

Rapports PSS N° 13 (Chapitre 1, 2, 3 et 4)

Production Soudano-Sahélienne (PSS)
Exploitation optimale des éléments nutritifs en élevage

Projet de coopération scientifique

Les principes de la théorie de l'écologie de la production

Traduction d'un Cours du Département de la Théorie de l'Ecologie de la Production
de l'Université Agricole de Wageningen (TPE-LUW)

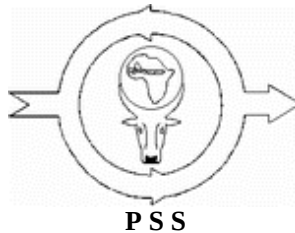
H. Lövenstein¹, E.A. Lantinga¹, R. Rabbinge¹ & H. van Keulen²

¹) Département de la théorie de l'écologie de la production, Université Agricole de Wageningen (TPE-LUW).

²) DLO-Institut de la Biologie Agronomique et de la Fertilité du Sol (AB-DLO)

Traduction en français par A. Coulibaly, D. Jardot & M. Vaksman

IER, Bamako
AB-DLO, Wageningen, Haren
DAN-UAW, Wageningen



Rapports PSS N° 13

Wageningen, 1995

Rapports du projet Production Soudano-Sahélienne (PSS)

Numéro 13

Table des matières

- [Préface](#)
 - [1. Introduction](#)
 - [1.1. Historique de l'agriculture](#)
 - [1.1.1. L'agriculture au moyen âge](#)
 - [1.1.2. L'agriculture et les engrais chimiques](#)
 - [1.2. Différentes conditions de production](#)
 - [2. La production potentielle](#)
 - [2.1. Le processus d'assimilation](#)
 - [2.1.1. Les processus de base](#)
 - [2.1.1.1. La diffusion du CO₂](#)
 - [2.1.1.2. Le processus photochimique](#)
 - [2.1.1.3. Le processus biochimique](#)
 - [2.1.2. L'assimilation de CO₂ par une feuille](#)
 - [2.1.2.1. L'intensité de la lumière](#)
 - [2.1.2.2. La concentration en CO₂](#)
 - [2.1.2.3. La température](#)

- [2.1.2.4. Les autres facteurs](#)
 - [2.1.3. L'assimilation de CO₂ par une culture](#)
 - [2.1.3.1. Disponibilité de la lumière](#)
 - [2.1.3.2. L'interception de la lumière et l'assimilation de CO₂](#)
 - [2.1.3.3. L'assimilation quotidienne de CO₂ par la culture](#)
 - [2.2. La respiration](#)
 - [2.2.1. La respiration de maintenance](#)
 - [2.2.1.1. Aspects physiologiques](#)
 - [2.2.1.2. Estimation des coûts énergétiques](#)
 - [2.2.2. La respiration de croissance](#)
 - [2.2.2.1. Aspects physiologiques](#)
 - [2.2.2.2. Détermination des coûts énergétiques](#)
 - [2.3. La production](#)
 - [2.3.1. Le taux de croissance](#)
 - [2.3.2. La période de croissance](#)
 - [2.3.3. La production de biomasse](#)
 - [2.3.4. La distribution de la matière sèche](#)
 - [2.3.4.1. Le développement](#)
 - [2.3.4.2. L'élaboration du rendement](#)
 - [2.4. Récapitulatif des concepts](#)
 - [2.5. Diagramme relationnel](#)
 - [Références et bibliographie recommandées](#)
 - [Appendice 1 : calcul de la radiation dans l'atmosphère](#)
 - [Appendice 2 : calcul du taux d'assimilation quotidien brut d'une culture](#)
 - [Appendice 3 : quantification des coûts de la synthèse de la cellulose](#)
 - [Exercices](#)
- [3. Leau facteur limitant de la production](#)
 - [3.1. Introduction](#)
 - [3.1.1. Fonction de l'eau dans la plante](#)
 - [3.1.2. Transport de l'eau dans la plante](#)
 - [3.2. Les besoins en eau](#)
 - [3.2.1. La demande évaporative](#)
 - [3.2.1.1. Pouvoir évaporant de l'air](#)
 - [3.2.1.2. Radiation](#)
 - [3.2.2. Fermeture des stomates.](#)
 - [3.2.3. Calcul de l'évapotranspiration](#)
 - [3.3. L'approvisionnement en eau](#)
 - [3.3.1. Le bilan hydrique du sol](#)
 - [3.3.2. Disponibilité de l'eau pour les plantes](#)
 - [3.3.3. Approvisionnement limité en eau.](#)
 - [3.4. Utilisation de leau](#)
 - [3.4.1. Efficience de l'utilisation de l'eau](#)
 - [3.4.2. L'eau facteur limitant de la production](#)
 - [3.5. Récapitulatif des concepts](#)
 - [3.6. Diagramme relationnel](#)
 - [Références et bibliographies recommandées](#)
 - [Appendice 1 : Equation Penman-Monteith](#)
 - [Exercices](#)
- [4. Les éléments nutritifs facteurs limitants de la production](#)
 - [4.1. Fonction et présence des éléments nutritifs dans les plantes](#)
 - [4.1.1. L'azote](#)
 - [4.1.2. Le phosphore](#)
 - [4.1.3. Le potassium](#)

- [4.2. Approvisionnement en éléments nutritifs et leffet sur la culture](#)
 - [4.2.1. Relations entre la dose d'apport et l'absorption](#)
 - [4.2.2. Relations entre l'absorption et le rendement](#)
- [4.3. Les besoins et l'approvisionnement en nutriments au cours du développement des cultures](#)
- [4.4. La fertilisation](#)
 - [4.4.1. Les doses d'engrais](#)
 - [4.4.2. Le calendrier des apports d'engrais](#)
- [4.5. La fertilité du sol et les niveaux de rendement](#)
- [4.6. Le cycle des éléments nutritifs](#)
 - [4.6.1. Introduction](#)
 - [4.6.2. Exemples de bilan d'éléments nutritifs](#)
 - [4.6.2.1. Epuisement des sold en éléments nutritifs : une étude de cas en Afrique](#)
 - [4.6.2.2. Accumulation des éléments nutritifs : une étude de cas aux Pays-Bas](#)
- [4.7. Récapitulatif des concepts](#)
- [4.8. Diagramme relationnel](#)
- [Références et bibliographie recommandée](#)
- [Exercices](#)
- [5. Production réduite par les mauvaises herbes, les insectes, les maladies et la pollution](#)
 - [5.1. Les mauvaises herbes](#)
 - [5.1.1. Introduction](#)
 - [5.1.2. Détermination des pertes de rendement](#)
 - [5.1.3. Concurrence entre cultures et mauvaises herbes](#)
 - [5.1.3.1. La population de graines de mauvaises herbes](#)
 - [5.1.3.2. La lumière](#)
 - [5.1.3.3. L'eau et les éléments nutritifs](#)
 - [5.1.4. Le contrôle des mauvaises herbes](#)
 - [5.1.5. Diagramme relationnel](#)
 - [5.1.6. Résumé](#)
 - [5.2. Les insectes, les maladies et la pollution](#)
 - [5.2.1. Introduction](#)
 - [5.2.2. Evaluation des pertes de rendement](#)
 - [5.2.3. Effet des insectes, des maladies et des polluants sur la culture](#)
 - [5.2.3.1. Réduction de la densité](#)
 - [5.2.3.2. Réduction de la lumière](#)
 - [5.2.3.3. Réduction des taux d'assimilation](#)
 - [5.2.3.4. Consommation des assimilats et réduction des tissus.](#)
 - [5.2.3.5. Les polluants](#)
 - [5.2.4. Le contrôle des insectes et des maladies](#)
 - [5.2.5. Diagramme relationnel](#)
 - [5.2.6. Résumé](#)
 - [5.3. Evolution du contrôle des mauvaises herbes, des insectes et des maladies](#)
 - [Références bibliographiques](#)
- [Liste des symboles et abbréviations](#)

« The research for this publication was financed by the Netherlands' Minister for Development Co-operation. Citation is encouraged. Short excerpts may be translated and/or reproduced without prior permission, on the condition that the source is indicated. For translation and/or reproduction in whole the Section DST/SO of the aforementioned Minister should be notified in advance (P.O. Box 20061, 2500 EB The Hague). Responsibility for the contents and for the opinions expressed rests solely with the authors; publication does not constitute an endorsement by the Netherlands' Minister for Development Co-operation ».

