondial, tandis que le surplus est écoulé à des prix non garantis. Les barrières douanières et la manipulation des stocks permettent également d'influencer les prix à la hausse ou à la baisse. C'est le cas notamment du café, dont les prix mondiaux sont affectés à la fois par des facteurs naturels (gel au Brésil, extension de la rouille en Amérique du Sud) et par des mouvements spéculatifs sur les marchés.

Enfin, il faut tenir compte de ce qu'une partie de l'activité agricole ne vise pas au rendement immédiat de la production marchande, mais se rapporte à des bénéfices à long terme (boisements) ou poursuit des objectifs socio-économiques d'intérêt collectif (poumons verts, lutte contre l'érosion et la désertification). Dès lors, les modalités de protection contre les agents altérogènes s'appliqueront de façon spécifique au contexte socio-économique et au type de culture : cultures de subsistance ou de rente, cultures industrielles, cultures extensives ou intensives, cultures tropicales ou subtropicales, cultures annuelles ou pérennes, cultures sous abri ou en plein air, conservation des produits.

Eu égard aux difficultés d'augmenter les surfaces cultivées dans les pays en développement, tant pour des raisons économiques qu'écologiques, *l'intensification des cultures et la limitation des pertes* de tous ordres constituent actuellement les moyens essentiels de résoudre les problèmes de la sous-alimentation. Dans les pays en développement, les besoins alimentaires sont tels qu'il est indispensable d'intensifier la production agricole. Il convient cependant d'éviter de transformer brutalement des cultures de subsistance diversifiées en monocultures, qui risqueraient d'être sujettes à des dégâts catastrophiques de parasites ou de ravageurs, sans que l'on dispose des moyens techniques ou financiers pour combattre ceux-ci.

La "révolution verte", basée notamment sur l'emploi de nouvelles variétés, sur l'utilisation d'engrais, l'irrigation, ainsi que la lutte contre les plantes adventices, les maladies et les déprédateurs, a permis effectivement d'augmenter sensiblement les rendements dans certains pays. Cette intensification pose cependant des problèmes économiques et sociaux (nécessité d'investissements importants, technicité accrue pour la gestion du sol, de l'eau et des intrants, accroissement du chômage paysan) ou agronomiques (sensibilité accrue aux parasites et ravageurs, moins bonne protection des sols).

Des mesures simples, telles que la **sélection sanitaire** (choix du matériel végétal sain utilisé pour débiter la culture) ou l'**assainissement des substrats de culture**, peuvent donner des accroissements de rendement spectaculaires. C'est le cas pour la pomme de terre, le manioc, la patate douce et diverses cultures à propagation végétative. Le **traitement des semences** représente également une méthode peu coûteuse et particulièrement rentable de lutte contre les parasites et les ravageurs.

2. MÉTHODES DE LUTTE CONTRE LES FACTEURS ALTÉROGÈNES

2.1. Les bases épidémiologiques de la lutte contre les ennemis des cultures

Toute lutte raisonnée contre les facteurs altérogènes des végétaux repose sur une connaissance approfondie des agents en cause, des cultures concernées et des paramètres de leur environnement biotique et abiotique.

Les parasites et les ravageurs se développent dans le cadre de cycles biologiques pour lesquels on distingue habituellement (1) une phase de conservation pendant les intercultures (par exemple au cours d'une saison sèche), (2) une succession de phases de dispersion et d'infection.

Un cycle correspond à une génération de l'agent pathogène ou du ravageur. Le nombre de cycles par saison de culture conditionne la dynamique de l'agent altérogène. La durée des cycles biologiques varie considérablement selon la nature des pathogènes et ravageurs : quelques heures pour les virus, quelques jours pour les bactéries, quelques semaines pour les acariens, nématodes, champignons et certains insectes, quelques mois pour beaucoup d'insectes et pour les rongeurs, quelques années dans des cas exceptionnels.

La comparaison de ces cinétiques avec celles qui régissent le développement des plantes-hôtes amène à distinguer les cas où le parasite ou le ravageur présentent *plusieurs cycles* successifs au cours d'une saison de culture et les cas où l'agent altérogène présente *un seul cycle* par saison culturale.

Les agents pathogènes ayant un seul cycle (= une seule génération) par saison de culture sont appelés **monocycliques**. *Verticillium dahliae*, par exemple, responsable de la verticilliose vasculaire de nombreuses plantes, est un parasite monocyclique qui se conserve d'une saison à une autre dans le sol sous forme de microsclérotos formés dans les restes de végétaux atteints. En début de saison, ces sclérotos représentant l'inoculum primaire germent sous l'influence des exsudats racinaires des nouvelles plantes, permettant ainsi à l'agent pathogène de pénétrer à l'intérieur des racines. En cours de culture, *V. dahliae* ne produit donc pas d'inoculum secondaire capable de disséminer la maladie. Cette situation s'applique également à plusieurs autres champignons du sol, comme *Fusarium oxysporum*, ainsi qu'aux champignons provoquant les charbons des céréales.

Les parasites **polycycliques** présentent plusieurs générations par saison culturale. Lorsque les conditions de l'environnement leur sont favorables, ils se multiplient continuellement, en cours de culture, assurant la dissémination de l'agent et le développement de nouveaux sites de contamination qui concourent à l'extension des dégâts. C'est le cas par exemple de *Phytophthora infestans* qui cause le mildiou de la pomme de terre, ou des pucerons dont les générations se succèdent rapidement. Les agents pathogènes polycycliques possèdent le plus souvent une dispersion aérienne.

Dans le cas d'agents monocycliques, la sévérité de l'altération en fin de culture dépendra directement du potentiel altérogène existant en début de saison (inoculum ou population de ravageurs initiale). Par contre, les agents polycycliques développent des cycles de parasites ou de ravageurs provoquant des altérations croissant de

manière exponentielle. La stratégie de lutte adoptée pour supprimer ou ralentir le développement des altérations va dépendre du type de maladies ou de ravageurs en cause. La lutte visera en priorité à réduire l'inoculum initial ou la population de départ dans le cas des agents monocycliques, et à réduire la constitution et la dispersion des inoculums et populations secondaires dans le cas d'agents polycycliques.

2.2. Méthodes de lutte contre les facteurs altérogènes

La lutte contre les parasites et ravageurs des plantes cultivées vise à assurer un bon état sanitaire des cultures ou des produits végétaux, en recherchant les points vulnérables du cycle des parasites ou ravageurs en vue d'en réduire l'impact. A cet effet, on appliquera un ensemble de règles reposant sur des **mesures d'ordre légal ou réglementaire** (quarantaine, certificats phytosanitaires), sur des **actions de contrôle et de surveillance**, sur une **prophylaxie** fondée sur l'élimination des sources d'agents altérogènes, et sur l'utilisation de **méthodes de lutte physique, chimique, culturelle et biologique**.

Les échanges d'information, de formation et de documentation à l'échelle internationale ou régionale représentent un facteur important sur le plan phytosanitaire. L'enseignement à tous les niveaux, ainsi que la formation des personnels œuvrant dans les instituts de recherche, dans les services de vulgarisation et dans le secteur privé sont essentiels à cet égard.

2.3. La lutte culturelle

L'agriculture constitue un domaine d'activité hautement interactif : les changements affectant un paramètre déterminé se répercutent directement ou indirectement sur les autres composantes du système. Ainsi, les affections des plantes cultivées sont étroitement liées aux pratiques culturelles qui visent à accroître la production plutôt qu'à contrôler les maladies ou les ravageurs; une situation peut présenter des conséquences dommageables sur le plan phytosanitaire (tableau 17.4).

Tableau 17.4. Les pratiques culturelles et leurs effets sur les maladies des plantes.

<p>Prévenir l'introduction des germes pathogènes et élimination de ceux qui seraient présents</p> <ul style="list-style-type: none"> • Matériel de propagation sain (semences, boutures) • Désinfection des outils de travail (sécateurs) • Taille sanitaire des cultures pérennes • Destruction des résidus de cultures contaminées par l'enfouissement, le feu ou le compostage • Destruction des germes pathogènes par inondation contrôlée des terres (lutte contre les fusarioses vasculaires) • Rotations adéquates en relation avec les capacités de survie de l'agent pathogène
<p>Réduction du transport de l'inoculum</p> <ul style="list-style-type: none"> • Bon drainage • Implantation de brise-vent (lutte contre les insectes vecteurs de virus) • Techniques d'irrigation évitant la dispersion de l'inoculum (goutte à goutte)
<p>Améliorer la résistance aux agents pathogènes</p> <ul style="list-style-type: none"> • Fertilisation équilibrée (azote, phosphore) • Densité adéquate de la plantation (microclimat favorable)

Les modes de production agricoles utilisés dans les pays tropicaux sont très divers, allant de l'agriculture de subsistance plus ou moins traditionnelle jusqu'aux productions marchandes intensives utilisant les technologies les plus avancées.

Les systèmes agricoles **peu intensifs** se caractérisent par des facteurs de tamponnement écologique qui limitent l'impact des maladies : parcelles cultivées de petite taille, hétérogénéité génétique des plantes cultivées, variétés localement bien adaptées, amendements organiques, préparation limitée du sol et pratique éventuelle de la jachère. Pour les cultures de subsistance, les techniques culturales sont souvent le fruit d'une expérience traditionnelle. Les espèces et variétés utilisées sont bien adaptées aux conditions locales et possèdent une résistance suffisante vis-à-vis de leurs ennemis et des aléas climatiques. Les rendements de telles cultures sont généralement peu élevés, mais stables.

L'association de plusieurs cultures vivrières différentes (maïs-sorgho, niébé-céréales, coton-arachide) sur une même surface, constitue une pratique courante qui contribue à diminuer les populations d'insectes ravageurs, ainsi que l'impact des maladies et des mauvaises herbes. Ces cultures associées peuvent favoriser le développement d'ennemis naturels des insectes ravageurs, créer une action répulsive ou "anti-appétante" d'une espèce végétale donnée à l'égard des ravageurs d'une autre culture, etc. L'inondation du terrain peut aussi diminuer le développement de certaines maladies (bactériose et trachéomycose du cotonnier). Le plus souvent, cette situation évolue progressivement vers une phase d'intensification, liée au développement des possibilités de stockage et de commercialisation des produits agricoles ou des intrants, à l'accroissement des moyens de transport ainsi qu'à l'extension de l'encadrement technique.

Pour les parcelles cultivées en permanence, la **rotation** (succession de cultures différentes sur une même surface) constitue une bonne prévention contre certaines maladies des racines, contre des insectes du sol et contre les nématodes. Notons cependant que certaines cultures traditionnelles particulièrement bien adaptées peuvent être maintenues sans discontinuer pendant des décennies (exemple du riz).

L'élimination des mauvaises herbes, ainsi que des plantes ou déchets hébergeant des germes pathogènes et des insectes nuisibles, constitue un élément de lutte non négligeable. Les pratiques culturales, les dates de plantations, les densités de semis, les conditions de travail du sol peuvent contrecarrer le développement d'insectes et de champignons nuisibles. L'utilisation de composts à base d'écorces, ainsi que la solarisation du sol par application d'un film en matière plastique, permettent de lutter contre des champignons et nématodes parasites présents dans les substrats.

En **culture intensive**, les producteurs se montrent généralement réceptifs aux nouvelles techniques susceptibles d'accroître la productivité et la rentabilité de leurs cultures. Les nouveautés y sont rapidement diffusées par les services officiels de vulgarisation, par l'action des associations professionnelles ou avec l'appui des firmes privées. En culture intensive, les pratiques culturales visent à accroître la production plutôt qu'à contrôler les maladies ou les ravageurs, même au risque de conséquences dommageables sur la plan phytosanitaire. De la sorte, certaines pratiques destinées à pousser les rendements augmentent l'impact des facteurs altérogènes. Par exemple, l'irrigation par aspersion ou à la raie favorise l'émission des germes, leur transport et leur germination.

Chez le caféier, l'allongement des périodes de production, le recouvrement des cul-

tures successives, la conduite multicaulinaire, l'extension des traitements "tonifiants" à base de cuivre, ainsi que l'enlèvement des arbres d'ombrage ont accru considérablement l'impact des champignons causant l'antracnose et la rouille.

L'intensification des cultures postule l'occupation permanente du sol ainsi qu'une homogénéité génétique des plantes cultivées, le choix des variétés étant basé sur leur rendement et sur leur adaptation à la mécanisation. Elle exige une utilisation abondante d'eau, d'engrais chimiques et d'autres intrants. Sur le plan phytosanitaire, des traitements inadaptés appliqués à grande échelle peuvent induire une instabilité biologique qui aggrave l'impact des maladies et des ravageurs, par élimination des antagonistes et des hyperparasites.

La mise en culture de terrains vierges en vue d'intensifier les productions agricoles et horticoles donne en général d'excellents résultats pendant les 3-4 premières années. Ultérieurement, on observe un développement important de nématodes, de virus, de champignons ou de bactéries pathogènes des racines ou du système conducteur.

Certaines tentatives d'intensification des cultures (le caféier en Malaisie, l'ananas en Bolivie, le millet en Afrique occidentale) ont été stoppées par le développement des maladies. Dès lors, des efforts supplémentaires sont requis pour mettre en œuvre des mesures de contrôle adéquats, l'idéal étant de planifier l'extension ou l'intensification des cultures en assurant le suivi des dangers potentiels sur le plan des maladies et des ravageurs.

2.4. La lutte biologique

La connaissance approfondie de la biologie des parasites et des ravageurs, ainsi que des conditions qui contrecarrent leur multiplication tout en favorisant celles de leurs ennemis naturels, permet d'obtenir une limitation naturelle ou artificielle des agents nuisibles.

Dans le cadre de la gestion des ressources de la biosphère, la lutte biologique se fonde sur l'introduction de nouveaux ennemis naturels des agents pathogènes et des ravageurs (hyperparasites), ainsi que sur une conduite des cultures et une maîtrise de l'environnement qui favorisent les ennemis naturels indigènes aux dépens des ravageurs. Dans ce contexte, la lutte chimique éventuelle doit veiller à respecter au mieux les ennemis naturels des agents nuisibles.

2.4.1. Lutte biologique contre les ravageurs

Les applications pratiques de la lutte biologique ont été le plus développées dans le domaine entomologique. Des résultats spectaculaires ont été obtenus à cet égard contre des lépidoptères du cotonnier en réalisant des lâchers massifs d'adultes de *Trichogramma* sp. qui parasitent les œufs de ces ravageurs. Des chenilles sont combattues au moyen de la bactérie *Bacillus thuringiensis*. On lutte à l'aide de champignons parasites contre des nématodes. Le champignon *Beauveria bassiana* attaque le ravageur du maïs *Ostrinia nubilalis*, tandis que des virus sont utilisés contre le *Spodoptera littoralis* du cotonnier. Le lâcher d'insectes mâles stériles, le traitement avec des hormones juvéniles sont également utilisés ou en voie de l'être.

Au début des années 70, deux nouveaux ravageurs très dommageables pour le manioc

ont été introduits en Afrique : la cochenille *Phenacoccus manihoti* et l'acarien vert du manioc *Mononychellus tanajoa*. En l'absence d'ennemis naturels de ces insectes dans les zones concernées et, vu l'impossibilité d'utiliser des méthodes de lutte chimique coûteuses pour une culture de subsistance, on s'est orienté vers la lutte biologique.

Depuis 1983, l'Institut international d'agronomie tropicale d'Ibadan (Nigéria) a développé un programme de lutte biologique contre ces nouveaux ravageurs du manioc, qui a abouti en 1988 à la création d'un Centre de lutte biologique pour l'Afrique à Cotonou (Bénin). Dans le cadre de ce programme, *Edinocaris lopezi*, un ennemi naturel de la cochenille du manioc, a été introduit et répandu dans 19 pays sur 2 millions de kilomètres carrés avec d'excellents résultats. Ce programme a exigé l'établissement d'un réseau de formation de spécialistes d'élevage de *E. lopezi*, de transport et de distribution de l'hyperparasite (y compris par voie aérienne dans les zones d'accès difficile). Grâce à cette infrastructure, l'invasion récente (1987) de l'Afrique par *Rastrococcus invadeus*, une nouvelle cochenille attaquant le manguiier et d'autres espèces fruitières, a pu être combattue en 3 ans grâce à l'introduction de son ennemi naturel *Gyramisoïdea tebygi*.

La maladie du "greening" des agrumes causée par une microbactérie transmise par des psylles a pu être jugulée à l'île de la Réunion par l'introduction d'un microhyménoptère parasite des psylles vecteurs. Des réseaux de lutte biologique se mettent également en place pour lutter contre les ravageurs du maïs, du riz (notamment à Madagascar), des agrumes, des légumineuses, etc. Signalons à cet égard l'Institut international de contrôle biologique à Nairobi au Kenya.

La lutte chimique traditionnelle contre les nématodes parasites est également complétée depuis quelques années par des procédés de lutte biologique faisant intervenir des champignons nématophages. Ces champignons, dont le mycélium forme des organes de capture spécialisés (boucles, anneaux, boutons), sont capables d'immobiliser et de parasiter les nématodes (individus actifs ou œufs) et de réduire significativement le nombre de nématodes phytophages. Certaines espèces, comme *Arthrobotrys irregularis*, sont dès à présent commercialisées.

2.4.2. Lutte biologique contre les agents de maladie

Dans le domaine de la phytopathologie, les applications pratiques de la lutte biologique se basent essentiellement sur la prémunition contre les virus, sur la compétition, l'antagonisme et le parasitisme, entre bactéries, entre champignons, ou entre bactéries et champignons (tableau 17.5).

En ce qui concerne les virus, la lutte biologique s'appuie sur des processus biochimiques et se fonde sur le phénomène de la **prémunition** (ou **protection croisée**), consistant à inoculer les plantes avec des souches virales non pathogènes pour les protéger contre des souches apparentées. C'est ainsi que les cultures de tomate peuvent être protégées contre le virus de la mosaïque, les agrumes contre le virus de la tristeza et les papayers contre le virus des taches annulaires du papayer.

En ce qui concerne les micro-organismes phytopathogènes, la lutte biologique consiste à introduire des agents protecteurs dans un écosystème, ou à favoriser la microflore bénéfique existante par la mise en œuvre de techniques culturales appropriées.

L'utilisation de bactéries comme agent de lutte biologique s'est développée notamment pour lutter contre *Agrobacterium tumefaciens*, agent des tumeurs du collet,

Tableau 17.5. Modalités et agents utilisés dans la lutte biologique.

<p>La destruction ou l'inactivation de l'inoculum</p> <ul style="list-style-type: none"> • Utilisation d'antagonistes (<i>Trichoderma</i> sp.) • Solarisation (lutte contre les adventices, nématodes, champignons du sol) • Sols suppressifs • Composts
<p>Réduction de la virulence de l'agent pathogène</p> <ul style="list-style-type: none"> • Hypovirulence exclusive (chancre à <i>Endothia</i> chez le châtaignier)
<p>Interférence avec le processus d'infection</p> <ul style="list-style-type: none"> • Protection du matériel de plantation (<i>Agrobacterium radiobacter</i>) • Mycorhization des végétaux (protection contre les champignons ou les nématodes) • Protection des plaies de taille et des souches chez les arbres par agents de lutte biologique (<i>Trichoderma</i>) • Protection biologique des fruits et des fleurs (lutte contre <i>Botrytis cinerea</i> par des agents compétiteurs, des <i>Trichoderma</i>)
<p>Prémunition et résistance induite</p> <ul style="list-style-type: none"> • Prémunition en virologie (virus de la tristezza)

par préinoculation avec la souche 84 d'*A. radiobacter*, productrice d'une toxine (bactériocine K 84) vis-à-vis de laquelle *A. tumefaciens* est sensible. Cette souche s'emploie préventivement par trempage des semences, boutures ou jeunes semis avant repiquage. Elle est sans danger, se conserve aisément et persiste sur l'hôte pendant toute sa vie. Depuis plusieurs années, elle est appliquée dans maints pays sur de nombreuses plantes : *Prunus*, *Malus*, *Vitis*, *Rosa*, etc. Néanmoins, quelques échecs liés à l'apparition de souches d'*A. tumefaciens* résistantes à la bactériocine ou de souches recombinées d'*A. radiobacter* devenues pathogènes ont été signalés.

Pour lutter contre le feu bactérien des rosacées, dû à *Erwinia amylovora*, l'inoculation préalable des plantes avec des souches de saprophytes de *E. herbicola* a donné des résultats comparables à ceux obtenus avec la streptomycine. Des effets globaux de protection sont obtenus au niveau de la rhizosphère en préinoculant les plantes avec certaines souches de *Pseudomonas* fluorescents, qui secrètent des substances capables de chélater le fer III. Elles inhibent de la sorte les micro-organismes phytopathogènes en maintenant le fer, élément indispensable, sous une forme qui leur est inaccessible. Par ailleurs, certains effets phytotoniques sont obtenus par prétraitement des racines avec des cultures bactériennes (*Bacillus* sp., *Pseudomonas* sp.) qui favorisent la croissance des végétaux.

L'utilisation de champignons saprophytes comme agent de lutte biologique s'est développée sur une grande échelle. Chez les arbres, les plaies de taille peuvent être protégées du développement de champignons parasites par traitement avec différentes souches fongiques, notamment les *Trichoderma*. Dans les sols, il existe de nombreuses interactions entre les composants de la microflore saprophyte et phytopathogène.

Les associations mycorhiziennes peuvent protéger les racines de l'invasion par certains parasites. En produisant des antibiotiques ou en recouvrant les racines d'un manteau continu, les ectomycorhizes permettent aux plantes d'esquiver les attaques de *Pythium*, *Phytophthora*, *Fusarium*, etc.

L'existence de **sols suppressifs** a été rapportée dans de nombreux pays. Par exemple au Maroc, la plupart des palmeraies sont atteintes par le "bayoud" du pal-

mier dattier (dû à *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis*), sauf la palmeraie de Mar-rakech. Il a été démontré que les sols de cette palmeraie sont suppressifs : l'introduction de l'inoculum de l'agent du bayoud dans ces sols ne conduit pas à l'extériorisation des symptômes de la maladie. Dans certains cas, la "résistance" des sols aux fusarioses vasculaires est due à des *Fusarium* saprophytes et plus particulièrement à des souches de *F. oxysporum* et de *F. solani*. La résistance aux fusarioses vasculaires a été transmise avec succès d'un sol suppressif à un sol non suppressif pour les cultures d'œillet, de melon, de tomate, etc. Pour l'œillet par exemple, l'incorporation de 10 à 20 % (en volume) de terre suppressive à un substrat, confère à ce dernier une protection stable contre *F. oxysporum* f. sp. *dianthi*.

En l'absence de rotation, il a été observé que la sévérité du piétin-verse des céréales, causé par *Ophiobolus graminis*, s'accroît d'abord avec le retour de la céréale sur elle-même, puis diminue ensuite grâce à une protection par des souches hypovirulentes d'*O. graminis*. Le phénomène d'hypovirulence existe également chez les *Rhizoctonia* et chez différents champignons attaquant les arbres.

La protection croisée a été observée également dans le cas de certaines maladies cryptogamiques. L'introduction, dans les vaisseaux des plantes, de spores de champignons appartenant à un genre ou à une espèce différente de l'agent pathogène, peut les protéger contre des fusarioses et les verticillioses vasculaires.

2.4.3. Lutte biologique contre les plantes adventices

La **malherbologie** est un autre secteur où peut s'appliquer la lutte biologique. La première tentative de contrôle biologique de plantes adventices est mentionnée en 1863, quand un ravageur spécifique (*Dactylopius ceylonicus*) d'une cactée dommageable (*Opuntia vulgaris*) fut introduit en Inde. A côté de l'utilisation d'arthropodes, le recours aux agents pathogènes constitue une autre stratégie de contrôle biologique des adventices qui prend une importance croissante. Un des exemples les mieux connus est l'introduction et la dissémination spontanée en Australie d'une rouille (*Puccinia chondrillina*), originaire du Bassin méditerranéen et parasite de l'espèce adventice *Chondrilla juncea*, responsable de pertes importantes dans les cultures de blé.

2.5. La lutte génétique

L'objectif de l'amélioration des plantes en matière de protection des cultures vise à sélectionner des génotypes de végétaux qui présentent, avec le facteur altérogène considéré, un rapport d'incompatibilité plus ou moins marqué (concept de **résistance**) ou qui fournissent une production adéquate des cultures, nonobstant l'impact d'un facteur altérogène déterminé (concept de **tolérance**). Les variétés tolérantes présentent cependant l'inconvénient d'entretenir dans l'environnement des sources de parasites ou de ravageurs.

L'utilisation de plantes génétiquement résistantes ou tolérantes constitue la méthode de lutte la moins astreignante pour l'agriculteur et la moins polluante pour l'environnement. Elle requiert cependant la mise en œuvre, par le sélectionneur, d'un travail particulièrement long et délicat, nécessitant des recherches en laboratoire, puis des essais au champ. Le processus de sélection se clôture par des essais comparatifs multilocaux permettant une éventuelle reconnaissance légale de la variété en vue de son introduction, de sa commercialisation et de son utilisation à plus ou moins grande échelle dans la pratique agricole, horticole ou sylvicole.

Tableau 17.6. Particularités et nomenclature des relations hôtes-parasites.

Relation différentielle biotype × cultivar	Relation non différentielle biotype × cultivar
Biotypes différant par leur virulence vis-à-vis d'un cultivar	Biotypes différant par leur agressivité vis-à-vis d'un cultivar
Résistance verticale ou spécifique	Résistance horizontale ou générale
Résistance totale (hypersensibilité)	Résistance partielle (infection lente)
Résistance mono ou oligogénique	Résistance polygénique
Gènes majeurs de résistance	Gènes mineurs de résistance

Deux catégories principales de résistance vis-à-vis des bactéries, des champignons et des virus ont été identifiées : la résistance verticale et la résistance horizontale (tableau 17.6).

La **résistance verticale** est *spécifique* : la variété concernée du végétal résiste totalement ou partiellement à certaines souches du parasite mais est sensible à d'autres : il y a **interaction différentielle**. Tout biotype du parasite qui est capable de surmonter un facteur de résistance verticale est dit **virulent** à l'égard du cultivar correspondant.

La **résistance horizontale**, par contre, est *générale* : un cultivar déterminé de l'hôte possède une résistance partielle vis-à-vis de tous les biotypes d'un agent pathogène déterminé (interaction **non différentielle**). Le niveau de résistance horizontale vis-à-vis d'une souche déterminée de l'agent pathogène peut varier selon les cultivars (vis-à-vis desquels le parasite présentera des **agressivités** différentes) et en fonction des paramètres de l'environnement (température, humidité).

En règle générale, les caractères de résistance spécifique (verticale) sont **monogéniques** ou **oligogéniques** (déterminés par un seul gène ou par un nombre réduit de gènes) et **instables** tandis que la résistance générale (horizontale) est le plus souvent **polygénique** et présente une **stabilité** dans le temps. Il y a cependant des exceptions, certaines résistances horizontales pouvant être monogéniques (par exemple, s'il s'agit d'une insensibilité de la variété considérée à une toxine sécrétée par le parasite) et certains types de résistance verticale pouvant être polygéniques.

Les facteurs de résistance verticale exercent une pression sélective vis-à-vis des biotypes du parasite. Lorsqu'une variété porteuse de tels facteurs de résistance est introduite dans la pratique, l'effet bénéfique obtenu est généralement spectaculaire pendant les premières années ; toutefois l'extension de la nouvelle variété sur de grandes surfaces accroît la probabilité de sélection d'un biotype virulent, ce qui aboutit généralement à un écroulement plus ou moins rapide de la résistance. Eu égard à leur facilité d'utilisation dans les hybridations, on a privilégié les résistances verticales mais leur instabilité exige l'obtention régulièrement renouvelée de nouvelles variétés améliorées. Ce travail est réalisé dans des stations bien pourvues en spécialistes et en moyens, ce qui limite l'utilisation de la résistance verticale aux cultures de rente.

Par contre, les facteurs de résistance horizontale, qui sont généralement durables car n'exerçant pas de pression sélective vis-à-vis des différents biotypes d'un parasite déterminé, ont connu un regain d'intérêt et constituent le moyen le plus adé-

quat d'assurer une production régulière chez les plantes vivrières, grâce à une résistance moyenne stable.

Dans les cultures traditionnelles de subsistance, où l'hétérogénéité génétique des plantes cultivées est élevée, l'introduction d'un nouveau parasite aboutit souvent à la sélection naturelle rapide de génotypes à bonne résistance horizontale. Ce fut le cas notamment en 1940, lors de l'introduction de la rouille du maïs *Puccinia polysora* en Afrique. Le maïs importé d'Amérique était présent sur le continent africain depuis quatre cents ans en l'absence de *P. polysora*. L'introduction de ce champignon en Afrique causa d'abord des dégâts très importants. Toutefois, avant même que les stations d'amélioration aient pu obtenir des cultivars de maïs à résistance verticale contre *P. polysora* (résistance appelée à s'écrouler immédiatement dans la pratique), le problème était résolu quasi automatiquement grâce à la sélection masale conduite par les agronomes et les agriculteurs, au sein du matériel génétique diversifié existant dans les champs paysans. Une situation analogue fut rencontrée en Éthiopie lors de l'introduction de souches de l'agent de l'antracnose, *Colletotrichum coffeanum*, attaquant les baies vertes du caféier. Ici également, la sélection parmi les nombreux génotypes différents présents dans les cultures traditionnelles a permis d'obtenir rapidement des types résistants de caféier. De telles modalités de sélection ne sont réalisables que dans un contexte de diversité génétique suffisante et ne seraient pas possibles dans des cultures à forte homogénéité génétique.

2.6. La lutte chimique

En culture intensive, il y a lieu de compléter les moyens de lutte biologique par des méthodes chimiques, en intégrant celles-ci avec les composantes de la lutte culturale dans un système intégré de protection phytosanitaire (tableau 17.7). On distinguera les viricides, les bactéricides, les fongicides, les insecticides, les acaricides, les nématicides, les rodenticides et les molluscides, selon les agents concernés.

Pour qu'une lutte chimique corresponde à une bonne pratique agricole, il faut qu'elle garantisse à la fois :

- l'efficacité et la sélectivité des interventions ainsi que la rentabilité des traitements ;
- l'absence de résidus indésirables sur les produits agricoles récoltés ;
- l'absence d'effets secondaires nuisibles vis-à-vis l'environnement.

Tableau 17.7. Schéma général des méthodes de lutte chimique.

Virus	Traitements contre les vecteurs (insectes, acariens, champignons, nématodes)
Bactéries	Bactéricides, bactériostatiques
Champignons	Fongicides { multisites { oligo- ou unisites
	Fongistatiques { inducteurs de résistance { antipénétrants (anticutinase)
Insectes	Insecticides Phéromones de confusion, phéromones d'agrégation Répulsifs, attractifs
Acariens	Acaricides
Nématodes	Nématicides
Rongeurs	Rodenticides, répulsifs
Mollusques	Molluscides

Les matières actives sont sélectionnées et formulées par les industries phytopharmaceutiques sur base de leur efficacité et de leur sélectivité à l'égard des plantes cultivées (absence de phytotoxicité). Un produit phytopharmaceutique n'est admis à l'emploi que s'il est agréé pour des usages et des modalités d'application définis qui garantissent, en cas d'utilisation correcte, l'absence de résidus indésirables sur les produits végétaux récoltés. Son utilisation implique dès lors des actions de formation, d'information et de vulgarisation au niveau des agriculteurs ainsi que des structures administratives et techniques. La persistance des produits phytosanitaires et de leurs métabolites dans le milieu naturel, ainsi que le risque qu'ils peuvent représenter dans les chaînes alimentaires sont à prendre sérieusement en considération. Pour les produits phytosanitaires récents, on visera à réduire les doses et à accélérer la métabolisation, ce qui contribue à diminuer les risques qu'ils représentent pour le consommateur et les écosystèmes.

La plupart des fongicides agissent par toxicité directe à l'égard des champignons pathogènes en interférant avec la respiration ou avec certains composants des membranes (inhibition de la synthèse d'ergostérol). D'autres inhibent la synthèse des parois, des protéines ou des acides ribonucléiques, ou encore empêchent le déroulement normal de la mitose (antimitotiques).

Certains composés assurent une protection phytosanitaire à des doses non fongicides en induisant la résistance de l'hôte ou en inactivant des composés du parasite indispensables au déroulement normal de la pathogénèse. L'une de ces molécules, l'éthyl-phosphonate d'aluminium, a, dès à présent, conquis un vaste marché dans la lutte contre certains mildious ; elle présente l'avantage de ne pas favoriser la sélection de souches résistantes des champignons pathogènes lors de son emploi répété dans les cultures.

Dans le domaine des insecticides, outre les molécules agissant sur l'insecte nuisible par toxicité directe (poisons du système nerveux, inhibiteurs de synthèse de la chitine), la lutte chimique utilise également des substances de synthèse reproduisant l'effet d'hormones en bloquant le développement au stade larvaire et en empêchant le passage à l'état adulte. Des analogues de phéromones sexuelles, empêchant l'accouplement en induisant la "confusion" des mâles, sont également utilisés, tandis que des lâchers de mâles stériles de certains ravageurs réduisent les potentialités de reproduction de l'espèce, ces mâles stériles s'accouplant avec des femelles qui n'auront pas de descendance.

Certains traitements chimiques, agissant par toxicité directe, deviennent progressivement moins efficaces lorsqu'ils sont répétés suite à la sélection de parasites ou de ravageurs résistants. On a constaté successivement le développement de résistance aux insecticides chlorés, puis aux organophosphorés (qui par ailleurs favorisent la pullulation des acariens), puis aux carbamates et on connaît déjà des résistances aux pyréthriinoïdes, qui sont les insecticides les plus récents. Les fongicides systémiques induisent également des résistances par sélection de mutants.

Pour éviter ou retarder la résistance de parasites ou de ravageurs vis-à-vis d'un traitement chimique, que ce soit dans les cultures ou chez les denrées entreposées, on peut alterner les modalités de lutte ainsi que les matières actives, ou utiliser des mélanges de produits à mode d'action différents.

Les formulations et les modes d'application contribuent aussi à assurer la spécificité des traitements chimiques. Par exemple, des insecticides systémiques appli-

qués sous forme de microgranulés dans la raie de semis ou par enrobage de semences, agissent sur les ravageurs de la culture sans pour autant atteindre les insectes auxiliaires bénéfiques. De même, les systèmes de libération lente des matières actives, ainsi que diverses formes d'appâts, permettent d'assurer une spécificité d'action des produits.

L'usage inconsidéré d'insecticides a conduit à des échecs économiques en culture de cotonnier en Amérique du Sud et en culture de pomme de terre au Pérou, avec développement de résistance chez les insectes nuisibles, multiplication de nouveaux ravageurs et pollution de l'environnement. Dans le cadre de programmes de lutte intégrée, il convient de ramener les traitements chimiques à une utilisation économique justifiée.

Les traitements phytosanitaires rentables reposent sur des interventions préventives ou curatives effectuées lorsque les situations le justifient, les *traitements systématiques de pure assurance étant à proscrire*.

2.7. La lutte physique

Les agents physiques utilisés pour lutter contre les maladies des plantes sont la température (élevée ou basse) et les différents types de radiations.

- **Traitement à la chaleur.** Le traitement à la chaleur (**thermothérapie**) utilise l'eau chaude ou l'air chaud pour le traitement des substrats, la désinfection des organes de propagation, la production de plants indemnes de virus et pour la désinfection des produits végétaux avant leur conservation. La température et la durée du traitement doivent être appropriées au but poursuivi : vapeur d'eau à 100 °C pour stériliser les sols, vapeur aérée à 60-70 °C pour la pasteurisation des substrats (création d'un vide biologique), air chaud à 80 °C pour le traitement des graines sèches, air chaud ou eau chaude à 45-50 °C pour traiter les organes herbacés contre les bactéries, les mycoplasmes et les champignons, traitement de longue durée à 37-38 °C pour éradiquer les virus des pousses de croissance.

La **solarisation**, utilisant l'énergie solaire pour désinfecter les sols, est actuellement largement utilisés dans les pays chauds et ensoleillés. Cette technique consiste à recouvrir le sol préalablement humidifié avec un film de polyéthylène transparent durant la période la plus chaude de l'année. Il en résulte une augmentation de la température du sol assurant une certaine destruction directe des parasites, mauvaises herbes et nématodes dans les couches superficielles et favorisant le développement d'une microflore dans les couches situées jusqu'au delà d'un mètre de profondeur en conférant aux sols ainsi traités un caractère suppressif, notamment grâce au développement de champignons appartenant au genre *Trichoderma* qui occupent le vide biologique créé par l'accroissement de température. Des effets de solarisation peuvent également être obtenus en cultures protégées (serres, tunnels plastique, etc.). La solarisation est actuellement utilisée dans de nombreux pays méditerranéens pour lutter contre les fusarioses, les verticillioses, sclérotinioses, agents de fontes de semis, le chancre à *Didymella* de la tomate, etc.

- **La réfrigération.** La réfrigération est probablement la méthode de lutte la plus utilisée pour contrôler les maladies de conservation. Les températures basses, légèrement au-dessus du point de congélation de l'organe végétal, ne tuent pas les agents pathogènes présents à la surface ou dans les hôtes, mais inhibent ou retardent la croissance et les activités de ces parasites.

• **Les radiations.** Les radiations électromagnétiques (UV, rayons X, rayons γ) et particulaires (β) ont été expérimentées pour lutter contre les maladies de conservation de nombreux fruits et légumes. Cependant, jusqu'à présent, cette technique n'est pas encore entrée dans la pratique courante, sauf pour quelques cas particuliers (fraises, condiments, crustacés) faisant l'objet d'autorisations spécifiques.

2.8. La lutte intégrée

Les interventions contre les parasites et ravageurs doivent s'effectuer dans le contexte d'une **lutte intégrée** qui prenne en compte la dynamique des populations d'organismes nuisibles dans les cultures et le milieu naturel. Il s'agit de coordonner au mieux tous les moyens d'intervention disponibles, de façon à maintenir les populations d'organismes nuisibles en dessous du seuil économique dommageable.

La lutte doit être adaptée aux problèmes régionaux à résoudre, aux conditions du milieu physique (connaissance des sols, de la bioclimatologie, etc.), du milieu biologique (végétation, microflore) et du milieu humain dans ses aspects sociologiques et économiques. Elle intéresse directement les agriculteurs, mais aussi le personnel d'encadrement des services officiels de l'agriculture et des réseaux de conseillers technico-commerciaux.

La lutte intégrée fait intervenir les moyens biologiques et chimiques, en donnant la priorité aux approches biologiques qui constituent souvent la solution la plus respectueuse de l'environnement, la moins coûteuse, et qui évite les problèmes liés aux résidus de pesticides.

En Afrique au sud du Sahara, les cultures de rapport (cotonnier, caféier, cacaoyer, théier, palmier à huile, *Citrus*, etc.) reçoivent habituellement des soins phytosanitaires sous forme de traitements chimiques tandis que pour les cultures vivrières (très généralement, des cultures de subsistance), les traitements chimiques de protection (insecticides, désinfectants de semences) ne jouent qu'un rôle mineur, et les méthodes culturales et génétiques de lutte s'avèrent être prioritaires. Par ailleurs, ces pays ne disposent généralement pas de l'infrastructure légale permettant le contrôle strict des traitements phytosanitaires.

2.9. La quarantaine et les règlements phytosanitaires

La défense des végétaux contre leurs ennemis constitue une question d'intérêt général, qui requiert une organisation phytosanitaire ayant pour rôle de surveiller l'état des cultures et d'appliquer des mesures douanières destinées à *empêcher l'introduction*, dans un pays ou une zone géographique déterminée, *de parasites ou de ravageurs nouveaux*. Les services officiels délivrent des certificats d'exportation des produits vers l'étranger, après inspection des plantes ou produits végétaux (parfois même des cultures d'où elles proviennent). La mise en œuvre de ces mesures est réalisée sous l'égide des services nationaux de la Protection des végétaux et d'organisations intergouvernementales travaillant en collaboration avec la FAO. Elle repose sur l'application de mesures légales de contrôle sanitaire aux frontières pour les végétaux ou parties de végétaux destinés à la mise en culture, à la consommation et aux travaux scientifiques, afin d'éviter toute introduction de parasites ou ravageurs nouveaux. Par manque de contrôle, des ennemis dangereux ont été intro-

duits récemment en Afrique : la cochenille du manioc, le bostryche du maïs et du manioc, l'acarien vert du manioc, la rouille de l'arachide (*Puccinia arachidis*).

Les **certificats phytosanitaires** sont émis par une autorité disposant d'un personnel qualifié, de sorte qu'ils puissent être acceptés en confiance par d'autres pays. Ces certificats garantissent que le produit a été inspecté soigneusement et qu'il a été découvert libre de toute maladie ou ravageurs couverts par les lois de quarantaine, ainsi que pratiquement indemne d'autres agents pathogènes. A l'intérieur d'un pays déterminé, toutes les plantes ou parties de plantes vivantes (plants, boutures, greffons, etc.) destinés à la vente doivent provenir d'établissements soumis au contrôle obligatoire d'un service agréé, et une pépinière ne peut théoriquement fonctionner que si elle est agréée par le service de la Protection des végétaux. De même, le transport des plants est soumis à un permis de circulation délivré par les inspecteurs de la Protection des végétaux.

Bien qu'une culture déterminée puisse demeurer séparée, dans le temps et dans l'espace, d'une cause de dégât potentiel (par exemple introduction d'une plante sans ses parasites ou ravageurs dans une zone géographique nouvelle), la rapidité et l'intensité croissante des échanges internationaux, de même que l'extension des zones cultivées au cours des dernières décennies, ont réduit considérablement l'impact de l'**isolement géographique**.

Si un agent pathogène est introduit accidentellement dans une zone géographique donnée, les services officiels peuvent être amenés à pratiquer l'**éradication**. Dans certains cas exceptionnels, cette méthode a été couronnée de succès. C'est ainsi qu'en 1927, la Floride a réussi à éliminer entièrement de son territoire une bactérie parasite des *Citrus* (*Xanthomonas citri*), qui avait été introduite accidentellement en 1911. Ce résultat ne fut acquis que par un effort considérable et au prix de la destruction d'une bonne partie des cultures existantes (20 millions d'arbres). La Floride demeura ensuite indemne de cette affection pendant 45 ans, grâce à des mesures de protection très sévères. Cependant, de nouvelles souches de la bactérie furent observées en Floride en 1983 et une seconde tentative d'éradication est actuellement en cours.

Dans la plupart des cas cependant, l'éradication s'avère impossible et l'homme est amené à vivre en permanence au contact des agents altérogènes. Par exemple, l'agent de la rouille du caféier (*Hemileia vastatrix*) a été introduit d'Afrique en Amérique du Sud en 1970, soit 250 ans après l'introduction de la culture caféière aux Antilles en 1723. Le café était demeuré depuis lors indemne de la rouille dans l'ensemble de l'Amérique du Sud. Cette rouille atteignit la côte occidentale de l'Afrique en 1966, au niveau de l'Angola et, en 1970, un spécialiste du cacao découvrit par hasard, au Brésil, des feuilles de caféier couvertes de pustules du champignon. Les mesures d'éradication prises en hâte s'avèrent inefficaces tandis que la lutte contre la progression du parasite vers l'Amérique centrale était rendue difficile par l'instabilité politique régnant dans ces régions. Aujourd'hui, la rouille a colonisé toutes les caféières d'Amérique latine, ce qui modifie considérablement les conditions de production du café dans l'ensemble du Nouveau Monde.

De nombreuses tentatives d'éradication n'ont pas pu arrêter la progression du bayoud du palmier-dattier en Afrique du Nord, pas plus que celle du feu bactérien du pommier et du poirier ainsi que, du virus de la sharka sur arbres fruitiers à noyaux en Europe.

2.10. La protection des produits stockés

Les conditions tropicales sont particulièrement favorables au développement des champignons, bactéries, insectes, acariens et rongeurs qui, par leur prolifération, provoquent l'altération des produits végétaux. Il est donc important à cet égard d'amener les denrées stockées au degré de séchage qui assurera leur autoprotection contre les moisissures et les insectes.

Le stockage s'effectue au niveau des villages, des coopératives ou des ports assurant l'importation et l'exportation des produits. Les conditions traditionnelles de stockage (greniers en bois plus ou moins fermés) occasionnent de nombreuses pertes. Des améliorations sont obtenues par l'utilisation de récipients métalliques ou de jarres cimentées étanches, ce qui empêche l'introduction des ravageurs et permet, si nécessaire, la mise en œuvre de certaines techniques de protection, utilisant des poudres, des fumigants, ou des additifs naturels (extraits de plantes tropicales).

Si des moyens chimiques d'intervention s'avèrent nécessaires, leur application sera étudiée de façon à respecter les règles de bonne conduite et à limiter les résidus. On précisera les doses à utiliser ainsi que la persistance d'efficacité des produits au sein des denrées traitées et on adaptera les modalités de traitement aux conditions locales de stockage.

3. LES PROBLÈMES ACTUELS EN PROTECTION DES CULTURES

3.1. La permanence des problèmes phytosanitaires

Malgré la mise en œuvre de moyens de lutte de plus en plus raffinés, les maladies des plantes et les ravageurs continuent à provoquer d'importants dégâts aux cultures et aux récoltes. Dès lors, en cette fin de xx^e siècle, un traité d'agronomie tropicale se doit de faire le point à propos des problèmes, des méthodes et des perspectives en matière de phytoprotection.

Deux facteurs d'aggravation des altérations des cultures en régions tropicales se sont développés à l'époque contemporaine : l'homogénéité génétique des plantes cultivées et la diversification des flores parasitaires et des faunes de ravageurs.

L'homogénéité génétique croissante des cultures résulte tout naturellement de ce que les producteurs choisissent les variétés les plus productrices, les plus appréciées, ou les mieux adaptées à des conditions particulières. La présence de réseaux commerciaux très actifs permet de répandre rapidement ces nouvelles variétés sur de vastes surfaces. Ce processus sélectionne en permanence des parasites et des ravageurs adaptés aux nouveaux génotypes cultivés. Dans bien des cas, l'introduction de gènes de résistance crée elle-même les conditions favorisant l'extension des biotypes parasitaires aptes à attaquer les nouvelles variétés. Parmi les cas chroniques en la matière, on peut citer les rouilles des céréales ou le mildiou de la pomme de terre, chez lesquels la spécialisation du pathogène n'a d'autre limite que l'ingéniosité des chercheurs à créer des variétés possédant des nouveaux facteurs de résistance, qui s'écroulent les uns après les autres.

De plus en plus, la protection des végétaux devra s'appuyer sur une vision planétaire des problèmes pour faire face aux nouvelles affections, pour affiner une prise de conscience évolutive des problèmes et pour diffuser les nouvelles techniques de lutte tant pour les cultures de rente que pour les cultures de subsistance.

Dans les régions tropicales et subtropicales, les impératifs de rentabilité croîtront avec l'intensification des productions, exigeant un investissement croissant dans le secteur des services de vulgarisation et le développement des transferts d'information au sein de "réseaux". Les monocultures vont augmenter en importance, de sorte que la production de semences ou de cultivars améliorés, ainsi que le développement de nouvelles espèces et variétés végétales (y compris celles issues du secteur des nouvelles technologies) vont connaître des extensions nouvelles. La lutte intégrée, utilisant des agents de contrôle chimiques et biologiques tout en minimisant les risques de leur emploi pour l'homme et l'environnement, s'imposera de plus en plus.

Toutefois, certains paramètres limitants (manque d'eau pour l'irrigation, dégradation et érosion des sols, déficit énergétique) vont conduire à optimiser le rendement économique à long terme, plutôt que de tabler sur des rendements maximaux à court terme. Ceci devrait permettre de développer des agro-écosystèmes plus équilibrés, assurant le maintien soutenu de la production végétale.

3.2. Les progrès à réaliser en protection des cultures

- **Quantifier les effets des agents altérogènes sur le rendement des cultures.** La plupart des cultures ont des rendements qui sont de loin inférieurs à leurs potentialités, notamment à cause des effets des maladies et ravageurs. Il est important dès lors de pouvoir apprécier correctement les seuils de dégâts tolérables, afin de définir des traitements qui soient à la fois pratiques, réalistes et dont les effets soient durables.

- **Mettre au point des méthodes de diagnostic et de détection rapides, peu coûteuses et fiables.** Tant pour ce qui est du domaine pratique que pour la recherche, il est indispensable d'améliorer les méthodes de diagnostic et de détection des agents pathogènes, des ravageurs, ainsi que des différentes composantes de la microflore, notamment pour contrôler l'état sanitaire des organes utilisés pour la plantation (semences, boutures, greffes, tubercules, etc.).

La mise au point de nouvelles méthodes simples, efficaces et peu coûteuses de diagnostic de routine est nécessaire pour permettre aux conseillers agricoles de terrain d'identifier les organismes nuisibles et de définir les stratégies de lutte appropriées.

- **Développer les analyses quantitatives des épidémies.** Il convient d'améliorer les méthodes quantitatives de caractérisation et de prévision des épidémies, afin de mieux évaluer l'effet des agents altérogènes et d'apprécier plus correctement l'impact des maladies et des ravageurs sur les productions végétales.

- **Faire progresser l'étude des interactions entre facteurs non biotiques et biotiques.** De nombreux paramètres de l'environnement (sols compacts, déséquilibres nutritifs, asphyxie radiculaire, déficit en eau, salinité, température trop haute ou trop basse, polluants divers), tout en ayant des effets propres, exercent également un impact indirect en agissant sur la microflore ou en produisant des plantes sen-

sibles aux maladies, de sorte que la sélection pour la tolérance aux facteurs abiotiques (notamment sécheresse et salinité) s'impose à un double titre.

- **Améliorer la durée d'efficacité des résistances génétiques.** Pour les cultures de rente, on développera des méthodes permettant d'identifier et de sélectionner des traits de résistance stables vis-à-vis de multiples agents pathogènes.

En ce qui concerne les cultures vivrières de subsistance, on veillera à conserver au maximum la diversité génétique des variétés locales adaptées et on basera l'introduction de nouveaux cultivars sur des tests comparatifs dont l'étendue et la durée seront suffisantes.

- **Améliorer la lutte chimique.** Les nouveaux produits de traitements phytosanitaires devraient avoir des spectres d'action élargis, être sans danger pour l'homme et l'environnement, être efficaces à faible dose, être systémiques et posséder des modes d'actions incontournables par les parasites et les ravageurs. Un exemple en la matière est fourni par l'éthyl-phosphite d'aluminium.

- **Développer la lutte biologique.** Pour les cultures de subsistance, ainsi que pour certains ravageurs et parasites des cultures de rente, il faudra développer une meilleure connaissance des possibilités de lutte biologique et mettre en place des réseaux de production et de distribution des agents de lutte biologique.

- **Éviter les maladies de conservation.** Les problèmes liés aux maladies de conservation revêtent une importance toute particulière en régions chaudes. Il faudra sélectionner des génotypes de végétaux dont les produits soient de bonne conservation, améliorer les techniques permettant d'éviter le développement des agents pathogènes et des ravageurs et détecter précocement les lots atteints afin d'en faire un usage approprié.

3.3. Les perspectives des nouvelles technologies

De nouvelles technologies sont actuellement disponibles et peuvent être utilisées dans le diagnostic et dans la lutte contre les maladies et ravageurs des plantes.

Les *techniques de diagnostic* dans le domaine de la protection des végétaux *sont en constante évolution en vue d'identifier les maladies et ravageurs des cultures et de préciser leur étiologie*. Le diagnostic est une démarche extrêmement complexe pluridisciplinaire reposant sur des connaissances approfondies basées sur une longue expérience. Si l'expertise existe généralement dans des domaines spécialisés (maladies cryptogamiques, virales, etc.), elle est plus rare en ce qui concerne les aspects généraux de la phytoprotection. Les échantillons végétaux ou animaux à diagnostiquer doivent donc souvent être envoyés à des experts pour identification, ce qui entraîne un retard dans l'application des méthodes de lutte. De plus, dans de nombreux laboratoires, les travaux d'expertise sont en compétition avec les activités de recherche. La pratique actuelle du diagnostic évolue et, grâce à l'informatique, l'identification pourra être mise à la disposition des utilisateurs via des logiciels assurant une aide à la prise de décision (**systèmes experts**). Ces programmes informatiques, visant à valoriser les connaissances dans un domaine limité, sont déjà utilisés pour le diagnostic médical dans certains pays. Facilement consultables, ils pourraient rendre le diagnostic et l'expertise indépendants du lieu et du temps. Leur construction demande l'intervention d'experts (compétents en intelligence artificielle, en logiciels et en phytoprotection), mais leur utilisation peut être mise à la

portée du technicien ou de l'agriculteur. L'élaboration et la mise en circulation des systèmes experts rendra d'importants services aux pays manquant de cadres et d'infrastructures spécialisées.

Le diagnostic par les méthodes **immunologiques** a connu un développement important et rapide. La méthode ELISA (*Enzyme Linked Immuno Sorbent Assay*) a trouvé de nombreuses applications par suite de sa qualité, de sa simplicité et de sa fidélité. Elle présente une haute spécificité, grâce à l'emploi d'anticorps monoclonaux produits *in vitro*, et sa sensibilité est 1 000 fois plus élevée que celle des méthodes sérologiques classiques. Ces qualités lui ont permis d'être adoptée comme technique de contrôle de routine par de nombreux laboratoires de pays développés et en voie de développement. Des coffrets de diagnostic sont déjà commercialisés pour la détection des maladies à virus des arbres fruitiers à noyau, des agrumes, de la vigne, de la pomme de terre et sont actuellement en cours d'adaptation pour les maladies bactériennes et cryptogamiques.

La technique d'électrophorèse en gel de polyacrylamide (PAGE), ainsi que la mise en évidence des acides nucléiques d'organismes, de virus, ou de viroïdes pathogènes, par utilisation de sondes moléculaires (ADN), pourront également devenir des tests de routine dans un proche avenir. Grâce à ces méthodes, le résultat du diagnostic peut être obtenu rapidement, au lieu de demander plusieurs semaines ou plusieurs mois, comme c'est souvent le cas dans l'indexage par les techniques biologiques.

Les **biotechnologies** jouent un rôle essentiel dans plusieurs domaines et sont actuellement appliquées en protection des végétaux, particulièrement dans la production et la multiplication de variétés résistantes ou de clones sains.

L'utilisation de variétés résistantes constitue la méthode de lutte la plus simple, la plus efficace et la plus économique, à condition que ces variétés soient bien adaptées aux exigences du producteur, du consommateur et du biotope. L'obtention de variétés résistantes requiert toutefois un travail de recherche long et difficile.

Les techniques classiques d'amélioration des plantes reposent sur le croisement des espèces et des variétés, suivi de la sélection de génotypes résistants. Ces méthodes rencontrent des difficultés, telles que les barrières biologiques d'incompatibilité empêchant la reproduction sexuée entre espèces et individus. Les méthodes de culture *in vitro* et de transfert d'informations génétiques par voie non sexuelle, ouvrent actuellement des possibilités nouvelles pour l'amélioration des plantes par les méthodes des biotechnologies. Les variants ou mutants obtenus en culture de tissus, les plantes monoparentales haploïdes issues de cellules sexuelles mâles ou femelles, les plantes provenant de croisements interspécifiques dont le développement embryonnaire a été rendu possible par culture *in vitro*, la fusion somatique de cellules ou de chloroplastes, et les plantes transformées par génie génétique constituent autant de sources nouvelles pour l'exploitation de la variabilité et pour la sélection de génotypes possédant des propriétés particulières.

Les techniques de culture *in vitro* sont actuellement appliquées avec succès pour la micropropagation de plusieurs espèces de plantes cultivées dans les régions chaudes : palmier à huile, palmier dattier, agrumes, caféier, pomme de terre, etc. Ces techniques visent à produire des pieds-mères indemnes de virus, à obtenir rapidement de grandes quantités de plantes homogènes pour reconstituer des peuplements détruits par un agent altérogène (cas du palmier dattier en Afrique du Nord ravagé par le bayoud causé par *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedenis*). La culture *in vitro* permet également

d'introduire et de sélectionner des facteurs de résistance à de nombreux agents biologiques (parasites, ravageurs) ou abiotiques (salinité, sécheresse).

Dans les programmes de sélection classique vis-à-vis des maladies, l'améliorateur est confronté à de multiples difficultés, telles que la production d'infections régulières et l'évitement d'interférences avec d'autres agents pathogènes. L'application, sur plantules ou sur organes en culture *in vitro*, de molécules dont le rôle dans une maladie a été établi, peut permettre de trier précocement des types résistants. Les fusions intra- ou inter-spécifiques de protoplastes, la mutagenèse induite, l'utilisation de cellules haploïdes et le transfert de matériel génétique permettent l'obtention de plantes possédant des caractères nouveaux. Le criblage biochimique *in vitro*, après manipulation génétique, peut être appliqué au niveau cellulaire sur une vaste population en un temps très court.

BIBLIOGRAPHIE

- Agrios G. (1988), *Plant Pathology*, Academic Press, New York, 803 p.
- Anonyme (1976), *La Défense des cultures en Afrique du Nord*, German Agency for Technical Cooperation, Eschborn, 256 p.
- Anonyme, *PANS Manual*, Centre for Overseas Pest Research, London.
- n °1 (1977), *Pest control in bananas*, 3^e éd., 126 p.
- n °2 (1973), *Pest control in groundnuts*, 197 p.
- n °3 (1976), *Pest control in rice*, 295 p.
- n °4 (1978), *Pest control in tropical root crops*, 235 p.
- (1981), *Pest control in tropical grain legumes*, 206 p.
- Anonyme (1984), *FAO's strategy for improved plant protection*, SPAN, 27, 14-15.
- Anonyme (1990), *Guide pratique de défense des cultures*, Association de coordination technique agricole, Paris, 557 p.
- Anonyme (1990), *Fruits (spécial bananes)*, Institut de recherches sur les fruits et agrumes (IRFA), 130 p.
- Autrique A. (1981), *Les principaux ennemis des cultures de la régions des grands lacs d'Afrique centrale*, Administration générale de la coopération au développement (AGCD), Bruxelles, 144 p.
- Bovey R. (1979), *La Défense des plantes cultivées*, Payot, Lausanne, 864 p.
- Collingwood E.F., Bourdouxhe L. et Defrancq M. (1981), *Les principaux ennemis des cultures maraîchères au Sénégal*, Administration générale de la coopération au développement (AGCD), Bruxelles, 95 p.
- Capdepon M. (1983), "La lutte contre les phanérogames parasites", *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, Paris, 5, 1627.
- Corbaz R. (1990), *Principes de pathologie et de lutte contre les maladies des plantes*, coll. "Biologie", Presses polytechniques et universitaires romandes, 286 p.
- Cornuet P. (1987), *Éléments de virologie végétale*, INRA, Paris, 205 p.
- Fiala I. et Fèvre F. (1992), *Dictionnaire des agents pathogènes des plantes cultivées*, INRA, Paris, 136 p.
- FAO (1985), *Code international de conduite pour la distribution et l'utilisation des pesticides*, FAO, Rome, 17 p.
- Fry W.E. (1982), *Principles of plant disease management*, Academic Press, New York, 378 p.
- Gaie W. et Flemal J. (1988), *La culture du caféier d'Arabie au Burundi*, Administration générale de la coopération au développement (AGCD), Bruxelles, 198 p.

- Gunn D.L. et Stevens J.G.R. (1976), *Pesticides and human welfare*, Oxford University Press, 278 p.
- Hill D.S. (1975), *Agricultural insect pests of the tropics and their control*, 2^e éd. Cambridge University Press, 746 p.
- Hill D.S. (1987), *Agricultural insect pests of the temperate regions and their control*, Cambridge University Press, 659 p.
- Kranz J. (1990), *Epidemics and plant diseases*, Springer-Verlag, Berlin, 268 p.
- Levitt J. (1980), *Responses of plants to environmental stress*, Vol 2 : *Water, radiation, salt and other stress*, Academic Press, New York, 624 p.
- Messian C.-M. (1981), *Les Variétés résistantes. Méthodes de lutte contre les maladies et ennemis des plantes*, INRA, Paris, 374 p.
- Messian C. M., Blancard D., Rouxel F. et Lafon R. (1991), *Les Maladies des plantes maraîchères*, INRA, Paris, 552 p.
- Mount M. et Lacy G. (1982), *Phytopathogenic prokaryotes*, Academic Press, New York, Vol 1, 541 p. et Vol 2, 506 p.
- Palti J. (1981), *Cultural practices and infectious crops diseases*, Spinger Verlag, Berlin, 243 p.
- Palti J. et Ausher R. (1986), *Advisory work in crop pest disease management*, Springer-Verlag, Berlin, 284 p.
- Sasson A. (1986), *Quelles biotechnologies pour les pays en développement ? Bio-futur-Unesco*, Paris, 200 p.
- Semal J. (ed.) (1989), *Traité de Pathologie végétale*, Presses agronomiques de Gembloux, 621 p.
- Wolfe M. et Caten C. (1987), *Populations of plant pathogens. Their dynamics and genetics*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 280 p.
- Yaninek J.S. et Herren H.R. (eds.) (1989), *Biological control : a sustainable solution to crop pest problems in Africa*, International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria, 210 p.

Chapitre 18

CONTRÔLE DES MAUVAISES HERBES

A. Peeters* et J.-F. Salembier**

*Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique

**Centre de recherches agronomiques de Gembloux, Belgique

Sommaire

1. Importance du désherbage

- 1.1. Définition de la notion de “mauvaise herbe”
- 1.2. Origine et évolution des mauvaises herbes
- 1.3. Effets de la présence des mauvaises herbes

2. Bases agronomiques du désherbage

- 2.1. Moyens de dissémination des mauvaises herbes
- 2.2. Pérennité et formes biologiques des adventives
- 2.3. Écologie des adventices
- 2.4. Importance de la reconnaissance des espèces d’adventices

3. La lutte contre les mauvaises herbes par les techniques culturales

- 3.1. Prévention contre l’introduction de graines exogènes
- 3.2. Autres méthodes phytotechniques

4. Le désherbage chimique et le mode d’action des herbicides

- 4.1. Les raisons du désherbage chimique
- 4.2. Définition et classification des herbicides
- 4.3. La sélectivité des traitements herbicides
- 4.4. La résistance aux herbicides
- 4.5. Mode d’absorption des herbicides
- 4.6. Comportement des herbicides dans le sol
- 4.7. Comportement des herbicides dans les plantes
- 4.8. Les propriétés d’un herbicide et les types de matières actives
- 4.9. Évolution de la phytopharmacie et propriétés des nouveaux herbicides

Bibliographie

CONTRÔLE DES MAUVAISES HERBES

1. IMPORTANCE DU DÉSHERBAGE

1.1. Définition de la notion de “mauvaise herbe”

La notion de “mauvaise herbe” n’est pas absolue. Dans la nature, il n’y a bien sûr ni “bonnes”, ni “mauvaises” herbes. La notion de “mauvaise herbe” est donc purement anthropocentrique et, de plus, elle n’existe que dans un contexte spatio-temporel déterminé. C’est ainsi que même des plantes cultivées peuvent devenir des mauvaises herbes. C’est le cas par exemple du colza dont des quantités importantes de graines tombent sur le sol à la moisson. Ces graines peuvent germer lors d’une culture ultérieure de céréales ou de betteraves et ces plantes “spontanées” de colza peuvent concurrencer ainsi dangereusement ces cultures. C’est le cas aussi des repousses de pommes de terre ou des betteraves “sauvages” en culture de betterave.

Par contre, en région méditerranéenne, les mauvaises herbes sont appréciées par les éleveurs pour l’appoint fourrager qu’elles procurent. De même, dans les prairies d’Europe de l’Ouest, certaines plantes qui étaient autrefois considérées comme des mauvaises herbes, sont reconnues intéressantes aujourd’hui pour augmenter les quantités d’herbe ingérées par les animaux et équilibrer la composition minérale des fourrages.

Il n’en reste pas moins vrai qu’une mauvaise herbe est généralement considérée comme une plante indésirable dans une culture pour les raisons qui sont développées ci-dessous. Toutefois, le but du désherbage n’est pas l’éradication complète d’une plante mais bien de supprimer les ennuis qu’elle occasionne, et ce bien sûr, non seulement d’une façon économique mais encore d’une manière écologiquement justifiée (Stryckers, 1979). Il faut reconnaître qu’un faible pourcentage de mauvaises herbes ou la présence d’espèces peu compétitives peut avoir un effet favorable aussi bien pour la culture que pour le sol (matière organique, vie du sol, piège à nitrates, érosion). Cet aspect bénéfique de la présence de certaines mauvaises herbes bascule cependant facilement au désavantage de la culture.

Il peut être nécessaire de faire la distinction entre plantes adventices et mauvaises herbes. Une adventice, au sens strict, est en effet une plante qui se trouve dans un milieu qui n’est pas le sien. Elle peut avoir été introduite involontairement par l’homme ou être apparue spontanément dans un biotope cultivé. Elle devient une mauvaise herbe lorsqu’elle occasionne un préjudice, c’est-à-dire une baisse de rendement de la culture.

On peut cependant, par facilité, parler indifféremment de mauvaises herbes, de plantes adventices ou d’adventices, de plantes commensales ou de commensales. Les adventices des cultures de céréales sont souvent appelées plantes messicoles .

1.2. Origine et évolution des mauvaises herbes

Le génotype des plantes qui se sont introduites dans les cultures est riche de potentialités. Ces plantes qui vivaient avant l'apparition de l'*Homo sapiens* dans des milieux divers : dunes, aulnaies, clairières pâturées par les ongulés sauvages, repaires des herbivores, bords des rivières, etc., ont produit des écotypes adaptés aux conditions nouvelles qu'ils trouvaient dans les cultures.

Depuis le Néolithique et jusqu'à nos jours, suite à l'extension des cultures, des semences d'adventices ont été transportées loin de leur zone d'origine. De nouveaux écotypes adaptés aux conditions climatiques y sont apparus. Ce phénomène a été démontré pour les genres *Spergula*, *Amaranthus*, *Chenopodium* (Montégut s.d.). C'est certainement le cas aussi pour les graminées d'origine tropicale ou subtropicale qui ont accompagné le maïs dans sa progression vers le nord de l'Europe : *Digitaria*, *Echinochloa*, *Setaria*.

Ces dernières années, les herbicides ont bien entendu opéré un premier tri entre les espèces, en éliminant les plus sensibles, mais ils ont de plus induit des variétés résistantes au sein d'une même espèce. Cela a été mis en évidence chez des *Amaranthus* sp., des *Chenopodium* sp. et *Solanum nigrum* L. notamment qui présentent des écotypes résistants à l'atrazine dans les cultures de maïs. Gasquez (1991) inventorie pas moins de 45 espèces qui ont présenté au moins une fois des écotypes résistants aux triazines. Des phénomènes de résistance ou de moindre sensibilité aux herbicides se sont manifestés pour une série d'autres espèces et pour de nombreux autres produits, citons la trifluraline (*Eleusine indica* (L.) Gaertn.), des sulfonylurées (*Lactuca serriola* L., *Kochia scoparia* (L.) Schrad.), l'isoproturon et le chlorotoluron (*Alopecurus myosuroides* Huds.), le diclofop méthyl (*Lolium rigidum* Gaudin, *Avena fatua* L.) et le paraquat (*Hordeum glaucum* Steud., *Conyza canadensis* (L.) Cronq.) (Gasquez 1991).

1.3. Effets de la présence des mauvaises herbes

Les mauvaises herbes réduisent la croissance et le développement des plantes cultivées par des phénomènes de concurrence pour l'eau, l'air (CO₂), la lumière et les éléments nutritifs. Elles peuvent également dans certains cas émettre des substances phytotoxiques.

Ce phénomène de compétition peut être illustré par l'exemple de la culture de blé d'hiver, où la présence du vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides*) diminue le rendement dans les proportions suivantes (synthèse de 60 essais, Strykers 1979) :

Nombre de plantes de vulpin par m ²	25	50	75	100	125
% de diminution du rendement du blé	5,8	11,6	17,4	23,2	29,0

- **Besoins en eau.** L'eau a bien entendu un rôle essentiel notamment pour le transport des éléments nutritifs. Les populations de mauvaises herbes consomment cette eau pour leur croissance, au même titre que la plante cultivée. La présence des mauvaises herbes entraîne donc un plus rapide épuisement de la réserve en eau utile du sol. Ce phénomène limite déjà en lui-même la croissance et ce d'autant plus que la période est sèche (été, régions arides).

- **Besoins en CO₂.** La compétition pour le CO₂ dans un couvert végétal a été démontrée de différentes manières, notamment en injectant du CO₂ dans ce couvert et

en observant l'effet sur la croissance. En enrichissant l'atmosphère en CO₂, le taux net d'assimilation (NAR) augmente, ce qui prouve que l'élément est limitant (Egli et al., 1970). Par ailleurs, la concentration en CO₂ dans le couvert n'est pas homogène par temps calme (Wright & Lemon, 1966). Le couvert présente des zones de moindre concentration. La présence de plantes adventices mélangées à la plante cultivée réduit donc manifestement l'accès de la culture à des concentrations suffisantes en CO₂ et limite de ce fait son rendement.

- **Besoins en lumière.** La compétition pour la lumière est une réalité qui affecte non seulement les relations interspécifiques entre espèces cultivées et mauvaises herbes, mais aussi entre les individus d'une même espèce et entre les organes foliaires au sein d'un même individu. Cette compétition a pour conséquence de réduire la quantité de lumière accessible à chaque individu et ce, dès la germination, si la densité des graines est forte, mais en tout état de cause, assez rapidement après, dès que les feuilles se superposent. Pour chaque individu cela se traduit par une vitesse de croissance de la culture (CGR) réduite, ce qui peut s'exprimer encore par une vitesse de croissance relative (RGR) ou un taux net d'assimilation (NAR) plus faibles.

- **Besoins en éléments nutritifs.** Les mauvaises herbes affectent négativement la nutrition minérale des plantes cultivées. Elles entrent en concurrence avec elles pour l'azote et les autres éléments minéraux. Les adventices appartenant aux dicotylédones sont d'ailleurs souvent plus riches en éléments minéraux que les céréales qu'elles accompagnent. Leurs capacités d'échanges cationiques racinaires (CECR) plus élevées que celles des monocotylédones leur permet d'absorber plus facilement le calcium et le magnésium. De plus, le système racinaire pivotant de certaines adventices (*Brassicaceae*, *Rumex* sp. par exemple) leur permet d'explorer des couches de sol peu exploitées par la plante cultivée.

- **Émission de phytotoxines.** L'émission de phytotoxines par des adventices a été évoquée à plusieurs reprises. Il est cependant très difficile d'établir des évidences dans ce domaine. Néanmoins, il a pu être démontré que certaines espèces comme le chiendent (*Elymus repens* (L.) Gould), utilisent des substances allélopathiques dans leur conquête de l'espace. Le chiendent émet une substance téléttoxique, l'agropyrene, qui réduit la croissance des plantes croissant à proximité. En cas de fortes concentrations de chiendent, ces phénomènes d'**allélopathie** viennent s'ajouter aux mécanismes traditionnels de concurrence entre espèces pour limiter le rendement de la plante cultivée.

Les mauvaises herbes ont également une incidence économique par des effets indirects.

- **Toxicité.** Elles peuvent être toxiques pour le bétail ou l'homme qui consomment la récolte. La nielle des blés (*Agrostemma githago* L.), plante adventice des cultures de céréales, peut occasionner des irritations des muqueuses et des troubles gastriques lorsque ses graines sont mélangées à de la farine consommée par l'homme. Ces graines contiennent en effet de l'agrostemine, un saponoside triterpénique (Faliu, 1981).

Dans les cultures de petits pois (*Pisum sativum* L.), les baies de morelle noire (*Solanum nigrum*), d'un diamètre comparable aux pois, sont parfois mises en conserve avec eux. Ces baies contiennent un glucoalcaloïde stéroïdique, de la solanine qui est très toxique (Faliu, 1981). Ces baies de morelles peuvent aussi se retrouver dans l'ensilage de maïs, la morelle est en effet très fréquente dans cette culture, certains

écotypes ont d'ailleurs développé une résistance à l'atrazine qui est l'herbicide le plus utilisé pour le désherbage du maïs.

• **Gêne mécanique à la récolte.** Les mauvaises herbes peuvent également compliquer la récolte, surtout si celle-ci est réalisée mécaniquement.

Le gaillet gratteron (*Galium aparine* L.) et les autres plantes volubiles peuvent occasionner la verse des céréales et gêner le travail des moissonneuses-batteuses. La verse par elle-même peut engendrer des pertes de rendement. .

• **Multiplication et dissémination des parasites et déprédateurs des espèces cultivées.** Les mauvaises herbes peuvent servir de refuge aux parasites et déprédateurs des espèces cultivées et y trouver un milieu de propagation.

Exemples :

- Ergot de seigle (*Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.) sur *Elymus repens*, *Lolium* sp., *Dactylis glomerata* L., etc.
- Blanc des crucifères (*Albugo candida* (Pers. ex Chev.) Kuntze) sur *Capsella bursa-pastoris* (L.) Med.
- Rouille jaune des céréales (*Puccinia striiformis* Westend) sur graminées sauvages.
- Pucerons (*Aphis* sp.) sur diverses plantes sauvages, ces pucerons peuvent ensuite transmettre des maladies virales aux plantes cultivées (betteraves, céréales).
- Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say) sur *Solanum nigrum*.

• **Dépréciation de la récolte.** Les semences des adventices, lorsqu'elles sont mélangées aux semences de la plante cultivée, doivent être éliminées par triage, ce qui occasionne des frais supplémentaires. Les semences impures ont en effet une moindre valeur marchande. Ceci est vrai aussi bien pour des cultures semencières que pour des céréales par exemple. Les adventices des cultures fourragères (*Chenopodium album* L., *Rumex obtusifolius* L.) peuvent être très abondantes lors de l'année de l'implantation de ces cultures. Leur digestibilité et leur valeur alimentaire en général, sont bien inférieures à celles des fourrages semés.

2. BASES AGRONOMIQUES DU DÉSHERBAGE

2.1. Moyens de dissémination des mauvaises herbes

Il y a plusieurs façons de classer les mauvaises herbes en fonction de leurs modes de propagation ou de leur persistance. Certaines espèces se multiplient uniquement par graines, d'autres ont aussi un mode de propagation par voie végétative, ce mode de reproduction par voie végétative peut être d'ailleurs le moyen privilégié par lequel l'espèce se multiplie. De nombreuses espèces qui se propagent efficacement par rhizomes par exemple, produisent peu de graines. Elles possèdent alors deux stratégies de multiplication : la multiplication à courte distance est essentiellement végétative tandis que la dispersion de l'espèce sur de longues distances se fait par voie de graines. La reproduction sexuée représente aussi pour ces espèces le moyen de conserver la diversité de leur génome avec les avantages évolutifs et d'adaptation qui en découlent.

La figure 18.1 symbolise le cycle reproductif d'une espèce par voie sexuée avec ses différentes phases et ses différents compartiments.

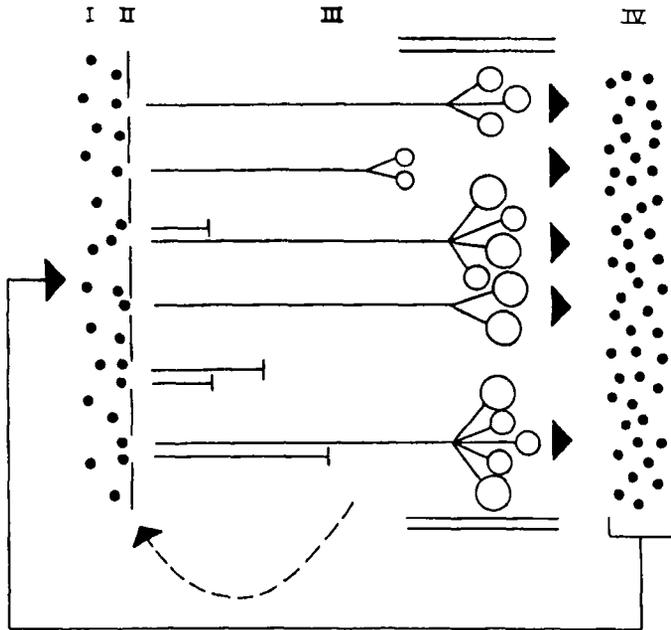


Figure 18.1. Cycle reproductif d'une adventice par voie sexuée, phases et compartiments.
 I. Banque de graines.
 II. Recrutement des semis (germination).
 III Phase de croissance de la biomasse et du nombre d'unités modulaires
 IV. Phase terminale de la production de graines (pluie de graines).
 Source Harper (1990)

2.1.1. Pluie de graines

La reproduction sexuée des mauvaises herbes engendre une pluie de graines plus ou moins importante selon les espèces (tableau 18.1). Cette pluie de graines couvre une surface plus ou moins éloignée de la plante-mère suivant les caractéristiques de la graine et les paramètres climatiques.

Tableau 18.1. Exemples de production de graines par unité de surface ou par plante

Espèce	Type de culture	Graines/m ²
Région méditerranéenne (d'après Cavers & Benoit (1989))		
<i>Amaranthus retroflexus</i> L	essais fertilisés	1 038 000
Région tempérée (d'après Cavers & Benoit (1989)) :		
<i>Elymus repens</i>	Culture intensive	> 634
<i>Alopecurus myosuroides</i>	Blé d'hiver	6 500
Espèce	Type de culture	Graines/plante
Région tempérée d'après Hanf (1982)		
<i>Matricaria recutita</i> L	Céréales	5 000
<i>Rumex obtusifolius</i>	Céréales, prairies	7 000
<i>Chenopodium album</i>	Cultures sarclées	3 000 à 20 000

Les membres de la famille des astéracées ont développé des graines particulièrement aptes à se déplacer sur de grandes distances. Ces graines sont munies d'un pappus qui sert à ralentir la chute de l'achène et peut même lui permettre de s'éle-

ver dans les airs en cas de courants ascendants. Des graines de *Tussilago farfara* L. ont été observées en déplacement, flottant dans l'air, à la vitesse de 60-80 m/heure (Bakker, 1960). Ces graines peuvent ainsi parcourir jusqu'à 6 km.

Certaines graines sont éjectées de la capsule de la plante-mère et projetées ainsi à une certaine distance de celle-ci, c'est le cas par exemple de plusieurs espèces d'*Impatiens* sp. et de *Oxalis fontana* Bunge. D'autres semences sont disséminées par les animaux. Elles peuvent être munies d'appendices crochus qui, leur permet de s'accrocher à la toison de certaines espèces (*Arctium* sp.) ou de coller aux pattes de palmipèdes ou d'autres oiseaux d'eau dans le cas de mauvaises herbes aquatiques (*Lemna* sp.).

Des graines de mauvaises herbes peuvent aussi être propagées involontairement par l'homme. Les semences de la plante cultivée elle-même contiennent fréquemment des graines de mauvaises herbes. Les semences de graminées fourragères peuvent contenir des graines de *Rumex obtusifolius* ou d'*Elymus repens*. Les semences de céréales peuvent être mélangées à des graines de *Galium aparine* ou de *Raphanus raphanistrum* L. par exemple. Certaines graines d'adventices ne sont pas détruites lors du passage dans le système digestif des animaux d'élevage. Elles se retrouvent ensuite dans les fumiers et les lisiers et sont épandues avec ceux-ci sur les terres de culture. Des semences d'adventices peuvent également être présentes dans les pailles des céréales et viennent donc s'ajouter au stock semencier présent dans les fumiers. Certains composts insuffisamment fermentés (température de compostage inférieure à 55-60 °C) peuvent également être une source importante d'infestation. Les eaux d'irrigation peuvent aussi transporter à grandes distances les semences des mauvaises herbes croissant à proximité des canaux d'irrigation.

Une fois tombées sur le sol, les graines de mauvaises herbes peuvent encore se déplacer sur des distances importantes en roulant à la surface du sol, poussées par le vent. Ce processus peut être non négligeable dans le cas de certaines espèces de graminées.

2.1.2. Dormance

Lorsqu'une graine touche le sol après une dispersion à partir du pied-mère sur une plus ou moins longue distance, elle n'est pas nécessairement capable de germer immédiatement. De nombreuses graines sont "dormantes", elles présentent un métabolisme ralenti, leur germination est différée même si les conditions d'humidité, de température et d'oxygénation sont favorables. Cette dormance peut être essentiellement de trois types (Harper, 1990) :

- dormance innée : incapacité de germination due à certaines propriétés de l'embryon, ou de l'endosperme associé, ou des structures maternelles (dormance embryonnaire ou tégumentaire) ;
- dormance induite : dormance acquise suite à des expériences vécues par la graine dans l'environnement où elle s'est trouvée après son mûrissement ;
- dormance forcée : incapacité de germer due à des contraintes environnementales (sécheresse, basse température, manque d'oxygène).

La **dormance innée** peut être due à un développement incomplet de l'embryon. C'est le cas de *Heracleum sphondylium* L. où l'embryon continue à se développer au dépens des réserves extra-embryonnaires plusieurs mois après la dispersion de la graine (Harper, 1990).

Ce type de dormance peut être sous la dépendance de déclencheurs biochimiques.

Certains de ces déclencheurs peuvent être influencés par la lumière par le biais du système des phytochromes (Black, 1967). C'est ainsi que de nombreuses graines sont photosensibles. Le vieillissement atténue la sensibilité de certaines semences à la lumière, ce sont des semences photosensibles préférentielles. D'autres gardent leur photosensibilité positive malgré le vieillissement (Montégut s.d.).

Des alternances de température peuvent également être à l'origine de ruptures de dormance. Exemple : *Papaver* sp.

Il existe aussi des inhibiteurs de germination tégumentaires qui peuvent être lessivés ou détruits par des activités microbiennes. Des tissus imperméables aux échanges d'air et d'eau qui enrobent certaines graines peuvent induire une dormance qui est levée par des attaques microbiennes ou, artificiellement, par scarification, attaque par un acide fort ou passage dans l'eau bouillante.

De nombreuses espèces, appartenant notamment aux genres *Chenopodium* et *Rumex*, présentent un polymorphisme somatique (Harper, 1990) c'est-à-dire une production de graines de différentes morphologies et/ou de différents comportements. Ces divers types de graines ont des caractéristiques différentes du point de vue de la dormance et c'est ce qui explique que des populations de graines appartenant à une même espèce germent à des époques différentes de l'année.

La **dormance forcée** apparaît chez une graine exposée à des conditions particulièrement défavorables, une sécheresse très marquée, des températures extrêmes ou une atmosphère particulière. Les grandes quantités de graines dormantes rencontrées dans les sols agricoles auraient pour origine des tensions de vapeur élevées en CO₂ et/ou des basses tensions en oxygène dans le sol (figure 18.2) même si le mécanisme exact n'a pu être établi jusqu'ici (Harper, 1990).

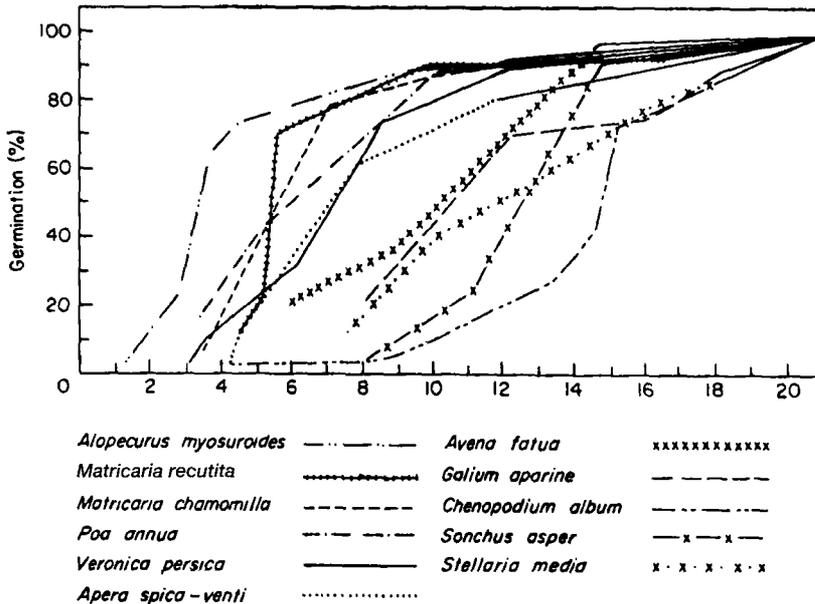


Figure 18.2. Germination de graines de différentes espèces d'adventices en fonction de la pression partielle d'oxygène (en %).

Source Harper, 1990.

2.1.3. Banque de graines

Il subsiste en permanence dans un sol cultivé des graines de différentes espèces et de différents âges. Certaines de ces graines sont vivantes et capables de germer immédiatement, d'autres sont vivantes mais en dormance, d'autres enfin sont intactes en apparence mais mortes. Les deux premières catégories définissent le stock semencier, encore appelé la banque de graines du sol.

La banque de graines représente un stock énorme d'individus présents dans le sol. Le stock est alimenté chaque année par la pluie de graines. Il est réduit dans le même temps par la prédation et la mortalité physiologique. La plupart des graines viables sont dormantes et ne sont capables de germer que suite à des stimuli de nature diverse. Lorsque les conditions sont favorables, ces graines "actives" germent et donnent naissance à des plantules dont un certain nombre réalimenteront la pluie de graines (figure 18.3).

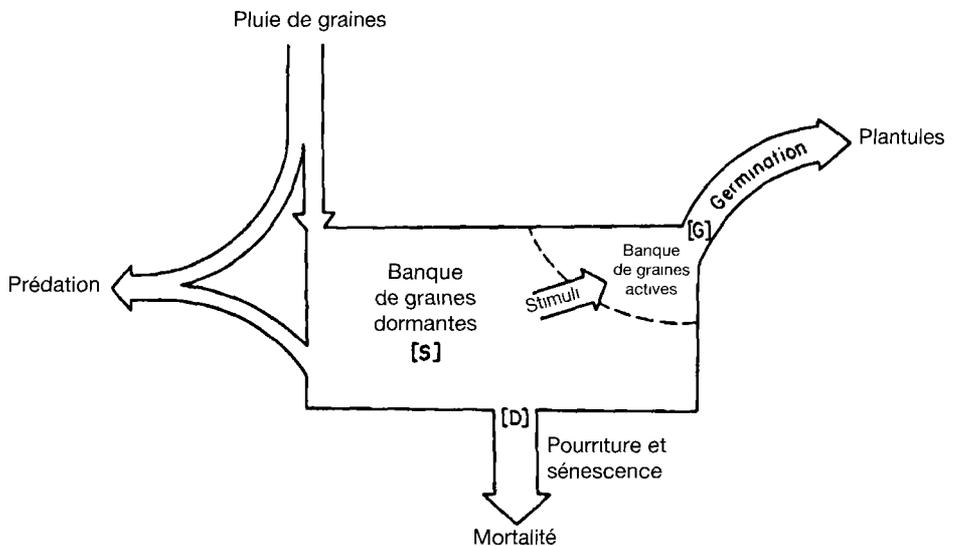


Figure 18.3. Diagramme de flux représentant la dynamique de la population de graines dans le sol.

Source : d'après Harper, 1990.

Le potentiel d'infestation, toutes espèces comprises, est considérable. En région tempérée, il est souvent compris entre 2 000 et 50 000 graines au m², soit 20 à 500 millions de graines à l'hectare. Hanf (1982) parle même d'un maximum de 500 000 graines au m². Ces chiffres sont à comparer avec les quantités de semences des espèces cultivées, soit 80 à 100 000 graines par ha pour le maïs, environ 2,5 à 4 millions de graines par ha pour le blé. En région tropicale, le stock semencier semble plus faible, sans doute à cause des longues périodes de jachère en milieu forestier ou de savane.

La répartition des graines d'adventices dans le profil cultural (0 à 20-25 cm de profondeur) est plus ou moins homogène. Cette répartition est cependant influencée par le système de travail du sol (figure 18.4) En dessous de la profondeur labourée, le nombre de graines chute brutalement. En prairie, la grande majorité des graines est située dans les 5 premiers centimètres du sol. En dessous de 15 cm, leur nombre est quasiment nul.

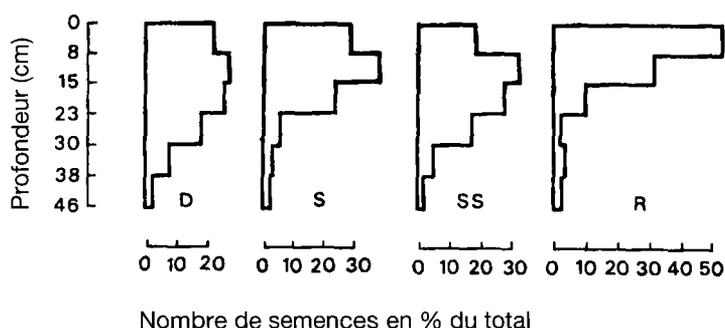


Figure 18.4. Distribution en profondeur de semences viables d'adventices après 9 ans de différents traitements de travail du sol. D : labour profond (36-41 cm) , S : labour superficiel (15-18 cm) ; SS : labour superficiel + sous-solage (41-46 cm) ; R : rotavator (15-18 cm).

Source : Cavers & Benoit (1989).

En plus du phénomène de prédation des graines d'adventices par divers animaux et des attaques par des pathogènes, surtout des champignons, les graines d'adventices perdent leur viabilité par vieillissement après 3 à 10 ans, comme d'ailleurs la plupart des graines des plantes cultivées ou non. Des longévités de l'ordre du demi-siècle ont cependant été citées pour des graines de renouée des oiseaux (*Polygonum aviculare* L.), la fumeterre (*Fumaria officinalis* L.), le laiteron maraîcher (*Sonchus oleraceus* L.) et le mouron des oiseaux (*Stellaria media*) (Montégut s.d.). Le retournement des vieilles prairies (30 ans) installées sur des sols autrefois cultivés fait réapparaître des adventices d'anciennes cultures. Montégut (s.d.) signale une longévité de 17 siècles pour la spargoute des champs (*Spergula arvensis* L.) et le chénopode blanc (*Chenopodium album*). Ces valeurs sont cependant exceptionnelles.

Sans apports nouveaux, le stock semencier diminue de façon exponentielle, ce qui veut dire qu'un pourcentage constant est perdu chaque année. Ce taux de disparition varie selon les espèces (Cavers & Benoit 1989). Dans une terre normalement travaillée, il diminuerait d'environ 30 à 50 % par an. L'oxygénation du sol diminue la viabilité des graines parce qu'elle affaiblit leurs activités enzymatiques. Plus un sol est travaillé, plus la longévité des graines est faible. Par contre, le défaut d'oxygénation, le manque de lumière et l'enfouissement sont des facteurs qui augmentent la longévité.

2.1.4. Germination

Les plantes adventices, comme toutes les autres espèces végétales, requièrent des conditions bien précises en ce qui concerne la lumière, la température, l'humidité et la teneur en oxygène du sol.

La lumière est un facteur qui influence fortement la germination de la plupart des espèces d'adventices. Cette sensibilité à la lumière est sous la dépendance du système des phytochromes. D'une manière générale, on observe que les graines fines ont tendance à être photosensibles positivement alors que les grosses graines sont plutôt négativement photosensibles.

La température agit également puissamment sur la germination puisque, pour chaque espèce, il est possible de définir un minimum, un maximum et un optimum de température pour la germination. En région tempérée, certaines espèces germent à des températures assez basses, leur optimum est compris entre 2 et 13 °C, ces es-

pèces peuvent être qualifiées de **microthermiques**. D'autres ont des besoins en chaleur élevés pour leur germination, leur optimum est compris entre 25 et 40 °C, elles sont qualifiées de **macrothermiques**. D'autres encore ont un optimum très large, elles sont assez indifférentes à la température, leur optimum est compris entre 0 et 35 °C, elles germent donc à peu près durant toute l'année. Elles sont qualifiées d'**eurythermiques**. Entre ces trois grandes catégories, tous les intermédiaires sont possibles. Par ailleurs, la germination de certaines espèces est favorisée par des alternances thermiques, il s'agit surtout de graminées. Il est également important de signaler qu'au sein d'une même espèce, des écotypes peuvent avoir des exigences différentes vis-à-vis de ce facteur.

Du point de vue de l'humidité, la germination est évidemment idéale, pour la plupart des espèces, entre le point de flétrissement et la capacité au champ. Cependant, certaines adventices parviennent à germer au-delà de ces deux extrêmes. *Chenopodium album* est un des derniers à germer lorsque l'humidité du sol atteint le point de flétrissement. Par contre, *Polygonum persicaria* L. germe fréquemment en sol inondé. La pluie a également comme effet de lessiver les inhibiteurs tégumentaires mais elle ramène aussi en surface des semences fines qui exigent ou préfèrent précisément de la lumière à la germination (Montégut s.d.).

La germination étant un processus d'oxydation, il nécessite évidemment de l'oxygène. Cependant, pour ce facteur aussi, la sensibilité des espèces est très différente et certaines espèces germent encore à des teneurs très basses. C'est le cas par exemple d'*Alopecurus myosuroides*, de *Matricaria* sp. et de *Veronica* sp. (Montégut s.d.).

Tous ces facteurs écologiques n'agissent pas séparément sur une graine, mais, au contraire, ce sont leurs interactions qui influencent *in fine* la germination. C'est ce qui explique que les germinations des adventices s'observent au champ à des époques bien déterminées c'est-à-dire à des périodes où la graine a pu être soumise à des conditions qui constituent un compromis vis-à-vis de toutes ses exigences. Il est en effet possible de distinguer des espèces à germination automnale (*Scleranthus annuus* L., *Alopecurus myosuroides*, *Galium aparine*), hivernale (*Papaver rhoeas* L., *Apera spica-venti* (L.) Beauv.), printanière (*Aethusa cynapium* L., *Polygonum aviculare*), estivale (*Solanum nigrum*, *Amaranthus* sp., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.) ou à germination étalée sur toute l'année (*Stellaria media*, *Poa annua* L.).

2.1.5. Multiplication végétative

La reproduction végétative est réalisée suivant les espèces de plusieurs façons, soit au-dessus de la surface du sol par des stolons ou des bulbilles, soit en dessous de la surface du sol par des rhizomes, des tubercules, des bulbes ou des éclats de souches.

- **Stolons.** Les stolons sont des tiges qui rampent à la surface du sol et qui peuvent s'enraciner à chaque nœud. Dans des conditions optimales, certaines espèces qui possèdent ce système stolonifère peuvent ainsi progresser de plusieurs mètres par an. Si ces stolons sont sectionnés, chaque morceau peut reconstituer une plante indépendante pourvu qu'il possède un nœud et un fragment d'entre-nœud. Les stolons ne sont pas seulement des moyens de dissémination pour l'espèce, ils assurent aussi un rôle de réservoir d'énergie et d'éléments nutritifs pour l'individu qui les possède.

Exemples : *Ranunculus repens* L., *Potentilla reptans* L., *Paspalum paspalodes* (Michx) Scribner.

- **Rhizomes.** Les rhizomes sont des tiges souterraines transformées. Les rhizomes

forment très souvent un maillage serré qui s'étale à quelques centimètres sous la surface du sol. Ces rhizomes sont en général plus courts que les stolons mais leur densité est généralement plus grande. Chez le chiendent (*Elymus repens*), les rhizomes d'une population dense n'ont que 5 à 15 cm de longueur en moyenne (Palmer, 1958). Ils cheminent à une profondeur moyenne de 5 à 7 cm dans les sols compacts, de 10 à 15 cm dans les sols plus légers (Palmer, 1962 ; Hakansson, 1969). Chaque nœud est susceptible de reconstituer un individu indépendant en produisant des racines et des tiges verticales.

Le bourgeon apical présente cependant un phénomène de dominance sur les bourgeons transversaux. Cette dominance est d'autant moins nette que le milieu dans lequel se développe la plante lui est favorable. L'amélioration de l'approvisionnement en eau et en azote, en particulier, favorisent la ramification des rhizomes.

Autres exemples : *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. (climat tropical), *Tussilago farfara* et *Cirsium arvense* (L.) Scop. (climat tempéré).

- **Tubercules.** Les tubercules sont également des tiges souterraines mais elles sont enflées et accumulent de grandes quantités d'éléments nutritifs. Ce mode de reproduction est moins fréquent que les deux précédents. Ces tubercules peuvent être disposés en chapelets et se séparent aisément les uns des autres, assurant ainsi la dispersion spatiale de l'espèce lors des travaux du sol.

Exemple : *Stachys palustris* L., *Mentha arvensis* L., *Arrhenatherum elatius* subsp. *bulbosum* (Willd.) Schübler et Martens.

- **Bulbes, bulbilles.** Un bulbe est une tige souterraine très courte munie d'un ou plusieurs bourgeons. Ces bourgeons sont recouverts de feuilles modifiées (écailles) qui sont le plus souvent charnues. Dans quelques rares cas, c'est l'axe de la tige lui-même qui est tubérisé (De Langhe et al., 1983). Chaque écaille munie d'un bourgeon latéral est capable de reproduire la plante entière. Cette fragmentation du bulbe peut se produire lors de travaux du sol (labour, hersage).

Exemple : *Allium polyanthum* Sch. & Sch., *Colchicum autumnale* L.

Chez certaines espèces, des bulbilles se forment sur des parties aériennes de la plante. Chez *Allium vineale* L., ces bulbilles se forment dans l'inflorescence et constituent un moyen très efficace de dispersion de l'individu.

- **Souches.** Quelques espèces, possédant pour la plupart une racine pivotante, sont capables de se multiplier par éclats de souche. Chaque fragment de racine sectionné peut reproduire un individu.

Exemple : *Rumex obtusifolius*, *Taraxacum* sp.

2.2. Pérennité et formes biologiques des adventices

Les adventices peuvent être classées en trois catégories selon leur pérennité :

- La grande majorité des adventices sont des **annuelles**. Elles germent et donnent des fruits la même année. On les rencontre surtout dans les céréales, les plantes sarclées et en maraîchage. Ce sont des **thérophytes**, elles ne subsistent d'une année à l'autre que par leurs graines. Certaines espèces parmi les thérophytes suivent le cycle des céréales d'hiver. Elles germent à l'automne et terminent leur cycle en été

de l'année suivante. Leur biologie se rapproche alors des bisannuelles. En tout état de cause, elles disséminent toutes leurs graines avant la récolte de la plante cultivée.

- Les **bisannuelles** ont un cycle de développement qui s'étend sur deux ans. Elles ont besoin de froid pour induire leur phase florale (vernalisation). Elles peuvent cependant se comporter comme des annuelles dans les cultures en germant en automne et en fleurissant au printemps suivant.

- Les **pérennes** ont, outre leurs graines, d'autres moyens de propagation. Quand leurs bourgeons pérennants sont localisés sous la surface du sol pendant la mauvaise saison, ces espèces sont des **géophytes**. Leurs bourgeons végétatifs subsistent d'une année à l'autre malgré les labours successifs. Lorsque leurs bourgeons pérennants sont situés au niveau du sol, ce sont des **hémicryptophytes**. On rencontre cette dernière catégorie surtout dans les vignes et les vergers.

2.3. Écologie des adventices

Les mauvaises herbes ont toutes des exigences écologiques bien définies. On a vu ci-dessus que la plupart des espèces sont liées à un type de culture. Citons quelques espèces caractéristiques de certains types de culture.