Préface

Cette oeuvre est un Cours du Département de la Théorie de l'Ecologie de la Production de l'Université Agricole de Wageningen (TPE-LUW). Les textes ont été révisés sur la base des textes préparés par M.J. Kropff, C.J.T. Spitters & C.T. de Wit. Remerciements à J. Goudriaan et C.T. de Wit pour leurs critiques du manuscrit anglais.

Les textes ont été traduits en Français dans le cadre du projet de recherche sur la Production Soudano-Sahélienne (PSS). Les figures ne sont traduites que partiellement.

Ce document est un des textes du « Cours sur la Modélisation et la Simulation » qui a lieu à Niono du 3 au 15 mai 1993.

1. Introduction

Pendant des siècles, la production alimentaire a été la principale activité de la majorité de la population.

Il y a près d'un siècle (jusqu'en 1860 aux Pays-Bas) plus de 50 % de la population active des pays industrialisés était concerné par l'agriculture et encore aujourd'hui une grande proportion de la population mondiale a une activité agricole.

Au cours du siècle dernier, la population concernée par la production alimentaire a diminué à un rythme particulièrement rapide dans les pays industrialisés. Aux Pays-Bas, environ 5 % de la population active est employé dans les secteurs de l'agriculture et de l'horticulture, et ce taux est nettement plus faible dans d'autres pays industrialisés car l'agriculture hors sol et l'horticulture (les serres, la production de champignon, l'élevage intensif) sont plus développées aux Pays-Bas.

Le nombre de personnes impliquées dans l'agriculture a nettement diminué suite à l'accroissement de la productivité du sol et de la main d'oeuvre. L'utilisation de produits industriels a favorisé cette évolution. Les investissements dans les techniques culturales (paquets technologiques), la mécanisation, l'amélioration de la fertilité du sol et la protection des cultures sont possibles seulement si l'industrie produit les machines, les engrais et les technologies de protection des cultures.

Cette combinaison d'intrants venant de plusieurs sous secteurs a conduit à l'augmentation de la productivité de la terre et de la main d'oeuvre. Cela devrait continuer ainsi dans 99 % des régions agricoles du monde. Si ces activités de développement sont bien gérées, la production alimentaire pourra être garantie pour la population sans cesse croissante et les contraintes sur l'environnement et les habitats naturels seront réduites, permettant le développement de systèmes d'agriculture durables.

1.1. Historique de l'agriculture

1.1.1. L'agriculture au moyen âge

Au moyen âge, dans un monastère situé à proximité de la ville d'Anvers en Belgique, environ 100 familles de fermiers étaient nécessaires pour entretenir les quinze moines et les domestiques. Ces familles paysannes produisaient juste assez d'excédents vivriers pour couvrir les besoins alimentaires des « employés de bureau » de l'époque.

Le rendement annuel était d'environ 800 kg de grains par hectare. En raison des mauvaises conditions de production et de la compétition avec les mauvaises herbes, les besoins en semences de la saison suivante s'élevaient à 200 kg. Sur les 600 kg restant, 300 kg étaient utilisés pour les animaux de trait et la production de bière (la qualité de l'eau était généralement mauvaise et la viande était tellement salée que de grandes quantités de bière étaient consommées). Seulement 300 kg de grains par hectare étaient destinés à l'alimentation, juste assez pour un an et pour une personne suivant un maigre régime céréalier.

Le faible niveau de mécanisation de cette époque exigeait beaucoup plus de main d'oeuvre qu'aujourd'hui pour le travail d'un hectare. Il fallait 500 heures pour cultiver un hectare, donc une personne travaillant à plein temps ne pouvait s'occuper que de 2 à 3 hectares parce que l'essentiel des travaux devait être effectué dans la saison agricole. Actuellement, au Nord Ouest de l'Europe, le système agricole fortement productif permet d'obtenir 7500 kg de grains par hectare et par an. Ce système ne requiert que 150 kg de semences et 15 heures de travail par hectare. En résumé, le faible rendement (par hectare et par an) et la quantité importante de main d'oeuvre nécessaire expliquent pourquoi la grande majorité de la population était agricole.

Les causes des faibles rendements de l'ère médiévale n'étaient pas liées aux conditions climatiques : il y avait suffisamment d'eau et seulement quelques maladies favorisées par l'humidité atmosphérique.

La raison la plus importante était le manque d'éléments nutritifs pour les plantes. Nous savons maintenant que la fertilité naturelle correspond à 25 kg d'éléments nutritifs disponibles pour les plantes (azote, phosphate et potassium). Cela est juste suffisant avec l'énergie solaire pour

produire 1500 kg de biomasse. Celle-ci est constituée pour au moins 50 % de tiges, feuilles, etc., il reste donc au maximum 700 kg de grains.

Certaines techniques agricoles telle que l'épandage de fumier ou d'engrais vert augmentaient la production. La principale source d'éléments nutritifs était le fumier. Le pâturage sur des terres vierges était destiné à améliorer la fertilité du sol. La différence de prix entre la viande et le grain était si faible et la demande en grain pour la production du pain, de la bière et de la bouillie était tellement grande que le nombre d'animaux par troupeau était souvent lié à la quantité de fumier nécessaire. Ce raisonnement était possible à l'époque puisque la superficie disponible par habitant était plus élevée que maintenant.

Au début du siècle, les rendements ont atteint 2000 kg ha⁻¹ par an grâce aux nouvelles techniques agricoles. Cependant cela n'était possible que sur des terres bien entretenues avec des apports de grande quantité de fumier ou d'engrais verts (telle que Alpha alpha, légumineuse fourragère). La démographie favorisait cette pratique d'exploitation des terres puisque, dans les régions fortement peuplées, où sont produites les cultures vivrières suffisamment de terres incultes étaient disponibles pour l'élevage qui pouvaient améliorer la fertilité du sol. Par contre dans d'autres régions du monde telles que la Chine et l'Inde, la densité de population était très forte sur les terres agricoles, et le niveau production atteignait seulement 1000 kg de grains par hectare.

Le siècle dernier, en Europe industrialisée, la population a considérablement augmenté et il est devenu impossible de nourrir tout le monde suivant le régime traditionnel de viande et de céréales. L'introduction de la pomme de terre et des graisses végétales a permis de couvrir les besoins alimentaires d'une population plus importante.