- Dans les régions tempérées, nous avons :
 - céréales : gaillet grateron (*Galium aparine*), coquelicots (*Papaver* sp.), cirse des champs (*Cirsium arvense*), vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides*), folle avoine (*Avena fatua*), jouet du vent (*Apera spica-venti*).
 - betterave : chénopodes (*Chenopodium* sp.), arroches (*Atriplex* sp.), renouées (*Polygonum* sp.), petite ciguë (*Aethusa cynapium*), mouron des oiseaux (*Stellaria media*), matricaire camomille (*Matricaria recutita*).
 - maïs : crête de coq (*Echinochloa crus-galli*), chénopodes (*Chenopodium* sp.), arroches (*Atriplex* sp.), renouées (*Polygonum* sp.), morelle noire, (*Solanum nigrum*).

- Dans les régions tropicales, nous trouvons dans la culture du riz : *Echinochloa crus-galli*, *E. colona* (L.) Link, *Leersia hexandra* Swartz, *Oryza perennis* Moench, *Panicum* sp., *Cyperus* sp., *Kyllingia* sp.

Elles ont aussi des exigences spécifiques vis-à-vis des caractéristiques du sol c'est-à-dire de sa texture, de sa structure, du pH, de l'humidité, de la teneur en azote et, d'une manière générale, en éléments nutritifs. L'altitude influence aussi la répartition de certaines espèces.

2.4. Importance de la reconnaissance des espèces d'adventices

La reconnaissance des adventices est primordiale pour différentes raisons.

- L'usage des herbicides exige la reconnaissance des adventices car il y a une spécificité plus ou moins grande dans l'action de ces produits. C'est ainsi que certaines espèces d'un même genre sont sensibles au 2,4-D alors que d'autres sont résistantes. Exemple :

– espèces sensibles (<i>Fumaria parviflora</i> Lam., <i>Fumaria capreolata</i> L., <i>Fumaria densiflora</i> DC.)	– espèce résistante (<i>Fumaria officinalis</i> L.)
--	---

Il est donc primordial de reconnaître les adventices mais plus encore de les reconnaître au stade plantule lorsqu'elles n'ont que des cotylédons ou 2-3 feuilles car c'est à ce moment que de nombreux herbicides sont efficaces.

- Les méthodes de lutte phytotechniques sont étroitement liées à la biologie de la plante à combattre. Celle-ci peut être très différente entre espèces appartenant à un même genre. Exemple :

- *Ranunculus repens* se répand par stolons ;
- *Ranunculus acris* L. a une racine pivotante ;
- *Ranunculus bulbosus* L. a un bulbe ;
- *Ranunculus sardous* Crantz et *arvensis* L. se multiplient par graines.

On peut par exemple espérer lutter efficacement contre de jeunes plantes annuelles avec un engin à dents alors que le passage de cet engin ne fera qu'aggraver l'infestation d'une plante à stolons ou à rhizomes.

- Les adventices peuvent être utilisées comme plantes indicatrices de la qualité du milieu, par exemple pour la fertilité du sol. Cela présente surtout un intérêt en région tropicale.

- Les adventices peuvent avoir un intérêt fourrager dans la période de jachère qui suit une culture. Il convient dès lors de ne pas les détruire après la récolte de la culture.

- Certaines espèces doivent être détruites à cause du grand risque de multiplication de micro-organismes pathogènes pour la plante cultivée. L'adventice et la plante cultivée appartiennent alors souvent au même genre ou à la même famille.

3. LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES PAR LES TECHNIQUES CULTURALES

3.1. Prévention contre l'introduction des graines exogènes

La première précaution à prendre avant de chercher à réduire la banque de graines du sol, c'est de veiller à ne pas introduire de nouvelles graines d'adventices qui viendraient s'ajouter à celles déjà présentes dans le sol. Ces graines exogènes peuvent avoir plusieurs origines :

- les semences de la plante cultivée. Il faut veiller à utiliser des semences pures ;
- les fumiers et lisiers. Certaines graines d'adventices ne sont pas détruites lors de leur transit dans le système digestif des animaux. Des semences d'adventices peuvent également être présentes dans les pailles des céréales. Cependant, lorsque la température du fumier dépasse 55 à 60 °C, on peut considérer que la totalité des semences est détruite ;
- les composts. Certains composts insuffisamment fermentés ($T < 55-60$ °C) peuvent être une source importante d'infestation. Les boues d'épuration peuvent également contenir dans certains cas des quantités importantes de semences ;
- le vent. Les semences fines des plantes qui poussent au bord des champs peuvent être transportées par le vent dans les cultures. C'est le cas essentiellement des graines à aigrettes des astéracées. Le fauchage du bord des champs permet donc de

diminuer leur multiplication. Les haies, en constituant des obstacles physiques, peuvent avoir le même effet ;

– l'eau d'irrigation. En effet, celle-ci peut transporter des quantités importantes de semences d'adventices, notamment de celles qui fructifient à proximité des canaux d'irrigation.

3.2. Autres méthodes phytotechniques

D'autres méthodes phytotechniques permettent de lutter contre les adventices.

- La **rotation des cultures** ou les alternances de périodes de culture et de **jachère** sont parmi les moyens les plus efficaces pour réduire la banque de graines. Les végétations d'adventices étant différentes pour chaque type de cultures, la rotation culturale évite leur multiplication annuelle. Les graines enfouies dans le sol n'ont pas l'occasion de s'exprimer pendant un certain nombre d'années après leur production. Elles vieillissent, le nombre de graines viables diminue, le potentiel d'infestation est donc réduit.

Exemple : Dans la rotation suivante, le chénopode blanc (*Chenopodium album*), une adventice de la betterave, n'a l'occasion de produire des graines qu'un an sur cinq : Prairie temporaire - Prairie temporaire - Betterave - Blé - Escourgeon.

Dans un système de culture avec jachère, comme cela est pratiqué dans de nombreuses régions du globe (voir chapitre 20), la jachère a également un effet bénéfique sur le potentiel d'infestation. Une intensification des cultures par diminution de la période accordée à la jachère, entraîne par contre une augmentation du nombre de graines d'adventices dans le sol (figure 18.5).

- Le **travail du sol** est également un moyen puissant de réduire les populations d'adventices d'un sol. Un labour traditionnel, réalisé à une profondeur de 20-25 cm, est très efficace, surtout si on le compare à l'action d'une fraise par exemple. Par contre, les différences entre types de labour ne sont généralement pas significatives.

Le tableau 18.2 montre l'effet positif du labour sur le nombre total de semences dans le profil par rapport à un système sans labour. Dans ce dernier système, il apparaît également que les semences sont concentrées dans les horizons superficiels alors que c'est le contraire dans le système avec labour. De plus, dans les parcelles labourées, les graines sont davantage incluses dans des gros agrégats où les conditions environnementales sont favorables à un maintien de la dormance.

- Un **déchaumage précoce** permet de préparer un lit de germination pour les graines de céréales tombées sur le sol à la moisson et pour des graines de mauvaises herbes présentes dans les horizons superficiels du sol. Les plantules apparues grâce à cette technique sont détruites quelque temps après lors d'une autre façon culturale.

- Un **labour d'hiver** suivi de la préparation d'un lit de germination au printemps (**faux-semis**) permet d'assurer une levée d'adventices. Celles-ci sont détruites par une façon culturale un peu avant le semis.

- Un **labour profond** permet d'enfouir des organes souterrains qui meurent alors en s'épuisant à émettre des repousses vers la surface du sol.

Tableau 18.2. Répartition du nombre de semences d'adventices en fonction de la profondeur et du type d'agrégats après 2 modes de travail du sol.

Taille des agrégats (cm)	Profondeur du sol (cm)	Régime de labour	
		labour à 20 cm	sans labour
> 7,49	0-5	2	70
	5-10	6	2
	10-20	11	2
5,00-7,49	0-5	4	48
	5-10	4	8
	10-20	9	-
< 0,31	0-5	3	118
	5-10	4	12
	10-20	8	8

Source : Cavers & Benoit (1989)

- Une **fumure correcte** peut supprimer certaines espèces. L'abondance des espèces acidophiles est par exemple diminuée par chaulage. Il ne faut cependant pas exagérer l'effet à court terme de cette technique. Par contre, des fortes fumures azotées peuvent avoir un effet très favorisant pour certaines adventices, notamment pour *Rumex obtusifolius* dans les cultures fourragères.
- La vapeur d'eau peut être utilisée en horticulture sous verre pour stériliser les sols.
- Des becs brûleurs alimentés par du gaz propane ou butane peuvent agir comme des herbicides de contact en détruisant les organes aériens des adventives. Dans le cas de jeunes plantules, cette technique peut être efficace et envisageable en horticulture notamment. Elle est cependant coûteuse.
- Les **couvertures du sol par du plastique** empêchent évidemment les plantules d'adventices de se développer. Cette technique est parfois utilisée en maraîchage et en culture de maïs. Dans ce dernier cas, cette couverture a surtout pour objet de réchauffer le sol plus rapidement mais elle a néanmoins un effet sur le développement des adventices.
- La **fauche** ou l'**électrocussion** peut être envisagée pour lutter contre des tiges dressées et parsemées dans le champ, par exemple les tiges florifères des betteraves sauvages.
- Le **sarclage des interlignes** est certainement une des techniques les plus efficaces pour contrôler les mauvaises herbes après l'installation de la culture. Cette technique est surtout pratiquée en culture dite "sarclée" (pomme de terre, betterave, maïs), mais elle peut aussi se justifier pour des céréales, notamment pour le riz, mais aussi pour des céréales non irriguées. Une grande diversité d'outils est envisageable pour appliquer cette technique, il s'agit surtout de dents, mais aussi d'outils plus larges et, éventuellement, de brosses rotatives.
- L'**extirpation de rhizomes** ramène ceux-ci en surface. Ils peuvent ensuite être séchés, rassemblés en andains et brûlés. L'extirpation des rhizomes de chiendent (*Elymus repens*) était autrefois très pratiquée.

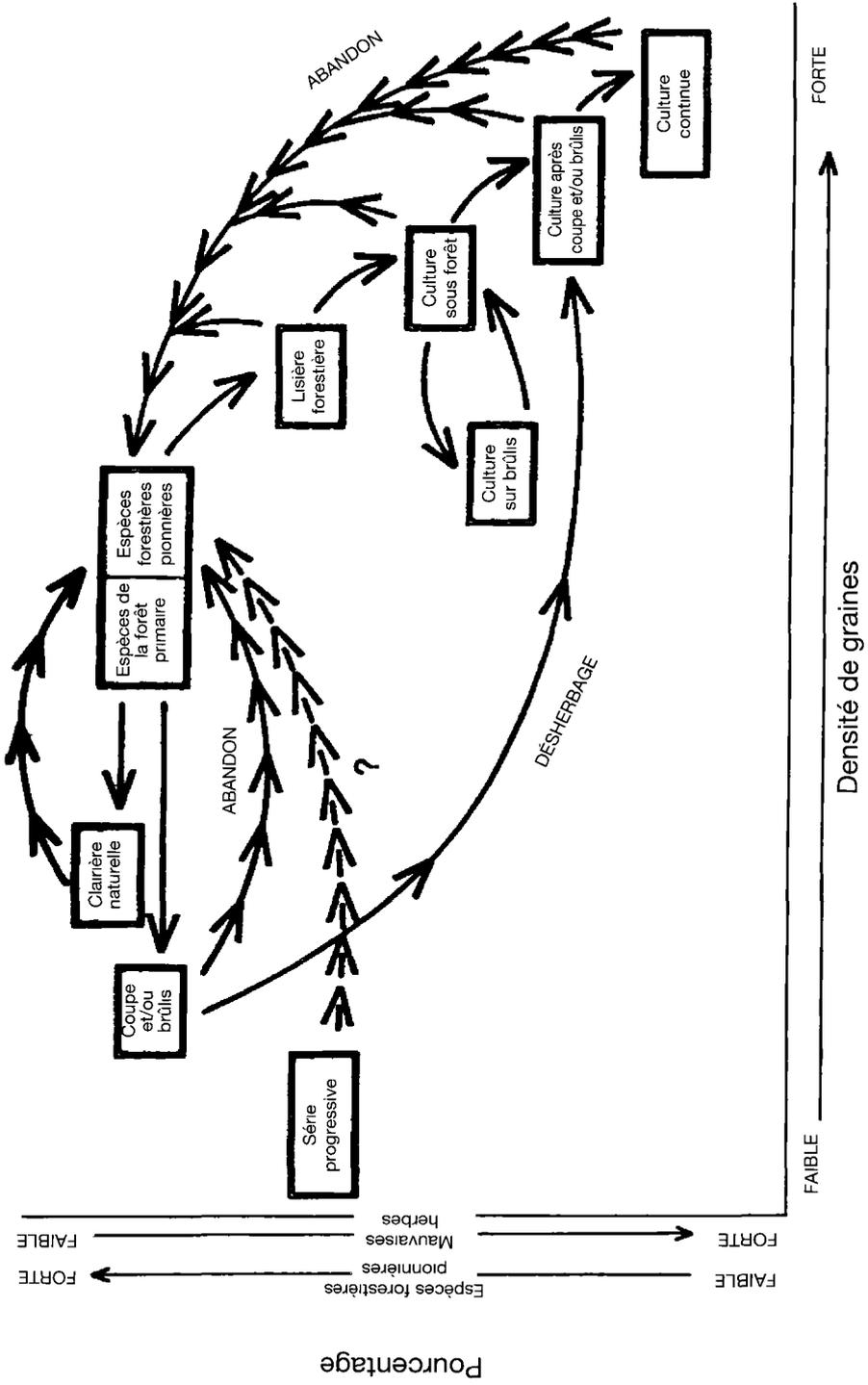


Figure 18.5. Changement dans la banque de graines d'un sol tropical après déforestation et variation de la pression de culture. Source : Gatwood (1989).

En conclusion, il faut d'abord envisager la lutte contre les plantes adventices par des méthodes non chimiques. Le recours aux herbicides, dont le rôle est évidemment essentiel, ne devrait se faire que lorsque les autres possibilités de lutte phytotechnique ont été épuisées et ceci, bien entendu, dans un contexte économique défini.

4. LE DÉSHERBAGE CHIMIQUE ET LE MODE D'ACTION DES HERBICIDES

4.1. Les raisons du désherbage chimique

Parmi l'ensemble des problèmes phytosanitaires, celui de la lutte contre les mauvaises herbes est le plus préoccupant car il se pose de façon constante et régulière, quel que soit le niveau de technicité atteint pour les cultures, qu'il s'agisse de cultures extensives ou de cultures plus intensives. Les maladies des plantes, les insectes et autres animaux nuisibles ne se développent dangereusement que d'une manière plus fluctuante étant beaucoup plus dépendants des facteurs extérieurs et notamment du climat.

Le désherbage chimique est lié à l'intensification de l'agriculture ; il s'est intégré, au fil du temps et des découvertes de la chimie, à cette intensification qu'il a lui-même contribué à accélérer. La lutte chimique contre les mauvaises herbes est ainsi devenue un facteur de production indispensable de l'agriculture moderne intensive, influençant la productivité des cultures et la productivité du travail de l'homme. L'impact du désherbage sur la productivité des cultures se résume souvent à la seule prise en considération de l'augmentation des rendements de la culture traitée parce qu'elle est une donnée tangible et chiffrée et qu'elle concrétise l'influence globale de toutes les nuisances causées par les mauvaises herbes. Ce facteur n'interviendrait cependant que pour 45 à 50 % dans les motivations de l'emploi d'herbicides.

D'autres facteurs plus difficilement chiffrables entrent en considération et influencent plus particulièrement la qualité des produits récoltés. La lutte chimique apporte notamment une meilleure correspondance aux exigences technologiques des industries de transformation et une amélioration de la qualité intrinsèque des produits récoltés.

De plus, les effets d'un traitement herbicide ne doivent pas être jugés dans la seule culture où l'application est effectuée, mais également sur l'ensemble de la rotation considérée. Il est parfois nécessaire d'effectuer une application sur une culture où cette opération ne se justifie pas nécessairement d'un point de vue économique dans le but de détruire des adventices qui seraient fortement préjudiciables à la culture suivante qui, elle, ne supporterait pas le traitement en question. D'autre part, un traitement herbicide peut avoir une action nettoyante dépassant le simple terme de la culture dans laquelle il est effectué.

Force est de reconnaître que les désherbants chimiques permettent une destruction des mauvaises herbes beaucoup plus efficace que les méthodes anciennes, et, qu'avec les engrais et les variétés végétales améliorées, ils ont fortement contribué à l'obtention des hauts rendements actuels, et qu'ils jouent un rôle important dans la lutte contre la hausse des prix et la rareté de la main-d'œuvre. Il n'est pas exagéré de dire que la mécanisation intégrale des cultures de céréale, de betterave à sucre et de pomme de terre aurait été impossible sans l'aide des herbicides.

• **Économie et rentabilité du désherbage chimique.** L'emploi des herbicides, comme celui de tout produit phytosanitaire, doit être rationnel et rentable. En théorie, dans le cas de la lutte contre les adventices, la fonction de production exprimant la relation entre la production et les facteurs de production devrait présenter son maximum, c'est-à-dire le rendement le plus élevé obtenu à la suite d'un traitement, lorsque l'infestation tolérable en mauvaises herbes est atteinte. Les rendements resteraient inférieurs à ce maximum tant que l'infestation par les adventices restera préjudiciable (dose trop faible d'herbicide, traitement mal effectué). De même, les rendements diminueraient lorsque le coefficient de sécurité du produit est dépassé (phytotoxicité).

Deux remarques importantes s'imposent, qui sont autant de mises en garde :

- est imprudent, le désherbage traditionnel fait par routine, ainsi que le désherbage irrationnel visant au perfectionnisme : à la destruction totale (100 %) des adventices, dans un but esthétique ;
- est à déconseiller, l'utilisation systématique de doses plus élevées que celles préconisées en vue de s'assurer d'un résultat parfait.

En pratique, on peut affirmer qu'un désherbage économiquement rentable se doit d'être avant tout techniquement valable. Au-delà de la simple notion de rentabilité d'un traitement, il est utile de tenter l'approche de la rentabilité optimale. A l'inverse, on pourrait dire que l'optimum économique du désherbage requiert la connaissance du seuil de nuisibilité des adventices, de manière à préciser le seuil de rentabilité du traitement.

• **Le seuil de nuisibilité des adventices.** Beaucoup d'études ont été entreprises à ce sujet, mais ce seuil de nuisance reste difficile à préciser. La compétition exercée par les adventices est fonction :

- de la culture dans laquelle elles prolifèrent ;
- de l'adventice elle-même : espèce, densité (nombre, poids, degré de couverture), conditions de croissance ;
- de l'époque de l'infestation et de son extension au cours des stades de développement de la culture.

En d'autres termes, l'importance des pertes de rendement dépend de la densité de population, de l'espèce d'adventice et de la date d'infestation par les mauvaises herbes, ainsi que la compétitivité de la culture. En général, cependant, la phase critique de l'infestation des mauvaises herbes, pendant laquelle celles-ci induisent des pertes de rendement importantes, se situe dans les premiers stades du développement de la culture. D'autre part, la concurrence n'est que rarement exercée par une seule espèce d'adventices, mais bien par une association végétale, une population d'adventices dominantes.

Dans la réalité, les seuils de nuisibilité des adventices sont difficiles à préciser ; ils n'ont de valeur précise qu'à une échelle réduite, celle de l'exploitation agricole ou même de la culture, du champ à désherber. A l'heure actuelle encore, le choix des herbicides n'est que rarement guidé par une bonne connaissance des corrélations entre flore adventice et facteurs d'environnement. C'est donc une connaissance accrue de tous les mécanismes biologiques (dormance, germination, évolution) qui pourra permettre de mieux connaître et de prévoir les infestations de mauvaises herbes dans les cultures et, par là même, de mieux lutter contre elles grâce à une meilleure connaissance des problèmes techniques posés par le désherbage, qui améliore la rentabilité des traitements ainsi effectués à bon escient. Ce sont ces cri-

tères techniques qui conditionnent le choix judicieux du produit et l'usage rationnel qui en sera fait.

4.2. Définition et classification des herbicides

Définition : le mot herbicide signifie littéralement qui “détruit les mauvaises herbes”. L'adjectif peut donc s'appliquer à toute technique mécanique, manuelle ou culturale, qui élimine des plantes là où elles sont indésirables. Le nom commun herbicide, ou produit herbicide, s'applique plus particulièrement aux produits phytosanitaires qui possèdent la propriété d'éliminer les adventices. Dans la terminologie anglaise, le mot herbicide coexiste avec le substantif “*weed killer*”.

Pendant, dans l'évolution des herbicides, l'idée de tuer, de détruire des mauvaises herbes s'estompe au profit d'une notion plus “douce” où des substances à propriétés herbicides agissant sur certains sites dans le métabolisme des plantes sont employées pour réduire les effets nocifs, les nuisances des mauvaises herbes sans pour cela forcément les détruire totalement et brutalement. Le terme d'herbicide sera néanmoins encore le plus couramment utilisé dans le langage des techniciens en raison de sa facilité, de sa polyvalence. Celui de désherbant a une consonance plus littéraire.

Selon le but poursuivi, les herbicides peuvent prendre des dénominations plus précises.

- **Défoliants** : provoquent la défoliation, c'est-à-dire la destruction du feuillage et par voie de conséquence, la destruction de toute une végétation. Le terme est malheureusement lié maintenant à l'emploi qui en a été fait dans des usages fort éloignés des pratiques agricoles. Le mot se voit ainsi banni du langage agricole où subsistent les deux termes suivants.

- **Défanants** : destinés littéralement à la destruction des fanes de pommes de terre et par extension à la destruction ou à la dessiccation d'une masse verte en fin de végétation (dessiccants), pour faciliter la récolte mécanique sans en altérer le produit sur colza, lin, pois, etc.

- **Débroussaillants** : lorsqu'il s'agit de lutter contre l'envahissement par une végétation ligneuse, plus arbustive, vivace, de masse plus importante comme les ronces, les orties, etc.

Schématiquement, le désherbage chimique se scinde en 2 grandes catégories :

- **Le désherbage total** vise à la destruction de toute la végétation, sans distinction. Le résultat obtenu peut être de plus ou moins longue durée ; celle-ci va dépendre des conditions climatiques, du type de sol et bien sûr des propriétés de persistance d'action de l'herbicide utilisé dans ces conditions. On peut avoir recours à 2 types de produits :

- ceux qui nettoient, c'est-à-dire capables de détruire une végétation existante, assez développée ; l'emploi de ces nettoyants équivaut à un sarclage chimique, certains ne possèdent d'ailleurs aucune action persistante dans le sol.

- ceux qui tiennent propres, c'est-à-dire qui n'ont pas ou guère d'effet sur une flore présente, développée mais qui en revanche, préviennent par leur action dans le sol toute levée nouvelle et réenvahissement par la végétation.

Il est évidemment possible de combiner les propriétés complémentaires de produits de ces 2 catégories pour obtenir un effet herbicide complet et durable.

• **Le désherbage sélectif** cherche à éliminer certaines plantes (les adventices) tout en préservant d'autres (les plantes cultivées).

Dans la terminologie utilisée, le mot efficacité sera donc réservé à l'action, à l'effet herbicide du produit sur les plantes mauvaises herbes à détruire. Par opposition, la sélectivité d'un produit exprime son innocuité vis-à-vis d'une plante cultivée.

Un herbicide se définit donc essentiellement par le rapport entre la dose à partir de laquelle une phytotoxicité est induite (diminution significative des rendements) et la dose nécessaire à une bonne efficacité. Il importe surtout de souligner que ce coefficient propre à chaque produit varie cependant pour un même produit en fonction des diverses cultures sur lesquelles il sera utilisé ; mais également en fonction des conditions climatiques, du type de sol et de sa teneur en humus, de l'espèce et du stade de développement des adventices à détruire. Ce rapport qui donne la marge ou coefficient de sécurité dans l'utilisation agronomique du produit doit être le plus large possible.

4.3. La sélectivité des traitements herbicides

Les mécanismes qui déterminent la sélectivité ou la phytotoxicité d'un herbicide sont multiples ; lorsque après un traitement herbicide des plantes subsistent, le non-effet ou le manque d'effet peut être attribué à plusieurs raisons :

- l'herbicide n'a pas atteint la plante ;
- l'herbicide a touché la plante mais n'y a pas pénétré ;
- l'herbicide a pénétré dans la plante mais n'y a pas été suffisamment transporté ;
- l'herbicide absorbé par la plante et véhiculé dans celle-ci a été détoxiqué ou métabolisé et n'a pas atteint son site ou a vu celui-ci modifié.

La sélectivité dite de "position" réside dans le fait que l'herbicide ne peut atteindre les organes de la plante par où il doit pénétrer ; les organes d'absorption ne se trouvent pas dans la zone d'action de l'herbicide :

- la culture est semée, plantée ou repiquée profondément ou encore développe des racines qui s'enfoncent rapidement alors que l'herbicide demeure à la surface du sol ;
- le feuillage de la culture est protégé par un écran lors d'un traitement dirigé ;
- les plantes cultivées ont une grande taille par rapport aux adventices à détruire et le traitement peut être localisé : arbres fruitiers, vignes, etc.

La sélectivité est dite "anatomique" si l'herbicide atteint la plante mais n'y pénètre pas, ou pas suffisamment, en raison des caractères anatomiques de la plante qui sont liés à l'espèce mais varient aussi dans une même espèce en fonction de l'âge de la plante, des conditions de sa croissance.

La sélectivité est dite "physiologique" si l'herbicide, ayant pénétré dans la plante, n'y exerce pas ou guère d'effets phytotoxiques, soit parce qu'il est détoxiqué, métabolisé ou immobilisé à un stade de son absorption ou de sa translocation, soit encore parce qu'il n'atteint pas le site de son action phytocide ou que la plante ne possède pas ce site d'action.

Selon leur domaine d'activité herbicide, les produits peuvent être classés en :

- herbicides antidicotylées (ou antidicotylédones),
 - herbicides antigraminées (ou antimonocotylées ou antimonocotylédones),
- selon qu'ils détruisent les unes ou les autres plantes appartenant à ces classes botaniques. Les limites ne sont cependant pas bien nettes, c'est ainsi qu'un herbicide est dit antigraminée mais montrera un effet sur certaines dicotylées.

D'autre part, une adventice ne présentera pas toujours la même sensibilité à l'herbicide : celle-ci varie en fonction des facteurs climatiques et culturaux du milieu, de son âge, etc. Les herbicides modernes (du fait de leur mode d'action plus précis sur un site bien déterminé du métabolisme d'une plante) possèdent, pour la plupart, une plus grande spécificité que les produits plus anciens.

Sur le plan de l'efficacité sur les mauvaises herbes, le même raisonnement que pour la sélectivité peut être tenu pour analyser le résultat ; si l'herbicide n'atteint pas la plante, il peut s'agir tout d'abord d'un désherbage mal effectué : mauvais choix du produit, dose mal adaptée, influence de facteurs agroclimatiques défavorables. Si la mauvaise herbe n'est pas détruite en raison de ces caractères anatomiques ou physiologiques, elle sera classée comme tolérante ou peu ou pas sensible à l'herbicide en question. Une adventice sera qualifiée de résistante, si son insensibilité à l'herbicide a été acquise (par mutation) alors que l'espèce à laquelle elle appartient est normalement détruite par cet herbicide.

4.4. La résistance aux herbicides

Au sein d'une même espèce végétale, tous les individus ne vont pas présenter le même comportement vis-à-vis d'un herbicide. Ceci est surtout vrai dans une population d'adventices annuelles où un individu est la concrétisation d'une des multiples possibilités de combinaison génétique résultant d'une production de graines (reproduction sexuée) abondante et fréquente (une à parfois plusieurs fois par an). Lorsque les facteurs du milieu, notamment la monoculture, l'emploi répété d'un même herbicide sur la même parcelle, augmentent la pression de sélection, il apparaît, après un certain temps dans la population traitée, des individus qui par mutation ont acquis une résistance à l'herbicide. Cette résistance acquise par la plante lui confère généralement une insensibilité quasi complète ou du moins largement supérieure à celle de tous les mécanismes de détoxication.

Plusieurs cas de résistances acquises peuvent exister en regard des mécanismes d'action phytotoxiques, citons :

- la mutation de la cible ; le site d'action de la substance herbicide est changé à la suite d'une mutation ;
- l'augmentation de la capacité de détoxication de l'herbicide ;
- l'acquisition d'un mécanisme de blocage du produit durant son transport, avant qu'il n'atteigne son site d'action.

Dans tous les cas, la résistance d'une plante requiert plusieurs étapes :

- l'apparition des plantes résistantes qui peut se faire soit par l'apparition brutale de la mutation modifiant la cible, soit par augmentation lente et progressive de la capacité de détoxiquer la molécule. La résistance apparaît donc soit par la sélection d'individus résistants ayant muté et présents dans la population adventice régulièrement traitée avec l'herbicide, soit par sélection au fil des années d'individus "pré-disposés" à acquérir la résistance ;

– le maintien et l'évolution de la population de plantes résistantes. Pour que la résistance s'installe, il est nécessaire que les individus résistants possèdent toutes les caractéristiques leur permettant une survie et une prolifération dans les conditions de la culture ou de la rotation : adaptation aux facteurs du milieu, à la pression de sélection, etc. De plus, il est indispensable qu'il y ait transmission des caractères acquis et que la descendance d'une plante résistante soit elle aussi résistante.

La vitesse de développement d'une population résistante dépend de l'espèce d'adventices, de la variabilité génétique, du nombre de générations par an, du mode de transmission génétique et du mode de fécondation, de la rotation des cultures et de la pression de sélection exercée par le produit. La pression est la plus forte avec un produit employé seul, et de façon répétée avec un produit très actif ou appliqué à forte dose, avec un produit à longue persistance ou encore avec une molécule à site d'action principal très précis. La pression sera également plus forte si la mauvaise herbe est sensible à la matière active.

4.5. Mode d'absorption des herbicides

Les herbicides se distinguent également selon leur voie de pénétration dans la plante.

- Les herbicides **racinaires** ou radiculaires pénètrent dans la plante par la voie racinaire, c'est-à-dire par des racines fonctionnelles. L'herbicide qui est absorbé par les racines l'est avec la solution aqueuse du sol dans laquelle il doit être solubilisé. La concentration en herbicide de cette solution du sol absorbée par la racine conditionne l'effet biologique (efficacité et sélectivité du produit). La majorité des herbicides possèdent une solubilité dans l'eau faible à très faible. Les herbicides radiculaires ont donc besoin d'une pluviosité suffisante pour agir sur les adventices ; par contre, une quantité d'eau trop abondante pourrait diminuer leur sélectivité.

- D'autres herbicides pénètrent par les tissus jeunes non ou peu différenciés : **coléoptiles, gemmules, bourgeons**. C'est une voie de pénétration dont profite bon nombre de substances en raison de la perméabilité, de la fragilité des tissus en contact avec le produit. Ce contact s'effectue généralement en phase liquide, via la solution aqueuse du sol plus ou moins chargée d'herbicides en solution, mais également pour certains produits volatils en phase gazeuse par échanges entre les tissus et l'air du sol durant toute la période où les jeunes plantules (germes, radicules, coléoptiles, bourgeons) traversent la couche de sol contenant le produit. Ces herbicides volatils doivent être incorporés mécaniquement dans la couche superficielle du sol.

- Les herbicides **foliaires** pénètrent dans la plante par les parties aériennes, essentiellement le feuillage, mais accessoirement, aussi les tiges ou rameaux peu lignifiés et contenant de la chlorophylle.

Ces herbicides se divisent en 2 grands groupes bien distincts :

- les herbicides foliaires de **contact** qui exercent leur activité à l'endroit où ils sont appliqués sans être ou très peu véhiculés dans la plante ; généralement, leur effet se marque assez rapidement par des nécroses des tissus touchés ;

- les herbicides foliaires de translocation à action interne, dits encore **herbicides systémiques**. Ces produits qui sont les herbicides à absorption foliaire proprement dite sont absorbés par les parties aériennes sur lesquelles ils sont appliqués et sont

transportés dans d'autres parties de la plante où ils vont exercer leur action. Les effets sont en général plus lents car résultant d'un transport par la sève élaborée à travers le phloème.

Il est cependant difficile de cataloguer un produit en fonction de son mode d'action et de pénétration, car certains herbicides vont utiliser plusieurs voies de pénétration et possèdent divers modes d'action phytotoxique. Un produit foliaire peut s'accompagner d'un effet via le sol ; un produit racinaire peut montrer un certain effet foliaire, etc. Il serait donc plus judicieux pour la pratique de parler d'herbicides à action racinaire prépondérante, à action foliaire prépondérante, à action méristématique ou à action sur jeunes plantules.

Les herbicides du sol (*soils herbicides*) regrouperont tous les herbicides (appelés parfois aussi herbicides résiduels) ayant une action par le sol et qui montrent une persistance conséquente ; seront rangés au côté des racinaires, tous les produits pénétrant et agissant par les tissus jeunes, dès la germination de la plante (parfois aussi improprement dénommés herbicides de contact du sol), ainsi que tous les produits agissant au stade jeune plantule de l'adventice et pénétrant par les racelles, tigelles, coléoptiles, etc.

4.6. Comportement des herbicides dans le sol

Un grand nombre d'herbicides agissent par le sol et y sont appliqués directement, voire même parfois incorporés. L'efficacité du produit et sa sélectivité dépendent des propriétés de la molécule herbicide et des propriétés du sol. Ces 2 aspects sont à prendre en considération non seulement sous l'angle agronomique mais aussi dans l'optique de la protection de l'environnement, notamment des eaux de surface et des nappes phréatiques. En conséquence, l'étude du comportement des herbicides dans le sol ne peut se limiter à celle des herbicides du sol mais doit inclure celle des herbicides foliaires qui peuvent également, en partie du moins, se retrouver au niveau du sol.

4.6.1. Le sol et ses propriétés

Le sol est un milieu hétérogène où sont présentes les 3 phases : solide, eau, air en proportions diverses. Le comportement de l'herbicide va dépendre de sa répartition entre ces phases et notamment dans l'eau du fait de sa solubilité et dans l'air à cause de sa volatilité. La phase solide du sol est essentiellement constituée d'éléments minéraux et organiques. Les argiles sont des colloïdes qui peuvent flocculer, se disperser et fixer de grandes quantités d'eau ; ils sont capables d'adsorber des ions (surtout des cations) et des molécules neutres. Les oxydes de fer et d'alumine ont également la propriété d'adsorber des anions et des molécules neutres.

Parmi les matières organiques vivantes ou non vivantes, seules les substances humiques intéressent le désherbage en raison de leurs propriétés colloïdales : grande capacité d'adsorption ionique et moléculaire, forte rétention d'eau, formation de complexes et floculation.

4.6.2. La molécule herbicide et ses propriétés

Les molécules herbicides possèdent des propriétés chimiques et physico-chimiques variables qui influencent leur comportement dans le sol. La plupart des herbicides sont peu ou très peu solubles dans l'eau. La solubilité dans l'eau d'un produit

conditionne en grande partie sa mobilité dans le sol, son efficacité et sa sélectivité ; la faible solubilité est donc un facteur de sécurité.

La tension (pression) de vapeur des herbicides est également variable. La plupart ne sont pas volatils mais certains le sont au point de devoir être utilisés dans des conditions particulières (en incorporation dans le sol). Chimiquement les molécules herbicides sont généralement très stables. Elles ont une forte propension à être adsorbées sur les colloïdes du sol ; la polarité de la molécule et son aptitude à passer sous forme ionique (ionisation) doivent entrer en ligne de compte.

4.6.3. La rémanence des herbicides

La rémanence et la persistance dans le sol des herbicides vont dépendre des phénomènes d'immobilisation et de transport comme des phénomènes de dégradation auxquels ils sont soumis.

• **Les phénomènes de transport.** L'entraînement des herbicides dans l'atmosphère résulte d'une mauvaise application, soit d'une mauvaise incorporation dans le sol d'un produit volatil, soit d'un brouillard de pulvérisation qui dérive hors du champ traité. Le ruissellement ou le déplacement latéral de l'herbicide ne se produira que si certaines conditions extrêmes sont rencontrées : forte déclivité du terrain traité, pluviosité importante après le traitement.

Le lessivage (*leaching*) est théoriquement le point le plus préoccupant car il suppose une pollution possible des nappes phréatiques. Dans la pratique, la plupart des herbicides, en raison de leur grande facilité à être adsorbés, sont peu entraînés en profondeur et demeurent dans les premiers 5 cm du sol traité.

Cependant, certaines matières actives peuvent se retrouver à un niveau inférieur car plus solubles elles sont entraînées par les pluies, ou plus persistantes sont brassées dans la couche arable lors des travaux culturaux. En condition normale et en bonne pratique agricole, les herbicides ne sont guère entraînés dans les couches profondes du sol où ils ne subiraient plus de biodégradation ni dans les eaux profondes qu'ils pollueraient.

• **Les phénomènes d'immobilisation.** Parmi tous les phénomènes responsables du comportement des herbicides dans le sol, ceux d'adsorption et de désorption sont les plus importants car ils affectent toutes les interactions qui existent entre l'herbicide et les constituants du sol. L'adsorption influence également la dégradation, le transport et l'activité phytocide de l'herbicide.

Alors que l'absorption caractérise la pénétration de molécules ou d'ions à l'intérieur d'un substrat, l'adsorption définit les phénomènes de liaisons qui ont lieu à la surface de 2 phases :

- une phase solide constituée dans le sol par des particules colloïdales d'argile ou de matière organique (humine, acides humiques) ;
- une phase liquide où les molécules herbicides sont en suspension ou en solution dans l'eau du sol ; c'est le cas le plus fréquent, mais certains herbicides peuvent se trouver à l'état gazeux et être ainsi adsorbés directement.

La désorption est le phénomène inverse et consiste en la libération de molécules préalablement adsorbées ; cette désorption n'est jamais complète, les isothermes de désorption ne se confondent pas avec ceux de l'adsorption.

La quantité d'herbicide fixée par adsorption dépend des caractéristiques du sol, de sa teneur en argile et en humus (colloïdes adsorbants), des caractères physico-chimiques de ces adsorbants, de sa teneur en eau, de la concentration en herbicide, de la composition de la solution du sol, notamment de la présence d'autres molécules organiques et d'ions minéraux, du pH, de la température, etc.

L'adsorption conditionne la quantité d'herbicide en solution disponible pour le végétal, elle limite l'absorption et diminue ainsi l'efficacité ; la dose d'herbicide doit être adaptée en fonction de la teneur du sol en argile et en humus. Par contre, l'adsorption empêche le lessivage des produits et diminue les risques de pollution par entraînement.

• **La disparition des herbicides.** La disparition des herbicides dans le sol est la conséquence de phénomènes de dégradation abiotique comme la volatilité, la photodécomposition ou l'hydrolyse, et surtout des phénomènes de dégradation microbienne. Les organismes de la microflore du sol sont les agents principaux de la disparition des herbicides. Plusieurs facteurs conditionnent la décomposition des herbicides par des micro-organismes. Le pH, surtout les extrêmes, influe sur l'activité microbienne mais également sur la dégradation abiotique des produits (imidazolinones, sulfonurées). La teneur en eau du sol modifie les types de micro-organisme et leur activité ; les très faibles ou trop fortes humidités sont défavorables à la métabolisation microbienne. La température est un facteur très important. Il est apparu qu'en conditions hivernales douces et humides, la métabolisation des herbicides était nettement plus rapide que lorsque les conditions étaient rigoureuses et sèches.

4.7. Comportement des herbicides dans les plantes

Pour exercer son action phytocide dans une plante, un herbicide doit tout d'abord y pénétrer ; cette première étape est indispensable pour tous les produits. L'herbicide doit ensuite être transporté plus ou moins loin dans la plante jusqu'à son site d'action. Cette opération n'est pas requise pour certains produits, à action de contact, qui agissent là où ils sont appliqués, sans être transloqués ou pratiquement pas. Le terme de "pénétrant" n'est pas utilisé dans le domaine des herbicides comme il l'est pour les fongicides. Le point final de l'absorption d'un herbicide par une plante est son action sur un ou plusieurs mécanismes du métabolisme de celle-ci. L'herbicide intervient dans un processus biochimique de la plante et le perturbe. Actuellement, beaucoup de molécules nouvelles ont un site d'action précis, ce qui leur confère souvent une plus grande sélectivité et une forte spécificité mais qui est un facteur favorable à l'apparition des résistances.

La pénétration des herbicides agissant par le sol est décrite avec le comportement des herbicides dans le sol. Dans le cas des herbicides appliqués sur une végétation, plus particulièrement le feuillage dans le cas des herbicides, la quantité de produit qui peut pénétrer dans la plante est fonction de deux éléments :

- de la quantité d'herbicide qui est retenue sur la surface foliaire ;
- de la part qui pénètre réellement à l'intérieur de la plante ;

4.7.1. La rétention des herbicides sur les surfaces foliaires

La quantité d'herbicide retenue sur la surface d'une feuille dépend de trois paramètres et de leurs interactions entre eux.

- De la feuille elle-même :
 - de son port, plus ou moins dressé ou étalé (fort dressé dans le cas des graminées),
 - de l'importance de sa surface,
 - de sa mouillabilité dépendant, selon l'espèce de plante, de la nature et de la morphologie des cires épicuticulaires,
 - de l'âge de la plante (cotylédon, feuille jeune ou vieille),
 - de sa pilosité,
 - de sa face (face inférieure avec cuticule moins épaisse, sans cire, sans poil).
- Des conditions climatiques, température et humidité qui :
 - conditionnent la mouillabilité de la feuille, de la cuticule,
 - favorisent le séchage plus ou moins rapide des gouttelettes de bouillie de pulvérisation sur la feuille,
 - provoquent le lessivage du produit déposé sur la feuille.
- Du produit et de sa mouillabilité, de la dimension des gouttelettes, du pH de la bouillie, de sa faculté à se fixer sur la cuticule chargée négativement, de la concentration en herbicide et surtout de l'angle de contact des gouttelettes.

4.7.2. La pénétration foliaire des herbicides

La pénétration proprement dite d'herbicides dans la feuille suit deux étapes : la pénétration à travers la cuticule et la pénétration dans les cellules épidermiques sous-jacentes.

- **La pénétration cuticulaire.** La cuticule végétale est une formation inerte et hydrofuge jouant un rôle de barrière de protection et de limitation des échanges de la feuille vis-à-vis du monde extérieur. La cuticule est constituée (en partant de l'extérieur) par des cires épicuticulaires, très hydrophobes dont le dépôt varie en fonction des conditions du milieu ; elles sont importantes dans le cas de forte intensité lumineuse, de faible humidité de l'air, de mauvaise alimentation en eau et par températures extrêmes. La cuticule proprement dite se compose d'une couche lamellée de cires et de cutine (polymère d'acides gras) lipophile. En dessous, la couche la plus profonde et la plus épaisse contient, en plus des cires et de la cutine, de la cellulose (hydrophyle) et des pectines (hydrophyle).

La pénétration cuticulaire pourra se faire par la voie lipidique pour les substances lipophiles et par la voie aqueuse ouverte aux produits hydrophiles. La pénétration à travers la cuticule dépendra donc de la nature et de l'épaisseur de cette cuticule qui varie elle-même en fonction de l'espèce végétale, de l'âge de la feuille, de la partie touchée (cotylédon ou face inférieure) et des conditions qui ont prévalu lors de la croissance de la plante.

Les conditions climatiques au moment du traitement sont prépondérantes :

- l'humidité de l'air est favorable à la pénétration, tandis que la sécheresse, les vents de nord et d'est sont néfastes ;
 - par "temps poussant" c'est-à-dire par temps chaud avec forte humidité de l'air, la pénétration à travers la cuticule est accélérée car la cutine et la cellulose se gonflent par fixation d'eau, les cires s'écartent, permettant le passage de la bouillie de pulvérisation. Les températures élevées sont favorables mais dessèchent la bouillie.
- Le produit herbicide lui-même (certains sont lipophiles, d'autres hydrophiles), les adjuvants (de formulation ou additifs dans la bouillie de pulvérisation), la concentration de la bouillie en herbicides et en adjuvants, la pression osmotique et le pH de cette bouillie influencent aussi directement la pénétration.

• **La pénétration dans les cellules épidermiques.** Après le passage de la cuticule, l'herbicide est absorbé par les cellules, diffuse dans la paroi cellulaire et franchit la membrane cytoplasmique.

La pénétration dans les cellules épidermiques peut être considérée comme l'étape finale de la pénétration d'un herbicide de contact ou la première étape du transport s'il s'agit d'un herbicide systémique. Pour un herbicide de contact ou pour un herbicide qui n'est pas véhiculé des feuilles vers les autres parties de la plante – c'est le cas des radicales comme les urées, triazines, uraciles – le transport se limite à cette diffusion locale avec nécroses des parties touchées ou du bout de la feuille.

Les stomates ont été longtemps considérés comme des voies de pénétration privilégiées en raison de leur aptitude aux échanges avec l'extérieur. Il semblerait en réalité que le pore (ostiole) soit une voie de pénétration peu importante en raison notamment des tensions superficielles qui y règnent, mais que les cellules compagnes de par leur plus grande perméabilité permettent le passage de solutions herbicides.

4.7.3. La translocation des herbicides

Un herbicide systémique, quel que soit son mode de pénétration (racinaire, foliaire...) doit être transporté plus ou moins loin dans la plante, dans un organe autre que celui sur lequel il a été appliqué ou par lequel il a pénétré. Un transport correct est donc indispensable à la bonne efficacité de l'herbicide : la qualité du transport conditionne la dose à utiliser et le résultat final. Cependant, les règles qui régissent le transport ne permettent guère à l'homme d'interférer sur cette migration des produits ; tout au plus, pourra-t-il profiter des conditions climatiques favorables (temps poussant, forte évapotranspiration) à la bonne circulation des produits dans les différentes voies de transport. Ces voies fonctionnelles de transport des herbicides, dits de translocation, sont :

- la voie **apoplastique** c'est-à-dire "extracellulaire". L'apoplaste comprend l'ensemble des parois cellulaires, les vaisseaux (xylème) qui forment un ensemble continu par lequel sont transportées la sève brute, l'eau et les substances dissoutes, y compris l'herbicide. C'est la migration ascendante ;
- la voie **symplastique** est la voie intracellulaire. elle comprend le cytoplasme des cellules et le phloème où les herbicides peuvent être redistribués dans l'ensemble de la plante par migration descendante ou ascendante.

Ces deux voies peuvent être empruntées par certains herbicides qui à un moment donné choisissent une voie transitoire : un herbicide apoplastique peut ainsi, pendant un temps limité, pénétrer à l'intérieur de la cellule. Les voies fonctionnelles de transport et les mécanismes qui régissent le transport des produits dans la plante sont détaillés dans le chapitre 9.

4.7.4. Les mécanismes d'action phytotoxique

Les mécanismes susceptibles de provoquer une action phytocide dans une plante ainsi que les sites d'action où ceux-ci peuvent s'exercer sont nombreux et variés. En effet, toute modification ou perturbation d'un processus métabolique peut provoquer des effets herbicides, si celle-ci concerne une fonction essentielle, l'effet peut être létal. Cependant, une perturbation peut être suffisante sans être mortelle pour la plante, un effet régulateur, limitant ou bloquant la croissance ou le développement d'une adventice peut correspondre à l'effet recherché. Les symptômes plus

ou moins visibles d'une perturbation dans la plante sont une indication pour l'identification du site d'action d'un herbicide. Les recherches en génétique, en biochimie, en biotechnologie, les progrès dans la manipulation génétique ont fait progresser la connaissance des sites et mécanismes d'action des substances herbicides.

Les principaux mécanismes d'action des herbicides sont brièvement rappelés ci-après, mais il faut savoir que bien des molécules herbicides ont plusieurs sites d'action et possèdent plusieurs mécanismes d'intoxication des plantes. La plupart des herbicides, et tous les herbicides modernes, présentent une grande sécurité pour l'homme et les animaux à sang chaud du fait qu'ils possèdent des mécanismes et des sites d'action propres aux plantes (photosynthèse, synthèse des acides aminés) et qui par conséquent n'intéressent guère les mammifères.

- Les inhibiteurs de photosynthèse. Un grand nombre d'herbicides (dérivés de l'urée, de l'atrazine) ont comme mode d'action phytotoxique principale la réduction de l'activité photosynthétique des plantes. Ils interviennent dans la réaction de Hill en empêchant les transferts d'électrons au niveau du photosystème II (PS II).
- Les inhibiteurs de la synthèse des acides aminés, de l'acétolactate synthétase (pour les sulfonylurées et les imidazolinones), de la glutamine synthétase (sulfosate), de l'EPSP synthétase (glyphosate).
- Les inhibiteurs de la synthèse des carotènes (aminotriazole, fluorochloridone, di-flufénican) entraînent une inhibition de la synthèse des chloroplastes et une destruction des chlorophylles.
- Les inhibiteurs de la division cellulaire agissent principalement sur les régions méristématiques ; ce sont des inhibiteurs de la mitose (antimitotique) : par action sur les microtubules au moment de la formation du fuseau (dinitroanilines, carbamates, carbétamide, propyzamide).
- Les inhibiteurs de l'élongation cellulaire inhibent la synthèse de l'acide gibbérelle, des acides gras (thiocarbamates).
- Les herbicides auxiniques ou phytohormones de synthèse prennent la place de l'auxine vraie dans la plante, y créent des troubles et des malformations.
- Les inhibiteurs de la respiration, les "découplants", empêchent que l'énergie produite au cours des réactions d'oxydo-réduction cellulaire (mitochondrie) soit mise en réserve sous forme d'ATP (hydroxybenzonnitriles, colorants nitrés).

4.8. Les propriétés d'un herbicide et les types de matières actives

Les propriétés d'un herbicide sont essentiellement celles de la **matière active**. La matière active (m.a. ou a.i. : *active ingredient* dans la terminologie anglaise et internationale) est la molécule responsable de l'activité herbicide. Identifiée à sa découverte et durant les premiers temps de son développement par un numéro de code, elle se définit par un nom commun admis internationalement qui souvent indique son appartenance à une famille chimique. Toute molécule possède une formule de structure, formule chimique, un poids moléculaire et des propriétés toxicologiques, chimiques, physico-chimiques et bien sûr biologiques propres.

Les propriétés toxicologiques d'une molécule constituent, à l'heure actuelle, un maillon essentiel dans l'étude d'un pesticide. La sécurité tant en toxicité aiguë (DL 50) que chronique (effet cancérigène, tératogène, ...) est la condition *sine qua non*, indispensable pour le développement futur de la molécule quel que soit son intérêt agronomique.

Les propriétés chimiques et physico-chimiques d'une molécule intéressent surtout le formulateur. Ce sont essentiellement la stabilité à l'hydrolyse, à la chaleur, dans les solvants, la solubilité dans l'eau et les solvants organiques, le point de fusion, la tension de vapeur.

Les propriétés biologiques (spectre d'efficacité herbicide, sélectivité vis-à-vis des plantes cultivées) sont précisées par le biologiste. Cependant, la volatilité, la sensibilité à la lumière, la solubilité dans l'eau, en raison de leur impact sur l'efficacité biologique, concernent également l'agronome.

La m.a. se présente sous un aspect physique (cristaux, paillettes, pâtes, liquides plus ou moins fluides, ...) ne permettant pas son emploi tel quel. Ce sont des produits techniques qui doivent être **formulés**, c'est-à-dire présentés sous une forme qui permet son utilisation au moyen des appareils d'application. Les herbicides sont surtout appliqués par pulvérisation et dans certains usages plus restreints en granulés ou en microgranulés.

Pour être pulvérisés, les herbicides seront présentés en concentrés à diluer dans l'eau. Si une m.a. est soluble dans l'eau, elle peut être formulée en solide : granulés solubles (SG), en poudre soluble (SP) ou sous forme liquide en solution aqueuse ou concentré liquide (SL). Lorsque la m.a. est insoluble dans l'eau, il faut soit la dissoudre dans un solvant organique, elle se présentera alors en concentré émulsionnable (EC), ou encore à transposer en une forme soluble (ex. forme acide transformée en sel). Elle peut aussi être formulée en produit liquide, dans lequel la m.a. demeure sous forme solide ; ce sont les suspensions concentrées (SP) ou flow. En formulation solide, elle se présente en poudre mouillable (WP) ou en granulés à disperser dans l'eau (WG).

La formulation d'un herbicide est la résultante d'un ensemble de procédés qui consistent à présenter une matière active pesticide sous une forme telle qu'elle développe, dans un traitement donné, un maximum d'efficacité tout en restant dans les limites économiques admissibles et en réduisant les risques de pollution de l'environnement et d'intoxication des utilisateurs. Actuellement, une attention particulière est portée sur la toxicité des formulations. La tendance dans l'avenir sera à l'élimination des solvants présentant des risques d'irritations, d'inflammabilité. Il est en effet difficilement admissible qu'une m.a. non toxique soit présentée sous une formulation dangereuse à l'utilisation à cause du solvant. Jadis, le souci du formulateur était de présenter un produit stable, sécurisant pour le transport, le stockage, la manipulation. Depuis quelques années, le souci d'une formulation mieux adaptée à la biologie s'est développé surtout pour les substances à appliquer sur un substrat végétal comme les herbicides de postémergence. Des adjuvants furent mis au point pour améliorer la dispersion des gouttelettes, la mouillabilité, la rétention sur le feuillage et la pénétration foliaire. Des formulations particulières ont vu le jour : la micro-encapsulation ainsi que l'adjonction à la m.a. de phytoprotecteur (*safener*), substance qui améliore la sélectivité de la molécule herbicide vis-à-vis de certaines plantes sensibles cultivées.

Les m.a. herbicides proviennent :

– de la chimie minérale. Ce sont les herbicides dits minéraux, bien que certains d’entre eux soient fabriqués par synthèse : l’acide sulfurique, les borates, les arsenites, le sulfate de cuivre ne sont plus guère utilisés. Le sulfate de fer est utilisé pour combattre les mousses. Le chlorate de soude (NaCl_3) est encore abondamment utilisé comme herbicide total (1,5 à 2,5 kg/are) (de préférence sur sol humide) et pour la dévitalisation des souches. La voie de pénétration la plus importante est la racine, il est alors transporté avec la sève brute dans toute la plante, vers les organes les plus aptes à concentrer les sels. Ce sont d’abord les feuilles (les vieilles feuilles avant les jeunes) puis les autres organes qui marqueront les symptômes. La persistance dans le sol est assez longue ;

– de la distillation du pétrole. Certains types d’huiles minérales dérivées de la distillation du pétrole brut ont été utilisées comme herbicides. D’autres sont employées comme adjuvants pour améliorer l’effet des herbicides foliaires ;

– de la chimie organique de synthèse. La toute grande majorité des herbicides utilisés appartiennent à cette catégorie et forment un grand nombre de familles chimiques aux propriétés chimiques, physiques et biologiques fort variées.

Les principales matières actives herbicides sont présentées dans le tableau 18.3. Ne sont décrites de manière un peu plus détaillée ci-après que les phytohormones de synthèse et les antigraminées spécifiques, qui sont des herbicides très utilisés.

Tableau 18.3. Les principaux types d’herbicides et leurs activités.

Types d’herbicides	Activités
<ul style="list-style-type: none"> • Nitrophénols colorants nitrés ou colorants organiques -DNOC, DNBP, DNP 	Nécroses des cellules et tissus situés au point d’application puis destruction
<ul style="list-style-type: none"> • Phytohormones de synthèse : dérivés des acides phénosyaliphatiques et autres “hormones” de synthèse (voir détails dans le texte) 	Herbicides actifs contre les dicotylédones annuelles et vivaces. Essentiellement désherbage des céréales et des herbages. Les dérivés trichlor sont plus efficaces à l’égard des ligneux
<ul style="list-style-type: none"> • Dérivés benzonitriles et hydroxybenzonitriles <ul style="list-style-type: none"> – dichlobénil et chlorthiamide – ioxynil, bromoxynil et bromophénoxime 	Inhibition de la respiration des plantes, et du premier stade de la fonction chlorophyllienne
<ul style="list-style-type: none"> • Carbonates substitués <ul style="list-style-type: none"> – prophame et chlorprophame (CIPC) – chlorbuphame (BIPC) – barbane et asulame 	Antigraminées, avec pour certains produits une bonne activité vis-à-vis des dicotylées annuelles et parfois vivaces (rumex, fougères)
<ul style="list-style-type: none"> • Thiolcarbonates <ul style="list-style-type: none"> – diallate, triallate, cycloâte, EPTC et vernolate 	Principalement, destruction des coléoptiles des graminées et pour certains produits tuent les bourgeons souterrains qui se développent sur les rhizomes des vivaces
<ul style="list-style-type: none"> • Amides ou anilides substituées <ul style="list-style-type: none"> – alâchlore, métolachlore, métazachlore, propachlore, acétolchlore 	Inhibition de la division cellulaire et de la synthèse des lipides, des protéines et des gibbérellines. Produits actifs sur graminées de type des millets (panics, sétaires digitaires) et principalement sur maïs aussi, sélectifs du soja, arachide, coton
<ul style="list-style-type: none"> • Dinitroanilines <ul style="list-style-type: none"> – trifluraline, benfluraline, nitriline, butraline, bendiméthaline, oryzaline et âclonifen 	Déréglement de la croissance

Types d'herbicides	Activités
<ul style="list-style-type: none"> • Dérivés de l'urée ou urées substituées • Dérivés de la triazine symétrique <ul style="list-style-type: none"> – méthosytiazines – chlortiazines (simazine, atrazine, cyanazines, terbutyazine) – méthylthiotriazines (prométryne, terbutryne) – azido-diamino -s- triazines (aziprotryne) • Dérivés de la triazine non symétrique (Triazinones) <ul style="list-style-type: none"> – métribuzine – métamitone Triazoles <ul style="list-style-type: none"> – amitrol • Diazines <ul style="list-style-type: none"> – uraciles (bromacil, terbacil, lénacil) – pyridazines (chloridazon ou pyrazon) • Dipyridiles (composées d'ammonium quaternaire) <ul style="list-style-type: none"> – les plus intéressants diquat et paraquat – le difenzoquat • Diphényl-éthers <ul style="list-style-type: none"> – bifénox (efficace en post-émergence) – nitroféne, fluorodiféne, acifluorféne • Glyphosate, gluphosinate et sulfosate foliaire, • Imidazolinones <ul style="list-style-type: none"> – imazaméthabenz • Sulfonylorées <ul style="list-style-type: none"> – chloresulfuron méthyl – thiamethuron méthyl, thifensulfuron, etc • Antigraminées spécifiques <ul style="list-style-type: none"> – cyclohexanediones, – propanoates, esters dérivés de l'acide propionique, et autres composés (voir texte) 	<p>Pénétration essentiellement par les racines , provoquent la chlorose et inhibent la photosynthèse</p> <p>Destruction rapide des jeunes mauvaises herbes annuelles et les vivaces (si dose élevée) Inhibition de la photosynthèse</p> <p>La métribuzine est très sélective vis-à-vis des solanacées (pomme de terre, tomate) et vis-à-vis des dicotylées et des graminées annuelles La métamitronne est très sélective vis-à-vis de la betterave Inhibition de la biosynthèse de la chlorophylle</p> <p>Action herbicide principalement sur les racines Destruction des dicotylées et des monocotylées annuelles et vivaces.</p> <p>Très grande sélectivité de la betterave à l'égard de ce produit Bonne action herbicide contre de nombreuses dicotylées annuelles</p> <p>Destruction des chloroplastes lorsque la photosynthèse est active – Destruction des folles avoines sélectivement dans les cultures d'orge</p> <p>Action sur la photosynthèse et la respiration destruction des parties aériennes</p> <p>Herbicides totaux, systémiques à absorption particulièrement efficaces dans la destruction des graminées vivaces</p> <p>Inhibiteurs de synthèse des acides aminés – Lutte contre les graminées et quelques dicotylées des céréales</p> <p>Inhibiteurs de la biosynthèse des acides aminés essentiels Ils sont actifs sur bon nombre de dicotylés, notamment les composés et les crucifères Remarquable qualités herbicides sur dicotylées vivaces comme Rumex sp</p> <p>Plusieurs familles d'herbicides à action spécifique sur les graminées à l'exclusion pour la plupart de tout effet sur les dicotylées Se présentent comme des herbicides auxiliaires</p>

• **Les phytohormones de synthèse**

Les dérivés des acides phénoxyaliphatiques. Ces produits, n'existant jamais naturellement dans les plantes, ne sont donc pas des phytohormones, et c'est donc im-

proprement qu'ils sont appelés : auxines herbicides, auxines de synthèse ou herbicides à base de phytohormones. Les phytohormones de synthèse peuvent être absorbées par les racines et par les feuilles. Lorsqu'elles sont absorbées par les racines, elles sont transportées avec la sève brute par les faisceaux ligneux (xylème) jusqu'aux feuilles. Lorsqu'elles sont absorbées par les feuilles, elles sont transportées d'abord de cellule à cellule ; cette progression est très lente. Elles sont ensuite transportées par les tubes criblés du liber (ou phloème) dans la même direction que la sève élaborée ; soit vers les organes de réserve, si l'application a lieu au moment de l'accumulation des matières de réserve de la plante, soit vers les points végétatifs durant la période de croissance active.

Ces auxines de synthèse bloquent entièrement le système de circulation polarisée de l'auxine vraie, l'acide indol-acétique, annulant ainsi les effets propres de celle-ci. C'est donc probablement en prenant la place de l'auxine vraie, que les auxines de synthèse provoquent différents troubles chez la plante (blocage de la photosynthèse, exagération de la respiration, apparition de malformations morphologiques, désorganisation des processus de la différenciation, etc.) et y causent une mort lente.

La persistance dans le sol peut varier de 2 ou 3 semaines jusqu'à 3 ou 6 mois selon les produits.

Les dérivés phénoxyaliphatiques comptent trois familles :

- les dérivés phénoxyacétiques (MCPA, 2,4-D, 2,4,5-T) ;
- les dérivés phénoxybutyriques (mécoprop (MCP), dichlorprop (2,4-DP), fénoprop (2,4,5-TP) ;
- les dérivés 2-phénoxypropioniques (MCPB, 2,4-DB, 2,4,5-TB).

Ce sont des herbicides actifs contre les dicotylédones annuelles et vivaces et pratiquement inactifs à l'égard des monocotylédones.

Les dérivés méthyl-chlor et dichlor sont principalement utilisés pour le désherbage sélectif des céréales et des herbages. Leur domaine d'activité est très voisin ; des différences existent cependant. Les dérivés trichlor sont plus efficaces à l'égard des plantes ligneuses et surtout utilisées pour le débroussaillage et le dégagement chimique des plantations de résineux.

Autres "phytohormones de synthèse". Trois autres groupes d'herbicides présentent des produits auxiniques proches des dérivés phénoxyaliphatiques. Il s'agit :

- des dérivés de l'acide benzoïque comprenant le 2,3,6-TBA, le dicamba et l'amiben ;
- des dérivés de l'acide picolonique comprenant le piclorame et le clopyralid (3,6-DP) ;
- du dérivé de l'acide pyridinyloxyacétique : le fluroxypyr, le triclopyr et la benazoline ;
- des dérivés de l'acide fluorène-carboxylique ou morphactines : le flurénol et le chlorflurénol.

• **Les antigraminées spécifiques.** Ce groupe comprend plusieurs familles d'herbicides dont la caractéristique principale est l'action spécifique sur les graminées à l'exclusion pour la plupart de tout effet sur les dicotylédones. Ces produits sont absorbés par les feuilles et dans une moindre mesure par les racines ; la pénétration foliaire est la plus efficace et la plus rapide. Les produits absorbés sont très vite transportés vers les méristèmes apicaux des graminées qui sont rapidement détruits. Les jeunes feuilles des graminées sont chlorosées puis nécrosées et meurent, tandis que les feuilles plus âgées subsistent plus longtemps. Ils présentent dans la plante des antagonismes avec les herbicides auxiniques. Ces produits sont des inhibiteurs

de l'acétyl-coenzyme A carboxylase ; l'enzyme des graminées est sensible tandis que celle des dicotylédones ne l'est pas ou peu.

Ce sont les :

- cyclohexanediones : alloxydime, sethoxydime, cycloxydime, cloproxydime, tralcoxydime ;
- les propanoates, esters dérivés de l'acide propionique : benzoyl-N-fenylpropionique (-prop.) : benzoylprop-éthyl, flamprop-méthyl, flamprop-isopropyl, flamprop-M-isopropyl ;
- diclofop-méthyl, fluazifop-butyl, fluazifop-P-butyl, haloxyfop-ethoxyethyl, haloxyfop-R-méthyl, isoxapyrifop ;
- quinzalofop-ethyl, quinzalofop-ethyl-D, propaquizafop ;
- fenoxaprop-ethyl, fenoxaprop-ethyl (+ fenchlorazol-ethyl), fenoxaprop-P-ethyl, fenoxaprop-P-ethyl (+ fenachlorazol-ethyl)

4.9. Évolution de la phytopharmacie et propriétés des nouveaux herbicides

Les caractéristiques principales des nouveaux herbicides vont à la rencontre des préoccupations d'une phytopharmacie moderne, plus sécurisante pour l'utilisateur, le consommateur et l'environnement.

- Les nouvelles matières actives sont efficaces et s'utilisent à des doses faibles voire même très faibles, de l'ordre de quelques grammes ou de quelques dizaines de grammes à l'hectare. Ces doses très faibles d'emploi sont en quelque sorte une première réponse à "l'emploi massif de pesticides" dont on s'est plu à faire croire qu'il en est la caractéristique principale. Mais ceci répond à des nécessités de notre monde actuel.

Sur le plan de la fabrication et de la formulation des produits, il devient de plus en plus difficile dans certaines régions urbanisées d'implanter une usine chimique et surtout une usine chimique produisant des pesticides. L'installation de ces usines dans des pays moins urbanisés mais aussi moins industrialisés ne va pas sans poser des problèmes certains. La fabrication et le conditionnement de faibles quantités de produits va pouvoir se réaliser dans des unités beaucoup plus petites, de chimie fine, à la dimension d'un laboratoire.

Sur le plan du transport de ces nouveaux produits, ce sont des quantités nettement plus faibles qui vont circuler sur les voies de communication, sur les routes et autoroutes notamment, réduisant le risque en cas d'accident.

Les faibles quantités de produits utilisées dans l'avenir permettront de diminuer les coûts de fabrication, de conditionnement et de transport mais réduiront également les risques pour l'environnement. D'autant plus que les propriétés toxicologiques et biologiques des nouvelles molécules vont elles aussi évoluer vers une plus grande sécurité. Mais il importe que la formulation des produits suive cette voie.

- Les formulations vont dans l'avenir se présenter sous des formes plus compatibles avec la sécurité des utilisateurs et la facilité d'emploi des produits. Il n'est pas pensable en effet que des produits soient commercialisés en formulations présentant des risques et des dangers sur le plan toxicologique alors que les matières actives évoluent vers plus de sécurité.

En ce sens la suppression des solvants organiques dont beaucoup sont volatils, inflammables, irritants... va se généraliser. La production de granulés dispersables (WG) de suspensions concentrées (SC) avec les qualités qu'ils présentent et rappelées ci-avant va s'accroître.

- Pour éviter la pollution des sols et des eaux, une plus grande "labilité" des produits va être requise, ce sont des molécules biodégradables c'est-à-dire entièrement et rapidement métabolisées par la faune microbienne du sol qui seront recherchées.

La "disparition" rapide et complète des produits dans le sol est une exigence qui va obliger à réaliser les traitements au moment optimal compte tenu de la biologie de la mauvaise herbe mais qui risque d'entraîner une succession de ces traitements car une efficacité durable ne pourra pas toujours être maintenue en raison de la faible persistance du produit.

- Les molécules nouvelles sont et seront plus "ciblées" c'est-à-dire que leur mécanisme d'action à l'intérieur de la plante à contrôler sera plus précis. Ceci est la conséquence, semble-t-il, d'une meilleure connaissance de la biologie, de la biologie cellulaire surtout et résulte de la conjonction des progrès réalisés en biotechnologie, études et manipulations génétiques avec ceux de la phytothérapie.

- Il résulte de ces progrès une plus grande "spécificité" des nouvelles molécules c'est-à-dire qu'elles combattront plus sélectivement telles mauvaises herbes en n'en préservant d'autres dont l'élimination n'est pas nécessaire. Mais en conséquence de cela, des mélanges, associations ou combinaisons de produits seront de plus en plus nécessaires pour résoudre tous les problèmes rencontrés en pratique agricole ou horticole.

- La plus grande sélectivité des produits vis-à-vis des cultures est une suite logique également dans la découverte de molécules plus "ciblées" et plus "spécifiques". Elle devrait permettre une meilleure qualité des traitements si l'utilisateur demeure raisonnable dans l'emploi des produits aussi "sûrs et sélectifs".

L'obtention et la production de plantes cultivées résistantes à des herbicides est aussi une perspective nouvelle, permettant de mieux profiter des spectres des produits, parfois anciens donc peu coûteux, et de désherber en conditions de sélectivité plus perfectionnées, mais d'autres problèmes sont soulevés qui doivent être résolus non seulement sur le plan biologique mais également au point de vue légal et déontologique.

De toute façon, l'avenir de la phytothérapie ne peut se dessiner que dans la perspective d'une plus forte attention et d'une meilleure sauvegarde de l'utilisateur, du consommateur et de l'environnement.

Toutes les réponses devront être apportées aux questions soulevées et toutes les garanties fournies tant sur le plan légal (c'est-à-dire des autorisations, des agrémentations) que sur le plan scientifique par les recherches menées dans le domaine des résidus dans le sol, les eaux et les denrées consommées.

BIBLIOGRAPHIE

La première partie de cette bibliographie concerne les paragraphes 1 à 3 du chapitre.

- Bakker D. (1960), "A comparative live-history study of *Cirsium arvense* (L) Scop. and *Tussilago farfara* L., the most troublesome weeds in the newly reclaimed polders of the former Zuiderzee", in *The biology of weeds*, J.L. Harper (ed.), Symp. Br. Ecol. Soc. 1 : 205-22.
- Black J.N. (1967), "Light-controlled germination of seeds", in *Dormancy and Survival*, H.W. Woolhouse (ed.), Symp. Soc. Exp. Biol., 23 : 193-217.
- Cavers B.C. and Benoit D.L. (1989), "Seed banks in arable land", in *Ecology of soil seed banks*, M.A. Leck, V.T. Parker and R.L. Simpson (ed.), Academic Press, 309-328.
- Deuse J. et Lafabre E.M (1979), *Le désherbage des cultures sous les tropiques*, Maisonneuve et Larose, Paris, 312 p.
- De Langhe J.E., Delvosalle L., Duvigneaud J., Lambinon J. et Vanden Berghen C. (1983), *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines*, Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, 1016 p.
- Egli D.B., Pendleton J.W. and Peters D.B. (1970), "Photosynthetic rate of three soyabean communities as related to carbon dioxide levels and solar radiation", *Agronomy Journal*, 62 : 411-414.
- Faliu L. (1981), *Botanique appliquée*, École nationale vétérinaire de Toulouse, notes de cours, 351 p.
- Garwood N.C. (1989), "Tropical soil seed banks : a review", in *Ecology of soil seed banks*, M.A. Leck, V.T. Parker and R.L. Simpson (ed.), Academic Press, 149-209.
- Gasquez J. (1991), "La résistance aux herbicides chez les angiospermes", in *Les herbicides*, R. Scala (ed.), INRA, 265-280.
- Hakansson S. (1969), "Experiments with *Agropyron repens* (L) Beauv. Rhizome orientation and life length of broken rhizomes in the soil, and reproductive capacity of different underground shoot parts", *Lantbrukshögskolans Annaler*, 35 : 869-894.
- Hanf M. (1982), *Les adventices d'Europe, leurs plantules, leurs semences*, BASF : 496 p.
- Hansen K. (1911), *Weeds and their vitality*, Ugeskr. Landm, 56, 149.
- Harper J.L. (1959), *The biology of weeds*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 256 p.
- Harper J.L. (1990), *Population biology of plants*, Academic Press, 892 p.
- Jauzein P. et Montegut J. (1983), *Graminées (Poaceae) nuisibles en agriculture*, SECN, 538 p.
- Lambert J., Toussaint B. et Hebberecht C. (1978), *Potentiel de production des prairies temporaires en fonction des conditions écologiques*, Laboratoire d'écologie des prairies, Communication n°22, 8 p.
- Montegut J. (1983), *Pérennes et vivaces nuisibles en agriculture*, SECN, 479 p.
- Montegut J. (s.d.), *Biologie des semences et écologie de la germination des mauvaises herbes*, Syllabus de cours ENSH Versailles, 26 p.
- Montegut J. (s.d.), *Mauvaises herbes des vignes et des vergers*, Syllabus de cours ENSH Versailles, 42 p.
- Palmer J.H. (1958), "Studies on the behaviour of the rhizome of *Agropyron repens* (L) Beauv. 1 : The seasonal development and growth of the parent and the rhizome", *New Phytol.*, 57 : 145-159.

- Palmer J.H. (1962), "Studies on the behaviour of the rhizome of *Agropyron repens* (L) Beauv. 2 : Effect of soil factors on the orientation of the rhizome", *Physiologia Plant.*, **15** : 445-451.
- Stryckers (1979), "Problèmes actuels relatifs aux plantes adventices", *Revue de l'Agriculture*, **2** (32) : 383-400.
- Wright J.L. and Lemon E.R. (1966), "Photosynthesis under field conditions. 9. Vertical distribution of photosynthesis within a corn crop", *Agronomy Journal*, **58** : 265-268.

La partie consacrée à la lutte chimique (paragraphe 4) a été rédigée en grande partie à partir des ouvrages suivants qu'il est conseillé de consulter pour une information plus complète.

- Detroux L. (1975), *Les herbicides et leur emploi*, 3^e édition, Duculot, 1975.
- Detroux L. (1980), *Les herbicides. Nature, actions et fonctionnement*, notes de cours.
- Detroux L. (1985), "De la protection des cultures à la protection des consommateurs", *Annales de Gembloux*, n°1, 61 à 74.
- Fraselle J., *Notes du cours de phytopharmacie*, Faculté des sciences agronomiques, Gembloux.
- Galoux M. (1989), "Les formulations de produits phytopharmaceutiques", in *Futur et protection phytosanitaire des céréales*, Faculté des sciences agronomiques, Gembloux.
- Henriet J. (1988), "Fabrication des pesticides et contrôle des formulations des produits phytopharmaceutiques", Certificat d'études spéciales en phytopharmacie et phytiairie, année académique 1987, FSA, Gembloux.
- Salembier J-F., *Notes du cours de Phytopharmacie Spéciale*, document ronéoté.
- Scalla R. (1991), *Les Herbicides, mode d'action et principes d'utilisation*, INRA.

Chapitre 19

LA CONSERVATION DES DENRÉES : CAS DES CÉRÉALES

E.H. Bartali¹, E. Persoons², Ch. Verstraeten³

¹ Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc

² Faculté des sciences agronomiques de l'université catholique de Louvain,
Louvain-La-Neuve, Belgique

³ Faculté des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique

Sommaire

1. Introduction

2. Les bases de la conservation

- 2.1. La vie des grains
- 2.2. Les agents d'altérations biotiques

3. Échanges air-produit

- 3.1. Équilibres air-produit
- 3.2. Chaleur spécifique d'une céréale en $\text{kJ/kg}\cdot^{\circ}\text{C}$
- 3.3. Caractéristiques de l'air
- 3.4. Le diagramme enthalpique (h, x) de l'air humide

4. Mode de conservation

- 4.1. Séchage
- 4.2. Ventilation
- 4.3. La lutte contre les insectes

5. Structures de stockage

- 5.1. Techniques traditionnelles
- 5.2. Les techniques modernes de stockage

6. Particularités des climats chauds

- 6.1. Les hautes températures
- 6.2. La forte humidité de l'air

7. Conclusion

Bibliographie

LA CONSERVATION DES DENRÉES : CAS DES CÉRÉALES

1. INTRODUCTION

En cette fin de xx^e siècle, des famines apparaissent encore régulièrement. Beaucoup d'efforts sont entrepris pour lutter contre ce fléau, mais portent essentiellement sur l'augmentation de la production de denrées vivrières, et oublient l'amélioration du stockage des produits afin de garantir des conservations efficaces. Il est, par exemple, courant de constater des pertes entre récolte et consommation dépassant 30 %.

Ces pertes de produits sont dues à des modifications chimiques, à des développements de micro-organismes, à des développements d'insectes, à des interventions de rongeurs, à des mauvaises manutentions affectant la qualité, à des conditions néfastes de stockage et à un maintien du produit à des températures extrêmes ou à des taux d'humidité trop élevés.

Ces détériorations se manifestent par des pertes de poids et/ou de qualité nutritive et donc entraînent des diminutions de valeur commerciale. De ce fait, la maîtrise par l'agronome des techniques de conservation des denrées revêt une importance considérable, au même titre que les autres techniques traitées dans les chapitres précédents.

A quoi sont dues les pertes post-récolte et comment les éviter, tel est le thème de ce chapitre dans lequel nous passerons successivement en revue : les bases de la conservation, les échanges air-produit, les modes de conservation, les structures de stockage.

2. LES BASES DE LA CONSERVATION

2.1. La vie des grains

2.1.1. Humidité du produit

L'humidité d'un produit s'exprime soit en humidité sur poids sec, soit en humidité sur poids humide, soit en teneur de matière sèche. Avant de définir ces mesures, précisons les valeurs en présence.

Un produit à une certaine humidité est composé de produit sec et d'eau. Par définition, on admet que le produit est sec lorsqu'il est séché dans une étuve à 105 °C jusqu'à poids constant. On peut écrire que :

$$P_h = P_s + E$$

avec : P_h le poids de matière humide ;
 P_s le poids de matière sèche ;
 E la quantité d'eau dans le produit, comprise entre la matière humide et la matière séchée à l'étuve à 105 °C.

- h_{PS} = humidité sur poids sec

$$h_{PS} = \frac{E}{P_s} \times 100 = \frac{E}{P_h - E} \times 100 \quad \text{en \%}$$

- h_{PH} = humidité sur poids humide

$$h_{PH} = \frac{E}{P_h} = \frac{E}{P_s + E} \times 100 \quad \text{en \%}$$

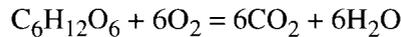
- M_s = teneur en matière sèche

$$M_s = \frac{P_s}{P_h} \quad \text{en \%}$$

Dans le commerce et la pratique agricole, l'humidité d'un produit est exprimée en humidité sur poids humide. Par contre, lors du traitement théorique du séchage il est plus aisé de parler en termes d'humidité sur poids sec.

2.1.2. Respiration des grains

Un grain respire, vit, brûle de l'O₂ en dégageant du CO₂ et de l'eau :



Les sucres ainsi formés brûlent en dégageant 2 865 kJ par mole ou encore 16 000 kJ par kg de sucre brûlé.

Cette respiration, donc le poids de CO₂ dégagé, croît avec h_{PH} et la température du grain (t_g).

A cette vie normale, se superpose le développement des micro-organismes (moisissures, levures, bactéries) et d'insectes et acariens d'autant plus marqué que h_{PH} et t_g sont grands ; ils vivent aux dépens du grain et sont cause d'un dégagement supplémentaire de CO₂ et de H₂O (Buré, 1952).

Ces "activations" par h_{PH} , t_g et les micro-organismes accroissent la production de CO₂, déterminent des pertes en poids, des échauffements et humidifications globales ou locales, donnant à la limite, du grain "échauffé", d'aspect rougeâtre, ayant une odeur de moisi, de faible pouvoir germinatif et dont la valeur boulangère diminue (pain de mauvaise qualité).

Par contre, si la vie du grain est ralentie, le dégagement de CO₂ est réduit, le grain peut conserver son pouvoir germinatif pendant de nombreuses années.

Le dégagement de CO₂ est donc une mesure de l'activité respiratoire. Lorsqu'on mesure l'évolution du dégagement de CO₂ en fonction de l'humidité du produit, on observe un développement brutal de l'activité à partir de 16-17 %. De même,

lorsqu'on mesure l'évolution du dégagement en fonction de la température, le dégagement est maximal vers 55 °C. Après 55 °C, il y a dégradation progressive du grain. Il ne faut donc pas dépasser cette température par séchage. Par sécurité, adopter 35 à 40 °C pour la semence, 45 °C pour les produits de meunerie.

Si on aère, le CO₂ dégagé croît, mais simultanément, si l'air est bien choisi, le séchage et le refroidissement se poursuivent, les mg de CO₂ produits diminuent.

Inversement, en silo étanche, donc en l'absence rapide d'O₂, ou dans une atmosphère confinée, la vie ralentit.

2.1.3. La stabilité d'un grain

Un grain en conservation est stable, si sa température t_g en °C et son humidité h_{PH} lui permettent de se conserver pendant un temps plus ou moins long, en gardant ses qualités germinatives et boulangères.

• **Les courbes de Nuret.** Les courbes de Nuret (figure 19.1) résultent d'observations et définissent 3 zones par rapport à des axes h_{PH} % et t_g en °C (Nuret, 1952) :

- la “zone de sécurité” ou de stabilité, le grain est d'autant plus stable qu'il est à gauche de la courbe, “limite de sécurité” ;
- la “zone d'alerte”, le grain est “instable” au point de vue conservation ;
- la “zone de danger immédiat”, le grain est en voie d'altération rapide, il faut le traiter rapidement et le ramener dans la zone de sécurité.

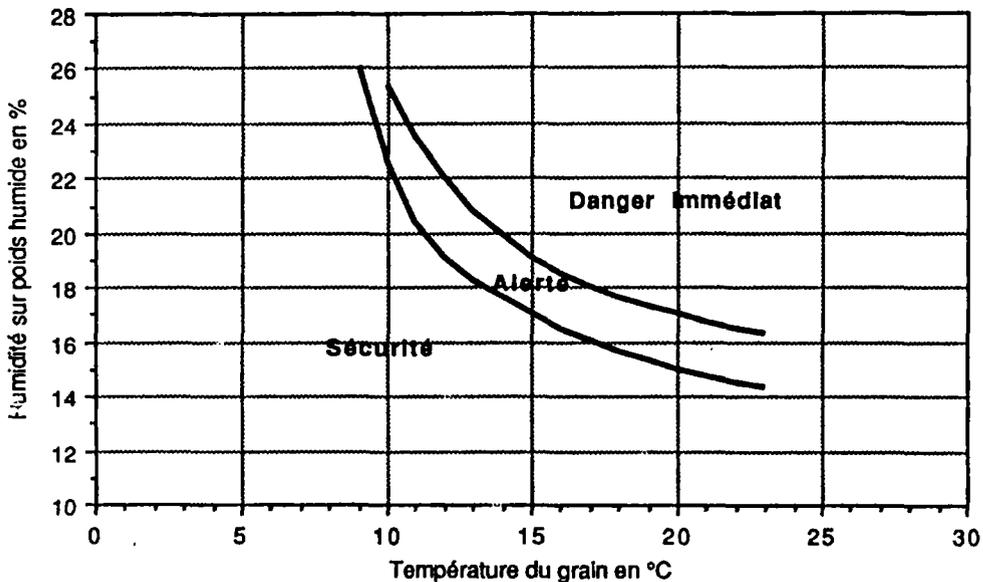


Figure 19.1. Courbes de Nuret pour le froment.

Source : Nuret, 1952

• **Les courbes de la FAO.** D'autres courbes de conservation proposées par la FAO sont données ci-après (figure 19.2).

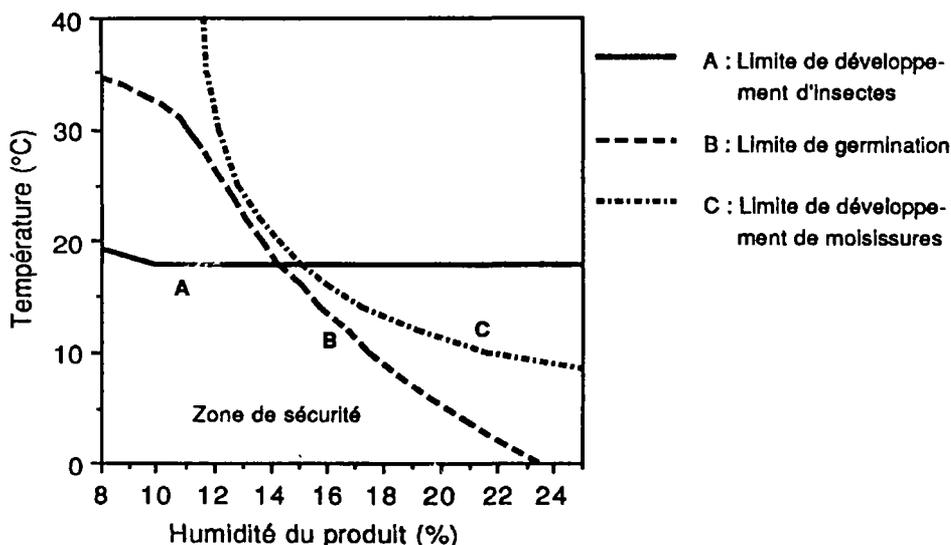


Figure 19.2. Valeurs de température et d'humidité garantissant une bonne conservation (courbes de la FAO.)

2.1.4. Températures maximales de séchage

- Grain à destination d'alimentation animale 75 °C
- Grain à destination d'alimentation humaine 55 °C
- Grain pour la meunerie 60 °C
- Grain pour la brasserie 45 °C
- Riz pour alimentation humaine 45 °C
- Haricots pour alimentation humaine 35 °C

2.2. Les agents d'altérations biotiques

La bonne conservation des grains emmagasinés peut être contrariée par des agressions d'ordre biotique ou abiotique. Nous traiterons ici des principaux agents biologiques d'altération des grains parmi lesquels les insectes, économiquement les plus dommageables.

2.2.1. Les déprédateurs entomologiques

Les principaux insectes nuisibles aux grains emmagasinés appartiennent en grande majorité à l'ordre des coléoptères et des lépidoptères. Longstaff (1981) discute en détail des dégâts causés par le genre *Sitophilus granarius* (L.), de la famille des Curculionidae, ordre des coléoptères. Dans cet ordre, on trouve aussi les familles Tenebrionidae, Silvanidae, Cucujidae, Bostrychidae, Dermestidae, Trogositidae, Bruchidae. Dans l'ordre des lépidoptères, on rencontre les familles Pyralidae, Gelechiidae, Tineidae.

Bien qu'ils exigent pour leur développement des conditions de température, d'humidité et de substrats appropriées, la plupart d'entre eux sont cosmopolites et se sont répandus dans le monde entier suite aux conditions modernes des communications internationales et du commerce des céréales.

2.2.2. Les autres déprédateurs

Outre les ravageurs entomologiques responsables de dégâts souvent considérables dans les réserves alimentaires, d'autres agents biologiques sont susceptibles d'oc-

casionner des pertes conséquentes, suite à une consommation directe des denrées ou à une altération qualitative les rendant inconsommables.

- **Les rongeurs.** Mis à part quelques espèces tropicales vivant dans les cultures mais parfois présentes dans les lieux de stockage, les principaux rongeurs s'attaquant aux denrées entreposées sont le surmulot (*Rattus norvegicus* B.), le rat noir (*Rattus rattus* L.) et la souris grise (*Mus musculus* L.).

Même si le grain n'est que partiellement consommé, la présence d'urine, d'excréments et de poison dans les grains non dévorés les souillent et les rendent impropres à la consommation humaine. On aurait tort de sous-estimer le danger potentiel que représentent ces rongeurs (surtout les rats) pour la santé humaine, particulièrement dans les pays en voie de développement. Ces animaux sont en effet porteurs d'agents pathogènes divers capables de transmettre la peste, le typhus, la rage, des spirochétoses hépatiques, la trichine ou encore la fièvre de Lhassa.

La lutte contre ces vertébrés implique d'abord l'adoption de mesures préventives. L'utilisation de rodenticides au cours de campagnes de dératisation périodiques s'avère souvent nécessaire pour limiter le développement des populations présentes et les maintenir à un niveau tolérable.

- **Les oiseaux.** Surtout en régions tropicales, les oiseaux granivores sont responsables de pertes parfois importantes. Les espèces les plus communes sont les moineaux, les "mange-mil", les "gendarmes", les étourneaux, les pigeons, les tourterelles (Appert, 1985). Ces oiseaux sont nuisibles surtout par la quantité de grains qu'ils prélèvent pour leur nourriture mais également par leurs fientes, leurs plumes ou les matériaux divers transportés pour la fabrication des nids. Leur présence peut être gênante dans les cas de stockage à l'air libre.

- **Les acariens.** Les acariens rencontrés dans les denrées stockées sont des arachnides de quelques dixièmes de millimètres qui, rassemblés sous forme d'agrégats, prennent l'apparence d'une "poussière vivante" (Fleurat-Lessard, 1978). Les céréales envahies par les acariens acquièrent une odeur caractéristique plus ou moins prononcée suivant le degré de l'infestation.

Ces animaux se tiennent souvent dans les grains, en dessous de l'enveloppe tégumentaire recouvrant le germe. Ils passent inaperçus jusqu'au moment où leur population est devenue telle qu'ils sont forcés d'émigrer, offrant cet aspect de poussière mouvante. Les graines attaquées peuvent perdre leur faculté germinative suite à la destruction du germe.

N'étant pas détruits intégralement par la mouture des grains, les acariens sont encore source d'autres nuis. En meunerie, les acariens (et surtout leurs œufs) passent par les mailles des soies des bluteries ; les conduits peuvent en être ainsi envahis. Ils se multiplient alors, en certains points, notamment aux endroits mal aérés, dans les canaux rendus humides par un défaut dans l'aspiration et finissent par infester toute l'installation.

Les acariens que l'on rencontre dans les céréales ont deux types de comportement alimentaire :

- saprophytes : ils se nourrissent de grains, de germes, de débris, de moisissures ou de déchets. Ce sont les plus nombreux (nous citerons *Acarus siro* L. et *Tyrophagus putrescentiae* Schrank) ;

– prédateurs ou parasites : ils attaquent les précédents ou s'en prennent aux œufs ou aux larves d'insectes. Ils ne peuvent se développer qu'en présence d'une proie ou d'un hôte (c'est le cas de *Cheyletus eruditus* Schrank et de *Pediculoïdes ventricosus* Newport).

Une caractéristique commune des acariens des stocks est leur grande sensibilité aux variations de température et d'hygrométrie. Selon Fleurat-Lessard (1978), la plupart des espèces ont un optimum de développement pour une humidité relative comprise entre 80 % et 90 % mais présentent néanmoins des formes de résistance à la chaleur, au froid et à la sécheresse (stades hypope). On rencontrera donc les acariens souvent en association avec les moisissures.

Signalons enfin que la poussière d'acariens morts peut causer des allergies. Les monogastriques sont particulièrement sensibles à une alimentation souillée.

• **La microflore.** De nombreux genres de bactéries, moisissures et levures peuplent naturellement les grains durant l'entreposage. Si les bactéries et les levures n'ont généralement qu'une incidence très faible sur la conservation, les moisissures sont de loin les micro-organismes les plus redoutables. Après inventaire de la mycoflore présente sur la plupart des graines et grains stockés, il apparaît que les moisissures des genres *Aspergillus* et *Penicillium* sont parmi les espèces les plus largement rencontrées.

La présence de champignons devient problématique quand les conditions de température et d'humidité au cours du stockage sont favorables à leur développement. Une teneur en humidité de l'air de 65 % et plus, ainsi que la présence de grains humides, mal séchés ou mouillés est suffisante pour enclencher ce développement. La présence d'insectes en grand nombre dans tout stock de grains s'accompagne rapidement d'une altération fongique favorisée par l'élévation de l'humidité ambiante résultant du métabolisme respiratoire des insectes.

Certaines moisissures ont aussi la propriété d'élaborer des métabolites toxiques, les mycotoxines, pouvant entraîner des intoxications alimentaires graves pour l'homme ou le bétail. Les plus connues d'entre elles sont les aflatoxines synthétisées par *Aspergillus flavus*, champignon présent sur de nombreux substrats mais tout particulièrement sur les graines oléagineuses et leurs tourteaux. L'emploi de fongicides exempts de toxicité pour le grain et pour l'homme n'est pas encore entré dans la pratique pour lutter contre ces moisissures. Seul le **séchage des grains** avant ou durant le stockage peut empêcher le développement de cette microflore.

3. ÉCHANGES AIR-PRODUIT

3.1. Équilibres air-produit

Un grain se met en équilibre d'humidité avec l'air dans lequel il baigne. Cette prise d'humidité est représentée par une courbe. La figure 19.3 représente cet équilibre pour du froment. Ainsi pour une humidité relative $\varphi = 65 \%$, l'équilibre h_{PH} est de 14 %.

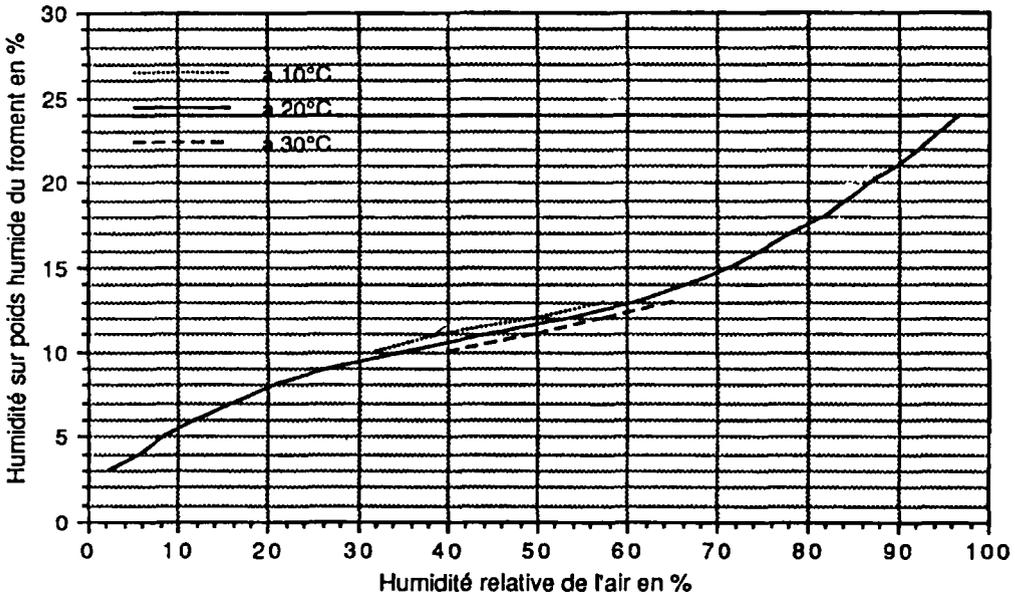


Figure 19.3. Courbe d'équilibre entre l'humidité de l'air et celle du grain de froment

3.2. Chaleur spécifique d'une céréale

La chaleur spécifique d'une céréale sèche (cps) est de 1,55 à 1,67 kJ/kg.°C. La chaleur spécifique d'une céréale humide se calcule comme suit, avec cps eau 4,18 kJ/kg.°C,

$$\text{cps gr à } h_{\text{PH}} \text{ en \%} = (1,55 \text{ à } 1,67) \left(\frac{100 - h_{\text{PH}}}{100} \right) + 4,18 \times \frac{h_{\text{PH}}}{100}$$

Ainsi, si $h_{\text{PH}} = 20 \%$

$$\begin{aligned} \text{cps gr} &= 1,67 \times 0,80 + 4,18 \times 0,20 \\ &= 1,34 + 0,84 \\ &= 2,18 \text{ kJ/kg.}^\circ\text{C} \text{ du grain humide à } 20 \%. \end{aligned}$$

3.3. Caractéristiques de l'air

L'air sec est un mélange de gaz dont la composition est approximativement :

$$\text{O}_2 = 0,210 ; \text{N}_2 = 0,781 ; \text{A} = 0,009.$$

La **masse volumique** δ en kg par m³ se calcule aisément à partir de la loi des gaz parfaits de Boyle-Mariotte :

$$\delta = \frac{P}{RT}$$

avec P en Pa,

$R = 287,1$ en kJ/kg.°C

T en K.

On prend généralement 1,2 kg/m³.

La **chaleur spécifique** pour une pression de 1 bar est :

$$c_p = 1,0067 + 0,00008 t \text{ en kJ/kg}\cdot^\circ\text{C soit } c_p = 1,009 \text{ kJ/kg}\cdot^\circ\text{C entre 0 et } 50 \text{ }^\circ\text{C}.$$

L'air qui nous intéresse dans les problèmes de conditionnement contient de la vapeur d'eau. C'est d'ailleurs en emportant l'eau sous forme de vapeur que l'air est séchant. D'où l'importance de bien saisir les lois qui régissent le comportement de la vapeur d'eau dans l'air.

Si P_a kg d'air sec est mélangé à P_v kg de vapeur d'eau, la concentration en masse appelée **humidité absolue** x est donnée par :

$$x = \frac{P_v}{P_a}$$

Cette manière présente l'avantage de traiter les problèmes sur la base d'une quantité constante qui est la quantité d'air sec.

La deuxième caractéristique est l'**humidité relative** φ avec :

$$\varphi = \frac{p_v}{p'_v}$$

où : p_v est la pression partielle de la vapeur d'eau dans le mélange.

p'_v est la pression de saturation de la vapeur d'eau à la même température.

Si p est la pression totale du mélange, la relation entre x et φ est donnée par :

$$x = 0,622 \left(\frac{p_v}{p - \varphi p'_v} \right)$$

3.4. Le diagramme enthalpique (h, x) de l'air humide

Dans la résolution des problèmes de conditionnement, on utilise toujours le diagramme de l'air humide appelé aussi de Mollier. Ce diagramme permet essentiellement d'associer quatre caractéristiques de l'air humide. A savoir :

- la température,
- l'humidité absolue x ,
- l'humidité relative φ ,
- l'enthalpie h représentant l'état énergétique du mélange.

4. MODE DE CONSERVATION

4.1. Séchage

En séchage de produits agricoles en couches épaisses (2 à 4 m), différents principes doivent être compris avec précision afin de permettre une conduite efficace de l'installation.

4.1.1. Existence d'un front de séchage

Lors d'essais de séchage, on constate que le produit ne sèche pas uniformément sur la hauteur du séchoir. Après un certain temps de séchage, on distingue dans le séchoir, trois zones (figure 19.4) : une zone où le produit est sec, en dessous, une zone où le produit est humide, au-dessus, une zone de transition où le produit sèche, c'est le front de séchage.