Les cultures suivaient des rotations : les céréales alternaient avec les légumineuses fourragères, les graminées fourragères et d'autres cultures utilisées dans l'alimentation animale. Le fumier était soigneusement stocké et les déchets urbains compostés pour améliorer la fertilité du sol. Des rendements plus élevés étaient alors atteints dans les centres industriels du Nord Ouest de l'Europe.

Hors d'Europe, les rendements demeuraient extrêmement bas (moins de 1000 kg par hectare). Les hauts rendements réalisés par les pommes de terre qui ont été introduites au milieu du 18^{ème} siècle n'étaient pas dus à une augmentation de la biomasse produite à l'unité de surface, mais plutôt à une meilleure répartition de la matière sèche entre les différentes parties de la plante. La pomme de terre n'exige pas de tige solide pour supporter les semences et 80 % de la matière sèche formée est transférée dans les tubercules alors que, dans le cas des céréales, les grains contiennent seulement 45 % de matière sèche.

1.1.2. L'agriculture et les engrais chimiques

Des augmentations importantes de rendement sont devenues possibles grâce à la production industrielle des engrais. En 1840, Liebig, un chimiste allemand, démontra que les plantes ont seulement besoin de l'eau, des minéraux et de l'azote du sol et que la matière organique en elle-même n'a aucune valeur nutritionnelle. Son rôle dans la structure et la texture du sol n'est pas nécessairement en relation avec la nutrition de la plante.

Les travaux de Liebig démontrèrent que seulement 25 kg d'azote sont disponibles pour la plante en absence d'apport d'engrais ce qui limite la production. En apportant de l'engrais, le niveau de fertilité du sol augmenterait ainsi que le rendement. Ce n'est qu'après plusieurs décennies que les paysans prirent conscience de la découverte de Liebig et que la production industrielle de l'engrais commença. Après cela, les conditions changèrent rapidement.

Au début de ce siècle, la productivité a augmenté au rythme de 10 à 15 kg de matière sèche par hectare par an. Après la deuxième guerre mondiale, la productivité a connu une augmentation spectaculaire pour atteindre 75 à 160 kg de grains de blé par hectare par an aux Pays-Bas (Fig. 1.1). Des tendances similaires ont été observées en Angleterre et aux Etats-Unis.

[Figure 1.1.](#) Evolution de rendements de blé aux Pays-Bas depuis 1900.

Le rendement actuel du blé aux Pays-Bas est approximativement de 8000 kg par hectare, quatre fois le rendement du début du siècle et douze fois celui du Moyen Age. Les niveaux de la productivité par personne ont augmenté encore plus spectaculairement car ils sont maintenant 200 fois plus élevés.

En résumé, il y a eu une augmentation considérable de la productivité en une période de moins de 80 ans qui a induit une diminution de la population agricole. Ce changement a également été possible grâce à la création d'emplois dans d'autres secteurs de l'économie. Le haut niveau des rendements actuels résulte de l'application de 200 kg d'éléments nutritifs par hectare par an, en plus du fumier venant des activités agro-pastorales.

Cette augmentation des rendements grâce à l'utilisation des engrais minéraux est liée à l'apparition de nouvelles variétés plus productives. Des

cultures comme le blé noir n'étaient pas adaptées à ces changements et par conséquent ne jouaient plus un rôle important dans la production alimentaire et elles ont fini par disparaître.

Parmi les céréales, les variétés à grandes et faibles tiges ont été graduellement remplacées par des variétés plus courtes. Ces variétés exigent moins de matière sèche pour la croissance de la tige, et, par conséquent, la production de grains est favorisée. Cette évolution est illustrée dans le Tableau 1.1 qui donne les caractéristiques des anciennes et nouvelles variétés de blé d'hiver utilisées en Grande-Bretagne.

Tableau 1.1. Caractéristiques des anciennes et nouvelles variétés de blé évaluées sous conditions optimales de production à Cambridge, Angleterre de 1984 à 1986.

D'après Austin, R.B., M.A. Ford & C.L. Morgan, 1989, Genetic improvement in the yield of winter wheat : a further evaluation. J. Agric. Sci. 112 : 295-301.

Variétés	Matière sèche des parties aériennes en t ha ⁻¹ (A)	Rendement grains (85 % matière sèche) en t ha ⁻¹ (B)	Indice de récolte (0.85*B/A)	Hauteur de la tige (base-épi) en cm
Très ancienne	15.0	5.94	0.34	145
Ancienne	15.4	6.55	0.36	134
Intermédiaire	14.8	7.87	0.45	96
Moderne	15.9	9.47	0.51	78

Le processus d'adaptation avait certainement commencé dès 1840. Cependant, on doit se rappeler que pendant les 100 dernières années, l'augmentation du rendement était plutôt limitée par le pouvoir d'achat de la population par rapport à ses besoins alimentaires que par les techniques agricoles. Dès le milieu du 19^{ème} siècle, les paysans ont été capables de couvrir les besoins alimentaires de la population, mais, en Europe de l'ouest, les revenus des consommateurs sont suffisants depuis seulement une trentaine d'années.

1.2. Différentes conditions de production

Figure 1.2. Représentation schématique de différentes conditions de production et de leurs rendements.

Les facteurs limitant la production peuvent être divisés en trois grandes catégories suivant les situations de production (Fig. 1.2). Par ordre de rendements décroissants, ce sont :

1) Rendement potentiel : les facteurs limitants sont le CO₂, la radiation et la température.

La culture dispose de suffisamment d'eau et d'éléments nutritifs et elle est protégée des mauvaises herbes, des déprédateurs et des maladies. Son taux de croissance dépend seulement de son stade de développement, de la radiation et de la température. En couverture totale (au champ), le taux de croissance des cultures évolue entre 150 et 350 kg de matière sèche par hectare et par jour. Ces chiffres définissent donc le potentiel de croissance de la culture et le rendement correspondant est le rendement potentiel. Ces conditions sont réunies dans le cas des cultures intensives, dans les prairies et souvent dans les serres.

2) a. Rendement réalisable limité par l'eau.

Le taux de croissance peut être limité par un manque d'eau pendant au moins une période de la saison. Cette situation est fréquente dans les régions arides et semi-arides, mais elle est connue aussi dans d'autres régions climatiques au cours des périodes sèches de l'été et avec des techniques intensives de production sur des sols sablonneux.

b. Rendement réalisable limité par les éléments nutritifs.

Le taux de la croissance de la culture peut être affecté par un manque d'azote ou d'eau en différentes périodes de la saison. Ce cas est fréquent dans les systèmes d'agriculture extensifs à travers le monde. La croissance de la culture peut être limitée par un manque de phosphore ou d'autres éléments, cette condition est généralement observée dans des systèmes de production extensive sur des sols relativement anciens.

3) Rendement réel des cultures affectées par des mauvaises herbes, des déprédateurs, des maladies et des polluants.

La présence de maladies, de mauvaises herbes, d'insectes et de polluants (par exemple émission de SO₂ des unités industrielles) dans une des situations précédentes réduit les rendements réalisables aux rendements réels. Ce cas est le plus fréquent dans les systèmes de production agricole et en particulier dans les pays en voie de développement.

La réalité concorde rarement et exactement avec un de ces trois cas, mais il est pratique, pour une analyse systématique des systèmes de

production, de classer schématiquement dans une de ces 3 catégories (Fig. 1.3).