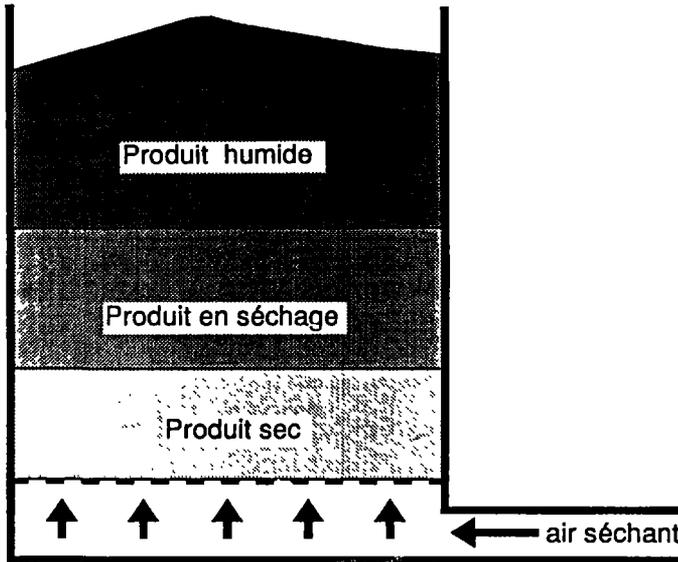


Figure 19.4. Front de séchage dans un silo subissant une ventilation d'air séchant.

4.1.2. Vitesse de déplacement du front de séchage

Cette vitesse de déplacement est fonction des caractéristiques d'un séchage, à savoir :

- Pour l'air :
 - température "t" en °C
 - humidité relative "φ"
 - vitesse frontale "v" en m/sec, telle que :

$$v = \frac{Q}{\omega}$$

où : Q est le débit d'air en m^3/sec ,
 ω est la section de passage en m^2 .

- Pour le produit :
 - l'humidité du produit avant séchage ; en fait, on fera intervenir la différence entre l'humidité avant et après séchage. Expérimentalement, il a été établi que la vitesse de déplacement du front de séchage V en cm/heure répond à l'équation empirique suivante :

$$V = 6,8t^{0,4}\varphi^{-0,8}\Delta H^{-0,45}v$$

où : V est la vitesse de déplacement du front de séchage en cm/h,
 t est la température de l'air séchant en °C,
 φ est l'humidité relative de l'air séchant,
 ΔH est la différence entre l'humidité du produit avant et après séchage exprimé en % sur poids sec,
 v est la vitesse frontale de l'air en m/sec.

En pratique, les caractéristiques de l'air séchant au cours d'un séchage ne restent pas constantes, l'introduction de la valeur moyenne des caractéristiques de l'air donne une approximation suffisante de la vitesse de déplacement.

4.1.3. Trajectoire du point figuratif de l'air séchant dans le diagramme (h, x)

Soit un séchage qui se passe dans les conditions suivantes :

- air séchant à $t = 25^\circ\text{C}$ et $\varphi = 0,50$
- air en équilibre avec le produit à sécher $t = 25^\circ\text{C}$ et $\varphi_{\text{équi}} = 0,95$

• **Trajectoire rectiligne (fausse).** Si l'on effectue des mesures en début de séchage sur une telle cellule, on constate que :

- l'air sort du produit à $t_1 = 25^\circ\text{C}$ et $\varphi_1 = 0,95$
- à l'entrée, on a $t_2 = 25^\circ\text{C}$ et $\varphi_2 = 0,50$

On serait tenté de considérer que l'air traverse le diagramme (h, x) en ligne droite. D'où lors du calcul d'un bilan on prendrait les caractéristiques de x_1 et x_2 telle que :

$$\begin{aligned}x_1 &= 0,010 \text{ 2 kg eau/kg air sec} \\x_2 &= 0,018 \text{ 8 kg eau/kg air sec}\end{aligned}$$

Ce bilan serait fortement faussé.

• **Trajectoire à enthalpie constante (bonne).** En fait, la théorie et la pratique montrent que le séchage se fait à enthalpie constante. En effet, l'eau du produit a besoin d'énergie pour se transformer en vapeur. L'énergie d'évaporation est puisée dans l'air séchant et, comme l'air part avec l'eau évaporée, son enthalpie ne change pas.

Lors de la ventilation d'air dans une cellule de stockage deux phénomènes vont en fait se produire :

- un **front de température** qui va modifier la température du produit sans en modifier l'humidité. Dans cette transformation, la température du produit va tendre vers la température humide de l'air séchant ou encore vers la même enthalpie que celle de l'air séchant. Ce front se déplace rapidement à des vitesses de l'ordre de plusieurs dizaines de centimètres à l'heure ;
- un **front de séchage** qui va modifier l'humidité du produit suivant cette isotherme humide ou encore suivant la même enthalpie que l'air entrant. Ce front se déplace lentement à des vitesses de l'ordre d'un centimètre à l'heure.

4.1.4. Bilan d'humidité

Le calcul du temps de séchage se fait par un bilan d'humidité qui s'écrit :

$$g_S(x_1 - x_2)3600H_S = P(h_{PS1} - h_{PS2})$$

avec : $P = \text{kg de produit sec à traiter}$,

h_{PS1} et $h_{PS2} = \text{humidité du produit avant et après séchage en humidité sur poids sec}$,

$g_S = \text{débit d'air séchant en kg d'air sec/seconde}$,

x_1 et $x_2 = \text{humidité absolue de l'air séchant à l'entrée et à la sortie du séchoir}$,

$H_S = \text{nombre d'heures de ventilation}$.

Le nombre d'heures de ventilation pour sécher le produit est donné par :

$$H_S = \frac{P(h_{PS1} - h_{PS2})}{g(x_1 - x_2)3\ 600} \text{ en heures}$$

4.1.5. Règles à retenir

- Dans le cas de séchage en couches épaisses, les caractéristiques de l'air dans les trois zones de séchage après sortie du front de température sont :
 - dans la zone de produit humide la température est nettement inférieure à la température de l'air séchant (3 à 4 °C au moins), c'est celle du point "n" ;
 - dans la zone en séchage, la température évolue entre t_n et celle du produit sec ;
 - dans la zone de produit sec, la température est égale à la température de l'air séchant.
- Le front de séchage se déplace à une vitesse de l'ordre de 1 cm/heure, pour une vitesse d'air de 10 cm/seconde.
- Sa hauteur est de l'ordre du mètre.
- Pour établir un bilan d'un séchoir, il faut prendre comme caractéristiques de l'air sortant celles du point "n" (et non celles du point "l").
- Enfin, vu l'existence d'un front de séchage, l'air à souffler dans un produit doit être fonction des caractéristiques du produit que l'on désire obtenir. Ainsi, en se référant aux courbes d'équilibres air-produit, si l'on désire obtenir du froment à 15 % d'humidité sur poids humide, rien ne sert de souffler de l'air plus sec que 0,65. En effet, on sèche trop fort la partie inférieure. Il a été montré que le front ne se déplace pas sensiblement plus vite.

4.2. Ventilation

Dans beaucoup de cas, on se contente de ventiler la céréale. c'est-à-dire de lui faire parcourir uniquement la trajectoire du front de température dans le diagramme h, x . Pour calculer le temps de ventilation, on procède comme pour le séchage mais en écrivant un bilan énergétique :

$$g_v(h_1 - h_2)3\ 600H_v = P(c_{p1} - c_{p2})$$

avec : P = kg de produit à traiter,

c_{p1} et c_{p2} = chaleur spécifique du produit avant ventilation (état 1) et en équilibre avec le point n ,

g_v = débit d'air de ventilation en kg d'air sec/seconde,

h_1 et h_2 = enthalpie de l'air à l'entrée et à la sortie du séchoir.

Dans ce calcul, l'hypothèse suivante est admise : l'air sortant d'état t_2 et h_2 est en équilibre avec le produit avant ventilation (ce qui est correct tant que le front de température ne sort pas du produit).

Notons qu'il est impératif d'arrêter la ventilation quand l'air sortant atteint les caractéristiques du point "n" sinon on risque de réhumidifier le produit à la base.

4.3. La lutte contre les insectes

La lutte contre les ravageurs des stocks, et surtout les insectes, étant indispensable, le choix des moyens se pose en termes d'efficacité du contrôle, de rentabilité, de sélectivité (conservation du pouvoir germinatif des graines traitées), mais aussi de sécurité, pour le responsable du stock d'abord, pour tous les consommateurs futurs de la denrée ensuite.

Les principes de la lutte chimique seront développés plus en détail ; mais nous évoquerons brièvement plusieurs autres méthodes de lutte qui existent pour la conservation des denrées, les unes faisant appel à ce que la technologie a de plus sophistiqué, les autres résultant de traditions ancestrales et culturelles. Aucune de ces méthodes ne devrait être ignorée ou négligée, dans l'esprit d'aboutir au niveau des denrées à un concept de lutte intégrée plutôt qu'à un recours systématique de la lutte chimique.

4.3.1. Lutte physique

Les moyens de lutte physique utilisables font appel aux chocs (contre des tôles "entoileters"), au froid, aux atmosphères inertes, aux lits fluidisés à haute température, aux radiations ionisantes ou aux ondes électro-magnétiques.

4.3.2. Lutte biologique

Peu de travaux ont été menés jusqu'ici dans ce domaine. Pourtant, Longstaff (1981) a dressé la liste de divers hyménoptères parasites de genres économiquement importants contre *Sitophilus*. La tolérance légale particulièrement basse des meuniers quant à la présence d'insectes, ou même des résidus de leur activité, limite cependant l'intérêt de la lutte biologique dans les denrées emmagasinées.

4.3.3. Lutte alternative

D'autres produits que les insecticides de synthèse peuvent être utilisés pour contrôler le développement d'insectes dans les lots de grains entreposés. Les plus connus étant sans conteste les huiles végétales et certains extraits de plantes, dont l'azadirachtine tirée des amandes du "neem" (*Azadirachta indica* A. Juss). L'activité des substances anti-appétantes tirées du neem (de ses feuilles, de ses amandes pilées et macérées dans l'huile, d'extraits divers ou même de l'azadirachtine purifiée) est également efficace (Schmutterer et al., 1982).

Le pouvoir protecteur de l'acide sorbique à l'égard de *S. oryzae* et de *T. confusum* est bien établi, mais le pouvoir germinatif des graines traitées est diminué significativement.

4.3.4. Base de la lutte chimique

La plupart des organismes stockeurs désinfectent leurs grains aussi bien pour limiter au maximum les risques d'attaques et les dégâts, que pour répondre aux exigences légales imposées par les pays importateurs (la plupart de ceux-ci imposant un traitement chimique des grains, certificat à l'appui). Ainsi, à Anvers les grains en transit destinés à l'URSS sont traités au malathion (à 3 g/tonne).

Deux situations sont à envisager :

- les grains stockés sont déjà infestés : il faut appliquer la lutte **curative**,
- la céréale entreposée est saine mais menacée d'une infestation : l'application d'un insecticide ou d'un mélange d'insecticides préviendra efficacement l'infestation (lutte **préventive**).

Deux grands types de matières actives existent : les **fumigants** et les **insecticides de contact**. Leur emploi résulte d'une philosophie de traitement différente selon le cas.

Les fumigants agissant à l'état gazeux et les molécules qui les composent étant simples et petites, ils ont la propriété remarquable de diffuser pratiquement partout. Ils pénètrent dans les masses de grains en vrac ou en sacs, dans les sacs et dans les grains eux-mêmes où ils tuent les larves et les œufs cachées (Multon, 1982). Ce sont les champions de la lutte curative. Si leur effet est immédiat, l'absence de rémanence du traitement expose toutefois le grain aux réinfestations.

Ces fumigants sont très toxiques pour l'homme et les animaux. Les seuls techniquement intéressants actuellement sont le bromure de méthyle et le phosphore d'aluminium. Ils ne peuvent être manipulés et utilisés que par un personnel spécialisé.

Les produits insecticides de contact disponibles aujourd'hui sont nombreux, mais peuvent être groupés en trois catégories. La première catégorie est utilisée essentiellement pour traiter au moment du transport des lots déjà infestés (lutte curative), la seconde pour une lutte préventive limitée, la troisième pour une lutte préventive à long terme mais aussi curative destinée aux stocks permanents (1 à 2 ans, comme par exemple les stocks d'intervention de la CEE). On distingue donc :

– les **produits de choc**, qui grâce à leur faible tension de vapeur, diffusent rapidement et tuent les insectes sur le moment sans être rémanents. Ce sont essentiellement les spécialités commerciales à base de dichlorvos (parfois les pyréthrinés naturelles éventuellement synergisées par le pipéronyl butoxide). Ces produits de choc sont utilisés pour les exportations et même dans le négoce intérieur car ils peuvent représenter un danger en masquant provisoirement un problème d'infestation ;

– les **produits de moyenne durée** assurent une sécurité de 3 mois environ aux stocks (ce qui est souvent suffisant pour le commerce). Les produits à base de malathion ou les mélanges de dichlorvos avec du malathion, du pyrimiphos-méthyl, ou du chlorpyriphos-méthyl, sont potentiellement intéressants, l'effet choc du dichlorvos étant combiné à la persistance d'efficacité d'un autre organo-phosphoré plus stable. En réalité, la sensibilité du malathion à l'humidité limite rapidement ses effets, mais ce mélange aurait également une certaine action sur les acariens des denrées. La bioresméthrine et les pyréthrinés naturelles se décomposant rapidement à l'air et à la lumière, leur rémanence est moyenne (1 à 2 mois pour la bioresméthrine) à très courte (1 à 2 jours pour les pyréthrinés) ce qui limite fortement leur intérêt ;

– les **produits à longue persistance d'action** : le pyrimiphos-méthyl, le chlorpyriphos-méthyl, la deltaméthrine, l'étrimpfos,... Ces insecticides de contact, organo-phosphorés et pyréthrinoïdes, ont en effet une persistance d'action suffisante pour obtenir, après traitement des denrées infestées aux doses indiquées, un certain effet curatif. Cependant, pour que l'effet curatif mentionné se marque, un délai non négligeable est nécessaire étant donné qu'aucun de ces produits repénétrant dans les grains n'affecte les formes cachées. Ils représentent cependant la seule alternative intéressante à l'utilisation des fumigants pour une lutte curative, à condition de pouvoir les appliquer de façon uniforme sur la denrée.

Généralement très stables dans le milieu des denrées entreposées, beaucoup plus persistants que les pyréthrinés naturelles, bien moins toxiques – aux doses d'application utilisées (1 à 2 g/tonne) – pour l'homme et les animaux à sang chaud que d'autres insecticides, les pyréthrinoïdes représentent une alternative très intéres-

sante pour lutter contre les insectes ravageurs des stocks, au moment où se pose le problème de l'apparition de souches d'insectes résistants aux organophosphorés (Champ et Dyte, 1976).

Mais le choix du ou des produit(s) ne dépend pas seulement de la persistance d'action espérée mais aussi du spectre d'action attendu et qui varie fortement d'une spécialité à l'autre. S'y ajoute aujourd'hui le problème des insectes des denrées résistants. L'idéal serait de combiner dans une seule formulation un organo-phosphoré avec un pyréthrianoïde (Schiffers et al., 1989).

5. STRUCTURES DE STOCKAGE

La préservation de la qualité des grains depuis leur récolte jusqu'à la période d'utilisation dépend largement de la maturité physiologique des grains après la récolte, de leur conditionnement et des conditions de stockage et de conservation. Dans ce qui suit nous présenterons les différentes structures de stockage des céréales, qui sont rencontrées à travers le monde, en considérant les techniques traditionnelles et les techniques modernes.

5.1. Techniques traditionnelles

5.1.1. Entrepôts souterrains

La technique de stockage des céréales dans des entrepôts souterrains est encore bien pratiquée dans plusieurs pays d'Afrique dont le Maroc (matmoras). Ce type de stockage présente beaucoup d'avantages mais il est parfois compromis par des pertes importantes qu'il peut occasionner.

Il s'agit d'un local souterrain, sous forme sphérotroconique, creusé généralement à l'entrée de la maison ou à proximité de l'exploitation. Pour le cas du Maroc ce système offre une capacité de stockage de plus de 10 millions de quintaux. Dans certaines régions du pays ce mode de stockage a cédé la place à d'autres techniques, notamment les sellas (silos en roseaux), les fûts et les pièces.

Le creusement se fait manuellement à l'aide d'une pioche, une pelle pour le dégagement du sol, un marteau et des barreaux de fer à pointe. Cette opération se fait généralement en été où le sol et le sous-sol deviennent secs. Le sous-sol doit être bien drainé, de nature marno-calcaire ou gréseuse pour permettre la stabilité de l'entrepôt.

La forme la plus courante est la forme tronconique qui s'élargit au fond. L'entrée, de forme circulaire, est limitée à moins de 60 cm de diamètre afin de faciliter l'obturation. La profondeur varie de 2,5 à 5 m selon la nature du terrain (solide ou meuble, humide ou sec). La capacité dépend de la quantité à stocker et aussi de la nature du terrain. La capacité courante est de 20 à 40 quintaux. Certains entrepôts peuvent atteindre une capacité allant jusqu'à 350 quintaux.

Le grain est conservé dans les matmoras en vrac. Le remplissage se fait par gravité à partir de l'entrée de la matmora. Le revêtement des surfaces internes à utiliser devrait

être sous forme de sacs de plastique (polyéthylène). Ces sacs sont introduits dans l'entrepôt avant remplissage et sont confectionnés manuellement. Les recherches menées au Maroc ont montré que le plastique conserve bien le grain et réduit les pertes en poids sec à près de 1 %, alors que les pertes atteignent 20 % dans le cas d'un revêtement paille. Afin d'éviter l'accumulation de l'eau de pluie à l'entrée d'une matmora, les agriculteurs construisent un cône en terre sur l'entrée pour évacuer l'eau de pluie.

Cette technique de stockage présente plusieurs avantages :

- **Température "basse" et constante.** Dans un entrepôt souterrain le produit se trouve à une température constante voisine de 20 °C, contre 30 °C à l'extérieur (Bartali et al., 1989), cette stabilité thermique permet d'éviter des migrations d'eau qui peuvent rendre la conservation des grains médiocre.
- **Stockage hermétique plus aisé.** Le produit est placé dans une atmosphère désoxygénée, ce qui réduit l'activité biologique par respiration. Ceci constitue un frein pour les agents prédateurs grâce au taux élevé de gaz carbonique dans l'entrepôt.
- **Maintenance faible et durée de vie élevée.** Les entretiens de la structure sont réduits puisqu'elle n'est pas soumise aux agressions du climat. De tels entrepôts peuvent avoir une durée de vie de quelques dizaines d'années.
- **Utilisation des matériaux locaux.** Dans les structures de stockage souterrain, on fait uniquement appel aux matériaux locaux et au savoir faire local, ce qui permet d'éviter l'importation de technologie, dont le coût est de plus en plus élevé ceci rend cette technique de stockage relativement peu coûteuse.

5.1.2. Silo paysan en roseau

Le "*sella*" est un silo en roseau d'une forme plus ou moins cylindrique fabriqué localement avec des tailles très variables. Elle peut contenir aussi bien des produits céréaliers ou des légumineuses et parfois des olives. La capacité moyenne est de 15 à 20 quintaux. La *sella* est une structure aérée et permet une certaine ventilation naturelle du produit qu'on y entrepose.

La durée de vie de la *sella* varie selon les régions et selon la qualité du roseau avec lequel elle est fabriquée, la moyenne est d'environ 4 ans. Cette durée de vie peut atteindre 7 années si les manipulations sont faites avec soin. Ces soins consistent à éviter l'écrasement pendant le transport à vide ou lors du remplissage, à les recouvrir avec des enduits d'argile, les renforcer avec des fils de fer en cas de grandes charges et éviter les chocs.

Le stockage dans les *sellas* se fait en vrac ; elles sont remplies manuellement en y vidant le contenu des sacs. La durée de stockage dans les *sellas* est en moyenne de 10 mois et peut atteindre 2 années.

Parmi les inconvénients des *sellas* on peut citer :

- les infestations des produits pouvant induire des pertes considérables du fait des rongeurs, des insectes et de l'humidité,
- les problèmes de manutention réduisant en général la durée de vie des *sellas*,
- la *sella* une fois vide occupe toujours le même espace et peut poser plus d'ennuis si la pièce est utilisée pour d'autres activités. Son déplacement risque de provoquer des cassures des tronçons de roseaux.

Pour mener à bien le stockage dans les sellas, il convient de veiller aux améliorations suivantes :

- un enduit externe de bouse de vache et d'argile pour à la fois protéger les roseaux, diminuer les flux de chaleur à travers la paroi et repousser les insectes. On peut également tapisser le volume intérieur de sac de plastique qui protège le grain contre l'humidité,
- pour assurer une isolation au bas de la sella on dispose d'une couche de paille ou de feuilles de plastique,
- utilisation des produits chimiques au fond de la sella tels que le sel gemme, le soufre ou des végétaux.

En définitive, les sellas offrent de bonnes conditions de conservation des céréales avec un coût réduit. Cependant, des améliorations peuvent être apportées. D'une part, il y a l'étanchéité de la sella elle-même qui est à améliorer en utilisant un sac de plastique par exemple. D'autre part, il faut bien entretenir la pièce où la sella est placée, combler les fissures des murs et de la toiture et aussi éloigner les animaux.

5.1.3. Silo en matériaux locaux

Le silo en matériaux locaux est parmi les techniques les plus réussies en matière de stockage des céréales en Chine. C'est une technique simple qui réside dans l'emploi d'un mélange d'argile et de paille des céréales telles que le riz. Cette technique a pu assurer le stockage de plus d'un million de tonnes de céréales réparties dans près de 7 000 unités, de forme cylindrique. Les unités sont construites avec des diamètres allant de 4 à 10 m et des hauteurs de 2 à 8 m en général. Cependant des hauteurs et des diamètres plus grands peuvent être réalisés.

La structure du silo consiste en une cuve circulaire ayant des parois en argile-paille armées par des cordons de pailles disposés en cercles. La cuve est supportée par un pied en maçonnerie dont la hauteur peut permettre une vidange manuelle par pesantier du produit ensilé. Une adaptation de la technique de construction de ces silos aux situations marocaines a été réalisée. Elle peut servir de modèle pour d'autres contextes géographiques.

Les avantages du silo en matériaux locaux résident dans les points suivants :

- coût réduit du quintal logé,
- matériaux de construction disponibles sur place,
- l'argile mélangée à la paille offre une excellente résistance à la fissuration,
- leur capacité est très élastique (50-150 tonnes),
- ils offrent une protection des grains stockés,
- manutention facilement mécanisable, le remplissage pouvant se faire par une vis élévatrice sans fin ou par un tapis roulant.

En résumé, l'installation d'un silo d'argile armée de paille nécessite des matériaux locaux suivants :

- paille, argile, sable, ciment, bambou,
- feuilles de palmier dattier,
- tapis de jonc et quelques barres d'acier pour le local de vidange.

Avec les différents avantages techniques qu'il offre (bonne isolation thermique, manutention mécanisable et une capacité élastique), le silo d'argile armée de paille s'avère très prometteur pour faire face aux problèmes de post-récolte, surtout au niveau de

l'exploitation où plusieurs charges peuvent être réduites ou même éliminées : emploi de la main-d'œuvre familiale et disponibilité des matériaux de construction sur place.

5.2. Les techniques modernes de stockage

Le stockage moderne des grains s'effectue dans des enceintes appelées "silo" de plus ou moins grandes dimensions où les grains sont stockés en vrac. Ces silos sont équipés d'un matériel très sophistiqué permettant une manutention rapide et un bon contrôle du stock. Les principaux types de matériaux utilisés dans la construction sont le métal et le béton armé. Ces deux matériaux présentent une certaine concurrence vis-à-vis du stockage des céréales. Le choix de l'un ou de l'autre tient compte aussi bien des considérations techniques qu'économiques.

5.2.1. Le stockage vertical en silo

Le métal et le béton armé constituent les principales parois utilisées dans la réalisation des silos. Il est clair que le type de parois influence aussi bien le coût de l'installation que les conditions de conservation à l'intérieur de la cellule. Le choix d'un type de paroi ou de l'autre dépend de plusieurs facteurs techniques et économiques spécifiques.

- **Les silos en béton armé.** Ils sont généralement de très grandes capacités, caractérisés par de fortes hauteurs de l'ordre de 50, 70 m et peuvent même atteindre des hauteurs de 100 m sans difficultés de réalisation (Reimbert, 1982). Ils se prêtent bien à l'utilisation comme silos portuaires du fait de leur bonne résistance à la corrosion. Ces silos peuvent être réalisés en béton armé traditionnel ou préfabriqué.

- **Les silos métalliques.** Selon la forme géométrique des cellules et la nature des parois métalliques, on distingue plusieurs types de silos :

- Les silos cylindriques en tôles ondulées. Ils sont réalisés entièrement en tôles ondulées, généralement galvanisées, et à ondes horizontales. Ces tôles sont cintrées et percées en usine. Elles sont assemblées entre elles et fixées aux montants verticaux par boulonnage. Ces derniers sont en tôles galvanisées profilées en U, et assurent la rigidité des tôles dans le sens vertical. Les montants verticaux équilibrent l'effort de frottement exercé par la matière ensilée sur les parois, et supportent le poids propre du silo (Reimbert, 1982). Il est préférable de placer les montants à l'extérieur de la cellule, car placés à l'intérieur, ils forment des creux avec les ondulations de la tôle qui retiennent les grains lors de la vidange. Les ondulations des tôles assurent une certaine rigidité et permettent, par suite, d'éviter les déformations lors des opérations de montage ou de manutention. Cependant, la stabilité à vide de ces silos doit être vérifiée. La tôle utilisée est en acier de 24 000 bars de limite d'élasticité, ayant une épaisseur qui varie de 75/100 à 35/10 de millimètre et une largeur de l'ordre de 0,9 à 1,15 m. La hauteur du silo peut atteindre 16 à 17 m avec des diamètres compris entre 2,60 et 15 m (Reimbert, 1982).

- Les silos polygonaux en tôles profilées. Ils sont réalisés par des éléments modulaires appelés panneaux, juxtaposés les uns aux autres et assemblés par boulonnage. Ces panneaux ont une largeur qui varie de 2,10 m à 2,50 m et une hauteur qui peut atteindre 16 m (Leloup, 1990). La forme polygonale offre la possibilité de coller plusieurs cellules les unes aux autres, donc de réduire l'emprise au sol, d'avoir des parois communes et par conséquent une réduction des coûts d'investissements.

- Les silos cylindriques en tôles lisses. La cellule cylindrique est construite avec

des viroles en tôles galvanisées, assemblées par boulonnage avec interposition d'un cordon d'étanchéité. La tôle a une épaisseur qui varie de 1 à 2,4 mm, avec des dimensions de 1 m × 1 m ou 1 m × 2 m (Reimbert, 1982). Les panneaux sont faciles à manipuler, lors du montage, du fait de leur faible poids unitaire. La tôle utilisée dans la construction étant lisse, elle n'entraîne aucune résistance lors de la vidange. En plus, les éléments constitutifs du silo sont en acier galvanisé, ce qui confère une bonne protection de l'installation contre la corrosion.

5.2.2. Stockage horizontal en vrac

C'est une technique permettant de stocker des céréales ou des légumineuses tout en adoptant des matériaux simples. Elle est largement utilisée dans l'Ouest de l'Australie. Sa vocation d'absorber de grandes capacités et avec des investissements modestes est très prometteuse pour un stockage de transition. La réalisation d'une telle structure offre plusieurs avantages :

- une construction ne demandant pas une technicité particulière, ce qui permet une installation rapide,
- les matériaux de construction sont toujours disponibles,
- avec sa flexibilité, il suffit de disposer du terrain pour la construction qui permet, en cas de surplus des produits, un stockage adéquat.

La préparation du site vise essentiellement à ce que le silo soit à l'abri de toute infiltration ou inondation par les écoulements qui peuvent avoir lieu.

Le site réservé pour ce genre de structure doit :

- avoir un sol compacté (en gravier),
- disposer d'une couche isolante, de bitume, pour éviter les remontés des eaux,
- être pourvu d'un système de drainage adéquat à l'intérieur du site, avec une pente permettant l'évacuation des eaux qui pénètrent (1/30),
- le pourtour du site doit également être nivelé et drainé.

Pour permettre un stockage adéquat, il est nécessaire d'avoir : un site surélevé de 20 cm du sol, assurant un drainage parfait des eaux de pluies ; une bonne étanchéité aux infiltrations et bien sûr une résistance aux sollicitations des grains en vrac. Le recours à d'autres techniques alternatives reste toujours possible mais doit être justifié sur le plan économique, tout en tenant compte des particularités de l'environnement.

6. PARTICULARITÉS DES CLIMATS CHAUDS

6.1. Les hautes températures

En climat tempéré, il est aisé de refroidir à 10 ou 15 °C un produit par ventilation de nuit par exemple. Ceci est tout à fait impossible en climat chaud, où il est parfois difficile de refroidir en dessous de 30 °C. Or, les courbes de conservation (FAO) montrent que si en climat tempéré une céréale se conserve sans problème à une humidité de 14-15 %, en climat chaud, il faut descendre à moins de 12 %. Or, il est tout aussi difficile de récolter à une humidité de 12 % en climat chaud que de récolter à 14 % en climat tempéré.

6.2. La forte humidité de l'air

A cette température élevée, est parfois associée en climat équatorial une humidité relative de l'air élevée. Celle-ci empêche même le séchage par des techniques classiques. Il faudra dans certaines circonstances utiliser des machines frigorifiques pour abaisser l'humidité absolue de l'air.

En effet, la machine frigorifique, dite aussi pompe à chaleur, peut être utilisée comme suit :

- le passage de l'air sur l'évaporateur de la machine frigorifique permet de refroidir l'air et de condenser de la vapeur d'eau, d'où abaissement de l'humidité absolue,
- le passage sur le condenseur permet le réchauffage, l'enthalpie perdue sur l'évaporateur étant récupérée sur le condenseur.

On retrouve ainsi à la sortie de la machine frigorifique de l'air à une température équivalente à la température ambiante mais à une humidité absolue plus faible due à une humidité relative plus faible. Il devient donc séchant.

Le faible coût énergétique est très intéressant. Il dépend cependant des coûts comparatifs des énergies (électricité et gas-oil).

7. CONCLUSION

Le grain est un être vivant qui doit être surveillé et traité pour garantir une bonne conservation.

L'association des courbes de prises d'humidité d'équilibre, des courbes de conservation et du diagramme de l'air humide permet de conditionner correctement par une ventilation ou un séchage, les produits à stocker.

Les structures de stockage sont nombreuses et diversifiées, allant des techniques traditionnelles (entrepôts souterrains, silo paysan en roseau, autres silos en matériaux locaux) jusqu'aux techniques modernes comme le stockage vertical en silo de béton armé ou en métal (silos cylindriques en tôles ondulées, silos polygonaux en tôles profilées, silos cylindriques en tôles lisses). Il existe aussi le stockage horizontal en vrac permettant de grandes capacités avec des investissements modestes. Le choix d'une technique donnée est souvent lié à des considérations économiques.

Les connaissances actuelles intégrées aux techniques d'acquisition et de traitement de mesures réalisées par microprocesseurs, PC et logiciels, sont des aides à la gestion indispensables pour préserver la qualité des produits récoltés et stockés.

BIBLIOGRAPHIE

- Appert J. (1985), *Le stockage des produits vivriers et semenciers*, Maisonneuve & Larose, Paris, 2 vol. 225 p.
- Bartali E.H. (1989), *Station expérimentale sur le stockage des céréales*, IAV, Rabat.

- Bartali E.H., Safie S., Persoons E. (1989), "Stockage des céréales dans des entrepôts souterrains", *Céréales en régions chaudes : conservation et transformation*, Aupelf-Uref, J. Libbey Eurotext, 27-38.
- Bure J. (1952), *La vie des grains*, compte rendu de la Journée préparatoire d'étude sur le séchage, Association générale des producteurs de blé et autres céréales, Paris, 15-45.
- Champ R.R., Dyte C.E. (1976), "Report of the FAO global survey of pesticide susceptibility of stored grain pests", *FAO Plant productions and protection*, série n°5, Food and Agricultural Organisation of the United Nations, Rome, 2974.
- Eloir P. (1989), *Conservation des céréales : aide à la décision*, mémoire de fin d'études, Université catholique de Louvain, Faculté des sciences agronomiques, Génie rural.
- Fleurat-Lessard F. (1978), *Description et biologie des acariens. Les insectes et acariens des céréales stockées*, AFNOR, Paris, p. 67-82.
- Gilliquet M., Verbrugge J.-C. (1989), "Le stockage enterré : réponse aux problèmes du tiers-monde", *Céréales en régions chaudes : conservation et transformation*, Aupelf-Uref, J. Libbey Eurotext, 39-46.
- Hall D.-W. (1970), *Handling and stockage of food grains in tropical and subtropical areas*, FAO, Rome.
- ITCF (1986), *Le séchage des grains*, ITCF, Paris.
- Joris S. (1990), *Campagne céréalière 1988 chez Interagri : pratique de la ventilation en cellules industrielles*, mémoire de fin d'études, Université catholique de Louvain, Faculté des Sciences agronomiques, Génie rural.
- Leloup S. (1990), "Conception pour stockage vertical, horizontal et en sacs, stockage en cellules étages", in *Compte rendu du Séminaire international de la CIGR* (Commission internationale du génie rural), Bartoli (ed.), 28-30 novembre 1990, 264-282.
- Longstaff B.C. (1981), "Biology of the grain pest species of the genus Sitophilus (Coleoptera Curculionidae) : a critical review", *Prot. Ecol.*, 2 : 83-130.
- Multon J.L. (1982), *Conservation et stockage des grains et graines et produits dérivés*, vol. 1 et 2, Techniques et Documentation, Lavoisier, Paris.
- Nuret (1952), *La ventilation du grain*, compte rendu de la Journée préparatoire d'étude sur le séchage, Association générale des producteurs de blé et autres céréales, Paris, 67-90.
- Persoons E. (1987), *Séchage, calcul d'un cas pratique*, Journée d'études sur la conservation des céréales à la ferme, Société de génie rural, Tihange.
- Persoons E., Amory R. (1990), *Comment conserver des céréales en climat chaud*, Journée d'études : les petits projets agro-industriels adaptés à l'Afrique, Semaine internationale de l'agriculture, Bruxelles.
- Reimbert M.A. (1982), *Silos, théorie et pratique. Calcul, fonctionnement et réalisation*, Eyrolles, Paris.
- Schiffers B., Haubruge E., Gabriel E., Rodriguez-Cobos C; et Ledoine J.M. (1989), Comparaison d'efficacité de cinq insecticides pyréthroïdes à l'égard de six insectes ravageurs des denrées entreposées, *Mededeligen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijkuniversiteit Gent*, 54, 3b, p. 1095-1104.
- Schmutterer N., Ascher K., et Rembold H. (1982), Natural pesticides from the neem tree, Schmutterer N et Eschborn (eds.), Allemagne, p. 297.

Chapitre 20

LES SYSTÈMES DE CULTURE

P. Bergeret, J. Deniaud, G. Ducret, J.-L. Schafer

Projet Bafou, Centre universitaire de Dschang, Cameroun

Sommaire

1. Introduction

2. Le système de culture, produit de la théorie agronomique

- 2.1. Exemple choisi en zone équatoriale : l'étude des systèmes de culture associée de la chefferie de Bafou, Ouest-Cameroun
- 2.2. Exemple choisi en zone tempérée : les grandes cultures du Noyonnais dans le Nord de la France
- 2.3. Concepts et définitions relatifs au système de culture
- 2.4. Intérêt de l'analyse des systèmes de culture

3. Le système de culture, résultat de décisions prises à différents niveaux

- 3.1. Le système de culture fait partie de l'ensemble de l'exploitation agricole
- 3.2. Le système de culture est influencé par les relations entre les exploitations agricoles
- 3.3. Le système de culture est influencé par l'environnement économique
- 3.4. Le système de culture est influencé par la politique agricole

4. Critères d'évaluation des systèmes de culture

- 4.1. Productivité physique
- 4.2. Productivité monétaire
- 4.3. Productivité alimentaire
- 4.4. Maintien de la fertilité
- 4.5. La sécurité alimentaire

5. Démarche générale d'analyse des systèmes de culture

- 5.1. Constitution d'un référentiel régional
- 5.2. Choix d'un échantillon d'exploitations
- 5.3. Description des systèmes de production et des systèmes de culture
- 5.4. Analyse des systèmes de culture
- 5.5. Jugement des systèmes de culture

6. Conclusion

Bibliographie

LES SYSTÈMES DE CULTURE

1. INTRODUCTION

La façon la plus simple et la plus immédiate d'appréhender la notion de "système de culture" est la lecture d'un paysage rural. Si les conditions de milieu sont contrastées, les terroirs s'organisent généralement en fonction du relief. Si les conditions sont plus homogènes, les terroirs s'organisent souvent à partir de points ou de sites remarquables. Les deux exemples suivants illustrent cette observation.

• **Prenons le cas du plateau Bamiléké**, qui offre le classique paysage de collines dominant dans les Hautes-Terres de l'Ouest-Cameroun. On peut y rencontrer, en allant du sommet vers le bas des toposéquences :

– au sommet des collines, des **champs d'arachide** : champs temporaires, ouverts et non ombragés, portant des associations simplifiées à base d'espèces rustiques (arachide, igname amère *Dioscorea dumetorum*, haricot, patate douce, voandzou) ;

– de loin en loin, des micro-parcelles d'**eucalyptus** sur les sommets de collines cuirassés, impropres à tout autre usage ;

– proches des habitations, des **jardins de case** particulièrement soignés, comme partout en Afrique ;

– à mi-pente ou au bas des versants, des **champs vivriers de maïs/tubercules**, à base de maïs, d'aracées (macabo, taro) et de haricot associés à de nombreuses espèces secondaires ; champs enclos, souvent complantés d'arbres et de musacées ;

– au bas des pentes, sur les meilleurs sols colluviaux, des **caféières mixtes**, toujours ombragées, associant arbres d'ombrage, musacées, arabica et espèces vivrières annuelles ;

– des **raphiales** dans tous les fonds de vallées, cédant place par endroits à des **champs maraîchers** de bas-fond, verdoyants en saison sèche : cultures pures (chou, pomme de terre, tomate, poireau, *Solanum nigrum*...) alternant avec des associations vivrières plus classiques à base de maïs/légumineuses/tubercules

– en lisière des raphiales, de minuscules **champs de marigots**, cultivés à contre-saison, de petite surface mais intensifs : monocultures d'espèces réputées délicates ou simples champs vivriers ;

– enfin, à peu près partout mais surtout dans la partie concave des versants, des **haies vives** formées d'arbres et d'arbustes.

On comprend que, dans ce cas, prévaut surtout la qualité des sols.

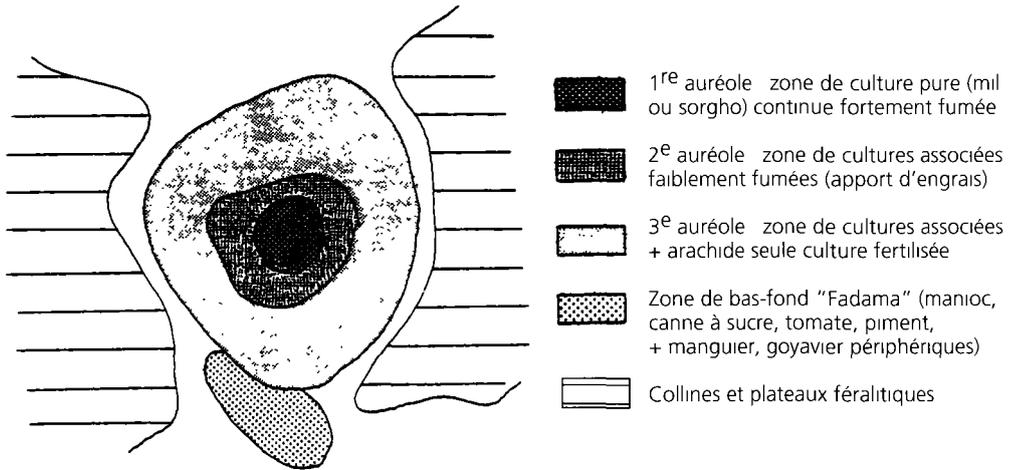


Figure 20.1. Schéma du territoire villageois de Sankomy (Maradi, Sud-Niger).

• **Prenons le cas du village de Maradi dans le Sud du Niger.** Comme cela est fréquent en zone sahélienne, l'espace rural est organisé autour du village, noyau central de toute activité dans un milieu où les conditions naturelles ne sont pas souvent favorables à l'installation humaine. Le village est construit sur un terrain plat, sans relief. Cependant, on peut remarquer un gradient dans la nature des cultures mises en place dans les champs. En allant du village vers l'extérieur, on distingue des auréoles concentriques formées par ces différentes cultures, comme schématisé dans la figure 20.1) :

- dans les champs tout près des habitations, les **champs de case**, on identifie principalement du mil ou du sorgho, toujours cultivés en culture pure. Le peuplement végétal y est en très bon état du fait d'une fumure organique soignée, constituée de déchets ménagers ;
- à la sortie du village, on trouve les **champs de cultures associées** (céréales/haricot/gombo...) dont l'état général du peuplement est déjà un peu moins bon du fait d'une moindre fumure organique compensée cependant par des engrais chimiques ;
- lorsque l'on s'éloigne encore du village apparaissent alors les **champs d'arachide** en association avec d'autres cultures mais où seule la culture d'arachide est fertilisée ;
- enfin, il existe une zone de bas-fond, le **marigot**, dans lequel sont cultivés des plantes plus sensibles à la sécheresse telles que le manioc, la canne à sucre, la tomate et des arbres fruitiers (manguiers, goyaviers).

Dans le cas présent, c'est essentiellement l'éloignement du village qui régit la qualité de la fertilisation et donc le choix (en fonction de leurs exigences) des cultures mises en place.

Ces deux premiers exemples montrent :

- d'une part, que d'une région à une autre on ne cultive pas les mêmes plantes ;
- d'autre part, qu'une lecture ordonnée du paysage au sein d'une même région permet également de mettre en évidence des zones agricoles différentes avec des cultures et des modes de travail différents.

Ceci constitue une première approche du concept de "système de culture".

2. LE SYSTÈME DE CULTURE, PRODUIT DE LA THÉORIE AGRONOMIQUE

L'approche systémique du milieu rural est un concept développé depuis fort longtemps. Dès 1844, de Gasparin avait en effet tenté de définir de façon globale ce qu'est un système de culture : "Le choix que fait l'homme des procédés par lesquels il emploie la nature avec plus ou moins d'intensité en différents sens, est ce que nous appelons système de culture, et l'on voit que cette définition comprend l'ensemble des opérations agricoles qui constituent une exploitation et la nature des moyens physiques et mécaniques que nous mettons en usage soit pour faire croître, soit pour récolter et utiliser les végétaux."

Depuis, ce concept a été repris et amélioré par de nombreuses équipes de recherche. Mais les idées de fond restent les mêmes. Nous avons vu que les paysages agricoles peuvent beaucoup varier simplement du fait de la diversité des plantes cultivées. Il est rare, en effet, qu'un paysan cultive une seule espèce végétale sur ses terres. En général, il en cultive plusieurs et les dispose dans ses champs suivant des règles bien précises. La nature des plantes et la façon dont elles sont cultivées servent de critères pour définir plusieurs systèmes de culture dans une exploitation agricole.

Retenons comme première définition simple d'un système de culture que c'est l'ensemble des espèces cultivées dans une parcelle et des méthodes techniques qui y sont mises en œuvre.

Les deux exemples qui suivent, choisis délibérément très différents, permettent d'illustrer ce concept.

2.1. Exemple choisi en zone équatoriale : l'étude des systèmes de culture associée de la chefferie Bafou, Ouest-Cameroun

2.1.1. Présentation succincte de la région

Bafou est une chefferie traditionnelle située dans la province de l'Ouest-Cameroun (figure 20.2), au sein du pays Bamiléké, vaste complexe de hauts plateaux (1 200 à 2 000 m) dont la richesse des sols – socle cristallin recouvert de coulées basaltiques dans la partie nord – alliée à un climat humide et doux, a provoqué, depuis le XVI^e siècle, une très forte occupation de l'espace qui s'est transformé en un espace agricole bocager très structuré et entièrement humanisé.

Bafou, qui sur 180 km² regroupe 45 000 habitants et 5 000 exploitations agricoles (densité de 252 hab/km²), est, compte tenu de la diversité des modes d'exploitation de son milieu naturel, un assez bon archétype du système agraire bamiléké ; sa richesse de situations et de dynamiques adaptatives en font un bon exemple pour une approche de la notion de système de culture associée.

Le **système agraire** de Bafou est essentiellement *centré autour de la culture du café arabica* introduit dans les années 30, associé à de nombreuses cultures vivrières. L'élevage familial de porcs et de petits ruminants en est une constante et deux éléments de diversification et d'intensification se développent : le maraîchage intensif, souvent irrigué, et l'élevage spécialisé de volailles.

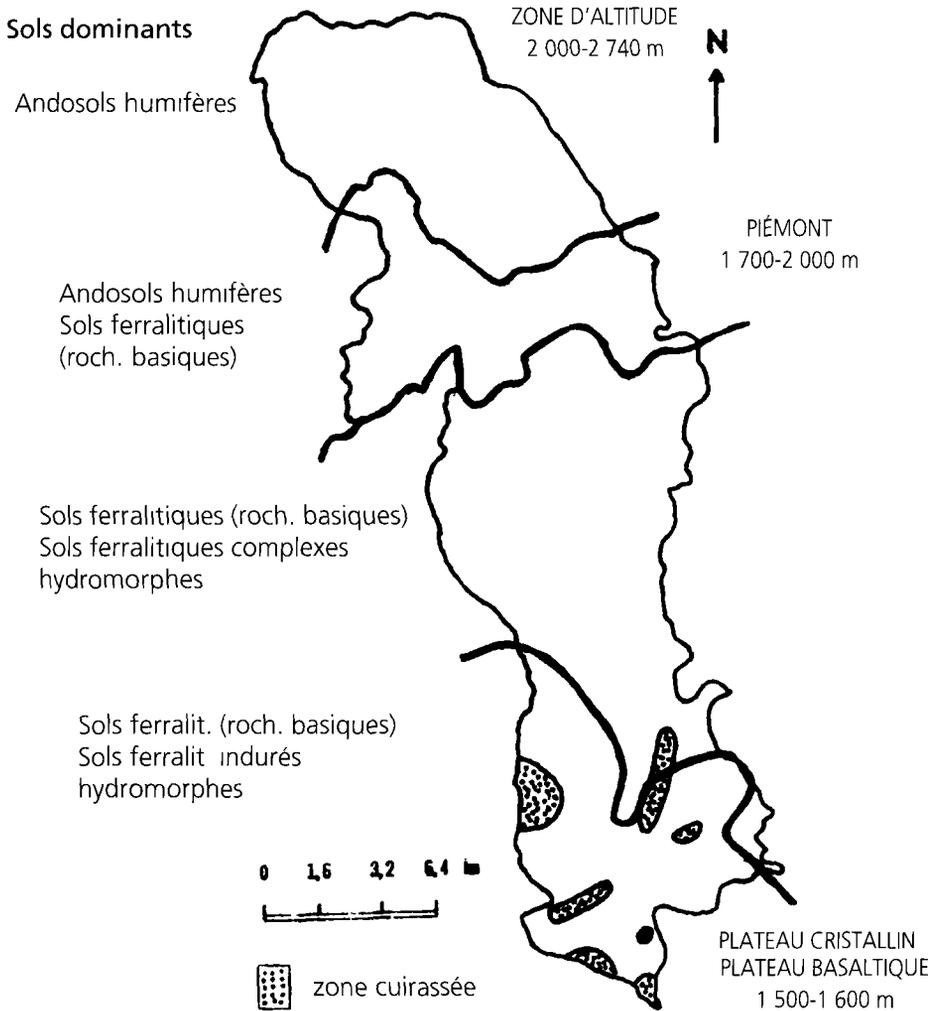


Figure 20.2. Cartes de localisation de la chefferie Bafou avec ses 4 zones agro-écologiques.

Le climat très favorable aux activités agricoles (1 900 mm de pluies, température moyenne de 20 °C) permet deux saisons de culture, la plus importante entre mi-mars et août et la 2^e entre août et novembre. La saison sèche qui s'installe en novembre jusqu'à la mi-mars marque le repos de la végétation.

2.1.2. Les principaux systèmes de culture de Bafou

Le voyageur circulant sur les crêtes est frappé par l'incroyable foisonnement de la végétation, donnant à l'espace un aspect presque forestier, sans véritable structuration apparente. Mais des enquêtes d'exploitations, des **transects**, permettent de déterminer à Bafou 5 grands systèmes de culture.

- *Les systèmes de culture associée qui sont la règle générale*

- **La caféière mixte** est le système de culture le plus complexe, associant sur plusieurs strates des espèces pérennes vivrières (fruitiers, musacées), une espèce pérenne de rente (café arabica) et des espèces vivrières annuelles de différentes tailles (maïs, haricot, aracées, courges, ignames, légumes feuilles). Le café et le maïs sont large-

ment fertilisés. La culture se fait quasiment en continu sans jachère notable, la seule pause étant constituée par l'intersaison (août-mars). Ces caféières se rencontrent au milieu et en bas de pente et près des habitations (jardins de case). Le café est vendu après dépulpage et les produits vivriers sont autoconsommés, les surplus vendus.

– **Le champ vivrier de maïs/tubercules** est le champ vivrier de base qui associe essentiellement des espèces annuelles vivrières où dominant le maïs et les tubercules (macabo, taro, pomme de terre) associés aux haricots, musacées, courges, ignames, choux, légumes feuilles. C'est un champ sans arachide, fertilisé chimiquement, à jachère courte qui, du fait des exigences des espèces présentes, réclame des sols assez fertiles. Il se rencontre un peu partout le long de la toposéquence. Les récoltes sont autoconsommées et les surplus vendus.

– **Le champ vivrier d'arachide**, à la différence du système précédent, comporte toujours de l'arachide en tête de rotation, associé au maïs/haricot, pomme de terre puis aracées, ignames et parfois musacées. C'est un système que l'on rencontre sur des sols dégradés ou peu fertiles car il intègre de nombreuses espèces rustiques et il comporte des jachères assez longues pouvant atteindre 3 ou 4 ans. C'est le système qui comporte le plus grand nombre de variantes quant aux rotations. La destination des récoltes est identique au système précédent.

• *Les systèmes de culture où une seule espèce domine largement par cycle*

– **La raphiale** : est constituée de peuplements purs de petits palmiers (*Raphia humilis* et *Raphia vinifera*), toujours situés dans les talwegs, en bordure des ruisseaux et conduits à la manière d'un peuplement forestier pour l'obtention de vin de raphia et de rachis foliaires (appelés bambous) très utilisés comme matériaux de base pour la confection de meubles, greniers, etc., ou comme bois de feu. Ces produits sont largement vendus et autoconsommés.

– **Les systèmes de culture maraîchers** : sont constitués de plusieurs sous-systèmes selon la fréquence et le degré d'intensification des cultures maraîchères dans la succession culturale, selon la période de culture (en saison des pluies ou en irrigué de contresaison) mais ils sont tous caractérisés par la présence à une période donnée d'un peuplement pur d'une espèce dite maraîchère (pomme de terre, chou, carotte, poireau, tomate) conduit selon les normes européennes et souvent abondamment fertilisé. Les récoltes sont vendues en priorité et autoconsommées minoritairement.

Au sein de chaque grand système de culture défini ci-dessus, il existe des **sous-types** essentiellement déterminés, et par ordre d'importance, par le *type de succession*, par la *durée* et le *rythme de la jachère*, et par la *variabilité dans la fréquence des espèces*. Les **itinéraires techniques** sont peu discriminants au sein d'un même système.

De même, la grande variabilité des situations culturelles et des espèces associées fait que l'on passe graduellement d'un système à l'autre et qu'on peut ainsi trouver un champ pouvant à la fois appartenir à la caféière mixte et au champ de maïs/tubercules ; c'est dire que toute classification est simplificatrice, comporte une part d'arbitraire et qu'il faut trouver un juste milieu entre un découpage trop grossier non représentatif de la réalité et une classification trop fine où l'on se perd dans les détails en masquant l'essentiel.

Il faut souligner le fait que tous les *systèmes vivriers associés sont conduits par les femmes* et que l'homme gère les caféiers, la raphiale et les cultures maraîchères qui sont sources d'importants revenus monétaires.

Le tableau 20.1 présente les principales caractéristiques des systèmes décrits en utilisant les éléments suivants :

- fréquence moyenne des espèces présentes,
- principales rotations,
- itinéraires techniques,
- résultats moyens obtenus.

La figure 20.3 montre, de façon schématique, l'extraordinaire variété des espèces et leur *disposition spatiale judicieuse* qui limite au mieux les phénomènes de compétition, rentabilise l'occupation de l'espace et valorise l'utilisation de la lumière, de l'eau et des éléments nutritifs du sol, dans une caféière mixte ombragée, système le plus complexe.

Afin de compléter cette étude des systèmes de culture de Bafou, nous prendrons un système de culture, *le champ d'arachide* – caractérisé entre autres par une grande diversité des successions culturales – pour décrire plus complètement les rotations qui constituent autant de variantes, de sous-systèmes (figure 20.4).

On peut ainsi décrire au moins 20 types de rotations concernant les cultures du 1^{er} cycle (mi-mars à août) auxquels viennent se rajouter des variantes incluant une culture pure de 2^e cycle (août à novembre) telle que soja, patate douce, pomme de terre, chou, haricot, morelle noire (*Solanum nigrum*).

Les itinéraires techniques varient peu et donc ne discriminent plus d'autres sous-types de ce système de culture où l'on remarque que l'arachide (ou le soja) est toujours en **tête de rotation** car elle n'est pas sensible à la "faim d'azote" très marquée sur ces terres pauvres après enfouissement de la jachère ; parfois la pomme de terre remplace l'arachide en tête car sa récolte laisse un sol meuble.

Le couple maïs/haricot (où seul le maïs est fertilisé) est très présent car c'est le binôme de base de l'agriculture vivrière de Bafou. L'igname rustique y est également très fréquent car il peut encore tirer parti des derniers reliquats laissés dans le sol avant la jachère. Les aracées (macabo + taro) et la patate douce ne sont plantées que sur les meilleurs sols car ces espèces sont exigeantes.

La décision de mise en jachère et de sa durée dépendent de l'évolution de la fertilité du sol au cours de la période de culture (constat des rendements et évolution de la flore adventice) mais parfois aussi de la surface de terre qui est disponible pour l'agricultrice (0,2 à 0,8 ha).

Notons également une pratique commune aux systèmes vivriers sans café qui est l'**écobuage** – combustion de matière végétale à feu couvert – et qui concerne une petite portion d'une parcelle (1/10^e) sur laquelle les récoltes seront importantes.

2.2. Exemple choisi en zone tempérée : les grandes cultures du Noyonnais dans le Nord de la France

Prenons maintenant un exemple totalement différent : celui d'un système de grande culture. Il s'agit de l'agriculture du Noyonnais, dans le Nord de la France, autour de la ville de Noyon. Spécialisée autrefois dans les productions céréalière et laitière, cette région s'est progressivement orientée vers la production de betterave sucrière. Ceci est dû essentiellement à l'ampleur progressivement atteinte par l'orga-

Tableau 20.1. Principales caractéristiques des systèmes de culture de Baïou (projet Baïou).

Éléments du système de culture	Systèmes avec cultures associées			Cultures non associées	
	Caféière mixte	Mais/tubercules	Champ d'arachide	Raphiale	Système maraîcher
Les 12 espèces les plus fréquentes (avec leur fréquence quand c'est possible)	Café musacées maïs haricot aracées ignames arbres courges arbutées p. de terre arachide manioc 0,09	maïs aracées haricot p. de terre musacées courges ignames arbutées arbres arachide manioc café 0,10	arachide maïs haricot p. de terre aracées ignames arbutées musacées courges arbres café manioc 0,14	<i>raphia humilis</i> ou <i>raphia vinifera</i> 1,00	chou vert pomme de terre carotte poireau chou rouge tomate laitue oignon ail céleri persil
Principales rotations	Culture permanente jachère d'un an tous les 4 à 5 ans sous le couvert permanent	Répétition des mêmes associations > 10 ans sans jachère Avec jachère 1 ou 2 ans au bout de 4-6 ans de culture	Nombreux types de rotations toujours avec jachère (voir texte)	Culture permanente de type forestier pendant des dizaines d'années Régénération naturelle	Sans irrigation Pt-C-M-Pt-C-J-J-I) Pt-C-C-H-M-J-I) Avec irrigation Pt-M-C-M-C-M-C-J-J M-Pt-C-M-Pt-C-M-C-J-J Pt-C-Ca-Pt-M-C-Ca-J-J Pt-Po-C-M-Pt-C-Po-J-J Pt-M-Po-C-Ca-Pt-C-J-J
Itinéraire technique type (ITK)	Taille café en janvier Nettoyage musacées Préparation du sol et billonnage en février Semis et plantation cultures annuelles à partir de mi-mars Fertilisation minérale café et maïs avril-mai (60 30 30 à 150 75 75) Sarclages mai, juin, août, oct Traitements phytosanitaires du café mai-juillet Récolte vigner juin-sept Récolte café oct-déc	Même ITK que pour les cultures vivrières associées de la caféière mixte maïs • Densité maïs plus importante • Fertilisation maïs minérale ou organique • Taille et espacement des billons variables car non déterminés par emplacement du café • Priorité dans les opérations culturales car champ le plus important pour l'alimentation de la famille • 2 ^e cycle possible	Même ITK que pour le champ de maïs/tuber maïs • Densité maïs plus faible • Arachide en tête de rotation et peu associée • Utilisation faible à nulle d'entrants • Eperage des champs sur cuivasse • Dernier ordre de priorité pour les opérations culturales car faible potentiel de récolte • 2 ^e cycle possible	Plante pérenne se reproduisant facilement par graines (semis) • Plantation à partir de petits plants • Récolte du vin en continu sur pied en début de floraison par entaille et récupération de la sève pendant 1 mois • Coupe des palmes et récupération du rachis qui est séché puis vendu ou utilisé	Cultures conduites selon les normes européennes • Cultures pures en lignes à plat ou sur petits billons • Fertilisation minérale constante élevée à très élevée • Fertilisation organique fréquente • Nombreux traitements phytosanitaires Irrigation à la raie ou par aspersion
Performances moyennes	ICM 10,10 CRE 1,90 CDE 3,22 kcal/ha 14,1 x 10 ³ protéines/ha 301 kg	ICM 7,60 CRE 1,65 CDE 2,16 kcal/ha 12,7 x 10 ³ protéines/ha 315 kg	ICM 7,90 CRE 1,51 CDE 2,70 kcal/ha 9,95 x 10 ³ protéines/ha 300 kg	Un pied peut produire de 30 L à 150 L de vin de raphia et environ 40 à 60 "bambous" (rachis foliaire)	Rendements moyens en système intensif (tommes/ha/cycle) chou vert 20-45, p. de terre 11-30, carotte 11-25, poireau 11-30, tomates 10-20, laitues 11-20

ICM* indice de culture mixte, caractérise la complexité de l'association CRE* coefficient de rendement équivalent (LER anglo-saxon), caractérise l'efficacité de l'association = somme des rendements relatifs CDE** coefficient de densité équivalente, caractérise l'intensivité de l'association = somme des densités relatives (* d'après IRR 1974, ** d'après FORNAGE 1984) Ces résultats ont été obtenus d'une enquête portant sur un échantillon raisonné de 365 parcelles disséminées dans tout Baïou

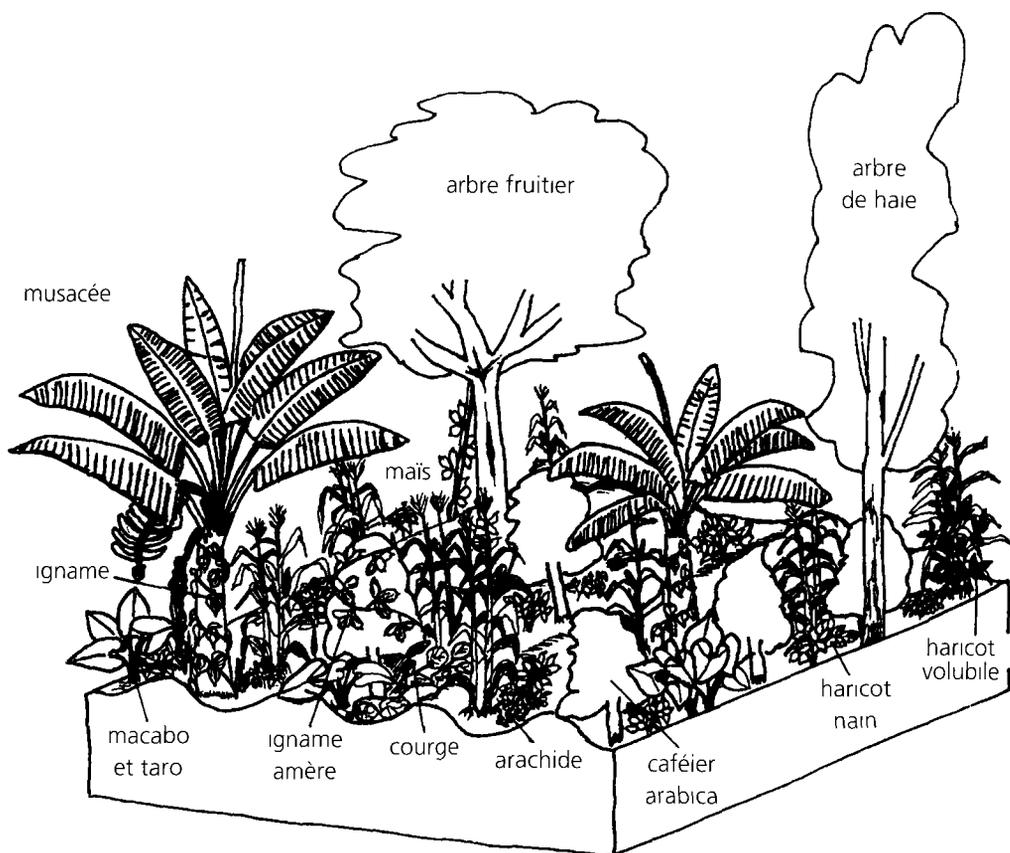


Figure 20.3. Diagramme représentatif du système de culture caféière mixte ombragée.

Source : J-L. Schafer

1. Rotations bisannuelles sans 2 ^e cycle :	A - J
2. Rotations tri- et pluriannuelles sans 2 ^e cycle :	
2 1 Avec seulement maïs haricot (et/ou soja)	A - M+H - J A - A - M+H - J 1 à 3 ans A - A - A - M+H - M+H - J 3 ans A - M+H - M+H - M+H - M+H - J 3 ans A - S - M+H - M+H - M+H - J 3 ans A+H - M+H - J A+M - M+H - J A+S - M+H - J A - M+H - A - J
2 2 Avec maïs, haricot et d'autres espèces	
2 2 1 Aracées (macabo et taro)	A - M+H+Ma+T - J A - M+H+Ma+T - M+H - J
2 2 2 Ignames rustiques (<i>Dioscorea dumetorum</i>)	A - I - J A - I - M+H - J A - I - M+H - A - J
2 2 3 Patate douce et ignames rustiques	A - Pd - M+H - I - J A - I - Pd - M+H - J 1 à 3 ans
2 2 4 Pomme de terre	Pt - A - M+H - J 1 à 3 ans
2 2 5 Légumineuses "arachido-mimétiques"	V - M+H - J S - M+H - J
Légende A arachide, H haricot, S soja, V voandzou, M maïs, Ma macabo, T taro, Pd patate douce, Pt pomme de terre, I igname, J jachère	

Figure 20.4. Diversité des successions culturales du système de culture "champ d'arachide".

Source : d'après Kleitz G (1988), *Les systèmes de culture en pays bamiléké (Ouest-Cameroun)*, exemple de la chefferie Bafou, mémoire de fin d'étude, CNEARC/ENSAA/CRIAD/Projet Bafou/CUDS, Montpellier

nisation socio-économique du secteur agricole. Plusieurs coopératives et industries agro-alimentaires (sucrieries, féculeries, conserveries, laiteries, etc.) assurent, en effet, localement l'écoulement des récoltes et induisent en conséquence l'orientation des exploitations agricoles.

Globalement, il existe trois types d'exploitations agricoles :

- celles qui ont conservé une activité de production laitière ;
- celles qui ont couplé production laitière et cultures de vente (principalement la betterave sucrière) ;
- celles qui ont totalement abandonné l'élevage pour se spécialiser dans les cultures de vente : betterave sucrière, blé, pomme de terre...

Nous nous limiterons aux systèmes betteraviers car la majorité des exploitations agricoles ont en effet intégré la betterave sucrière dans les successions de cultures sur plus de 50 % de leur surface agricole utile (SAU).

La culture de la betterave est une culture de vente à forte marge brute. Hormis les exploitations laitières, la betterave sucrière est donc toujours considérée comme la culture prioritaire, celle que l'on soigne le mieux pour obtenir les meilleurs rendements possibles en tonnes/ha et en teneur en sucre dans les racines. Pour cela, on observe une série de pratiques communes à tous les agriculteurs et qui sont liées aux exigences strictes de la betterave vis-à-vis du milieu.

Voyons comment s'articulent le choix des pratiques culturales et les objectifs visés.

• **Le choix du terrain.** La betterave est privilégiée quant à l'affectation du terrain. Elle est cultivée préférentiellement sur les terres argileuses ("terres à betterave"). Les terres blanches, battantes, et les terres sableuses, asséchantes, sont laissées aux autres cultures. Les sols hydromorphes sont réservés aux prairies et à la surface toujours en herbe (STH).

L'idée sous-jacente est qu'il faut limiter les risques d'échec. Or le choix des sols argileux répond à des besoins précis de la culture : comme la betterave est une culture de printemps il est important d'assurer une alimentation hydrique suffisante au cours des périodes sèches et les sols argileux sont les sols aux plus importantes réserves utiles en eau ; de plus, la betterave étant un tubercule, il est important de la cultiver en sol profond sans cailloux pour favoriser le développement racinaire et limiter les contraintes physiques à la récolte.

• **La détermination de la place de la betterave dans la succession des cultures.** Une quinzaine de rotations de cultures différentes ont été identifiées dans cette région (figure 20.5).

Un premier constat est que la betterave vient toujours en tête de rotation, ce qui illustre le fait que les agriculteurs raisonnent effectivement leur système de culture en fonction de la betterave (tout est organisé en fonction de la betterave).

BS - PdT - B
BS - B - PdT - B
BS - B - BS - B - PdT - B
BS - B
BS - B - B ou BS - B - E
BS - B - M - B ou BS - B - E - M - B
M - M
M - B ou M - E
M - B - E ou M - B - B
M - B - C - B ou M - B - E - C - B
M - B - Pt (2-3 ans) - B
B - B - E + cultures de printemps
Pt plusieurs années - B - B
STH
Légende . BS betterave à sucre , B blé , C colza , E escourgeon (orge d'hiver) M mais , PdT pomme de terre , Pt prairie temporaire , STH surface toujours en herbe

Figure 20.5. Rotation des cultures dans le bassin betteravier du Noyonnais.

En second lieu, remarquons également l'association étroite blé/betterave. Il existe en effet une synergie entre ces deux plantes. Comme la betterave est exploitée pour ses racines, le champ doit donc être travaillé en profondeur. De plus, la betterave est sensible aux adventices dès la levée. Le champ doit donc être sarclé fréquemment. Le blé, inversement, est une culture salissante mais son système racinaire n'est pas très développé et exploite surtout les couches superficielles du sol. Il est donc avantageux de coupler les deux cultures afin de faire bénéficier des pratiques culturales soignées de la betterave au blé et de laisser l'horizon du sol exploité par la betterave se reposer grâce à des emblavements successifs. Enfin, il est indispensable de se faire succéder des cultures différentes dans une même parcelle afin de limiter le développement de ravageurs dont la propagation peut être rapide en monoculture.

• **Le raisonnement de la fertilité organique du sol.** Toujours dans le souci d'obtenir les meilleurs rendements possibles, les agriculteurs soignent la fertilisation de la betterave et plus particulièrement la fertilisation organique afin d'alléger le sol pour en faciliter le travail et favoriser le développement des racines de betterave.

Dans les exploitations où subsiste l'élevage, le fumier est réservé prioritairement aux champs de betterave. Dans les autres exploitations, les agriculteurs s'efforcent d'enfouir les résidus de récolte. Quand cela est possible, ils se procurent des engrais organiques tels que des boues d'épuration des eaux urbaines.

• **L'organisation de l'entretien des champs.** Dans la plupart des cas, pour les autres étapes de l'itinéraire technique (hersage, semis, fertilisation minérale, sarclage, récolte), les agriculteurs les répètent chaque année de la même façon parce qu'elles sont le reflet d'un modèle préconisé par l'encadrement technique. En effet, une autre caractéristique de cette région est la densité des services d'encadrement technique, tels que le GVA (groupement de vulgarisation agricole) créé dans les années 60, qui assure le suivi des agriculteurs. L'agriculture de cette région, de ce fait, est devenue très rapidement une agriculture simplifiée : quelques cultures menées dans toutes les exploitations et une homogénéité dans la conduite de ces cultures.

Cependant, on observe tout de même des variations quant au travail du sol, aux niveaux de fertilisation et à l'intensité des traitements phytosanitaires.

• **Les variations de pratiques culturales.** Les variations que l'on peut observer sont l'expression d'un environnement socio-économique variable pour chaque exploitation agricole. En effet, au delà des optima techniques à réaliser pour atteindre les meilleurs rendements, les agriculteurs doivent faire face à des contraintes propres au système de production qu'ils ont choisi et à plus large échelle à des contraintes d'ordre politico-économique du système agraire dans lequel ils vivent.

Ainsi, dans un système associant agriculture et élevage, la fertilisation organique pourra être plus facilement assurée tandis que dans un système de productions végétales strictes, elle se raisonnera surtout en terme de coût de revient. Ainsi, les différents travaux du sol se raisonneront également en fonction des outils disponibles (sous-soleuse, herse articulée,...), de la main d'œuvre disponible et surtout de la nature du sol cultivé. Ainsi, la betterave pourra se rencontrer aussi sur de mauvais sols soit parce qu'il n'y a pas de bons sols sur l'exploitation, soit parce que l'agriculteur dirige ses efforts sur une autre spéculation.

Enfin, les quotas imposés en France pour limiter la surproduction de sucre ont engendré différents niveaux d'intensification de la culture de la betterave. Les quotas

sont calculés en fonction de la SAU. Certains agriculteurs ont donc choisi de garder les mêmes superficies en betterave mais de limiter les rendements. D'autres ont choisi d'intensifier encore la culture de la betterave mais sur des surfaces limitées, ce qui leur a permis de se tourner vers d'autres spéculations.

2.3. Concepts et définitions relatifs au système de culture

Les deux exemples des paragraphes précédents, qui illustrent les pratiques agricoles en zone équatoriale et en milieu tempéré, ont été choisis pour tenter de faire ressortir les principales règles qui déterminent le fonctionnement d'un système de culture. Jouve (1993a) donne d'autres exemples d'illustration de ce concept, qui sont tirés de l'agriculture au Sahel et en zone méditerranéenne.

2.3.1. Quelques définitions utiles

- **Système agraire** : "C'est l'ensemble des relations qui existent entre un territoire agricole et les hommes qui le mettent en valeur" (IRAT/DSA, 1982). "[...] Il se caractérise entre autres par le paysage rural, la politique menée, les moyens mis en œuvre et les résultats obtenus" (Sebillotte, 1990a).
- **Système de production** : "Ensemble structuré de moyens de production (force de travail, terre, équipement,...) combinés entre eux pour assurer une production végétale et/ou animale en vue de satisfaire les objectifs d'un agriculteur (ou d'un groupe d'agriculteurs). Les éléments qui constituent ce système sont : le paysan et sa famille, les moyens de production, les techniques employées, les productions elles-mêmes (leur nature et leur niveau)" (Jouve, 1986).
- **Système de culture** : Précisons tout d'abord que cette expression reste au singulier, on parle de système de culture et non de systèmes de cultures. Ce concept inclut la nature des plantes cultivées mais ne se limite pas à cela. Il ne vise pas non plus l'écosystème formé par un ensemble de parcelles cultivées de façon identique mais vise expressément la manière dont on cultive ces parcelles.

Un système de culture est donc l'ensemble des modalités techniques mises en œuvre sur des parcelles traitées de manière identique. Sebillotte (1990b) montre l'intérêt de ce concept en tant qu'outil opératoire pour les agronomes. Chaque système de culture se définit par : la nature des espèces végétales cultivées, leur ordre de succession, l'itinéraire technique appliqué à chacune de ces cultures, les résultats obtenus d'un point de vue productivité, rentabilité et reproductibilité.

- **Terroir** : C'est une zone du paysage qui se définit surtout par sa position par rapport au relief, par le micro-climat qui y règne et par les qualités agronomiques de son terrain (fertilité, hydromorphie, pierrosité,...).

Ces différents niveaux d'organisation en termes d'échelle d'étude, d'espace concerné et de système analysé sont schématisés dans la figure 20.6. Au niveau de la parcelle cultivée, il est aussi approprié de définir les termes suivants.

- **Monoculture/polyculture** : La monoculture consiste en la mise en place d'une seule culture sur toute la surface d'une exploitation agricole. Cela traduit la forte spécialisation du système de production. Dès qu'il existe 2 ou plus de 2 cultures, on parle de polyculture.

Échelle en ha	Espace concerné	Système analysé
1 000 000	Grande région	Système agraire
100 000	Petite région, "pays"	Système agraire
10 000		Système de production
1 000	Commune, village, finage, quartier, canton, communauté, terroirs	Système de production Système de culture
100	Exploitation agricole, concession, plantation	Système de production Système de culture
10	Champ, parcelle, peuplement végétal	Système de culture Analyse agronomique
0	Plante	Physiologie végétale

Figure 20.6. Organisation des différents niveaux d'analyse en milieu rural

• **Culture pure/culture associée** (à ne pas confondre avec la monoculture) : Pratiquer la culture pure consiste à ne cultiver qu'une seule espèce végétale par parcelle. Dès qu'il y a plusieurs espèces végétales sur une même parcelle, on parle de "culture associée" au singulier. "Cultures associées" au pluriel désigne les plantes qui sont cultivées ensemble dans la même parcelle.

Ainsi, en monoculture, il s'agit obligatoirement de culture pure (puisque'il n'y a qu'une seule espèce végétale en jeu), tandis qu'en polyculture on peut avoir des parcelles de culture pure et/ou des parcelles de culture associée.

Il existe différentes façons d'associer des cultures :

- **culture dérobée**, c'est une culture de cycle court mise en place entre deux cycles de cultures plus importantes dans la succession des cultures. Elle peut être mise en place avant que la première culture ne soit récoltée ;
- **culture intercalaire**, c'est une culture mise en place entre les rangs d'une autre culture. On observe souvent cela parmi les cultures pérennes.

• **Culture continue** : Cette pratique consiste à cultiver la même espèce sur la même parcelle pendant plusieurs années. Le cas extrême de la culture continue est la monoculture.

• **Grande culture** : On parle de système de production à grande culture lorsque plus de 50 % de la SAU sont occupés par une seule culture. En général, sous ce terme, sont regroupées des cultures telles que les céréales, les cultures fourragères (légumineuses, graminées), le colza et les plantes sarclées (pomme de terre, betterave, etc.).

• **Jachère** : C'est la mise au repos complet pendant une ou plusieurs années d'une parcelle habituellement cultivée. Dans certaines régions comme en Afrique du Nord, la jachère peut ne durer que quelques mois et faire l'objet d'un travail du sol, comme moyen de contrôle des mauvaises herbes, de stockage de l'eau et de lutte contre le parasitisme. Sebillotte (1985) fait une analyse approfondie des pratiques de la jachère et propose des éléments pour une théorie cohérente. Jouve (1993b) fait le point sur les usages et fonctions de la jachère dans les systèmes de production d'Afrique tropicale et du Maghreb.

• **Assolement** : C'est le résultat de la pratique (ou la pratique elle-même) qui consiste à diviser la SAU d'une exploitation en autant de parcelles qu'il y a de cultures à mettre en place.

• **Sole** : Une sole est l'ensemble des parcelles d'une exploitation portant le même type de cultures.

• **Succession de cultures** : C'est une pratique qui consiste à changer chaque année (ou toutes les n années) l'espèce cultivée dans une parcelle. Si la même culture revient de manière cyclique sur la même parcelle (toutes les n années), on parle de **rotation de cultures**. Le choix des cultures dans une succession sur une même parcelle est raisonnée en fonction de plusieurs facteurs qui sont :

- l'horizon du sol exploité par le système racinaire de chaque culture ;
- les besoins nutritionnels respectifs de chaque culture ;
- la sensibilité de chaque culture aux parasites ;
- le travail du sol nécessaire à la mise en place de chaque culture ;
- la date de semis et de récolte de chaque culture ;
- l'insertion de périodes de jachère dans la succession.

• **Tête de rotation** : C'est la première culture mise en place au cours d'une rotation de cultures sur une même parcelle. En général, il s'agit de la culture la plus exigeante (céréale, maïs, igname,...) ou de la culture prioritaire (betterave sucrière, pomme de terre,...) dans le choix des spéculations du système de production. Inversement, en fin de rotation, on choisit de mettre en place la culture la moins exigeante (manioc, patate douce,...).

Une rotation de cultures se raisonne, comme nous l'avons vu plus haut, en fonction des caractéristiques de chaque culture mais également en fonction des interactions qui existent entre ces cultures. Sebillotte (1974, 1978, 1980, 1986) définit les concepts opératoires suivants :

- **effet précédent**, pour une parcelle, c'est la variation d'état du milieu (caractéristiques biologiques, chimiques et physiques) entre le début et la fin de la culture considérée, sous l'influence combinée du peuplement végétal et des techniques qui lui sont appliquées, l'ensemble étant soumis aux influences climatiques. Ces variations du milieu agissent ensuite sur la culture nouvellement mise en place ;
- **effet cumulatif**, c'est la résultante sur plusieurs années des effets précédents ;
- **sensibilité du suivant**, elle se définit par l'ampleur des réactions de la culture présente (le suivant) à la diversité des états du milieu créés par la culture précédente, sous un climat donné et compte tenu des techniques culturales utilisées sur la culture présente.

• **Itinéraire technique** : Ce concept englobe deux notions : celle de techniques agricoles et celle d'itinéraire, donc d'une succession ordonnée de ces techniques.

“Un itinéraire technique est la combinaison logique et ordonnée de techniques qui permettent de contrôler le milieu et d'en tirer une production. C'est la suite chronologique de l'ensemble des actes techniques appliqués à un peuplement végétal. Chaque acte est en partie déterminé par les actes précédents et par la projection que fait l'agriculteur des actes qui suivront” (Sebillotte, 1978).

L'itinéraire technique définit donc la nature de toutes les opérations techniques appliquées à la parcelle :

- travail du sol : labour, sous-solage, hersage, billonnage ;
- semis : choix des variétés, disposition spatiale ;
- traitements phytosanitaires ;
- sarclage, binage, démariage ;
- fertilisation organique et minérale : choix des engrais et des fumures utilisés, modes d'application ;
- modalité de récolte.

Il définit aussi le calendrier de ces opérations et leur niveau d'application (profondeur de labour, densité de semis, doses d'engrais, ...).

L'amélioration d'un système de culture passe dans la plupart des cas par l'étude et la modification des étapes de l'itinéraire technique, colonne vertébrale de la production.

2.3.2. Exemple d'assolement à rotation décennale

D'une année sur l'autre, une rotation peut rester apparemment la même. Par exemple, la rotation fait s'enchaîner 6 années de luzerne à 4 années de céréales et cultures sarclées. Le principe de base, ici, est d'entretenir le niveau d'azote du sol grâce à l'alternance entre cultures consommatrices d'azote (céréales) et cultures enrichissant le sol en azote (légumineuses).

Cet assolement, adopté au xx^e siècle en Europe, a permis de diminuer considérablement les surfaces en jachère tout en augmentant les productions (Lizet et de Ravnigan, 1987).

2.3.3. Exemple d'évaluation de rotations de cultures

En guise de synthèse, considérons les résultats obtenus par l'Institut de recherche d'agronomie tropicale (IRAT) à l'issue de plusieurs années d'essais (tableau 20.2) Cet organisme a pu établir une grille de notation de différentes cultures tropicales en fonction de leurs qualités en tant que précédent ou suivant.

Cette grille permet de choisir une succession de cultures. Nous ne citerons qu'un exemple de rotation proposée. En zone à 600-800 mm de pluie en 100-125 jours, l'IRAT recommande deux successions :

ou
mil/arachide/mil/arachide
mil/mil ou sorgho/arachide ou niébé.

Il s'agit en fait d'une alternance de céréales et de légumineuses pour entretenir la fertilité du sol.

Tableau 20.2. Valeur de précédent et de suivant de différentes variétés tropicales.

Suivant	Précédents									
	Arachide	Coton	Mil	Mais	Sorgho	Riz	Haricot niébé	Igname	Jachère (3 ans)	Jachère (> 4 ans)
Arachide	1-2	3-4	4	4	3-4	2-3	2-3	2-3	2-3	2-4
Coton	3	2-3	3	4	2-3	3	3	3	3	2
Mil	3	4	2-3	3	2-3	3	3	2-3	2-3	1-3
Mais	3	4	2	2-4	0-2	2-3	3	1-3	1-3	1-2
Sorgho	4	4	2-3	2-3	0-2	1-2	3-4	3	3	2-3
Riz	3	4	2-3	1-2	1	1-2	4	2	2	1-2
Haricot	2	3	4	3	3	2-3	0-1	2-3	2-3	2-3
Igname	1-2	2	2	2	2-3	2-3	1-2	0-2	2-3	4

Légende 0 = précédent à éviter, 1 = mauvais précédent ; 2 = précédent médiocre mais acceptable, 3 = bon précédent ; 4 = très bon précédent

2.4. Intérêt de l'analyse des systèmes de culture

L'analyse des systèmes de culture a pour but de porter un diagnostic et de proposer des améliorations réalistes.

L'analyse-diagnostic des systèmes de culture (et d'ailleurs des systèmes de production) est rendue difficile par le caractère contingent des pratiques des agriculteurs. Si les systèmes de culture des pays du Nord sont relativement bien connus (et tendent d'ailleurs à s'homogénéiser), on manque sérieusement de données sur les agricultures des pays en développement, caractérisées par une extrême diversité des techniques utilisées, et par des logiques parfois difficiles à saisir.

D'autre part, des techniques apparemment semblables peuvent avoir des finalités différentes. La jachère, par exemple, peut être un temps de repos obligatoire pour reconstituer le stock d'éléments minéraux assimilables (cas des zones forestières équatoriales), mais peut être ailleurs une façon de lutter contre l'enherbement ou de limiter la prolifération de certains ravageurs des cultures.

L'agriculture est donc un art de localité. Chaque région demande une étude particulière, les résultats acquis dans une zone n'étant généralement pas transposables ailleurs.

Dans les pays en développement, l'analyse des systèmes de culture devrait être un préalable à toute opération de développement rural. Cette étape est souvent négligée ; la méconnaissance des systèmes de culture (et d'ailleurs aussi des systèmes de production), fort différents, dans leur logique, de l'option productiviste privilégiée par les experts de formation occidentale, est à la source de certains déboires.

• **Exemple n°1 : Production par hectare ou production par planteur** (Weber J., 1978) ? Dans les années 70, en vue de l'élaboration d'un projet de développement dans la zone cacaoyère du Cameroun, une société d'étude entreprit des observations en milieu villageois et mit en évidence une production moyenne de 350 kg/ha de cacao. L'objectif principal fut alors de doubler la production.

Or la cinquième année du projet, les résultats obtenus, calculés en divisant la production commercialisée par la surface plantée, ne dépassait pas 450 kg/ha, au lieu des 700 kg/ha attendus. Le projet fut alors jugé sur ce résultat, abandonné et remplacé par une nouvelle opération.

En fait, tout provenait des méthodes utilisées pour évaluer la production, qui s'éloignait par trop des pratiques réelles des planteurs. Le chiffre de 300 kg/ha avait été obtenu à partir de **carrés de densité** mis en place et récoltés par des observateurs. Se contenter de cette méthode suppose une hypothèse implicite : la récolte est effectuée dans sa totalité, ce qui renvoie au schéma selon lequel le producteur recherche une maximisation de son revenu par optimisation de ses moyens de production, et qu'il organise ses dépenses en fonction du revenu à attendre de sa plantation. Or, dans cette région du Sud-Cameroun, le raisonnement suivi par le planteur est très exactement inverse : la production n'est récoltée qu'à concurrence de la couverture des besoins monétaires anticipés. On ne récolte donc pas toutes les cabosses... Des enquêtes ultérieures montrèrent qu'on obtient une récolte moyenne de l'ordre de 225 kg/ha dans ces cacaoyères ayant effectivement un rendement naturel de 350 kg/ha.

Le cacaoyer a de plus beaucoup d'autres fonctions que de procurer un revenu monétaire maximal : il est souvent un "marqueur de terre" qui atteste de la propriété du sol (il est alors planté à des densités extrêmement faibles, aberrantes pour l'observateur pressé) ; mais il est surtout une "épargne sur pied" mobilisable en cas de besoins monétaires urgents : on récoltera alors la totalité de la production. En fait, en obtenant 450 kg/ha, le projet doublait bel et bien la production des planteurs et obtenait au moins la récolte totale de la production, résultat considérable.

• **Exemple n° 2 : L'échec des projets de productivité.** Lors de l'ère des "projets de productivité" qui fleurirent dans les États africains au lendemain de l'indépendance, on diffusa sur de larges zones des "paquets technologiques standard" constitués de thèmes techniques indissociables, peu adaptés à la diversité des situations écologiques, économiques et sociales et ignorant largement les logiques des systèmes de cultures dits "traditionnels".

Par exemple, le "paquet" diffusé dans un département du Niger, en zone sahélienne, était le suivant :

- thèmes principaux : utilisation de semences sélectionnées de mil, sorgho, arachide et niébé, traitement fongicide des semences, densités de semis "optimales", fertilisation minérale standard ;
- thèmes secondaires : date des semis, calendrier et nombre des sarco-binages, introduction de la culture attelée. Ces thèmes dépendent du succès des premiers.

Or lorsqu'on étudie les systèmes de culture sahélo-soudaniens, on constate que les thèmes jugés secondaires dans le paquet technique (date de semis et calendrier des sarco-binages) sont en fait essentiels pour ces systèmes car ils concernent l'amélioration de la gestion des eaux pluviales. On notera par ailleurs que leur coût est faible.

Parmi les variétés améliorées, le mil avait été sélectionné davantage pour sa réponse à l'engrais qu'en fonction de sa rusticité et de sa résistance à une sécheresse accidentelle : on a retenu une variété productive plutôt que procurant la sécurité. Par ailleurs, cette variété impose une fertilisation préalable et donc un quatrième thème technique, la densité de semis. En effet, la dose d'engrais n'est connue et n'a été testée qu'en station de recherche et que pour une certaine densité de semis.

La culture pure préconisée en fonction des doses d'engrais calculées en station se heurte à la pratique des cultures associées qui présentent aux yeux des producteurs des avantages déterminants : protection du sol contre l'érosion pluviale en début de saison humide, répartition du risque climatique sur plusieurs cultures résistant différemment (cycles décalés), amélioration du calendrier des sarco-binages (économie de temps), solution à la contrainte "terre" en maximisant l'occupation du sol. Il est également probable que l'association classique mil-niébé ou mil-arachide permet aux graminées de profiter de l'azote fixé par les légumineuses.

D'une manière générale, on remarquera que l'intensification brutale pose des problèmes aux sociétés pratiquant l'extensif comme assurance-sécheresse. Une enquête ultérieure dans la région a montré que seulement 2 % des exploitations pouvaient économiquement envisager d'adopter les 7 thèmes techniques de modernisation des systèmes de culture.

• **Exemple n°3 : "Ne dites pas à l'expert que je suis producteur de vivres, il me croit planteur d'arabica !"** Le principal objectif du PDRPO (Projet de développement rural de la province de l'Ouest-Cameroun, 1984/1990) était l'augmentation de la production de l'arabica. Le projet prévoyait 21 500 tonnes en 1990 mais la production n'a atteint que 10 000 tonnes.

Dans le volet "productivité de l'arabica", deux points clés : la régénération par replantation en variété "Java" et la fertilisation. Or :

- le "Java" a été mis au point en pays Bamoun, sous climat ensoleillé et chaud, en culture pure, bien fertilisé, en sol profond, sans ombrage. Sur le plateau Bamiléké, sous climat frais et moyennement ensoleillé, cultivé à 90 % en association, souvent sur sols superficiels, toujours avec ombrage, il donne de bien piètres résultats. La régénération des caféières avec cette variété n'a donc pas été un succès, et plafonne bien en dessous de la surface prévue ;
- les prévisions de taux de rentabilité des engrais ont été établies sur la base de référence en culture pure : 1 kg de café supplémentaire pour 2 kg d'éléments fertilisants, norme admise en Amérique Centrale. En observant les pratiques réelles, on s'aperçoit que la plus grande partie des engrais est explicitement destinée aux cultures vivrières et maraîchères, contrairement aux prévisions selon lesquelles chaque kilogramme d'engrais distribué serait répandu exclusivement sur le café... ;
- pour le volet "cultures vivrières" du projet, les bases de calcul sont les références obtenues en **station** et en **culture pure**, alors que les vivres sont presque totalement cultivés en association. De plus, le projet a ignoré à tort les systèmes de culture maraîchers d'altitude, particulièrement performants.

Une bonne partie du projet, du moins pour ce qui est du pays Bamiléké, reposait sur une conception de systèmes de culture fictifs, n'ayant que peu de rapport avec la réalité. Il n'est pas étonnant que les résultats n'aient pas été à la hauteur des espérances !...

3. LE SYSTÈME DE CULTURE, RÉSULTAT DE DÉCISIONS PRISES À DIFFÉRENTS NIVEAUX

Jusqu'à présent, nous avons vu que les caractéristiques des systèmes de culture (espèces cultivées, associations, successions, itinéraires techniques) obéissent à un certain nombre de règles imposées par les conditions du milieu naturel (types de

sol, climat, ravageurs) et par les qualités biologiques du matériel végétal utilisé (sensibilités, résistances aux parasites, type d'enracinement, besoins en éléments nutritifs, etc.). Le système de culture est donc mis en place et géré par l'agriculteur qui intègre ces différents facteurs et applique avec plus ou moins d'efficacité les règles générales énoncées ci-dessus.

Pour autant, on constate que les systèmes de culture présentent souvent des particularités que n'expliquent pas entièrement les facteurs purement agronomiques décrits au paragraphe 2 de ce chapitre. Ces particularités découlent du fait que dans la conduite des systèmes de culture, l'agriculteur tient compte de beaucoup d'éléments parfois fort complexes et de natures très diverses. Pour simplifier, on peut dire que l'agriculteur, dans la conduite des systèmes de culture *prend en considération les contraintes et les potentialités de l'ensemble de son exploitation agricole*.

En outre, il faut se souvenir que son exploitation n'est pas isolée mais appartient à une communauté rurale, à un village comportant d'autres exploitations. Et les *relations entre exploitations d'un village ont parfois une influence sur les systèmes de culture*.

Enfin, les agriculteurs écoulent leurs produits sur des marchés (nationaux ou internationaux) et *sont parfois amenés à gérer leur système de culture en fonction des caractéristiques de ces marchés*.

Envisageons ces différents niveaux l'un après l'autre.

3.1. Le système de culture fait partie de l'ensemble de l'exploitation agricole

Au niveau de son exploitation, l'agriculteur cherche à remplir trois grands objectifs qui sont, par ordre de priorité,

- répondre aux besoins de sa famille et, le cas échéant, à ceux du marché ;
- entretenir l'outil de production (maintenir la fertilité des terres, entretenir les bâtiments et les équipements) ;
- si possible, élargir l'outil de production (augmenter les surfaces cultivées, les troupeaux, le niveau d'équipement...).

Pour atteindre ces objectifs, l'agriculteur dispose de ressources qui sont malheureusement limitées. Ces ressources se répartissent en trois groupes : ses terres, sa force de travail et celle de sa famille, et son capital (l'argent dont il dispose, ses stocks, ses animaux, ses bâtiments et ses équipements).

L'agriculteur doit utiliser au mieux ces ressources (appelées **facteurs de production**) et les répartir judicieusement entre différentes activités. Il y a donc concurrence entre les différentes activités pour l'attribution des facteurs de production et il peut se faire que l'agriculteur ne fournisse pas à une ou plusieurs activités autant de facteurs de production qu'il le faudrait s'il voulait en respecter scrupuleusement les règles techniques. C'est tout simplement parce qu'il juge que les facteurs de production sont mieux employés dans une autre activité.

C'est ainsi qu'à Bafou, le semis du maïs (principale culture vivrière) est une période cruciale de l'activité agricole. Plus un maïs est semé tôt, (le plus tôt possible après le début des pluies, aux alentours du 15 mars), et plus il a de chances de donner un bon rendement.

Par ailleurs, le maïs cultivé en association avec le café est réputé moins productif que le maïs semé en dehors de la caféière (concurrence du café). Les agricultrices disposant de peu de force de travail par rapport aux surfaces à semer en maïs préféreront semer *d'abord* le maïs en dehors de la caféière et *après* le maïs associé au café. Ainsi, on peut observer à Bafou des dates de semis du maïs associé au café trop tardives par rapport à l'optimum agronomique. Ce fait est dû à la concurrence entre le maïs de la caféière et le maïs cultivé hors de la caféière pour l'attribution de la force de travail et bien évidemment les agricultrices privilégient la culture la plus productive.

Mais les relations entre les différentes activités d'une même exploitation ne se limitent pas à une concurrence pour l'attribution des facteurs de production. Il y a parfois aussi complémentarité !

C'est ainsi que dans les Landes (Sud-Ouest de la France), le système de culture traditionnel à base de maïs, établi sur des sols très pauvres, devait son existence à la présence sur les exploitations d'un élevage ovin extensif. De très vastes espaces de landes et de parcours étaient pâturés par les moutons (à raison de 10 ha par mouton) dont on utilisait les déjections pour fertiliser le maïs (à raison de 1 are par mouton). Cette concentration de fertilité de l'espace non cultivé vers l'espace cultivé était la principale fonction du troupeau ovin.

Les systèmes de culture cotonniers d'Afrique sahélienne, dans lesquels la préparation des sols se fait grâce à la traction animale, sont un autre exemple d'association entre agriculture et élevage au sein de l'exploitation.

3.2. Le système de culture est influencé par les relations entre les exploitations agricoles

Les relations d'ordre socio-économique entre individus ou exploitations d'une même communauté rurale peuvent avoir une influence sur la nature des systèmes de culture. C'est ainsi qu'à Bafou, l'organisation de la société veut que les terres, et notamment les terres non cultivées (ce qu'on appelle la **réserve foncière**), soient sous le contrôle du chef. Ce dernier a donc le pouvoir de les attribuer à qui lui semble bon (par exemple au plus offrant), même s'il s'agit de terres légalement réservées aux pâturages.

On assiste ainsi, au nord de Bafou, dans une zone de montagne en principe réservée aux pâturages et soumise au contrôle d'une commission préfectorale, à l'apparition d'un système de culture "minier". Profitant de leurs relations privilégiées avec le chef et certaines autorités administratives, quelques notables ont pu mettre en culture de vastes portions de la réserve foncière du nord de Bafou, en principe réservée à l'élevage. Ils y cultivent des produits maraîchers très lucratifs en exploitant la réserve de fertilité naturelle de ces sols volcaniques très riches. Aucune restitution de fertilité n'est apportée à cause de la précarité des conditions de culture, en principe illégales : on n'investit pas sur une terre en "tenure" précaire.

Nous sommes donc ici en présence d'un système de culture dont la reproductibilité n'est pas assurée et qui doit son existence à un type bien précis de relations sociales entre le chef, les notables et l'administration.

Lorsque les systèmes de culture reposent sur l'utilisation d'une ressource rare (cas

des zones rurales densément peuplées), alors, un ensemble de régulations sociales s'établissent, qui visent à répartir cette ressource de manière stable entre les membres de la communauté. Toute altération de ce système de régulation aura donc des conséquences directes sur le système de culture en cause.

C'est ainsi que le système de culture maraîcher que l'on trouve sur le piémont de Bafou repose sur l'irrigation en saison sèche. L'eau d'irrigation étant disponible en quantité limitée, un système de tour d'eau a été mis en place entre les quartiers. Chaque agriculteur est donc autorisé à irriguer ses champs maraîchers à son tour et pendant un temps strictement limité.

Toute infraction au tour d'eau a bien évidemment des conséquences néfastes (déficit hydrique) sur le système de culture de ceux qui en sont victimes et ne manque pas de provoquer d'âpres conflits.

3.3 Le système de culture est influencé par l'environnement économique

De nos jours, les systèmes de culture, même dans les pays pauvres sont de plus en plus orientés vers la vente. Au Cameroun, par exemple, et selon les régions, on estime que 25 à 40 % de la production vivrière est vendue.

Il est donc bien évident que les conditions dans lesquelles les récoltes peuvent être vendues (ce qu'on appelle les conditions du marché), et tout particulièrement les prix payés aux producteurs vont avoir une influence déterminante sur les décisions de production et donc sur la conduite des systèmes de culture.

Par exemple, au Gabon, on cultive de la pomme de terre bien que les conditions pédo-climatiques ne soient absolument pas favorables à cette plante (climat équatorial trop chaud et trop humide, forte pression de ravageurs et de parasites, etc.). Les rendements de cette culture sont donc faibles (de l'ordre de 8-10 t/ha), mais son prix très élevé sur les marchés urbains en font une spéculation rentable.

Ainsi, les contraintes et potentialités du marché influencent directement les systèmes de culture, que ce soit pour le choix des espèces ou des variétés cultivées ou pour les techniques de culture.

A Bafou, le rapport des prix au producteur entre le café et les produits vivriers ou maraîchers évolue de telle manière que la production caféière se trouve de plus en plus délaissée par les planteurs (le prix du café payé au planteur ayant baissé de 47 % en 1990).

Les prix ne sont pas les seuls paramètres du marché qui influencent les systèmes de culture. Par exemple, les exigences de la commercialisation pourront imposer le choix d'un cultivar résistant bien au transport (cas de la banane douce au Cameroun).

De même, on a vu sur l'exemple du Noyonnais que les agriculteurs appliquent des techniques culturales destinées à obtenir des betteraves contenant une teneur en sucre aussi élevée que possible (choix du type de sol, techniques de fertilisation, etc.). Ceci est dû aux exigences de l'industrie sucrière qui paye les betteraves qu'on lui fournit sur la base de leur teneur en sucre.

3.4. Le système de culture est influencé par la politique agricole

Les marchés agricoles ont la particularité d'être un lieu d'intervention privilégié pour l'État, surtout lorsqu'ils concernent des produits stratégiques.

L'État peut donner à certaines cultures ou à certaines pratiques culturelles un caractère obligatoire. Ainsi, au Rwanda, les systèmes de culture à base de café arabica sont l'objet d'une attention particulière de l'État. Ce dernier entend contrôler de près cette production qui constitue la plus importante source de devises pour le pays. Il est interdit d'associer des plantes vivrières au café (comme c'est le cas au Cameroun) et le paillage, source première de matières organiques, est obligatoire. Les pratiques culturelles y sont encadrées de très près par les agents de vulgarisation agricole.