Figure 1.3. Effet de la disponibilité des quatre principaux facteurs extérieurs (radiation, eau, azote et phosphore) sur la croissance d'herbacées au Sahel.

La partie hachurée représente la croissance réelle et la partie non hachurée au-delà de la ligne supérieure représente la croissance potentielle. L'eau disponible limite le taux de croissance après germination puis la disponibilité en phosphore intervient et, en fin de saison, c'est la disponibilité en azote qui détermine le taux de croissance. Les herbacées annuelles atteignent souvent leur maturité avant l'assèchement du sol. Ces données ont été obtenues à partir d'observations au champ.

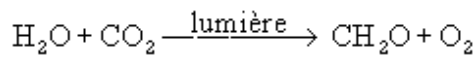
Au Sahel, il est fréquent que le début de la croissance soit affectée par un manque d'eau et une très faible disponibilité en phosphore dans le sol. Mais, par la suite, cet élément n'est plus un facteur limitant car le système racinaire se développe, l'absorption est continue et les besoins diminuent. La croissance de la plante est alors affectée par la faible quantité d'azote disponible dans le sol.

Beaucoup de graminées annuelles du Sahel fleurissent en fonction de la photopériode et mûrissent quelques semaines plus tard. Ce mécanisme interne permet de limiter l'impact des facteurs environnementaux. La Fig. 1.3 schématise cette séquence. Cette approche focalise l'attention sur les dynamiques des facteurs environnementaux et sur la réaction des cultures à ces facteurs. Les facteurs environnementaux n'affectant pas la production peuvent alors être négligés parce qu'ils ne déterminent pas le taux de croissance : par exemple, si la croissance de la culture est limitée par la disponibilité en azote (condition de production 2b), il n'est pas nécessaire d'étudier l'assimilation de CO₂ ou la transpiration pour comprendre le taux réel de croissance.

Les situations réelles sont souvent plus complexes mais cela ne compromet pas l'utilisation de ce schéma des niveaux de production pour étudier les causes et les conséquences de la production.

2. La production potentielle

En agriculture, l'énergie solaire est convertie en biomasse par le processus de photosynthèse, suivant la réaction globale :



Dans ce processus, le CO₂ de l'air est transformé en glucose (*assimilation brute de CO₂*). L'énergie stockée sous forme de glucose est partiellement utilisée pour le fonctionnement métabolique de la plante (*respiration de maintenance*) et pour la conversion en matière sèche structurelle (*respiration de croissance*). Le reliquat de glucose correspond à l'*assimilation nette*. La production peut donc se décrire ainsi :

ASSIMILATION - RESPIRATION = PRODUCTION

Nous étudierons d'abord plus précisément les processus de l'assimilation (2.1) et de la respiration (2.2) ainsi que les facteurs qui les influencent. Ensuite, nous détaillerons la production agricole sous différentes conditions environnementales (2.3).

En absence de mauvaises conditions environnementales (manques ou excès d'eau et d'éléments nutritifs, mauvaises herbes, insectes ravageurs, maladies) qui limiteraient la croissance, la production potentielle dépend de la disponibilité en lumière, de la température et des caractéristiques des cultures.

2.1. Le processus d'assimilation

Cette partie commence par des généralités sur les mécanismes de base de l'assimilation au niveau cellulaire (2.1.1). Ensuite, nous étudierons l'influence des facteurs environnementaux sur l'assimilation de CO₂ par la feuille (2.1.2) et par la culture (2.1.3).

2.1.1. Les processus de base

Le processus de base de l'assimilation du CO₂ comprend les trois étapes suivantes :

- *La diffusion* au cours de laquelle le CO₂ de l'air migre vers les chloroplastes à l'intérieur des feuilles ;
- *La réaction photochimique* qui se déroule dans les chloroplastes et au cours de laquelle l'énergie solaire est transformée en composés énergétiques chimiques (NADPH et ATP) ;

- La réaction biochimique dans laquelle le CO_2 est réduit en sucre par les composés NADPH et ATP.

2.1.1.1. La diffusion du CO_2

Le taux de diffusion du CO_2 de l'air à travers les stomates, les membranes et le protoplasme des cellules du mésophylle vers les chloroplastes (Fig. 2.1) peut être représenté par une analogie à la loi d'Ohm du type :

$$\text{taux de diffusion} = \frac{\text{Difference de concentration}}{\text{Resistance}}$$

ou,

$$\text{Flux} = \frac{[\text{CO}_2]_{\text{ext}} - [\text{CO}_2]_{\text{chl}}}{r'_b + r'_s + r'_m} \quad (\text{Equation 2.1})$$

avec

flux : flux total du CO_2 dans la feuille (taux de diffusion) en $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ feuille s}^{-1}$;

$[\text{CO}_2]_{\text{ext}}$: concentration de CO_2 dans l'air environnant la feuille en $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-3}$;

$[\text{CO}_2]_{\text{chl}}$: concentration de CO_2 dans les chloroplastes en $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-3}$;

r'_b : résistance de la couche d'air au dessus de la feuille à la diffusion du CO_2 en s m^{-1} (boundary layer resistance) ;

r'_s : résistance des stomates de l'épiderme de la feuille à la diffusion du CO_2 en s m^{-1} ;

r'_m : résistance des cellules du mésophylle à la diffusion du CO_2 en s m^{-1} ;

(1 ppm CO_2 = 1 $\mu\text{l CO}_2 \text{ l}^{-1}$ air = 1.83 mg $\text{CO}_2 \text{ m}^{-3}$ à 24 deg.C)

Figure 2.1. Coupe transversale d'une feuille au niveau d'un stomate (A) et différents types de résistance à la diffusion du CO_2 (B).

Dans les chloroplastes, le CO_2 est ensuite transformé par des réactions biochimiques (voir plus loin). La concentration en CO_2 dans ces structures et par conséquent, dans la cavité des stomates (concentration interne du CO_2) est plus basse que dans l'air (environ 340 ppm hors de la feuille). Cette différence de concentration est le moteur du transfert de CO_2 durant la diffusion.

Les processus de diffusion du CO_2 se heurtent aux résistances suivantes :

r'_b : Résistance de la couche d'air au dessus de la feuille à la diffusion du CO_2 ($\sim 15 \text{ s m}^{-1}$).

Elle correspond à une fine couche d'air non turbulent à la surface de la feuille. Elle dépend de la vitesse du vent et de la largeur de la feuille : les vents forts ou les feuilles étroites réduisent l'épaisseur de cette couche et créent ainsi une plus faible résistance.

r'_s : Résistance des stomates de l'épiderme de la feuille à la diffusion du CO_2 .

Cette résistance varie entre 160 et 30 000 s m^{-1} selon l'ouverture ou la fermeture des stomates. Quand les stomates sont ouverts, l'eau s'échappe des espaces intercellulaires vers l'atmosphère (mécanisme de la *transpiration*). La transpiration peut être décrite par une formule similaire à celle utilisée pour la diffusion du CO_2 . La résistance des stomates évolue sans arrêt avec les variations de l'environnement. En cas de manque d'eau, les stomates se ferment pour prévenir la perte excessive d'eau par les feuilles ce qui provoque une forte résistance à la diffusion et par conséquent une faible assimilation de CO_2 .

r'_m : Résistance des cellules du mésophylle à la diffusion du CO_2 (100 à 1000 s m^{-1}).