Mais l'État peut intervenir moins directement dans la conduite des systèmes de culture. Par exemple, il peut choisir de subventionner certains intrants comme l'engrais afin d'en encourager l'utilisation. Cette subvention des engrais, en vigueur au Cameroun jusqu'à la fin de l'année 1991, alliée à la mise en place dans l'Ouest du pays d'un système de commercialisation de ces engrais par l'intermédiaire des coopératives agricoles explique au moins en partie le fait que cette région soit une des "championnes" de l'utilisation des engrais en Afrique.

L'État peut aussi subventionner le prix de certains produits agricoles eux-mêmes afin d'en soutenir la production. Par exemple, en Camargue (Sud de la France), le soutien par l'État des prix du riz a eu pour conséquence une régression des systèmes de culture basés sur la vigne au profit des systèmes de culture à base de riz.

Inversement, l'État peut obliger les agriculteurs à limiter certaines de leurs productions pour des raisons de saturation des marchés (cas des quotas sucriers déjà évoqués plus haut, dans l'exemple du Noyonnais).

4. CRITÈRES D'ÉVALUATION DES SYSTÈMES DE CULTURE

Un système de culture se juge à ses résultats (ou ses performances) dont l'appréciation dépend largement de la position de celui qui porte un jugement (producteur, agronome, agent de développement rural...) et de ses objectifs réels.

Par exemple, l'association cultures vivrières/café arabica est un mauvais système du point de vue de l'UCCAO (organisme officiel de collecte et de vente de l'arabica dans l'Ouest-Cameroun), point de vue tout à fait justifié vu la faiblesse des rendements du café dû à la concurrence des espèces vivrières. Mais pour le ménage agricole moyen de l'Ouest-Cameroun, c'est un système qui concilie sécurité alimentaire, rentrée d'argent à une période cruciale (rentrée scolaire), entretien de la caféière à moindre frais, possibilité d'obtention des engrais et de mise en gage pour un emprunt éventuel.

Plusieurs points de vue sont donc possibles (et ils peuvent d'ailleurs donner lieu à des typologies différentes des systèmes de culture) :

- productivité physique ou monétaire : du sol, du travail, du capital, des intrants (systèmes de culture intensifs ou extensifs) ;
- productivité alimentaire ;
- maintien de la fertilité : systèmes de culture viables ou miniers ;
- sécurité alimentaire ou financière : systèmes de culture à haut ou à faible risque ;
- prestige social : comme par exemple le désherbage “esthétique” où l’on supprime jusqu’à la moindre adventice, travail tout à fait superflu et injustifié du point de vue agronomique mais qui permet d’acquérir la considération du village ;
- possibilité de prélèvement par le groupe social dominant : cas fréquent des agricultures “capturées” de certains pays du Sud, où le système de culture est imposé au paysan, certains actes techniques étant parfois pris en charge par l’État (traitements phytosanitaires par exemple).

4.1. Productivité physique

• **Productivité du sol (quantité récoltée par unité de surface).** Ce ratio, appelé communément “rendement”, est souvent pris abusivement comme critère principal de jugement d’un système de culture (car il est relativement facile à mesurer), surtout dans les situation agronomiques où l’on privilégie une logique productiviste.

Ce critère est pertinent en situation de terre rare, lorsque le foncier est le facteur limitant. Il donne une bonne idée de la fertilité actuelle du sol, et permet de comparer entre elles les potentialités de divers milieux.

– Pour les **cultures associées**, le rendement est remplacé par le CRE (coefficient de rendement équivalent) ou le LER (*land equivalent ratio*) des anglophones. Le CRE est la somme des rendements relatifs de chaque composante de l’association.

Notons : R_a = le rendement observé de la culture A dans l’association
 R'_a = le rendement de cette culture pure dans les mêmes conditions (sol, climat, contraintes phytosanitaires)
 idem pour les cultures B, C, D, etc.

Le CRE est défini ainsi :

$$\text{CRE} = \frac{R_a}{R'_a} + \frac{R_b}{R'_b} + \frac{R_c}{R'_c} + \frac{R_d}{R'_d} + \text{etc.}$$

Le CRE mesure l’efficacité de l’association culturale. L’exemple suivant, pris en zone équatoriale, d’une association maïs/haricot/macabo/plantain permet de fixer les idées :

	Rendements en association	Rendements en culture pure
maïs	1 000 kg/ha	2 500 kg/ha
haricot	400 kg/ha	800 kg/ha
macabo	2 500 kg/ha	10 000 kg/ha
plantain	3 000 kg/ha	5 000 kg/ha
d’où	$\text{CRE} = \frac{1\,000}{2\,500} + \frac{400}{800} + \frac{2\,500}{10\,000} + \frac{3\,000}{5\,000} = 1,75 \text{ ou } 175 \%$	

Ici, le CRE supérieur à 1 signifie que l’association a une meilleure productivité qu’une simple juxtaposition de cultures pures (c’est souvent le cas en zone inter-

tropicale). Concrètement, il faudrait 1,75 hectares de cultures pures juxtaposées pour obtenir la même production que sur 1 hectare de culture associée.

- Pour les **cultures arbustives**, le rendement est souvent exprimé en poids de récolte par arbre (rendement par pied).
- Enfin, pour les **cultures annuelles**, il est bon de tenir compte de la durée d'occupation du sol et du nombre de cycles de cultures possibles en un an. Par exemple, le rendement d'une patate douce récoltée en 6 mois ne peut être comparé à celui d'un manioc qui occupera le sol pendant 18 mois.

Le rendement cumulé sur l'ensemble d'une rotation permet de comparer des rotations entre elles. Par exemple, en zone sahélienne, toutes choses égales par ailleurs, la rotation igname/maïs/arachide/sorgho/jachère est généralement meilleure que la rotation arachide/maïs/sorgho/igname/jachère car elle produit globalement plus de récoltes par unité de surface (l'igname est une meilleure tête de rotation que l'arachide, le maïs est un mauvais précédent pour le sorgho, etc.).

• **Productivité du travail (rendement du travail)**. C'est la quantité récoltée par unité de temps de travail (heure, journée, UTH, actif agricole, etc.). Ce critère est privilégié dans les systèmes extensifs (agriculture itinérante sur brûlis par exemple), qui sont en général plus performants de ce point de vue que les systèmes intensifs.

Par exemple, le système des rizières de marigot de la zone forestière équatoriale fournit 500 à 700 kg de riz par hectare, mais pour 25 à 30 journées de travail seulement, soit 17 à 28 kg de riz par journée de travail ; alors que les rizicultures de l'Asie des moussons ne donnent que 2 à 5 kg par journée de travail...

En Afrique, il est fréquent que les agriculteurs s'adaptent à la rareté du facteur travail en donnant la priorité à la productivité du travail : l'augmentation de production se fait par l'accroissement des surfaces cultivées et non par l'augmentation du rendement. *Les systèmes de culture africains sont donc consommateurs d'espace.*

• **Productivité des intrants (quantité de récolte par unité d'intrant)**. On exprime parfois la productivité d'un système de culture en quantité de récolte par rapport à l'intrant le plus rare utilisé :

- **rendement de la semence** = quantité récoltée par rapport à la quantité semée.
- **rendement des engrais** = quantité récoltée par quantité d'engrais épandue.

Dans les systèmes intensifs de cultures irriguées, il est courant d'exprimer la **productivité de l'eau** consommée.

• **Productivité énergétique (quantité d'énergie produite par unité consommée)**. Un autre critère d'évaluation consiste à calculer la productivité énergétique comme par exemple le nombre de calories produites par rapport aux calories consommées sous forme de travail, de carburant et de consommation intermédiaire (engrais, matériel...). Cette manière de voir a montré que les systèmes de culture dits "intensifs" des pays du Nord sont extrêmement voraces en énergie (rendement de 0,08 contre 5 à 10 pour les agricultures des pays du Sud).

4.2. Productivité monétaire

On peut calculer le **produit monétaire brut** ou la **marge brute** par unité de sur-

face, de travail, d'intrants ou de capital, ce qui permet de comparer entre eux des systèmes de cultures fort différents, pourvu que la commercialisation des récoltes soit possible. Ce calcul peut se faire même si une partie de la récolte est autoconsommée en utilisant les prix du marché local.

La **valorisation de la journée de travail** est toujours un critère intéressant à calculer. Par exemple, les rizières de marigot assurent un revenu de 1 700 à 2 800 F CFA par jour de travail alors que, dans la même région, la cacaoculture intensive rapporte au mieux 1 000 F CFA.

4.3. Productivité alimentaire

C'est la quantité de calories et de protéines alimentaires obtenues par unité de surface ou de temps de travail. On calcule ainsi le nombre de rations alimentaires, c'est-à-dire le nombre de personnes que l'on peut nourrir par unité de surface ou de travail.

Par exemple, les systèmes de culture de Bafou permettent en moyenne de nourrir 10 adultes par hectare et par an, ce qui est un niveau remarquable en agriculture manuelle.

Ce critère est tout à fait indiqué pour comparer entre eux des systèmes de culture vivriers. Lorsqu'on convertit des quantités de récoltes mesurées au champ en quantité d'aliments consommables, il ne faut pas oublier de calculer l'**indice de récolte** qui est la proportion de ce qui est consommable dans la totalité de la récolte.

Par exemple, dans une récolte de maïs en épis, il faut déduire le poids des spathes et des rafles pour avoir la récolte nette en grains (500 kg maïs/épi donnent 300 kg maïs/grain : l'indice de récolte est de 60 % environ).

4.4. Maintien de la fertilité

C'est peut-être le critère essentiel de différenciation des systèmes de culture, bien qu'il ne soit pas facile à estimer. Il indique la reproductibilité du système et donc son maintien à long terme. De ce point de vue, on oppose :

- les "**systèmes miniers**" où l'on épuise en quelques années un stock de fertilité qu'il aura fallu des siècles à constituer, sans se préoccuper de l'avenir ;
- les "**systèmes viables**" où l'on se soucie de transmettre un patrimoine de valeurs accrues à la génération suivante.

Le statut foncier et le mode de tenure ont une influence certaine sur cet aspect particulier des systèmes de culture.

• Exemples de systèmes miniers :

- l'essartage itinérant du bassin amazonien ;
- la monoculture céréalière du "Dust bowl" de l'Ouest des États-Unis ;
- le maraîchage d'altitude du Nord de la chefferie Bafou ;
- la céréaliculture irriguée par centre pivot en zone aride méditerranéenne.

• Exemples de systèmes viables :

- l'agriculture des Mafas dans les monts Mandara de l'Extrême-Nord du Cameroun ;
- les champs de case africains ;
- le système de polyculture-élevage du bassin Aquitain en France ;

– le système céréales/légumineuses fourragères auto-régénératrices en zone méditerranéenne de l’Australie du Sud-Ouest.

4.5. La sécurité alimentaire

La notion de risque en agriculture est malaisée à appréhender. Dans les régions à haut risque climatique (zones soudano-sahéliennes) les systèmes de culture sont conçus non pour optimiser la productivité physique et monétaire mais pour *limiter les risques de mauvaises récoltes*. On privilégie donc les espèces et variétés rustiques et des techniques particulières dont la logique n’est pas toujours facile à saisir.

Un exemple typique est l’emblavement de surfaces dont l’étendue dépasse manifestement les capacités de sarclage de l’exploitation. Mais ces champs sont répartis dans des terroirs différents ce qui a pour conséquence, en année normale, l’abandon aux mauvaises herbes des champs les plus éloignés. En année difficile, on peut espérer que l’un de ces champs éloignés donnera quelque chose et on y concentre l’effort du sarclage. L’extensif est ici consciemment une stratégie anti-risque.

L’association de cultures vivrières dans un même champ est aussi une façon de limiter le risque de “mauvaise année”. A l’autre extrême, la monoculture est, en principe, un optimum économique mais à hauts risques (pression parasitaire, reconstitution du stock humique, maintien du niveau des éléments minéraux du sol) qui demande une haute technicité pour pouvoir tout maîtriser.

5. DÉMARCHE GÉNÉRALE D’ANALYSE DES SYSTÈMES DE CULTURE

5.1. Constitution d’un référentiel régional

L’analyse des systèmes de culture demande d’abord de disposer de **références régionales** sur les rendements et les itinéraires techniques (successions culturales, densités de peuplement, ordre et dates des façons culturales, niveaux de fertilisation, etc.). Ces références servent de points de comparaison, afin de pouvoir situer les exploitations agricoles étudiées par rapport aux “normes” locales.

Par exemple, une récolte moyenne de 300 grammes de café marchand par pied d’arabica, qui est faible eu égard aux normes d’Amérique Centrale ou du Kenya, est excellente dans les Hautes-Terres de l’Ouest-Cameroun où le caféier est toujours conduit en association avec des cultures vivrières. (La possession d’un tel référentiel constitue d’ailleurs une bonne partie de l’expérience professionnelle d’un agronome...)

Dans les pays du Nord, la littérature technique (par exemple les publications des instituts techniques et des services agricoles régionaux) suffira généralement à la constitution de ce référentiel, qui peut d’ailleurs exister tout prêt sous forme de mémentos, de fiches techniques ou de support informatique à l’usage des conseillers agricoles et des producteurs.

Dans les pays en développement, l’insuffisance des données statistiques imposera presque toujours de procéder à des enquêtes régionales plus ou moins approfondies suivant les moyens et le temps disponible (on n’oubliera pas de distinguer les pra-

tiques réelles des agriculteurs et les normes optimales obtenues auprès des stations de recherche et fermes-modèles, qui sont toujours bien différentes).

5.2. Choix d'un échantillon d'exploitations

Un préalable nécessaire à l'étude des systèmes de culture est de constituer un échantillon représentatif des différents types d'exploitations agricoles de la région. Cet échantillon doit tenir compte des conditions du milieu naturel, du milieu socio-économique, de même que de quelques critères structurels de ces exploitations (âge du chef de famille, activités extra-agricoles, nombres de personnes à charge, niveau d'équipement...).

A ce stade, on ne cherche pas à traduire quantitativement la structure de la population, comme le ferait une enquête socio-économique, mais à distinguer les groupes représentant les différents comportements, les différentes stratégies des exploitations. Par exemple, les classes les moins nombreuses (toutes petites ou très grosses exploitations) sont souvent les plus sujettes à innover dans les systèmes de culture.

Les catégories ainsi obtenues peuvent être assimilées à des "**domaines de recommandation**", ensembles homogènes d'exploitations agricoles ayant des contraintes et des problèmes techniques analogues, et dont on peut supposer qu'elles seront justifiables des mêmes actions de développement.

5.3. Description des systèmes de production et des systèmes de culture

L'outil de travail principal est ici le questionnaire détaillé, semi-ouvert, s'adressant aux chefs d'exploitations agricoles et aux autres membres des exploitations agricoles de l'échantillon choisi. Le questionnaire vise à réunir quelques éléments du système de production mais surtout à décrire de façon détaillée les systèmes de culture présents :

- l'appareil de production (effectif familial, force de travail, foncier, cheptel, équipement), en prenant en compte l'aspect dynamique, les variations et l'évolution de l'appareil de production ;
- les systèmes d'élevage, et surtout leurs relations avec les systèmes de culture à travers le système fourrager ;
- le système de productions végétales, c'est-à-dire l'ensemble des systèmes de culture et de leurs interrelations.

Cette description doit comprendre au minimum les éléments suivants :

- l'**état parcellaire** : plan et tableau des parcelles culturales de l'exploitation, assorti de renseignements techniques (type de succession ou d'association, type et niveaux de fertilisation, autres techniques culturales appliquées, rendements...) ;
- les bilans d'utilisation des produits par l'exploitation (bilan vivrier, bilan fourrager) ;
- les fonctions des différents systèmes de culture, que l'on s'efforcera de mettre en évidence (vente, autosubsistance, production de fourrage, fonctions sociales...) ;
- l'inventaire sommaire des **calendriers culturaux** et **itinéraires techniques**.

5.4. Analyse des systèmes de culture

Le but de cette phase est de comprendre la logique de fonctionnement, les pratiques et les objectifs des exploitants.

L'outil de base est le plan et l'état parcellaire, qui, approfondi, permet :

- d'*identifier* les différentes successions ou associations culturales de l'exploitation ;
- d'*analyser* l'évolution de l'assolement et les choix stratégiques des exploitants, en liaison avec l'évolution de l'ensemble de l'exploitation ;
- d'*évaluer* les rendements et leur évolution sur plusieurs années.

L'analyse des itinéraires techniques est une phase essentielle : évaluation du niveau de technicité, du degré d'utilisation des intrants, possibilité de détecter contraintes et problèmes techniques.

Il s'agit d'une analyse comparée des pratiques : étude des variations dans l'espace et le temps, et entre exploitations, qui permet de comprendre la logique des décisions techniques. Les outils classiques de cette analyse sont :

- *le suivi et l'observation de parcelles* (qui se traduit concrètement par une "fiche parcellaire" individuelle) ;
- *les enquêtes agronomiques* à l'échelle de l'exploitation et de la parcelle culturale (à ce stade, des enquêtes complémentaires **thématiques** sont souvent nécessaires ; cette phase permettra d'ailleurs d'obtenir des normes chiffrées et d'affiner le référentiel régional).

Un objectif important est de *mettre en évidence les raisons de ces variations des pratiques*, en identifiant contraintes et possibilités, en considérant aussi le déterminisme interne de l'exploitation et son environnement social et économique. D'où l'importance du choix de l'échelle de l'unité d'étude (village ou quartier) : des règles collectives de fonctionnement et l'interdépendance entre exploitations peuvent expliquer bien des aspects des systèmes de culture.

On cherchera à établir des relations entre caractéristiques structurelles et fonctionnelles des exploitations, et à préciser les relations entre systèmes de gestion, systèmes d'élevage et systèmes de culture.

5.5. Jugement des systèmes de culture

Il sera souvent nécessaire de faire une sélection de thèmes d'étude en fonction de l'importance des problèmes (exemple : fertilisation minérale, gestion de la matière organique, problèmes phytosanitaires, contraintes de main-d'œuvre...).

• **Le diagnostic cultural** a pour but de détecter et de hiérarchiser les facteurs limitant les performances :

- *choix de situations culturales* au champ de façon à permettre des comparaisons (couples ne différant que par un ou quelques facteurs peu nombreux). Chaque situation culturale comportera une ou plusieurs stations d'observation, de quelques m² à quelques dizaines de m² ;
- *identification précise des opérations culturales* tout au long du cycle cultural (suivi de parcelles, fiche parcellaire), par observations et non plus par déclarations. Il faut au minimum une série d'observations après installation de la culture, une autre avant la récolte ;
- *schéma d'élaboration du rendement*, la constitution d'un modèle théorique d'élaboration du rendement de la culture, à l'échelle de la situation culturale, est un outil précieux d'analyse, qui repose sur trois principes :
 - = le rendement est le produit de plusieurs composantes,

- = chaque composante est sous la dépendance de facteurs et de conditions de milieu qui lui sont spécifiques, et du niveau des composantes élaborées dans la phase précédente,
- = les facteurs et les conditions du milieu sont tout ou partie déterminés par les techniques ;
- *identifier les conditions de milieu et facteurs techniques* liés à ces composantes et expliquant les irrégularités et baisses de rendement.

Cette phase conduit à un jugement du niveau des composantes par rapport aux références optimales pour la région.

- Formulation d'**hypothèses explicatives** et investigations sur la validité de ces hypothèses :
 - soit *par observations directes* (le **profil cultural** est ici un outil indispensable) ;
 - soit *par l'expérimentation en milieu paysan* (ou expérimentation en milieu non contrôlé mais qui constitue un complément indispensable de l'expérimentation en station), moyen privilégié permettant d'associer les producteurs à la recherche ;
 - soit *par analyses diverses*
 - = physiques : tests de stabilité structurale, porosité, compacité, pénétrométrie,
 - = chimiques : matière organique, éléments minéraux assimilables,
 - = contrôle de la nutrition minérale : analyses foliaires, vases de végétation,
 - = bilan hydrique, bilans minéraux ou organique à l'échelle de la parcelle (méthodes lourdes).
- Identification des techniques à améliorer et formulation de propositions concrètes et réalistes (tenant compte des possibilités, des stratégies et objectifs des exploitants).

Un système de culture n'est pas un système isolé : on devra toujours se soucier des répercussions possibles des innovations sur le système d'élevage et le système de production en général.

En règle générale, les innovations qui modifient peu le système de production et n'entraînent pas de coût supplémentaire excessif (ni numéraire, ni en travail) sont généralement facilement acceptées.

- *Présentation aux producteurs et encadreurs, débat.*

- *Diffusion* : par champs d'essai-démonstration, séances de formation. Création de groupes de producteurs du type GVA (groupement de vulgarisation agricole) ou CETA (centre d'études techniques agricoles).

A une telle démarche, il est toujours profitable de *s'assurer la participation des producteurs*. Il ne faut pas perdre de vue qu'en définitive, l'étude des systèmes de culture vise à répondre aux problèmes qui se posent aux agriculteurs – et non à ceux qui intéressent les chercheurs... Les restitutions aux agriculteurs, la négociation avec eux de chaque étape, la participation des producteurs aux observations, aux enquêtes, aux expérimentations – et pas seulement à leur réalisation, mais aussi, dans la mesure du possible, à leur conception – évite souvent des dérapages vers une "recherche pour la recherche", qui produira certes force publications et ouvrages, mais s'éloigne par trop des préoccupations des agriculteurs.

6. CONCLUSION

Le concept de système de culture est un outil qui permet de mieux comprendre le fonctionnement d'une culture à l'échelle de la parcelle et ainsi d'y intégrer certains facteurs déterminants de la production qui n'apparaissent pas à l'échelle de la plante. Ce concept est donc utilisé à deux niveaux :

- pour analyser des situations agricoles et émettre des diagnostics à l'échelle de la parcelle,
- pour construire de nouveaux programmes de culture répondant à des objectifs précis.

De nombreux facteurs non strictement agronomiques entrent en jeu et peuvent influencer la conduite des systèmes de culture, entraînant parfois un décalage entre l'optimum technique et ce que l'on peut observer dans la réalité.

Il faut bien se rappeler que cet état de choses n'est pas dû à l'"ignorance" des agriculteurs mais bien plus à un certain nombre de contraintes que nous avons cherché à identifier dans ce chapitre : contraintes au niveau de l'exploitation agricole prise dans son ensemble, au niveau du village ou de l'environnement économique global.

L'important est de bien repérer ces contraintes pour bien comprendre la rationalité des agriculteurs (car ceux-ci ont toujours de bonnes raisons de faire ce qu'ils font) et pour essayer de proposer des actions propres à améliorer leur situation.

Autrement dit, il existe de nombreuses manières d'évaluer un système de culture et il importe de bien choisir la (ou les) manière(s) qui convient(vent) le mieux au cas étudié. Les systèmes de culture ne sont qu'un niveau de l'échelle d'organisation d'une agriculture et il est souvent nécessaire de se pencher sur les autres niveaux (voir la figure 20.6). Le concept de système de culture est un outil qui permet de mieux comprendre le fonctionnement d'une culture à l'échelle de la parcelle, d'analyser des situations agricoles et d'émettre des diagnostics pour guider l'action. Il existe plusieurs critères pour évaluer l'efficacité des systèmes de culture, depuis la productivité physique des facteurs de production au maintien de la fertilité du milieu et de la sécurité alimentaire. L'analyse des systèmes de culture par les agronomes permet de proposer des améliorations réalistes des systèmes de production et d'éviter des erreurs coûteuses en matière de développement rural et de préservation de l'environnement.

BIBLIOGRAPHIE

- Bedu L., Martin C., Knepler M., Tallec M., Urbino A. (1987), *Appui pédagogique à l'analyse du milieu rural dans une perspective de développement*, coll. "Documents systèmes agraires" n°8, DSA/CIRAD-CNEARC, Montpellier, 191 p.
- Bergeret P., Ducret G., Grangeret I., Roux M.N., Schafer J.L. (1988), *Le système agraire de Bafou, chefferie du pays Bamiléké*, rapport de recherche, Projet Bafou/CUDS, Dschang, Cameroun, 82 p.
- Combe L., Picard D. (eds.) (1990), *Les systèmes de culture*, coll. "Un point sur...", INRA, Paris.
- Ducret G., Grangeret I. (1986), *Quelques aspects des systèmes de culture en pays Bamiléké*, rapport de recherche, Projet Bafou/CUDS, Dschang, Cameroun, 39 p.
- IRAT/DSA (1982), *La gazette des systèmes*, Montpellier.

- Jouve P. (1982), *Interêts et exigences méthodologiques d'une approche systémique de la production agricole*, communication aux "Journées sur la Recherche-Développement en milieu rural" à Montpellier les 8, 9, 10 novembre 1982, DSA/CIRAD, Montpellier, 13 p.
- Jouve P. (1986), "Quelques principes de construction de typologies d'exploitations agricoles suivant différentes situations agraires", communication au colloque "Diversification des modèles de développement rural", 17-18 avril 1986, MRT, Paris, *Les Cahiers de la Recherche-Développement*, 11, 48-56.
- Jouve P. (1993a), *Adaptation des systèmes de production à l'aridité au Maroc et au Sahel*, vol. I : *Synthèse des travaux*, thèse de Doctorat, Université Paul-Valéry, Montpellier III, 188 p.
- Jouve P. (1993b), "Usages et fonctions de la jachère dans les systèmes de production d'Afrique tropicale et du Maghreb", *Cahiers Agricultures*, 2 : 308-317.
- Kleitz G. (1988), *Les systèmes de culture en pays Bamiléké (Ouest-Cameroun), exemple de la chefferie Bafou*, mémoire de fin d'études, CNEARC/ENSAA/CIRAD/Projet Bafou/CUDS, Montpellier, 69 p.
- Larousse (1984), *Dictionnaire de l'agriculture*.
- Lizet B., de Ravignan F. (1987), *Comprendre un paysage/Guide pratique de recherche*, INRA, Paris.
- Pillot D. (1987), *Recherche/Développement et Farming system research/Concepts, approches et méthodes*, coll. "Travaux de recherche/développement", Réseau R/D.
- Sebillotte M. (1974), "Agronomie et agriculture. Essai d'analyse des tâches de l'agronome", *Cahiers ORSTOM, série Biologie*, 24, 3-25.
- Sebillotte M. (1976), Jachère, système de culture, système de production, méthodologies d'étude", Journées d'étude "Agronomie-Sciences humaines", 5-6 juillet 1976, INA, Paris
- Sebillotte M. (1978), "Itinéraires techniques et évolution de la pensée agronomique", *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 11 : 906-913.
- Sebillotte M. (1980), "Rôles de la prairie dans la succession culturale", *Fourrages*, 83 : 79-124.
- Sebillotte M. (1985), "La jachère, éléments pour une théorie", in *A travers champs, agronomes et géographes*, Montpellier, ORSTOM, coll. "Colloques et séminaires", 175-229.
- Sebillotte M. (éd.) (1989), *Fertilité et systèmes de production*, coll. "Ecologie et aménagement rural", INRA, Paris.
- Sebillotte M. (1990a), in *Modélisation systémique et système agraire*, Brossier, Vissac Lemoigne (eds.), INRA.
- Sebillotte M. (1990b), "Systèmes de culture. Un concept opératoire pour les agronomes", in *Les Systèmes de culture*, Combe L. et Picard D. (eds.), INRA, Paris, 165-196.
- Weber J. (1978), *Logiques paysannes et rationalité technique : illustrations camerounaise*, Actes du colloque de Ouagadougou "Maîtrise de l'espace agraire et Développement en Afrique".

**PARTIE V : TENDANCES ACTUELLES
ET PERSPECTIVES DE L'AGRICULTURE**

Chapitre 21

**AGRICULTURES
ET ENVIRONNEMENTS***

Jean Semal

Faculté des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique

* Chapitre rédigé sur base de divers éditoriaux publiés par l'auteur dans les *Cahiers Agricultures* (1991 et 1992).

Sommaire

1. Introduction

2. Agriculture et environnement des pays en développement

- 2.1. Conservation des ressources génétiques
- 2.2. La protection intégrée appropriée

3. Agriculture et environnement des pays industrialisés

- 3.1. Les contaminations par les intrants
- 3.2. Les nitrates et autres minéraux

4. Une philosophie “binomiale” agricultures-environnements

- 4.1. Situation actuelle
- 4.2. Perspectives

Bibliographie

AGRICULTURES ET ENVIRONNEMENTS

1. INTRODUCTION

Nous traversons en cette dernière décennie du xx^e siècle une époque transitoire, riche en bouleversements, où agricultures et environnements vont devoir affirmer leurs liens d'interdépendance en prenant en compte l'extrême complexité et la grande diversité des paramètres qui les régissent.

Le rapport Brundtland, présenté à la Conférence sur l'environnement tenue à Rio en 1992, distingue trois types principaux d'agriculture : **l'agriculture industrielle**, faite essentiellement de monocultures, **l'agriculture de la révolution verte** dans les plaines irriguées, surtout en Asie, et enfin **les agricultures complexes** de la plupart des régions du tiers-monde.

Dans les deux premiers cas de figure, l'accroissement de la production a reposé essentiellement sur la spécialisation, la standardisation, la simplification des procédés, le contrôle de l'eau, la restructuration foncière et l'accroissement de la dimension des exploitations, avec des séquelles sociales importantes. Ensemble, ces lignes directrices ont permis de contrôler l'environnement de manière à ce qu'il rencontre les exigences des variétés (plantes) et des races (animaux) les plus performantes, grâce aux apports d'engrais et d'eau, à la mécanisation des façons culturales et à la modernisation des techniques d'élevage.

Pour la troisième catégorie, où se situent les agricultures pluviales aléatoires, l'environnement est à ce point variable et imprédictible que ce sont les géotypes diversifiés ou même en mélange qui doivent se plier aux réalités du sol, du climat et d'une microéconomie incapable de supporter des charges importantes d'intrants ou d'engins mécaniques. L'existence d'un large secteur d'agricultures de subsistance accentue encore la nécessité d'une suffisante diversité génétique des plantes cultivées et des animaux d'élevage, car les variétés et races intrinsèquement les plus productives sont généralement trop exigeantes et manquent de rusticité. La diversité de ces situations complexes requiert, dès lors, que les producteurs adaptent les techniques à leurs circonstances locales, plutôt que d'appliquer des recettes toutes faites élaborées dans d'autres environnements socio-écologiques.

Le développement durable, au sens du rapport Brundtland, comporte :

- l'exploitation des ressources renouvelables dans les limites permettant leur régénération ;
- l'exploitation des ressources non renouvelables d'une manière rationnelle et leur remplacement dans la mesure du possible par des ressources renouvelables ;
- la sauvegarde de la diversité des communautés biologiques, culturelles et sociales.

Dans ce contexte, à côté du rendement et du revenu ponctuels, la pérennité du potentiel de production devient la composante essentielle d'une agriculture intégrée, capable de transmettre ses potentialités aux générations futures via la gestion responsable de l'environnement.

2. AGRICULTURE ET ENVIRONNEMENT DES PAYS EN DÉVELOPPEMENT

La structuration de l'espace est très liée aux comportements humains, aux flux de matière, d'énergie, de finances et à leur diversité spatiale et temporelle. Les paysages sont à cet égard des révélateurs de leurs composantes écologiques, sociales et culturelles, et la banalisation des faunes et des flores, tant naturelles que domestiquées, résulte d'une simplification, parfois outrancière, des biotopes et des pratiques agricoles. Les méthodes d'aménagement devront prendre en compte ces situations et organiser leur évolution future en vue de freiner les processus de dégradation et d'optimiser l'utilisation du milieu physique et biologique.

L'objectif majeur sera de préciser les besoins actuels sans mettre en péril ceux des générations à venir. Au delà de l'auto-suffisance alimentaire et de l'ouverture aux flux commerciaux, il faudra adapter les options retenues aux échelles de temps, avec la participation active des agents de la production, essentiellement les sociétés paysannes. Un objectif qui paraît pouvoir être atteint consisterait à doubler la production agricole des pays en développement en améliorant les bases technologiques des processus ainsi que la productivité du travail.

2.1. Conservation des ressources génétiques

La régression des zones d'environnement naturel diversifié, le développement des monocultures de plantes sélectionnées, la régression des forêts tropicales, l'exploitation excessive de la faune en voie de raréfaction et l'extension des déserts menacent les ressources génétiques végétales et animales.

Pour prévenir cette "érosion" génétique et maintenir pour le futur la diversité des gènes existants, deux stratégies majeures sont mises sur pied : d'une part la conservation des germplasmés *ex situ*, dans des collections diverses de semences ou d'organes en culture ou en cryoconservation à basse température, et d'autre part des réserves *in situ* dans des zones géographiques de grande diversité génétique.

2.2. La protection intégrée appropriée

Dans beaucoup de pays en développement, le nécessaire accroissement de la production passe par la protection des cultures, en intensifiant l'usage des pesticides (ce qui est souvent limité pour des raisons économiques), ou en maximisant l'emploi des systèmes naturels de régulation des populations d'agents pathogènes et de ravageurs. Parmi les problèmes liés à la protection intégrée, on relèvera la complexité de sa mise en œuvre et la nécessité de l'approprier aux conditions locales, ce qui requiert un rôle accru du paysan.

Il est donc crucial à cet égard de connaître et de comprendre les conditions de l'environnement socio-économique et culturel des systèmes de production, en développant une technologie de terrain basée sur l'analyse systémique et la participation active des opérateurs agricoles.

3. AGRICULTURE ET ENVIRONNEMENT DES PAYS INDUSTRIALISÉS

3.1. Les contaminations par les intrants

Les pays industrialisés sont soumis de longue date à des pressions réduisant les espaces naturels par l'urbanisation, l'industrialisation, les voies de communication, ainsi que par la récession de l'agriculture qui encourage les boisements et la fermeture de l'espace rural.

La gestion de ces différentes composantes requiert la prise en compte des paysages, des patrimoines naturels et culturels, de la gestion de l'eau, des activités de loisir et de tourisme, dans la mise au point des schémas directeurs planifiant la gestion de l'espace, laquelle se fonde notamment sur la **géomatique** (cartographie assistée par ordinateur) utilisant des logiciels SIG (système d'information géographique). On prendra en compte les caractères physiques et chimiques des sols, la dynamique de leur fertilité et de leur sensibilité à l'érosion, les relations entre l'eau et l'espace, les inventaires des ressources forestières ou des pâturages, la désertification, etc.

L'interaction agriculture et environnement s'exprime notamment par des pertes en intrants (engrais, pesticides, hormones) conduisant à la contamination de l'atmosphère, de l'eau, du sol et parfois même des produits. L'intensification de l'agriculture a également abouti, au cours des dernières décennies, à un appauvrissement des paysages résultant notamment des remembrements, de la rectification des cours d'eau, de la suppression des haies et clôtures, et de la concentration des élevages hors sol.

Pour réduire au maximum les pertes d'intrants et donc diminuer d'autant les coûts grevant la production, il convient de travailler par bilans afin de dégager les conditions d'une production maximale utilisant le minimum d'intrants susceptibles de nuire à l'environnement et à la qualité des produits. La politique de rendement maximal (favorisée par des prix garantis) fait place progressivement à une stratégie de bénéfice maximal, mieux adaptée au contexte des quotas de production, du gel des terres et de la concurrence des marchés.

3.2. Les nitrates et autres minéraux

Des sels minéraux en excès (spécialement les nitrates et les phosphates) peuvent se retrouver dans le sol ou dans les eaux. Il faut distinguer à cet égard les eaux de surface et les eaux souterraines. Pour les eaux de surface (rivières, fleuves, lacs, zones côtières, mers), l'enrichissement en phosphate et en nitrates aboutit souvent à une eutrophisation, avec un accroissement parfois considérable du plancton et des algues qui a pour résultat une baisse de la teneur en oxygène. Par ailleurs, les eaux de surface peuvent être utilisées comme source d'eau potable ; dans ces conditions, leur contamination par des sels minéraux en excès peut compliquer leur utilisation pour la consommation humaine.

Les eaux souterraines peuvent également être contaminées par les percolations provenant de la surface avec des pollutions par les nitrates (normes européennes correspondant à un maximum de 50 mg/litre avec un niveau guide de 25 mg/litre) et les herbicides.

4. UNE PHILOSOPHIE "BINOMIALE" AGRICULTURES-ENVIRONNEMENTS

4.1. Situation actuelle

Le caractère pluriel des termes du "binôme" agricultures-environnements n'est pas sans signification : il souligne la nécessité d'une prise en compte de la grande diversité des situations concrètes dans l'élaboration de toute politique en la matière. S'agit-il de marier l'eau et le feu ou au contraire de favoriser la coexistence active de deux des composantes essentielles des biosociétés ?

Depuis un quart de siècle, nous sommes entrés sans le savoir dans l'ère de la **biotique**, un concept englobant tant les interactions des êtres vivants entre eux, que celles des objets biologiques avec leur environnement physique et chimique, concept qui aujourd'hui encore se cherche un nom et un statut officiels. A cet égard, deux principes devraient guider tant les praticiens que les décideurs : d'une part, la relation *génotype-phénotype* chez les plantes cultivées et les animaux d'élevage et d'autre part le *rapport entre la biosphère et l'anthroposphère*.

Le rôle de la génétique dans les productions animales et végétales est certes fondamental mais il n'est pas exclusif. Les apports de l'environnement dans les processus de développement et de reproduction des organismes, ainsi que dans la valorisation des produits sont tout aussi essentiels. Car ce qui importe, c'est l'expression du génome en fonction des contraintes du milieu dans lequel il est placé. Toute amélioration de nature génétique devra donc être évaluée en la replaçant dans un cadre écologique et socio-économique déterminé.

Il faut tout d'abord considérer l'état sanitaire des organismes faisant l'objet d'une culture ou d'un élevage. Des semences de plantes à multiplication végétative atteintes de viroses ont des rendements très réduits par rapport aux plantes saines de la même variété. Dès lors, guérir les clones de leurs virus permet souvent de doubler le rendement tout en accroissant la qualité commercialisable de la récolte. Et ceci, à coût réduit, pour autant qu'un système adéquat de multiplication des plants sains soit ensuite utilisé (voir chapitre 22). Le problème étant réglé sur le plan sanitaire, l'organisme sera ensuite confronté avec un environnement plus ou moins bien approprié à ses exigences physiologiques, variables par ailleurs selon les phases du développement et de la reproduction.

- Dans un premier cas de figure (productions intensives en régions fertiles et/ou industrialisées), on exploitera le *génotype potentiellement le plus performant* en lui fournissant un environnement favorable en ce qui concerne le climat (eau, température), la nutrition (engrais appliqués de façon contrôlée, additifs alimentaires équilibrés), les pratiques culturales (traitements phytosanitaires, cultures sous abris, mécanisation, récolte) et les filières de commercialisation. Les travaux d'amélioration génétique, tant chez les plantes que chez les animaux, ainsi que les résultats des biotechnologies de pointe, trouveront dans ce cas un terrain optimal pour leur valorisation.

- Le second cas de figure correspond aux agricultures pratiquées dans des environnements défavorables (sols pauvres ou salins, eaux pluviales irrégulières, relief accentué, productions alimentaires de subsistance, insuffisance de l'infrastructure de transport, de stockage et de commercialisation). Il est impossible dans ces conditions d'investir suffisamment pour adapter les facteurs de production aux exigences des génotypes. L'opérateur agricole y est contraint de subir son environnement et

s'y adapter en se fondant sur la *diversité génétique*, sur la *rusticité*, la *résistance* durable aux stress, aux maladies, aux ravageurs et aux autres facteurs altérogènes. La possibilité de récolter les produits sur de longues périodes et la capacité de les conserver avec des moyens simples et peu coûteux sera également essentielle.

Il faudra prendre en compte également les éventuels effets négatifs de l'introduction de nouveaux génotypes dans un milieu déterminé. Dans les régions pratiquant l'agriculture de subsistance, les paysans utilisent des génotypes locaux rustiques et résistants à des maladies qui se développent par ailleurs avec violence sur des variétés importées, potentiellement plus productives. Dès lors, faute de prendre suffisamment en compte la diversité des réalités locales, on risque d'amères désillusions (voir des exemples au chapitre 20).

Au delà des systèmes agraires, il y a lieu d'introduire l'ensemble des activités humaines comme partenaire dans la relation agriculture-environnement et d'intégrer biosphère et anthroposphère. On sait que l'érosion, les inondations, la désertification, la salinisation sont généralement le résultat de pressions anthropiques excessives sur l'environnement ou d'erreurs dans la gestion de l'eau, des agrosystèmes ou de la biodiversité.

Cette biodiversité est d'importance à maints égards. Il y a bien sûr la vaste multitude des espèces végétales et animales vivant à l'état sauvage, qui sont victimes de la régression des zones non cultivées. Il y a ensuite le grand nombre de variétés de plantes et de races animales locales utilisées dans les agricultures traditionnelles. Améliorée depuis des centaines d'années par les paysans, cette diversité génétique est de grande valeur, car elle est en général bien adaptée aux différentes situations écologiques et sociologiques.

Parmi les gènes utiles identifiés dans des espèces sauvages ou des écotypes locaux, figurent notamment des facteurs de résistance aux maladies. C'est ainsi qu'un virus du riz a failli détruire cette culture en Asie dans les années 70. Après 4 ans de recherches portant sur 17 000 échantillons de génotypes de riz cultivés ou sauvages, on a découvert qu'une population de l'espèce *Oriza nivara*, croissant à l'état sauvage dans l'Uttar Pradesh, en Inde, était résistante au virus. Aujourd'hui, des hybrides résistants, obtenus par croisement avec des individus de la population sauvage, sont cultivés sur d'immenses surfaces en Asie.

Les savoirs traditionnels sont également intéressants pour lutter contre les maladies ou ravageurs. C'est le cas de *Phytolacca dodecandra*, une plante dont les extraits sont utilisés en Afrique comme lessive, et qui possède des propriétés hélicides très spécifiques tout en étant biodégradable. L'utilisation des baies de cette espèce dans la lutte contre les escargots pourrait aider à prévenir la schistosomiase. On envisage également son utilisation comme hélicide dans les grands lacs d'Amérique du Nord où l'introduction et la multiplication massive des mollusques perturbent différentes utilisations des eaux lacustres. Une autre espèce, le margousier (*Azadirachta indica*) est largement utilisée en Inde comme insecticide dans la protection des cultures et des greniers. Les graines de margousier ont des effets très divers, ce qui devrait permettre de diversifier l'emploi de leurs extraits qui commencent à être préparés industriellement en Inde.

4.2. Perspectives

Les grands équilibres géopolitiques mondiaux, les percées scientifiques et technologiques, et les crises sociétales qui affectent la planète entière servent de soubassement

à un foisonnement de faits, d'idées et de propositions. Les agricultures se présentent à cet égard en tant que révélateurs des rapports ambigus entre la société et la nature.

Quelle est, quelle sera la place de la science dans ce processus de repositionnement ? Comment identifier et dévoiler les choix technologiques qui détermineront le profil des agricultures du futur ? Comment insérer les chercheurs et leurs institutions dans le débat, tout en prenant en compte les nouvelles attentes quant au rôle futur de la ruralité et des paysages dans l'imaginaire social, dans la valorisation du travail agricole, dans la recherche de nouveaux équilibres entre l'urbanisation forcenée et la désertification socio-économique de vastes espaces ?

Le professeur Sebillotte, de l'INA-PG de Paris, propose à cet égard quatre principes : (1) penser l'innovation comme processus social et la recherche comme processus d'apprentissage, en élaborant progressivement l'innovation au cours de sa diffusion dans le milieu où elle sera utilisée ; (2) contribuer à construire la demande sociale, dans le cadre d'une fonction de prospective ; (3) donner leur place aux acteurs socio-économiques ; (4) replacer toute connaissance produite dans le réel en visant à comprendre les mécanismes complexes pour pouvoir maîtriser leur fonctionnement.

Les agricultures, en effet, sont particulièrement dépendantes des aléas du climat, de la fragilité des écosystèmes, des contraintes de l'organisation sociale et de l'instabilité des marchés. L'imbrication des agricultures dans la gestion de l'eau et de l'espace, ainsi que dans la structuration des sociétés rurales, font d'elles des objets économiques spécifiques qui ne peuvent être considérés au même titre que les productions industrielles, pas plus que leurs produits ne peuvent être considérés comme des marchandises semblables aux autres. Les agricultures en effet ne peuvent être valorisées que dans le cadre du développement global, lequel est lui-même lié à la base culturelle des sociétés. C'est à ce titre que l'agriculture de demain doit être une composante essentielle de l'environnement écologique et social, une base de l'autosuffisance alimentaire et une source de bien-être et de richesse pour les populations.

BIBLIOGRAPHIE

- Brundtland G. (1987), *Our common future*, World Commission on Environment and Development, Oxford University Press, Oxford, RU.
- Cahiers Agricultures* (1992), Revue bimestrielle co-éditée par l'AUPELF-UREF et les éditions John Libbey Eurotext, Paris. Articles, éditoriaux et nouvelles brèves.
- Courtet C., Berlan-Darque M. et Demarne Y. (eds.) (1993), *Agriculture et société*, Association Descartes, INRA, Paris, 307 p.
- Farrington J. and Sudarshan B. (1991), *Managing Agricultural Research for fragile Environment*, Overseas Development Institute, London, RU, 99 p.
- Klatzmann J. (1991), *Nourrir l'humanité. Espoirs et inquiétudes*, INRA Editions, Paris, 128 p.
- Kloppenborg J. (1988), *First the seed*, Cambridge University Press, RU, 349 p.
- Sécheresse* : Revue trimestrielle co-éditée par l'AUPELF-UREF et les éditions John Libbey Eurotext, Paris. Articles, éditoriaux et nouvelles brèves.
- Vander Borgh P. et Tychon B. (éds.) (1991), *Gestion de l'azote et qualité des eaux*, CEBEDOC, Liège, Belgique, 298 p.
- Vellve R. (1992), *Saving the seed*, Earthscan Publications, London, RU, 206 p.

Chapitre 22

BIOTECHNOLOGIES ET AGRICULTURE

A. Sasson

Directeur du bureau d'études, de programmation
et d'évaluation de l'UNESCO, Paris, France.

Professeur à la Faculté des sciences
de l'université Mohammed V, Rabat, Maroc.

Sommaire

1. Introduction

2. Les biotechnologies pour la multiplication et l'amélioration des plantes cultivées

- 2.1. Culture de cellules, de tissus et d'organes de plantes
- 2.2. Culture et fusion de protoplastes
- 2.3. Transfert d'ADN et ingénierie génétique
- 2.4. Résultats prometteurs pour certaines plantes cultivées
- 2.5. Fixation d'azote et microbiologie du sol

3. Les biotechnologies au service de l'agriculture des pays en développement

- 3.1. Projets de développement
- 3.2. Les réseaux de recherche en biotechnologies
- 3.3. Les biotechnologies au service des petits agriculteurs
- 3.4. Priorités

4. Conclusion

Bibliographie

BIOTECHNOLOGIES ET AGRICULTURE

1. INTRODUCTION

Les biotechnologies peuvent être appliquées à la production alimentaire, aux cultures de rente, à l'élevage, à la conversion de la biomasse végétale en énergie, ainsi qu'à la transformation des déchets et des sous-produits de l'agriculture. La mise au point et les applications des biotechnologies peuvent se faire à différents niveaux de complexité, d'investissement et d'efforts, par exemple, dans un département de recherches avancées en biologie moléculaire, ou dans une installation peu coûteuse de culture de tissus ou de propagation clonale d'une espèce de plante vivrière. Il y a en fait diverses options possibles pour l'application des biotechnologies en agriculture, pour la production alimentaire et pour l'élevage.

L'accroissement de la production des aliments et la disponibilité à des fins domestiques de sources d'énergie bon marché permettant de réduire la déforestation constituent des préoccupations majeures pour l'humanité. Les résultats déjà acquis en la matière, ainsi que les espoirs mis dans les recherches en cours, illustrent les avantages qu'on peut tirer de l'application des biotechnologies à des fins agricoles.

Pour ce qui est des biotechnologies végétales, les cultures de cellules, de tissus et d'organes en conditions contrôlées (*in vitro*) visent à propager à grande échelle des individus élites, à sélectionner des plantes possédant les caractères désirés et à créer, par ingénierie génétique, des variétés ou des hybrides nouveaux possédant de meilleures caractéristiques (par exemple, le rendement, la résistance aux facteurs de stress et aux agents pathogènes, la teneur accrue en certaines substances).

2. LES BIOTECHNOLOGIES POUR LA MULTIPLICATION ET L'AMÉLIORATION DES PLANTES CULTIVÉES

2.1. Culture de cellules, de tissus et d'organes de plantes

Le tableau 22.1 résume les différentes techniques de culture de cellules, de tissus et d'organes de plantes, de même que leurs principaux champs d'application.

Selon le temps qui s'écoule entre un travail de recherche et l'application pratique des résultats, on peut distinguer :

– les applications à court terme (environ trois ans), notamment la propagation végétative ou clonale *in vitro* (micropropagation et production de "vitroplants"), la production de plantes indemnes de virus ou d'agents pathogènes, la conservation et l'échange de germoplasme ;

Tableau 22.1. Techniques de culture de cellules, tissus et organes, et champ d'application.

Techniques	Champ d'application
Cultures de méristèmes et régénération de plantes entières.	Micropropagation de cultivars et de plantes indemnes de virus
Cultures de protoplastes et de tissus haploïdes, embryogenèse somatique, sélection de variants et de mutants, fusion de protoplastes et régénération de plantes entières.	Micropropagation et amélioration des cultivars
Recombinaison génétique, transfert de gènes et régénération de plantes entières	Amélioration des plantes cultivées.
Culture de cellules végétales à grande échelle, sélection de variants et de mutants, culture et fusion de protoplastes, recombinaison génétique.	Production de substances utiles.