Elle comprend plusieurs résistances car le CO_2 va d'abord de la cavité des stomates à la surface des cellules du mésophylle via les espaces intercellulaires et, de là, dans la vacuole des cellules pour entrer ensuite dans les chloroplastes. C'est dans les chloroplastes que se passe ensuite

la carboxylation (voir 2.2.12 : processus biochimique). La résistance de tous les processus de transport combinés atteint seulement la valeur de 2 à 10 s m⁻¹, la résistance des cellules du mésophylle est dominée par la résistance de carboxylation. Cette résistance, contrairement aux autres, est une propriété génétique de la plante et dépend directement des facteurs environnementaux (statut de l'eau des feuilles).

2.1.1.2. Le processus photochimique

L'énergie de la lumière est absorbée par des pigments et la chlorophylle est le plus important. Seule, les radiations de longueurs d'onde comprises entre 400 et 700 nm (radiation visible) sont concernées par les réactions photochimiques (Fig. 2.2). Elles composent la *radiation photosynthétiquement active* (PAR) qui constitue environ la moitié de la radiation globale atteignant la surface de la terre.

Dans le chloroplaste, l'énergie de la lumière est fixée sur des composés riches en énergie, NADPH et ATP. Des molécules d'eau sont éclatées (*photolyse* ; Fig. 2.3). L'ensemble de la réaction est appelée *réaction à la lumière* et peut être résumée comme suit :

8 quanta de lumière + 2H₂O + 2NADP⁺ + 3ADP + 3H₃PO₄ ->

2NADPH + 2H⁺ + 3ATP + 3 H₂O + O₂

avec ADP + H₃PO₄ -> ATP + H₂ O.

Figure 2.2. Composition spectrale de la radiation globale en distinguant la radiation directe (zone claire) et la radiation diffuse ou indirecte dispersée par les nuages (zone hachurée).

D'après Monteith & Unsworth 1990. Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, 291 p.

2.1.1.3. Le processus biochimique

L'énergie des composés NADPH et ATP est utilisée pour réduire le CO₂ en CH₂O. Parce que cette réaction est indépendante de la lumière, elle est appelée la *réaction à l'obscurité* (« dark reaction ») :

2NADPH + 2H⁺ + 3ATP + CO₂ -> CH₂ O + NADP⁺ + 3ADP + 3H₃PO₄ + H₂ O

Cette réaction peut se dérouler selon deux types de réactions biochimiques : la chaîne de carbones qui forme le premier produit stable comprendra 3 ou 4 atomes de carbone. Le type de réactions est spécifique à chaque espèce, on distingue ainsi des plantes en C₃ et en C₄.

(Tableau 2.1).

Tableau 2.1. Quelques espèces de plantes en C₃ et en C₄.

Plantes en C ₃	Plantes en C ₄
pomme de terre	sorgho, maïs, mil
betterave sucrière, bé, colza, orge	canne à sucre, Rhodes
riz, soja, haricot, seigle	sisal et des halophytes (p.e. <i>Atriplex rosea</i>), mangrove
presque tous les arbres (sauf la mangrove)	

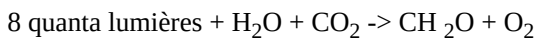
Dans les plantes en C₃, l'enzyme rubisco (ribulose 1,5-diphosphate carboxylase) joue le rôle de récepteur primaire du CO₂ (*carboxylation*) entrant dans le *cycle de Calvin*. Cependant, la rubisco peut aussi réagir avec l'oxygène (*oxygénation*) et, dans ce cas, l'enzyme doit être recyclée. Ce recyclage (*photorespiration*) requiert de l'énergie et il conduit à la formation de CO₂. En conditions normales (340 ppm de CO₂ ; 21 % de O₂ ; 20 deg.C) la photorespiration diminue l'assimilation totale de CO₂ d'un tiers, et exerce une très grande influence dans un environnement riche en O₂ ou pauvre en CO₂ (c'est-à-dire faible concentration interne de CO₂, après la fermeture des stomates).

Les plantes en C₄ contiennent deux types de chloroplastes : les cellules parenchymatiques qui entourent radialement les vaisseaux conducteurs contiennent les gros chloroplastes et les cellules du mésophylle qui entourent les vaisseaux conducteurs contiennent les petits chloroplastes.

Dans les petits chloroplastes, la carboxylase-PEP est le récepteur primaire du CO₂. Son affinité pour le CO₂ est supérieure à celle de la rubisco et elle ne réagit pas avec l'oxygène. Après la réaction avec la carboxylase-PEP, le CO₂ est transféré à l'intérieur des chloroplastes des cellules des vaisseaux conducteurs où le CO₂ est relâché. Cette augmentation de concentration de CO₂ dans les vaisseaux favorise la carboxylation (réaction de la rubisco présente avec CO₂) et le cycle de Calvin, restreignant ainsi les pertes photorespiratoires ([2.3](#)).

Les plantes en C₄ ont une plus grande affinité avec CO₂ et une faible résistance de carboxylation qui est de 100 à 200 s m⁻¹ contre 200 à 1000 s m⁻¹ pour les plantes en C₃ (voir ci-dessus la résistance des cellules du mésophylle).

En combinant la réaction à la lumière et la réaction à l'obscurité, la réaction totale est :



L'efficacité d'utilisation théorique de la lumière, c'est-à-dire l'énergie requise pour fixer une mole de CO₂ peut être estimée par cette formule. Une mole de quanta lumière dans la gamme des radiations visibles représente 210 kJ et une mole de CO₂ équivaut à 44 g, donc l'efficacité d'utilisation théorique de la lumière en l'absence de la photorespiration est équivalente à : 44 g de CO₂ / (8 * 210 kJ) soit 26,2 ug de CO₂ J⁻¹. Puisque le CO₂ est fixé par une surface foliaire interceptant la lumière, l'efficacité d'utilisation de la lumière est communément exprimée en : ug CO₂ m⁻² s⁻¹ / (J m⁻² s⁻¹), c'est-à-dire ug CO₂ J⁻¹ ou en kg de CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ / J m⁻² s⁻¹.

Une partie de l'énergie lumineuse qui arrive est absorbée par des pigments autres que la chlorophylle tels que les caroténoïdes. Ce processus fait chuter l'efficacité d'utilisation de la lumière d'environ 35 %, elle vaut alors environ 17 ug de CO₂ J⁻¹. En terme d'énergie, une molécule de CH₂O représente 410 kJ. Si l'on considère que l'efficacité d'utilisation de la lumière est la fraction de la PAR fixée en hydrates de carbone, sa valeur théorique de 410/(8 * 210) = 28 % tombe approximativement à 18 %. Si on se réfère à la radiation totale, on obtient 9 %.

Cela est valable pour les faibles intensités lumineuses car, sous de fortes intensités, le taux de diffusion de CO₂ devient le facteur limitant de l'efficacité.

[Figure 2.3.](#) Représentation schématique des processus photosynthétiques des plantes en C₃ et en C₄. Remarquer la différence de localisation des processus secondaires dans les plantes en C₄.

PGA : acide 3-phosphoglycérique, PEP : phosphoenolpyruvate carboxylase, RuDP : ribulose 1.5-diphosphate carboxylase (« rubisco »).

2.1.2. L'assimilation de CO₂ par une feuille

Le taux d'assimilation de CO₂ par une feuille peut être déterminé en l'enfermant dans une boîte spéciale (Fig. 2.4). L'air passe par la boîte à une vitesse connue et il est bien brassé pour assurer une concentration homogène de CO₂. Sa concentration en CO₂ est mesurée avant et après son passage sur la feuille et la différence observée est le bilan des processus d'assimilation de CO₂ (utilisation de CO₂) et de la respiration (libération de CO₂), on parle alors du *taux net d'assimilation*.

[Figure 2.4.](#) Représentation schématique d'une chambre foliaire permettant la mesure du taux d'assimilation du CO₂.

Dans la boîte, la feuille peut être soumise à des facteurs environnementaux variables pour étudier leur effet sur l'assimilation de CO₂. Dans ce paragraphe, une attention particulière est portée sur l'influence de la lumière, de la concentration en CO₂ et de la température sur l'assimilation du CO₂.

Question 2.1. Comment les facteurs environnementaux indiqués interagissent-ils avec les processus d'assimilation de CO₂ ?

2.1.2.1. L'intensité de la lumière

On obtient les courbes de réponse à la lumière en mesurant le taux d'assimilation de CO₂ à différentes intensités de lumière ([Fig. 2.5](#)).

La Fig. 2.5a montre que le taux net d'assimilation est plus élevé avec une saturation de la lumière et qu'il décroît avec l'intensité de la lumière. Finalement, la courbe coupe l'axe des abscisses en un point nommé *point de compensation de la lumière*. Pour cet éclaircissement, l'assimilation de CO₂ compense juste le relâchement de CO₂ par la respiration (2.2).

Pour une intensité nulle de lumière, c'est-à-dire à l'obscurité totale, la photorespiration ne peut plus être prise en compte et on parle alors de *respiration dans l'obscurité* (R_{obscurité}). Il est généralement supposé que la respiration dans l'obscurité existe aussi à la lumière, par conséquent la courbe d'assimilation brute est construite à partir de la courbe d'*assimilation nette* (A_{nette}) en ajoutant la valeur de la respiration dans l'obscurité (Fig. 2.5a).

L'assimilation brute des plantes en C₃ comprend aussi la photorespiration notée R_{photo} (ce n'est pas le cas pour les plantes en C₄) et on parle alors d'*assimilation brute apparente* notée A*_{brute} ([Fig. 2.23](#)) :

$$A^*_{brute} = A_{nette} + (R_{obscurité} + R_{photo}) \text{ (Equation 2.2a)}$$

avec tous les termes exprimés en g CO₂ m⁻² feuille s⁻¹ et (R_{obscurité} + R_{photo}) représentant le terme global de la respiration.

En principe, on peut distinguer la photorespiration de la respiration dans l'obscurité par la libération de CO₂ supplémentaire se produisant immédiatement après l'extinction des lumières pendant une période d'environ d'une minute. Ce taux de relance supplémentaire est plus élevé que celui de la respiration dans l'obscurité. Ce procédé est appelé l'explosion post illumination.

La méthode la plus fiable pour mesurer la photorespiration est de réduire la concentration d'oxygène de l'atmosphère ambiante de 21 % à 1 ou 2 %. L'accroissement net de la photosynthèse peut alors être directement attribué à l'élimination de la photorespiration, puisque la respiration à l'obscurité n'est pas affectée par les changements de concentration en oxygène.

Dans les conditions normales (340 ppm de CO₂ ; 21 % de CO₂, 20 °C), les pertes liées à la photorespiration des feuilles des plantes en C₃ correspond à environ 35 % de l'assimilation brute apparente de CO₂, indépendamment du niveau de la lumière. Comme nous le verrons dans 2.2, la photorespiration ne contribue pas à la production et devrait être considérée comme une perte d'efficacité propre aux réactions biochimiques des plantes en C₃.

Un processus similaire inefficace comparable, bien que moins prononcé, est, pour les plantes C₄, la demande d'énergie sous forme d'ATP pour le transport du CO₂ dans les vaisseaux conducteurs ([Fig. 2.3](#)).

En tenant compte de ces pertes au cours des réactions, l'assimilation brute de CO₂ par les plantes en C₃ et en C₄ peut s'exprimer ainsi :

$$A_{brute} = A_{nette} + R_{obscurité} \text{ (Equation 2.2b)}$$

Les courbes de réponse à la lumière de l'assimilation brute de CO₂ sont présentées dans la Fig. 2.5b.

[Figure 2.5](#)

a) Courbe de réponse à la lumière de l'assimilation nette de CO₂ (A_{net}) mesurée dans une chambre foliaire pour une plante en C₃ (trait plein).

La photorespiration (R_{photo}) est calculée à partir des mesures de l'assimilation nette obtenues pour de faibles teneurs en oxygène de l'air (trait pointillé). Ces deux termes ajoutés à la respiration dans l'obscurité (R_{obs}) donne l'assimilation brute apparente de CO₂ (A*_{brute}).

b) Courbe de réponse à la lumière de l'assimilation brute de CO₂ (A_{brute}) calculée à partir de l'assimilation nette de CO₂ (A_{net}) et de la respiration dans l'obscurité (R_{obs}) pour une plante en C₃ (trait plein).

La courbe de réponse pour une plante en C₄ se rapproche de celle d'une plante en C₃ dans des conditions de faibles teneurs en oxygène de l'air et de teneurs moyennes en CO₂ (trait pointillé). Assimilation de CO₂ aux températures optimales pour les plantes en C₃ et en C₄.

c) *Taux d'assimilation brute et pertes dues à la photorespiration et aux transports de CO₂ pour des plantes en C₃ et en C₄ sous des intensités de lumière faible ou élevée.*

Sous des éclairagements faibles, les taux d'assimilation brute augmentent linéairement avec l'intensité de la lumière. Le taux global est alors déterminé par le *taux de la réaction photochimique*, qui est limité par la disponibilité en énergie lumineuse. La pente de la courbe à ce point représente l'*efficience d'utilisation initiale de la lumière* (epsilon). Expérimentalement, la valeur déterminée pour est d'environ 12,5 µg CO₂ J⁻¹. Cette valeur est moins élevée que celle de l'efficience d'utilisation théorique de la lumière (17 µg CO₂ J⁻¹) quand on prend en compte les pertes liées à l'absorption de la lumière par des pigments autres que la chlorophylle en condition de faible intensité lumineuse (2.1.1). Cette différence est la conséquence des pertes liées aux processus mentionnés ci-dessus.

Puisque sous faible luminosité, les pertes des plantes en C₃ (R_{photo} dans l'Equation 2.2a) sont en terme absolu à peu près aussi petites que celles des plantes en C₄ (Fig. 2.5c), les valeurs de [epsilon] sont pratiquement identiques pour les plantes en C₃ et en C₄ (Fig. 2.5b). L'efficience d'utilisation initiale de la lumière semble avoir une valeur standard pour la plupart des espèces en C₃ et en C₄ (Tableau 2.2).

Question 2.2. Exprimer l'efficience d'utilisation initiale de la lumière en kg de CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ / (J m⁻² s⁻¹) et comparer le résultat avec les données du Tableau 2.2.

En condition de hautes intensités lumineuses, l'assimilation brute de CO₂ atteint un niveau maximum (A_{max}) qui est indépendant de l'intensité de la lumière, puisque d'autres facteurs, comme le taux de diffusion de CO₂, deviennent limitants. De même, les taux de photorespiration des plantes C₃ atteignent un maximum (Fig. 2.5a).