- les applications à moyen terme (trois à huit ans), qui concernent l'embryogenèse somatique, la variation somaclonale et gamétoclonale, la culture d'embryons, la fécondation *in vitro*, les cultures d'anthères et la production de plantes haploïdes ;
- les applications à long terme (de huit à quinze ans), relatives à l'hybridation somatique, l'hybridation entre espèces éloignées, l'isolement de souches de cellules mutantes, les transferts de gènes ou de chromosomes, la production de métabolites secondaires par des cellules végétales cultivées *in vitro* (Sasson, 1988).

L'embryogenèse somatique, observée pour la première fois dans des cultures de tissus de carotte, consiste à transformer des masses tissulaires ou des cals obtenus *in vitro* en **embryoïdes**. Ces derniers présentent des ressemblances frappantes avec les embryons provenant de la reproduction sexuée. Cultivés sur des milieux appropriés, ces embryoïdes (improprement appelés "semences artificielles") produisent des plantules, ou vitroplants, qui sont acclimatés en serre avant d'être transplantés dans des pépinières (Lioret, 1982 ; Branton et Blake, 1983 ; Sasson, 1988). L'embryogenèse somatique présente des difficultés résultant des variations somaclonales dues à la culture sur milieu artificiel, ainsi que des modes d'enrobage des embryoïdes dans des polymères ou des résines. Toutefois, des résultats prometteurs ont été obtenus par divers groupes de chercheurs aux USA et en Europe, notamment avec la luzerne, le riz et le cotonnier. Si elle est bien contrôlée, la variation somaclonale peut être une source de **variabilité génétique** utile ; des variants somaclonaux, résistants aux organismes pathogènes et aux ravageurs ou possédant d'autres caractères agronomiques intéressants, ont pu être obtenus.

Les cultures de tissus végétaux ont été utilisées avec succès pour l'obtention et la micropropagation de clones indemnes de virus chez de nombreuses espèces et variétés de plantes alimentaires, horticoles, fruitières, ornementales et forestières des régions tempérées. Ces techniques se sont également montrées efficaces pour la propagation végétative d'espèces tropicales à haut degré d'hétérozygotie, qui sont souvent atteintes d'affections virales et qui se prêtent bien à la micropropagation *in vitro* : orchidées, cocotier, palmier à huile, palmier-dattier, agrumes, gingembrier, papayer, pomme de terre, patate douce. Des résultats encourageants ont été aussi obtenus avec le caféier, le théier, le cacaoyer, la canne à sucre, l'aloès, le bambou, la banane plan-

tain, le taro, le manioc et le pamplemoussier. Plusieurs de ces cultures jouent un rôle important dans l'économie des pays en développement et sur le marché international des produits agricoles (Margara, 1982 ; Conger, 1983 ; Dodds et Roberts, 1983 ; Vidalie, 1983 ; Dixon, 1985 ; Sasson, 1988, 1989 ; Sasson et Costarini, 1990).

Une importance particulière est conférée à la production et à la sélection de matériel clonal produit par micropropagation *in vitro*. La propagation clonale rapide s'est révélée particulièrement rentable avec le bananier, le plantain, le manioc, la pomme de terre, la patate douce, l'igname et le palmier à huile. La production de plantes indemnes de virus et d'agents pathogènes a été obtenue chez plus de cinquante espèces végétales importantes pour les pays en développement, en associant la culture de méristèmes à la thermothérapie et à la chimiothérapie. Cela permet la distribution de germoplasme sain indispensable aux programmes d'amélioration et de sélection. La conservation *in vitro (ex situ)*, d'abord fondée sur des cultures de pousses, comporte actuellement des cultures de méristèmes, d'apex, de cellules, de cals et d'embryons, qui sont utilisés à grande échelle pour le manioc, la pomme de terre, la patate douce et le bananier. Ces techniques offrent une alternative à la conservation du germoplasme sur le terrain (*in situ*), ou complètent celle-ci. Certains problèmes concernant la stabilité de ces cultures proviennent des variations génétiques des cellules somatiques (variation somaclonale) et ils doivent être appréciés pour chaque espèce de plante cultivée.

Le diagnostic moléculaire, utilisant des immunotests, des anticorps monoclonaux et des sondes d'acides nucléiques, est plus rapide et plus précis que les méthodes habituelles de détection des virus et d'autres organismes pathogènes. Ces techniques sont utilisées notamment pour détecter les virus du "tungro", du nanisme buissonnant et du nanisme du riz en Asie, le virus de la jaunisse nanisante de l'orge chez les céréales à petits grains en Afrique et en Amérique latine, ainsi que plusieurs virus ou viroïdes de la pomme de terre.

On utilise également des biotechnologies végétales plus avancées. Les variants somaclonaux sont sélectionnés pour la tolérance au sel ou à d'autres facteurs de stress. Le sauvetage d'ovules et d'embryons, de même que les traitements hormonaux sont utilisés pour surmonter les barrières de fécondité lors de croisements entre riz sauvages et riz cultivés, permettant de la sorte l'incorporation de la résistance à l'orthoptère qui transmet le "grassy stunt virus" en Asie tropicale. Les cultures d'anthères et de grains de pollen faites d'abord avec le pétunia et le tabac, ont prouvé leur intérêt pour abrégé les cycles de sélection, tout en permettant l'expression de gènes récessifs et la sélection de variants gamétoclonaux. Dans le cas du riz, il faut dix-neuf mois entre la culture d'anthères et les essais de rendement sur le terrain, soit une réduction de l'ordre de 50 % par rapport aux méthodes de croisement habituelles. Le matériel cultivé *in vitro* est utilisé dans l'amélioration du riz pour la tolérance au froid, à la sécheresse et à la salinité, et pour la résistance à la pyriculariose. Les cultures d'anthères constituent également un moyen d'améliorer la régénération des plantes à partir de cultures de tissus, en particulier chez les espèces récalcitrantes comme les céréales et les légumineuses (ICRISAT, 1988 ; Plucknett et Cohen, 1989 ; Komen, 1990).

2.2. Culture et fusion de protoplastes

La culture et la fusion de protoplastes (hybridation somatique) offre des possibilités intéressantes pour l'amélioration des espèces et variétés cultivées et pour l'ac-

croissement de la variabilité au sein de celles-ci à la suite du transfert de caractères utiles entre espèces éloignées.

En 1988, des chercheurs japonais ont réussi à cultiver et à obtenir des cals de riz de la sous-espèce *indica*. Les protoplastes provenaient d'embryons matures traités par des cellulases ; ils avaient été cultivés en milieu liquide, avant d'être transférés sur milieu solide. Sur les différentes variétés de riz provenant d'Afrique, de Chine, d'Inde et des Philippines, quatre donnèrent des résultats positifs : deux lignées de Shin-Shiraboro (Inde), la lignée IRAT-109 (Afrique) et la lignée chinoise Chokato. Des résultats comparables avaient été obtenus auparavant avec la sous-espèce *japonica*. Ce succès peut contribuer à l'amélioration de la sous-espèce *indica*, qui est cultivée sur la moitié des surfaces où pousse le riz dans le monde. On pourra éventuellement obtenir des hybrides entre les deux sous-espèces par hybridation somatique, ce qui n'est pas possible avec les méthodes de croisement habituelles.

Les chercheurs chinois utilisent des cultures de protoplastes pour régénérer le riz, le blé, le maïs, le soja, le concombre, le cotonnier et les agrumes. Des résultats prometteurs ont été obtenus avec la pomme de terre, la tomate et les *Brassica* par des chercheurs japonais et certaines équipes européennes (Bajaj, 1989).

2.3. Transfert d'ADN et ingénierie génétique

En ce qui concerne le transfert de gènes chez les plantes, la recherche initiée au début des années 70 a abouti au cours des années 80 à la mise au point de vecteurs de transfert, dont le plus communément utilisé est le plasmide Ti (molécule circulaire d'ADN) de la bactérie tumorigène *Agrobacterium tumefaciens*, qui provoque des tumeurs du collet chez les dicotylédones. Certains gènes ont été transférés de la sorte et on a pu obtenir leur expression dans les cellules transformées et chez les descendants des plantes transformées. Le tabac et d'autres solanacées ont constitué le matériel expérimental de choix (Ream et Gordon, 1982 ; Chilton, 1983 ; Gleba, 1986 ; Gasser et Fraley, 1989).

Les applications d'ingénierie génétique pour l'amélioration des plantes cultivées dépendent de l'identification, de l'isolement, du clonage et de l'expression de gènes d'importance économique. Un préalable à cette application est la construction d'une bibliothèque génomique des plantes intéressantes, contenant un ensemble de longs fragments d'ADN qui se chevauchent et comprennent au moins une copie de toutes les séquences du génome. Ces fragments sont clonés et multipliés dans un vecteur procaryotique, généralement un bactériophage. En Inde, le centre de biotechnologie de l'Institut indien de la recherche agronomique à New Delhi, a établi une telle librairie pour le pois chiche.

Les mécanismes qui règlent l'expression des gènes transférés dans une cellule hôte sont très étudiés, car leur connaissance pourra favoriser leur expression dans des cellules particulières (par exemple dans les feuilles ou les graines des plantes transformées) ou en réponse à des signaux déterminés. Il faudra approfondir encore les recherches sur la nature et les fonctions des gènes régulateurs chez les plantes, ainsi que sur les relations entre des caractères particuliers (résistance aux organismes pathogènes et aux ravageurs, à la sécheresse ou au froid, précocité, rendement, etc.) et les gènes ou groupes de gènes correspondants.

Le transfert de gènes codant pour la résistance aux herbicides a bénéficié du soutien

financier de plusieurs firmes agrochimiques, en raison des avantages commerciaux tirés d'une telle innovation, notamment l'expansion du commerce d'herbicides meilleur marché et à large spectre pour inclure des cultures antérieurement sensibles, ainsi que l'extension de la période pendant laquelle une firme peut continuer à tirer profit de ses herbicides, même après l'expiration de leurs brevets, en les vendant avec les semences de variétés résistantes. C'est ainsi que la résistance à la phosphinotricine (Basta de Hoechst AG) a été transférée à la pomme de terre, la tomate et au tabac, tandis que la résistance au glyphosate (Roundup de Monsanto & Co.), l'herbicide le plus vendu dans le monde, était transférée chez le tabac, le cotonnier et le soja. De même, le gène de résistance à l'atrazine a été transféré de *Solanum nigrum* au soja, et des plantes résistantes ont été régénérées (Fillatti et al., 1987).

Outre le transfert de gènes codant pour la résistance à des herbicides, les gènes codant pour les toxines de *Bacillus thuringiensis* ont été transférés et des plantes résistantes à certains insectes ont été obtenues. Un de ces gènes a été transféré dans des lignées de riz régénérées à partir de cals. La transgénose concerne aussi le transfert et l'expression marquée de gènes codant pour des protéines riches en acides aminés soufrés, la résistance au virus de la mosaïque du tabac et à d'autres virus, et des modifications de la pigmentation des fleurs (Cuzzo et al., 1988 ; Yang et al., 1988).

Le transfert de gènes ou d'ADN chez les plantes n'est pas limité à l'utilisation du plasmide Ti et n'est pas confiné aux dicotylédones. De nouveaux vecteurs de gènes sont disponibles dès à présent et les monocotylédones semblent transformables. Les liposomes, la micro-injection et l'électroporation sont de plus en plus utilisés pour transférer des ADN étrangers dans des cellules ou des protoplastes de plantes. La micro-injection d'ADN dans différents tissus, y compris les grains de pollen, les ovules, les embryons fécondés ou les protoplastes, offre une autre option que la transformation par *Agrobacterium tumefaciens* chez les céréales et autres monocotylédones, qui ne sont pas aisément infectées par cette bactérie. L'amélioration du taux de régénération des plantes issues de protoplastes transformés peut réduire le cycle de sélection des céréales (maïs et riz) et d'autres graminées (canne à sucre et plantes fourragères).

Des recherches portent sur l'utilisation d'ARN antisens, à la suite des travaux préliminaires montrant que les produits de transcription de polynucléotides antisens peuvent bloquer l'expression des gènes ayant une polarité normale. Les mécanismes antisens opèrent normalement chez les bactéries pour le contrôle de l'expression des gènes et on tente d'adapter ces mécanismes aux cellules eucaryotiques transformées.

Dans la livraison du 25 août 1988 de la revue *Nature*, furent publiés les résultats portant sur l'inhibition du gène de l'enzyme polygalacturonase chez la tomate, qui joue un rôle clé dans le ramollissement du fruit. Il s'agit là d'une étape importante vers la création de tomates, transgéniques par ingénierie génétique, qui mûrissent plus lentement. Les chercheurs américains et britanniques ont tout d'abord cloné le gène de la polygalacturonase et son ADN complémentaire. Il l'ont ensuite associé, à contresens, à une séquence régulatrice assurant l'expression continue du gène antisens. Celui-ci fut introduit dans la tomate par le plasmide Ti d'*A. tumefaciens*. La tomate transgénique possède l'ADN normal et l'ADN antisens. Dans la plante, ce dernier synthétise de l'ARN antisens qui est complémentaire de l'ARN messenger codé par le gène normal. L'association entre les deux ARN complémentaires bloque la synthèse de l'enzyme à raison de 90 % et ce caractère est héréditaire de façon stable. On étudie les effets de cette transformation sur le ramollissement des fruits et on vérifie s'il n'y a pas de modifications indésirables de la qualité de ces derniers (Roberts, 1988).

2.4. Résultats prometteurs pour certaines plantes cultivées

Il existe, dans les pays en développement, nombre d'exemples de progrès réalisés dans l'application des biotechnologies à la propagation des espèces ou variétés cultivées et à l'amélioration des plantes, qui auront un impact sur la production agricole. Les résultats obtenus dans ce domaine dans les pays industrialisés auront en outre un impact, soit à la suite du transfert de technologies, de la coopération bilatérale ou multilatérale, ou d'accords avec des sociétés transnationales.

Ces exemples concernent à la fois les cultures vivrières et les cultures de rente. Ils correspondent à l'emploi d'un large éventail de biotechnologies ainsi qu'à la conservation du germoplasme par les cultures de tissus. Des progrès significatifs ont été réalisés (tableaux 22.2 et 22.3) dans les centres internationaux de recherche agronomique et dans plusieurs pays en développement.

Tableau 22.2. Applications des biotechnologies aux céréales (1989-1990).

Technique	Riz		Blé		Mais	Sorgho	Mil	Orge	Triticale	Seigle
	Japonica	Indica	tendre	dur						
Micropropagation	++	+	+++	+++	+++	+++	+	++	++	++
Sauvetage d'embryons	+++	+++	+++	+++	++	+	++	+++	++	+++
Culture d'anthers	+++	0(+)	+++	+	++	+(+)	++	+++	+++	+
Culture de microspores	++	0	++	0	0	0	0	+(+)	0	0
Culture de cals	+++	+++	++	++	+++	++(+)	++	++	++	++
Sélection <i>in vitro</i>	++	++	++	+(+)	++	+++	++	++	+(+)	0
Suspensions cellulaires	+++	+	++*	+*	++	0	++	+	+	+
Culture de protoplastes	++	+	++	0	+	0	+(+)	+	0	0
Régénération de protoplastes	++	+	+	0	+	0	+	+	0	0
Fusion de protoplastes	+	0	0	0	0	0	+	0	0	0
Plantes transgéniques	+	0	0	0	(+)	0	0	0	0	+
RFLP	++	+++	+(+)	+	+++	+	0	++	+	0

* Pas de régénération

x Possible, mais non pertinente.

+++ Techniques couramment mises en œuvre.

++ Techniques largement utilisées.

+ Techniques au stade initial.

0 Techniques non disponibles

2.5. Fixation d'azote et microbiologie du sol

Un des principaux facteurs limitants de l'accroissement de la production agricole est l'apport d'azote. Pour éviter l'utilisation d'engrais azotés coûteux et susceptibles d'être polluants, la fixation biologique de l'azote (voir chapitre 12) pourrait être accrue de plusieurs manières : sélection de souches microbiennes plus efficaces (cyanobactéries libres fixatrices d'azote et rhizobactéries ou actinomycètes symbiotiques) et

Tableau 22.3. Applications des biotechnologies aux plantes cultivées à racines tubéreuses et à tubercules, ainsi qu'au bananier et au plantain (1989-1990)

Technique	Pomme de terre	Patate douce	Manioc	Igname Aracées	Bananier Plantain
Micropropagation	+++	++	+++	++	+++
Sauvetage d'embryons	++	++	++	+	+++
Culture d'anthères	+	+	+	+	+
Culture de microspores	+	0	+	+	0
Culture de cals	++	+	+++	++	+
Sélection <i>in vitro</i>	+	+	0	+	+
Suspensions cellulaires	+	+	+++	+	+
Culture de protoplastes	++	+	+++	+	+
Régénération de protoplastes	++	+	0	0	0
Fusion de protoplastes	+	0	+	0	0
Plantes transgéniques	++	+	+	+	0
RFLP	+	+	+	+	+
Variation somaclonale	+	+	+	+	++
Conservation <i>in vitro</i>	+++	+	+++	++	++
Cryopréservation	+	+	+	+	0

+++ Techniques couramment mises en œuvre.

++ Techniques largement utilisées.

+ Techniques au stade initial

0 Techniques non disponibles.

associations à plus haut rendement entre les plantes et les micro-organismes fixateurs d'azote ; expression optimale des gènes codant pour les différentes étapes de la fixation d'azote ; ingénierie génétique des souches microbiennes concernées.

L'ingénierie génétique des plantes cultivées peut être considérée comme un complément des différentes pratiques agricoles concernant l'augmentation de la fixation d'azote par des micro-organismes libres ou symbiotiques, l'inoculation des mycorhizes (pour solubiliser et absorber le phosphate dans les sols peu fertiles), la culture d'*Azolla* dans les rizières, la sélection de souches de *Rhizobium* particulièrement efficaces, l'isolement de nouveaux organismes fixateurs d'azote (*Hellobacillus* chez le riz, *Saccharobacter nitrocaptam* chez la canne à sucre, et *Photorhizobium thompsonum*, rhizobactérie symbiotique photosynthétique).

D'autres sujets importants de recherche-développement comprennent des modifications de la microflore des racines (antagonismes entre *Pseudomonas fluorescens* et *Pythium*, champignon parasite du cotonnier), la stimulation des antagonismes biologiques entre *Trichoderma spp.* et les champignons pathogènes, ainsi que les différents moyens de lutte biologique contre les organismes pathogènes du sol.

Dans les régions tropicales, en relation avec la riziculture, la fougère *Azolla*, associée à la cyanobactérie *Anabaena azollae*, peut fixer 60 kg d'azote à l'hectare. Son utilisation s'est accrue en Asie et les scientifiques améliorent sa production et son utilisation en Chine, en Inde, dans les Philippines, la Thaïlande et le Viêt-nam notamment. Environ 1,3 million d'hectares en Chine et 400 000 hectares au Viêt-nam sont fertilisés avec des cyanobactéries. L'Institut international de recherches sur le riz, basé à Los Baños, Philippines, a rassemblé un grand nombre d'espèces et de variétés de cyanobactéries fixatrices d'azote. Outre les différentes variétés d'*Azolla* utilisées comme engrais vert dans les champs de riz et qui sont très étudiées en

Asie du Sud-Est, on a isolé dans le cadre du Programme d'action national *Azolla* aux Philippines, un hybride qui résiste aux maladies et aux ravageurs, aux faibles teneurs en phosphore du sol, aux stress thermique et hydrique.

La légumineuse arbustive *Sesbania rostrata*, qui porte des nodosités fixatrices d'azote sur ses tiges et fixe l'azote même dans des sols inondés, peut être utilisée comme un engrais vert très efficace avant une culture de riz, ou pour restaurer la fertilité dans les zones érodées, ou encore dans des projets de reboisement.

La fixation biologique de l'azote, spécialement la fixation symbiotique par les légumineuses et par différentes espèces arbustives (légumineuses ou non), est très prometteuse pour les pays en développement et peut mener à des innovations et à des découvertes scientifiques importantes. Les techniques actuelles et celles qui deviendront accessibles suite à l'essor des biotechnologies peuvent être appliquées à différents niveaux de sophistication et certaines sont déjà à la portée des petits fermiers, comme la production de *Rhizobium* et l'inoculation des semences (Diem et Dommergues, 1989).

3. LES BIOTECHNOLOGIES AU SERVICE DE L'AGRICULTURE DES PAYS EN DÉVELOPPEMENT

3.1. Projets de développement

Parmi les nombreux projets de biotechnologies orientés vers le développement des productions végétales, qui font l'objet de recherches concertées visant à transférer les nouvelles technologies, on peut citer les exemples suivants :

- Le Projet de culture de tissus pour les plantes cultivées (TCCP) cherche à développer et à transférer les méthodes de culture de tissus et de cellules. En premier lieu, des technologies sont mises au point pour sélectionner *in vitro* des lignées cellulaires tolérantes à la salinité, à la sécheresse et aux sols acides riches en aluminium. Les protocoles pour la production de cals embryogènes, la sélection et la régénération de plantes cultivées importantes, y compris les légumineuses, le sorgho, le blé et le riz, sont mis au point. En second lieu, des variants somaclonaux d'intérêt agronomique ont été obtenus chez les céréales. Des essais au champ sont réalisés pour confirmer la tolérance à des stress particuliers de plantes entières de sorgho, de blé et de riz. Enfin, les méthodes de culture de tissus sont transférées aux laboratoires associés dans les pays en développement et dans certains centres internationaux de recherche agronomique.
- L'amélioration des souches tropicales de *Rhizobium* a été entreprise dans le cadre du Projet sur la fixation d'azote par les légumineuses agricoles tropicales. Le programme de recherche comprend l'ingénierie génétique de nouvelles souches de *Rhizobium* contenant des copies multiples des gènes de structure "nif" et des gènes associés à l'infection, l'introduction de plasmides liés à la symbiose avec les plantes hôtes dans des *Rhizobium* provenant de collections de cultures, ainsi que l'identification et le transfert de gènes qui rendent certaines souches hypercompétitives pour les légumineuses tropicales.

3.2. Les réseaux de recherche en biotechnologies

Les réseaux de recherche en biotechnologies ont été mis en place pour faire participer les chercheurs des pays en développement à des travaux dans des laboratoires avancés. Ces réseaux soutiennent des réunions internationales, favorisent les applications biotechnologiques aux besoins prioritaires des pays en développement, offrent des formations avancées en biologie moléculaire et cellulaire, et en épidémiologie, en ayant recours aux techniques de la biologie moléculaire, diffusent l'information technique, transfèrent les technologies appropriées, et apportent une assistance aux chercheurs dans la préparation de leurs projets et dans la présentation de leurs résultats (Cohen, 1989).

Le Réseau international de biotechnologie végétale (IPBNet), soutenu par le TCCP, le réseau RFLP du CIMMYT et de l'Amérique du Nord et latine, qui étudie les fondements génétiques de caractères quantitatifs du maïs, en analysant le polymorphisme de longueur des fragments de restriction, et le Réseau de recherches avancées sur le manioc, piloté à partir du CIAT, sont quelques exemples de réseaux en biotechnologie végétale. Le réseau RFLP mène des recherches sur l'hétérogénéité génétique de caractères et mettra au point des stratégies pour utiliser des marqueurs moléculaires dans les programmes de sélection du maïs. Les caractères favorables sont relatifs au rendement, à la résistance au foreur des tiges, à la maturité, à la résistance mécanique des tiges et des racines, et à la résistance aux virus.

3.3. Les biotechnologies au service des petits agriculteurs

Depuis le début des années 80, il y a eu un très large débat sur les possibilités pour les biotechnologies de répondre aux besoins des pays en développement et, plus spécifiquement, sur la question de savoir si les biotechnologies végétales et agricoles seraient bénéfiques aux petits agriculteurs de ces régions. Actuellement, de nombreux projets sont initiés dans différents pays (Bunders, 1990).

Un projet utile aux petits fermiers d'Afrique concerne la réduction des quantités de cyanure dans les racines de manioc. Outre ses avantages comme plante vivrière typique de la petite agriculture pratiquée sur des sols pauvres, sableux, nécessitant peu d'engrais et de soins, et présentant une longue période de récolte de huit à trente-six mois, le manioc devient souvent la principale culture vivrière en périodes sèches, en cas d'échec d'autres cultures, ou lorsque se produisent des invasions de criquets. Mais la consommation du manioc pose des problèmes de santé, car la plupart des variétés contiennent des glucosides (linamarine et lotaustroline) qui produisent du cyanure quand les racines sont endommagées par des insectes, lors de leur récolte ou de leur préparation pour la consommation ; la pathologie résultante comprend l'apparition de goût, de troubles nerveux et d'ataxie tropicale. La détoxification du cyanure peut se produire sous l'effet d'acides aminés soufrés, mais la ration alimentaire en Afrique est pauvre en protéines et en acides aminés soufrés.

Trois solutions sont envisagées pour résoudre ce problème :

- un apport de nourriture riche en protéines, ce qui ne semble pas réaliste dans les zones de production du manioc ;
- détoxifier pendant la préparation (séchage des racines de manioc pendant deux mois et ébullition pendant plusieurs heures), ce qui est impossible en périodes de disette où l'on consomme le manioc dans les deux jours qui suivent la récolte des racines ;

– diminuer la teneur en glucosides cyanogènes par la sélection variétale et l'ingénierie génétique.

Robertson et Sakina (1989) ont identifié plusieurs voies permettant aux biotechnologies d'accroître la production de manioc dans un pays où ce dernier et le maïs sont les cultures de subsistance. Ils ont établi une collection de germoplasme pour distribution dans les pays intéressés d'Afrique australe et ont développé l'expertise permettant la micropropagation rapide du manioc, en vue de mettre à la disposition des agriculteurs les meilleurs clones. Cette technique permet aussi de diminuer l'incidence des maladies et des ravageurs du manioc. Ces auteurs utilisent également la fusion de protoplastes pour réunir les caractères intéressants de plusieurs clones en un seul. Ces travaux reposent sur des technologies simples, mais ils ont eu pour effet de faire doubler les rendements.

En ce qui concerne la pomme de terre, Robertson et Sakina (1989) ont réalisé des cultures de méristèmes des principales variétés pour éliminer les virus et champignons, puis les ont multipliées *in vitro*. Cette méthode permet de protéger la pomme de terre contre les épidémies de flétrissement bactérien. Enfin, outre la distribution de préparations de bactéries fixatrices d'azote à des centaines d'agriculteurs qui ne peuvent se procurer des engrais azotés, on envisage également de leur fournir des inoculum de mycorhizes, ainsi que des spores pour la culture de champignons comestibles (Robertson et Sakina, 1989).

Il est donc possible de mettre au point et de mener à bien des projets biotechnologiques au bénéfice des petits agriculteurs des pays en développement, en identifiant leurs besoins et leurs intérêts. Les technologies mises en œuvre ne sont pas nécessairement des technologies obsolètes, mais bien des technologies appropriées. Cependant, une analyse approfondie des contraintes socio-économiques est essentielle pour éviter des effets secondaires inattendus.

3.4. Priorités

La recherche agronomique, y compris les biotechnologies végétales, devrait viser à améliorer les systèmes de culture existants en y associant les biotechnologies, et non pour remplacer les techniques existantes. Les recherches socio-économiques devraient jouer un rôle dans leur acceptation. C'est ainsi qu'en Asie, par exemple, il faut prendre en considération les très faibles surfaces cultivées par l'agriculteur, le manque de nouvelles terres fertiles, et le caractère mixte des systèmes d'exploitation agricole où sont associés cultures, élevage, pisciculture et aquiculture.

En ce qui concerne la propagation rapide des plantes cultivées, la conservation de longue durée des ressources génétiques et l'élimination des organismes pathogènes, il faudrait appliquer les techniques appropriées à un large éventail de plantes cultivées dans les pays en développement, notamment aux plantes ligneuses et aux légumineuses tropicales.

Par ailleurs, la sélection de cultivars tolérants au sel et à la sécheresse est considérée comme prioritaire. Les techniques utilisant les haploïdes devraient être mises en œuvre rapidement en vue d'accélérer les processus de sélection. Des succès importants ont été obtenus à cet égard chez l'orge, le blé, le maïs, le riz, la pomme de terre, les *Brassica*, mais il faudrait développer davantage la recherche sur les légumineuses. L'hybridation somatique est considérée également comme prioritaire,

car elle permet de surmonter les barrières sexuelles et permet d'obtenir des hybrides, des cybrides et des produits de fusion asymétrique contenant de nouvelles combinaisons génétiques.

En matière de transfert de gènes et d'ingénierie génétique, on devrait donner la priorité aux principales cultures vivrières, de préférence en collaboration avec les centres internationaux de recherche agronomique. L'ingénierie génétique pourrait être appliquée au diagnostic des organismes pathogènes de façon à accroître l'efficacité de la sélection de cultivars résistants. Le développement de sondes d'acides nucléiques non radioactives est crucial à cet égard, ainsi que le recours au polymorphisme de la longueur des fragments de restriction (RFLP).

A la lumière des résultats des recherches sur le rôle des mycorhizes dans l'assimilation des nutriments par les plantes (voir chapitre 11) et dans leur résistance vis-à-vis des organismes pathogènes des racines, il faudrait réaliser plus de recherches dans les pays en développement pour obtenir des inoculums compétitifs et efficaces, pour faire des essais d'évaluation multiloaux au champ, pour étudier les interactions entre les mycorhizes et les micro-organismes de la rhizosphère, et pour sélectionner des plantes dont l'efficacité symbiotique serait plus grande.

Pour ce qui est de la fixation symbiotique de l'azote, la sélection ou la création par ingénierie génétique, de souches de *Rhizobium* tolérantes à la sécheresse, aux hautes températures et aux pH bas, est hautement prioritaire, ainsi que l'amélioration des techniques d'inoculation pour accroître la survie et la compétitivité des souches inoculées. Il faudrait également mener des recherches visant à faire coïncider la demande maximale d'azote de la plante avec l'intensité optimale de la fixation d'azote, ainsi que sur les symbioses des plantes actinorhiziennes, particulièrement abondantes en régions tropicales.

Concernant la fixation d'azote par des micro-organismes associés, comme l'*Azospirillum*, il faudrait mieux évaluer leur importance, en dénombrant leurs populations dans la rhizosphère, rechercher les moyens d'accroître leur nombre et isoler les meilleures souches.

Les légumineuses, étant donné leur importance écologique en régions tropicales et sub-tropicales, devraient faire l'objet de recherches actives, notamment sur la régénération *in vitro* et la sélection de cultivars résistants (y compris les méthodes de diagnostic et de sélection au niveau cellulaire), le transfert de gènes pour la tolérance aux stress, l'utilisation de mycorhizes pour améliorer la tolérance aux facteurs mésologiques défavorables et aux éléments toxiques, et sur l'accroissement de la fixation biologique de l'azote par les *Rhizobium*.

Le sorgho est également prioritaire en raison des possibilités d'accroissement de sa biomasse et des perspectives offertes par l'application des biotechnologies. Il convient de rechercher des méthodes efficaces de régénération et d'obtention d'haploïdes pour identifier les lignées hautement productives. Le transfert de résistance aux insectes ravageurs peut être obtenu par transformation génétique et les méthodes de sélection variétale utilisant des marqueurs biochimiques devraient être développées. On cherchera aussi à améliorer l'assimilation des nutriments par les mycorhizes et la fixation d'azote. De tels efforts de recherche demanderont une décennie pour aboutir.

4. CONCLUSION

Une plus grande efficacité dans l'amélioration des plantes, résultant de l'emploi des biotechnologies, peut être espérée au cours de la prochaine décennie. Les pays en développement peuvent certainement bénéficier de ces progrès et en particulier de la conservation de germoplasme indemne de maladies et de sa disponibilité pour des programmes de sélection ou pour la propagation clonale rapide des espèces et variétés cultivées. Les techniques plus avancées, bien que coûteuses et utilisées à une échelle plus limitée (identification, isolement, clonage et transfert de gènes), peuvent aider les sélectionneurs à accroître l'efficacité des méthodes classiques, par exemple en testant et en assemblant les éléments des génomes qu'ils recherchent pour leurs programmes de sélection. C'est pourquoi les centres internationaux de recherche agronomique étudient les implications de la technique du polymorphisme de la longueur des fragments de restriction (RFLP), utilisée pour identifier de longs segments d'ADN ou des fragments de chromosomes, qui sont impliqués dans la détermination de caractères tels que le rendement.

Un autre domaine de l'accroissement de la production agricole et alimentaire, où les biotechnologies peuvent jouer un rôle, concerne la réduction des pertes anté- et post-messicoles. Cela peut être obtenu par les bio-insecticides ou biopesticides (comme des toxines bactériennes, des virus d'insectes ou la lutte biologique) et par de meilleures techniques de conservation et de traitement des aliments.

L'utilisation des techniques classiques d'amélioration et de sélection, en association avec les biotechnologies (culture de tissus et de cellules, inoculation avec des souches appropriées de mycorhizes et de microbes fixateurs d'azote), est particulièrement avantageuse et peu coûteuse. L'ingénierie génétique jouera probablement un rôle important dans le futur, mais les expectatives en la matière ne devraient pas être surestimées. En tout état de cause, les pays en développement ne devraient pas être laissés à l'écart de ces progrès à moyenne ou à longue échéance, les activités de formation avancée pouvant être très utiles à cet effet.

BIBLIOGRAPHIE

- Abu El-Nil M.M., Al-Ghamdi A.S., Turjoman A. (1986), "Role of tissue culture in propagation and genetic free improvement of date palm : perspective review", in *Proceedings of the Second Symposium on Date Palm* (King Faisal University, 3-6 March 1986), Al Hasa, Saudi Arabia.
- Bajaj Y.P.S. (ed.) (1989), *Plant protoplasts and genetic engineering II*, Biotechnology in Agriculture and Forestry, vol. 9, Springer-Verlag, Berlin, 450 p.
- Bajaj Y.P.S. (ed.) (1990a), *Legumes and oilseed crops I*, Biotechnology in Agriculture and Forestry, vol. 10, Springer-Verlag, Berlin, 682 p.
- Bajaj Y.P.S. (ed.) (1990b), *Wheat*, Biotechnology in Agriculture and Forestry, vol. 13, Springer-Verlag, Berlin, 710 p.
- Belarmino M.C., Del Rosario A.G., (1988), "Tissue culture of Dioscorea spp.", in *Abstracts of Papers First National Symposium on Plant Tissue Culture in Phil. Agric. and Forestry*, 26-28 May 1988, Los Baños College of Agriculture, Laguna, Phil.
- Branton R., Blake J. (1983), "A lovely clone of coconuts.", *New Scientist*, **98** : 554-7.
- Bunders JFG. (1990), *Biotechnology for small-scale farmers in developing countries : Analysis and assessment procedures*, V.U. University Press, Amsterdam.

- Chilton M.D. (1983), "A vector for introducing new genes into plants.", *Scientific American*, **248** : 36-45.
- Cohen J.I. (1989), "Biotechnology research for the developing world.", *Trends in Biotechnology* (TIBTECH, Elsevier Science Publishers, Cambridge, U.K.), **7** : 295-303.
- Conger B.V. (1983), *Cloning agricultural plants via in vitro techniques*, CRC Press, Boca Raton, Florida, 280 p.
- Cuozzo M., O'Connell K.M., Kaniewski W., Fang Rong-Xiang, Chua Nam-Hai, Tumer N.E. (1988), "Viral protection in transgenic tobacco plants expressing the cucumber mosaic virus coat protein or its antisense RNA", *Bio/Technology*, **6** : 549-57.
- Demarly Y, Sibi M. (1989), *Amélioration des plantes et biotechnologies*, Paris : John Libbey Eurotext.
- Diem H.G., Dommergues Y. (1989), "Current and potential uses and management of Casuarinaceae in the tropics and subtropics.", in Schwintzer C., Tjepkema J.D. (eds) *The biology of Frankia and actinorhizal plants*.
- Dixon R.A. (1985), *Plant cell culture*, IRL Press, Oxford, Coll. "Practical Approach", 252 p.
- Dodds J.H., Roberts L.W. (1983), *Experiments in plant tissue culture*, Cambridge University Press, Cambridge, 178 p.
- Durand-Gasselín T., Le Guen V., Konan K., Duval Y. (1990), "Plantations en Côte-d'Ivoire de palmiers à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.), obtenus par culture *in vitro*. Premiers résultats (1)", *Oléagineux*, **45** (1) : 1-11.
- Fillatti J.J., Kiser J., Rose R., Comai L. (1987), "Efficient transfer of a glyphosate tolerance gene into tomato using a binary *Agrobacterium tumefaciens* vector.", *Bio/Technology*, **5** : 726-30.
- Fisher R. (ed.). (1989), *Anaplasmosis/babesiosis bibliography : 1977-1987.*, Anaplasmosis Babesiosis Network, Washington State University.
- Gasser C.S., Fraley R.T. (1989), "Genetically engineering plants for crop improvement.", *Science*, **244** : 1293-9.
- Gleba Yu. Yu. (1986), "Cellular genetic engineering : a new technology in plant breeding ?", *Impact of science on society* (Unesco, Paris), **36** (2) : 165-73.
- International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT) (1988), *Biotechnology in tropical crop improvement*. Patancheru, Andhra Pradesh, India, 160 p.
- Komen J. (1990), "CIMMYT : Biotechnology for wheat and maize breeding.", *Biotechnology and Development Monitor*, Joint publication of the Directorate General International Cooperation of the Ministry of Foreign Affairs, The Hague, and the University of Amsterdam, 2, 20-1.
- Lioret U. (1982), "Des palmiers éprouvette par millions", *La Recherche*, **13** (135) : 926-8.
- Loo S.W., Xu Z.H. (1986), "Rice : anther culture for rice improvement in China. ", in *Biotechnology in agriculture and forestry, vol. 2, Crops 1*, Berlin, Springer Verlag, p. 139-56.
- Margara J. (1982), *Bases de la multiplication végétative. Les méristèmes et l'organogénèse*, INRA, Paris, 262 p.
- Momtaz A. (1986), "Improvement of rice research in Egypt through biotechnology.", in *Workshop on biotechnology for crop improvement: potentials and limitations*, The International Rice Research Institute, IRRI, Los Baños, Laguna, Philippines, 13-17 October 1986, 11 p.
- Navarro L. (1981), "Citrus shoot-tip grafting in vitro (STG) and its applications : a review.", in *Proc. Int. Soc. Citriculture*, p. 452-6.

- Navarro L. (1988), "Application of shoot-tip grafting *in vitro* to woody species.", *Acta Horticulturae*, Technical Communications of ISHS, International Society for Horticultural Science, Pisa, Italy, 3-5 September 1987, 227, p. 43-55.
- Obame L., Koumba-Koumba D. (1989), "Vitroculture du manioc (*Manihot esculenta* Crantz) au Gabon.", in *Symposium sur le rôle de la biologie dans la solution de la crise alimentaire en Afrique*, Yamoussoukro, Côte-d'Ivoire, 25-29 juillet 1989.
- Peacock W.J. (1989), in Brown A.H.D., Frankel O.H., Marshall D.R., Williams J.T. (eds.), *The use of plant genetic resources*, Cambridge University Press, Cambridge, 363-76.
- Pearce H. (1990), "Chinese super-rice in the balance.", *Panoscope* (The Panos Institute, London), 16, 4-6.
- Plucknett D.L., Cohen J.I. (1989), *Future role of the IARCs in the application of biotechnology in developing countries*, Commissioned Paper no. 20 for the World Bank-ISNAR-AIDAB-ACIAR Study, Mimeo. 25 p. + 2 appendices.
- Ream L.W., Gordon M.P. (1982), "Crown gall disease and prospects for genetic manipulation of plants.", *Science*, **218** (4575) : 854-9.
- Rhiss A., Poulain C., Beauchesne G. (1979), "La culture *in vitro* appliquée à la multiplication végétative du palmier dattier (*Phoenix dactylifera* L.).", *Fruits*, **34** (9) : 551-4.
- Roberts L. (1988), "Genetic engineers build a better tomato.", *Science* (Washington, D.C.), 241 (4871) : 1290.
- Robertson A.I., Sakina K.E. (1989), "A slice of reality from Africa.", *Trends in Biotechnology* (TIBTECH, Elsevier Science Publishers, Cambridge, UK), **7** (1) : 14-5.
- Saleil V. (1986), *Développement in vitro des apex isolés à partir de deux espèces d'ignames : Dioscorea alata et D. trifida*, thèse de doctorat es-sciences, Université des sciences et techniques du Languedoc (USTL), Montpellier.
- Sasson A. (1988), *Biotechnologies and development*, Paris, Unesco/CTA (Technical Centre for Agricultural and Rural Co-operation, Ede-Wageningen, Netherlands), 361 p.
- Sasson A. (1990), *Feeding tomorrow's world*, Paris, Unesco/CTA (Technical Centre for Agricultural and Rural Co-operation, Ede-Wageningen, Netherlands), 805 p.
- Sasson A., Costarini V. (eds.) (1990), *Plant Biotechnologies for Developing Countries*, Proceedings of an International Symposium organized by CTA and FAO, 26-30 June 1989, Luxembourg, 368 p.
- Semal J., Lepoivre P. (1992), "Biotechnologies et agriculture : impact et perspectives", *Cahiers Agricultures*, **1** : 153-162.
- Sorj B., Wilkinson J. (1990), *Biotechnology and developing country agriculture : maize in Brazil*, Technical Paper n° 17, OECD Development Centre, Paris, 68 p.
- Sundquist W.B. (1989), *Emerging maize biotechnologies and their potential impact*. Technical Paper no. 8, OECD Development Centre, Paris, 29 p.
- Tuyen N.T.T., Duatin F.M.Y., Torre M. (1988), "Tissue culture propagation of taro and food yam.", in *Abstracts of Papers First National Symposium on Plant Tissue Culture in Phil. Agric. and Forestry*, 26-28 May 1988, Los Baños College of Agriculture, Laguna, Phil.
- Vayda M.E., Park W.D. (eds.) (1990), *The molecular and cellular biology of the potato*, Biotechnology in Agriculture Series, n° 3. C.A.B. International, Oxon, RU, 260 p.
- Vidalie H. (ed.) (1983), *La culture in vitro et ses applications horticoles*, Tec et Doc, Lavoisier, Paris, 152 p.
- Yang M.S., Espinoza N.O., Nagpala P.G., Dodds J.H., White F.F., Schnoor K.L., Jaynes J.M. (1988), "Expression of a synthetic gene for improved protein quality in transformed potato plants.", *Plant Science*, **64** : 2724-2736.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Tayeb Ameziane El Hassani
Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc

L'élaboration d'un ouvrage collectif est toujours difficile à réaliser car il faut concilier la liberté pour chaque auteur de traiter sa matière comme il l'entend, en tant que spécialiste, et la cohérence de l'ouvrage et ses qualités pédagogiques. Une conclusion générale pour *Agronomie moderne* est encore plus difficile étant donné son ambition de vouloir réunir en un seul manuel à la fois les bases physiologiques et agronomiques de la production végétale.

Globalement, l'ensemble de l'ouvrage fournit les concepts fondamentaux pour comprendre les mécanismes physiologiques de l'élaboration du rendement, et les bases agronomiques permettant le raisonnement de la conduite technique des cultures. Les éléments nécessaires à l'analyse des liaisons entre le système de culture, le système de production et le système agraire sont également présentés. La dernière partie de l'ouvrage met en lumière la dimension environnementale de l'activité agricole et examine l'apport actuel des biotechnologies pour le développement de l'agriculture ainsi que ses perspectives d'avenir.

Dans cet ouvrage, l'agronomie est perçue comme étant fondamentalement "l'étude des relations entre un couvert végétal cultivé et les conditions de son environnement résultant des états du milieu physique (sol, climat) et biologique (flore, faune, parasites) transformées par les techniques en vue d'établir les lois de fonctionnement de ce couvert". De ce point de vue, la connaissance des rayonnements solaires est importante pour comprendre le fonctionnement des cultures car ces rayonnements vont être utilisés pour la photosynthèse, jouer un rôle important dans la régulation de la croissance et du développement et apporter une grande part de l'énergie qui conditionne l'équilibre thermique des différentes composantes de la culture. L'environnement radiatif et thermique du couvert influence également les échanges d'énergie, de matière et de chaleur au sein du système sol-plante-atmosphère.

La connaissance des mécanismes qui régissent l'écoulement de l'eau dans la plante, l'acquisition de carbone par photosynthèse et sa perte par respiration et sénescence, le compromis photosynthèse-respiration et photosynthèse-transpiration, la translocation des assimilats et leur répartition dans les différents organes de la plante ainsi que la dynamique des éléments nutritifs dans le sol, est indispensable dans la formation de l'ingénieur agronome de nos jours.

Un exemple très illustratif est l'étude de la dynamique de l'azote. Elle souligne le fait que la rationalisation de la pratique de la fertilisation nécessite la connaissance approfondie des mécanismes mis en jeu dans la fourniture ou la libération des éléments nutritifs par le sol et leur prélèvement par les racines.

Traiter de la fixation biologique de l'azote dans cet ouvrage se justifie à un double titre. D'abord la fixation biologique constitue la source majeure de l'introduction de l'azote dans l'écosystème, qu'il s'agisse des couverts végétaux cultivés ou des formations arbustives et forestières. Ensuite de grands espoirs sont portés sur la fixation symbiotique et asymbiotique de l'azote comme moyen d'améliorer la fertilité des sols et de satisfaire les besoins en azote des cultures, particulièrement dans les régions du monde où l'apport des engrais est limité pour des raisons agronomique, économique ou environnementale.

Le raisonnement des autres techniques culturales, travail du sol, contrôle des mauvaises herbes et du parasitisme, irrigation, etc., doit être également basé sur les connaissances fondamentales présentées et longuement discutées dans la deuxième partie de l'ouvrage. L'agronome fera ensuite la synthèse et l'intégration dans l'étude des systèmes de culture.

Les systèmes de culture ne sont qu'un niveau de l'échelle d'organisation d'une agriculture et il est souvent nécessaire de se pencher sur les autres niveaux. Le concept de système de culture est un outil qui permet de mieux comprendre le fonctionnement d'une culture à l'échelle de la parcelle, d'analyser des situations agricoles et d'émettre des diagnostics pour guider l'action. Il existe plusieurs critères pour évaluer l'efficacité des systèmes de culture, depuis la productivité physique des facteurs de production jusqu'au maintien de la fertilité du milieu et de la sécurité alimentaire. L'analyse des systèmes de culture par les agronomes permet de proposer des améliorations réalistes des systèmes de production et d'éviter des erreurs coûteuses en matière de développement rural et de préservation de l'environnement.

Enfin, l'idée d'inclure dans cet ouvrage le chapitre relatif à la création variétale et celui traitant de la conservation des denrées est de rappeler à l'agronome que, sans être généticien ou améliorateur de plantes ni ingénieur des technologies post-récolte, il doit savoir communiquer avec les spécialistes amont et aval de la science agronomique, étant donné le caractère synthétique de cette discipline.

La prospérité de l'agriculture dépend étroitement de l'existence d'agronomes formés, en situation d'observer et d'agir pour maîtriser les processus et corriger les techniques susceptibles d'améliorer la productivité agricole tout en préservant la qualité de l'environnement.



La collection **Universités francophones**, créée en 1988 à l'initiative de l'UREF, propose des ouvrages modernes répondant aux besoins des étudiants de deuxième et troisième cycle universitaire ainsi qu'aux chercheurs francophones, et se compose de titres originaux paraissant régulièrement.

Leurs auteurs appartiennent conjointement aux pays du Sud et du Nord et rendent compte des résultats de recherches et des études récentes entreprises en français à travers le monde. Ils permettent à cette collection pluridisciplinaire de couvrir progressivement l'ensemble des enseignements universitaires en français.

Enfin, la vente des ouvrages destinés aux pays du Sud, à un prix préférentiel, tient compte des exigences économiques nationales et assure une diffusion adaptée aux pays francophones.

Ainsi, la collection **Universités francophones** constitue une bibliothèque de référence comprenant des ouvrages universitaires répondant aux besoins des étudiants, des enseignants et des chercheurs de langue française.

Agronomie moderne fournit les bases physiologiques pour comprendre les mécanismes fondamentaux de l'élaboration du rendement, et les bases agronomiques permettant le raisonnement de la conduite technique des cultures. Les éléments nécessaires à l'analyse des liaisons entre le système de culture, le système de production et le système agraire sont également présentés. La dernière partie de l'ouvrage met en lumière la dimension environnementale de l'activité agricole ; elle examine l'apport actuel des biotechnologies pour le développement de l'agriculture ainsi que ses perspectives d'avenir.

La majorité des 22 chapitres qui composent les 5 parties de l'ouvrage sont abondamment illustrés par des schémas et figures et appuyés par des analyses quantitatives facilitant la compréhension générale du texte par des étudiants de 2^e cycle universitaire et du cycle d'agronomie générale des facultés, des grandes écoles et des instituts d'enseignement supérieur agronomique. Chaque chapitre est également enrichi par une bibliographie sélective comprenant des références classiques et récentes, permettant au lecteur l'acquisition de plus amples connaissances sur le sujet traité. La spécialisation de certains textes rend les chapitres correspondants aussi utiles aux étudiants avancés de 3^e cycle, aux enseignants-chercheurs, aux agronomes praticiens, aux physiologistes et aux améliorateurs des plantes, soucieux de suivre l'évolution de l'agronomie moderne.

Il s'agit là d'une référence nouvelle qui tient compte des progrès récents de la bioclimatologie, de la physiologie végétale, de l'agronomie et de la biotechnologie.

Prix France : 250 FF • Prix Canada : 62 \$ CAD • Prix préférentiel UREF (Afrique, Asie, Amérique latine, Moyen-Orient, Haïti) : 60 FF



I.S.S.N. 0993-3948

Diffusion Hachette D.I. ou ELLIPSES selon pays 59.4647.0
Distribution Canada D.P.L.U.