Par contre, les pertes à travers les processus d'inefficience dans les plantes C₄ demeurent faibles (Fig. 2.5c). Cela explique les grandes différences de valeur de A_{max} entre les plantes en C₃ et en C₄ (approximativement 30 à 40 %), elles correspondent aux pertes de photorespiration des plantes en C₃ (Fig. 2.5b). Ce phénomène se retrouve au niveau du taux net d'assimilation observé, comme le montre la [Fig. 2.6a](#). Les valeurs de A_{max} peuvent varier considérablement entre les différentes espèces (Tableau 2.2).

Tableau 2.2. Valeurs caractéristiques et extrêmes de l'assimilation brute maximum A_{max} en kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹, de l'efficience d'utilisation initiale de la en kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹/(J m⁻² s⁻¹) et de la respiration à l'obscurité R_{obs} en kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ pour les feuilles des plantes en C₃ et en C₄ aux températures optimales.

type de plantes	A _{max}	valeurs extrêmes	e	R _{obs}
C ₃	40	20 - 50	0.45	2
C ₄	70	50 - 80	0.45	2

[Figure 2.6.](#) *Effet de la lumière (A), de la teneur en CO₂ (B) et de la température sur le taux d'assimilation nette de CO₂ (C) des plantes en C₃ (trait plein) et en C₄ (pointillés).*

Les taux d'assimilation des courbes (B) et (C) correspondent à des intensités de lumière saturante. Dans la courbe (B), la teneur en CO₂ dans la cavité des stomates est utilisée pour éviter d'inclure la réponse des stomates aux changements de concentration externe en CO₂.

La courbe de réponse à la lumière de l'assimilation brute de CO₂ par les feuilles peut être estimée par l'équation :

$$A_{brute} = A_{max} * \left(1 - \exp\left(-PAR_{abs} * \alpha / A_{max}\right)\right) \text{ (Equation 2.3)}$$

avec :

A_{brute} : taux d'assimilation brute de CO₂ en kg CO₂ ha feuille⁻¹ h⁻¹ ;

$A_{\max}$: taux d'assimilation brute maximum de CO_2 en $\text{kg CO}_2 \text{ ha feuille}^{-1} \text{ h}^{-1}$;

PAR_{abs} : PAR absorbée en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ou en W m^{-2} ;

[epsilon] : efficacité d'utilisation initiale de la lumière en $\text{kg CO}_2 \text{ ha feuille}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$.

Les feuilles s'adaptent aux conditions de lumière sous lesquelles elles se développent : par exemple, les feuilles des plantes vivant sous de hautes intensités lumineuses ont des taux d'assimilation brute maximum de CO_2 plus élevés que les plantes se développant sous de faibles intensités lumineuses. Les feuilles développées sous de hautes intensités lumineuses sont plus épaisses et contiennent plus de rubisco. Cette différence existe aussi entre les feuilles au soleil et à l'ombre d'une même plante.

2.1.2.2. La concentration en CO_2

En condition de hautes intensités lumineuses, la réaction photochimique fournit une énergie suffisante et le taux d'assimilation de CO_2 peut être limité par la disponibilité en CO_2 (Fig. 2.7). Dans ce cas, la diffusion devient le facteur limitant.

Puisque le taux de diffusion est proportionnel au gradient de concentration en CO_2 (Equation 2.1), les hautes concentrations externes de CO_2 devraient conduire proportionnellement à des taux élevés d'assimilation (Fig. 2.7). Cependant, dans certains cas, cette réponse n'est pas observée. L'analyse de ces résultats en terme de gradient et de résistance indique que la résistance à la diffusion du CO_2 des stomates (r'_s , Equation 2.1) augmente proportionnellement avec la concentration externe de CO_2 , et joue ainsi contre l'effet d'une grande différence de concentrations (3.2.2).

Le taux d'assimilation augmente avec la concentration de CO_2 , plus particulièrement pour les plantes en C_3 qu'en C_4 , en raison de leur plus faible affinité avec CO_2 et de la valeur plus élevée de leur point de compensation : à saturation de lumière et lorsque l'absorption de CO_2 compense le CO_2 dégagé, les concentrations de CO_2 dans les cavités des stomates sont respectivement d'environ 50 et 10 ppm pour les plantes en C_3 et en C_4 (Fig. 2.6). Cela est dû au CO_2 supplémentaire dégagé par le processus photorespiratoire des plantes en C_3 . En outre, les niveaux élevés de CO_2 dans les chloroplastes du mésophylle conduisent à une diminution de la photorespiration et par conséquent à des taux d'assimilation plus élevés, un processus inexistant chez les plantes C_4 . Ainsi, les cultures en C_3 profiteraient mieux des concentrations élevées de CO_2 soit imposées artificiellement dans les serres soit associées aux émissions croissantes de CO_2 (par les industries) dans l'air ambiant.

Les espèces en C_3 sont caractérisées par un point de compensation de CO_2 plus élevé que les plantes en C_4 à cause du CO_2 relâché au cours de la photorespiration (respectivement 50 et 10 ppm). Elles ont moins d'affinité pour le CO_2 et leurs taux d'assimilation augmentent encore peu à peu pour des concentrations internes de CO_2 élevés (Fig. 2.6b). L'augmentation de concentration de CO_2 dans les chloroplastes des cellules du mésophylle provoquent une baisse de la photorespiration et une augmentation des taux d'assimilation. Ce processus n'existe pas pour les plantes en C_4 . Par conséquent, les plantes en C_3 tirent bénéfice des concentrations élevées en CO_2 imposées artificiellement dans les serres ou dues aux émissions de CO_2 par les usines.

Figure 2.7. Effet de l'augmentation de la teneur en CO_2 et de la température sur le taux d'assimilation brute de CO_2 d'une culture de concombre sous différentes intensités de lumière.

D'après Gastra, 1962. Neth. J. agric. Sci. 10 : 311-324.

Puisque les plantes en C_4 sont caractérisées par un faible point de compensation et une grande affinité pour le CO_2 les taux d'assimilation sont atteints à des niveaux de concentration interne de CO_2 relativement bas (Fig. 2.6b). Les faibles concentrations internes de CO_2 proviennent généralement de la résistance à la diffusion des stomates relativement élevée, les pertes dues à la transpiration sont alors réduites, ce qui est avantageux dans des conditions de manque d'eau (3.4.1).

2.1.2.3. La température

Les réactions biochimiques dépendent des enzymes dont les activités sont liées à la température (Fig. 2.8). Par conséquent, à saturation de la lumière, la réponse à la température du taux d'assimilation de CO_2 montre un optimum ($A_{\max}$).

[Figure 2.8](#). Effet de la température sur l'activité des enzymes RuDP-carboxylase et PEP- carboxylase.

D'après Trehane & Cooper, 1969. J. Exp. Bot. 20 : 170-175.

Sous de faibles niveaux de lumière, les taux d'assimilation de CO₂ sont moins affectés par la température comme le montre les valeurs de l'efficacité d'utilisation initiale de la lumière sur une large gamme de température. Cependant, elle diminue rapidement à des températures excédant respectivement 30 et 40 deg.C pour les plantes en C₃ et en C₄, lorsque les enzymes à base d'acides aminés sont détruites (Tableau 2.3).

Tableau 2.3. Valeurs caractéristiques de l'efficacité d'utilisation initiale de la lumière en kg CO₂ ha feuille⁻¹ h⁻¹ / (J m⁻² s⁻¹) de feuilles isolées pour les plantes en C₃ et en C₄ en fonction de la température.

type de plantes	0 deg.C	10 deg.C	20 deg.C	30 deg.C	40 deg.C	50 deg.C
C ₃	0.50	0.50	0.45	0.30	0.10	0.01
C ₄	-	0.45	0.45	0.45	0.40	0.01

Lorsque la lumière n'est plus un facteur limitant, les effets de la température deviennent plus apparents. Diminués par les basses températures, les taux d'assimilation à saturation de la lumière augmentent graduellement à la saturation de la lumière jusqu'à une température optimale, comme le montrent les courbes de la [Fig. 2.6c](#).

Question 2.3. Qu'avez-vous noté sur la distribution géographique des plantes en C₃ et en C₄ ? (utiliser le Tableau 2.1)

Les plantes en C₄ sont plus fréquentes dans les régions les plus chaudes, cependant, certaines plantes en C₃ (riz, blé et pomme de terre) sont aussi cultivées dans ces zones. Les plantes en C₄ ont un A_{max} plus élevé que celui des plantes en C₃ mais une température optimale plus élevée (Fig. 2.6c). Cela s'explique par la présence de la PEP-carboxylase dans les plantes en C₄ qui est plus active à plus haute température ([Fig. 2.8](#)). En outre, la photorespiration des plantes en C₃ augmente avec la température puisque la rubisco a alors plus d'affinité pour l'oxygène que pour le CO₂. Lorsque la photorespiration est supprimée (par exemple dans un environnement pauvre en O₂), les plantes en C₃ montrent une diminution graduelle de A_{max} plus lente quand la températures monte.

En répondant instantanément aux différentes températures, les taux d'assimilation semblent s'adapter aux températures auxquelles les plantes se développent comme le montre la variabilité des températures optimales.

2.1.2.4. Les autres facteurs

L'assimilation du CO₂ est aussi influencée par d'autres facteurs tels que :

- L'âge de la feuille : les feuilles atteignent leur capacité maximale d'assimilation à la fin de leur croissance. Les feuilles plus jeunes n'ont pas une photosynthèse optimale. A_{max} diminue avec la sénescence de la feuille, avec la diminution de l'activité de la rubisco et les niveaux d'azote (voir ci-dessous).
- Le statut de l'eau dans la feuille : Les stomates se ferment en condition de sécheresse et leur résistance à la diffusion du CO₂ (r'_s) augmente.
- Le statut de l'azote de la feuille : Puisque la rubisco contient une quantité substantielle d'azote, le taux d'assimilation de CO₂ à saturation de la lumière est directement lié au statut de l'azote des feuilles.
- Les insectes ravageurs, les maladies et la pollution de l'air : ces facteurs affectent négativement l'assimilation de CO₂ en réduisant la luminosité (feuilles couvertes de champignon) ou en interférant avec les processus biochimiques (pollution de SO₂).

2.1.3. L'assimilation de CO2 par une culture

Les changements de luminosité et l'architecture du couvert végétal pendant le développement de la plante affectent fortement l'assimilation de CO₂ par la culture. La disponibilité en lumière varie au cours de la journée et suivant les saisons, selon la localité, et la latitude (2.1.3.1). La surface foliaire et la position des feuilles dans le couvert déterminent la quantité de lumière interceptée et par conséquent transformée en hydrates de carbone (2.1.3.2). L'assimilation du CO₂ par la culture peut être considérée comme la sommation de l'assimilation de chaque feuille,

en tenant compte de leur effet sur la distribution de la lumière dans le couvert (réflexion et dispersion de la radiation). Basé sur la disponibilité et l'interception instantanée de la lumière, le taux d'assimilation peut être calculé, puis intégré sur une période pour donner le taux d'assimilation quotidienne et par la suite le taux d'assimilation saisonnière de la culture (2.1.3.3).

2.1.3.1. Disponibilité de la lumière

Mesuré perpendiculairement aux rayons solaires, le flux de la radiation hors de l'atmosphère terrestre est presque constant et est défini comme la constante solaire S égale à $1370 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 2.9).

La radiation atteignant l'atmosphère terrestre (S_0) dépend de l'angle auquel les rayons solaires tombent sur cette surface : les plus faibles élévations correspondent à une augmentation de la distance au soleil et à une baisse des flux de radiations par unité de surface. L'élévation du soleil est représentée comme une fonction trigonométrique de la localisation sur la terre (latitude géographique), du jour de l'année (saison) et de l'heure (voir l' [Appendice 1](#)).

Figure 2.9. Flux de l'énergie dans la production végétale. Les valeurs données sont indicatives.

S = radiation solaire, S_0 = radiation solaire atteignant l'atmosphère terrestre, R_g = radiation globale incidente, I_0 = PAR incidente, I_{abs} = PAR absorbée, A_{brute} = assimilation brute, A_{net} = assimilation nette.

D'après C.R.W. Spedding, 1988. An introduction to agricultural systems. Elsevier applied science, 189 p.

Alors, l'intensité de la lumière instantanée ($\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) à la surface de la terre, notée *radiation globale* (R_g) dépend de la latitude, de la saison et du jour (Fig. 2.12) aussi bien que des conditions atmosphériques : les nuages et la poussière déterminent l'absorption et la réflexion de la radiation lors de son passage à travers l'atmosphère (Fig. 2.9). La radiation quotidienne cumulée (J m^{-2}) dépend de la latitude et de la saison, elle est obtenue par la sommation de l'intensité de la lumière sur la durée du jour (h ; Fig. 2.11). L'effet combiné de la latitude et de la saison sur l'intensité de la lumière et la longueur du jour est représenté sur la Fig. 2.10; l'amplitude de la radiation globale journalière augmente avec la latitude. Les radiations globales journalières à hautes et basses latitudes peuvent être identiques car les différences de longueur de jour sont compensées par les différences d'intensités lumineuses.

Le rapport entre la radiation totale journalière à la surface de la terre et au sommet de l'atmosphère (R_g/R_i) est défini comme le *coefficient de transmission atmosphérique*, en moyenne ses valeurs sont respectivement de 0,2 et 0,8 pour un jour nuageux et un jour parfaitement clair. Les coefficients de transmission calculés pendant une saison de culture aux Pays-Bas (52deg. N) et au Kenya (0deg. N) sont respectivement de 0,42 et 0,54.

En absence de données mesurées, la radiation globale et la PAR peuvent être estimées mathématiquement sur la base de la latitude, de la saison, de l'heure de la journée et du coefficient de transmission.

Figure 2.10. Radiation globale journalière en fonction de la latitude et du jour de l'année pour des jours parfaitement clairs.

Figure 2.11. Durée du jour en fonction de la latitude et du jour de l'année.

Figure 2.12. Evolution de la radiation globale incidente à la limite de l'atmosphère terrestre (S_0) et à la surface de la terre (S_g) (valeurs moyennes) au cours de la journée du 16 Juin aux Pays-Bas.

2.1.3.2. L'interception de la lumière et l'assimilation de CO₂

Le taux d'assimilation de CO₂ d'une plante à un moment donné peut être calculé à partir de la courbe de réponse à la lumière de l'assimilation de CO₂ par les feuilles individuelles (2.1.2) et de la radiation interceptée par ces feuilles. Avant de considérer des situations réalistes, le taux d'assimilation de CO₂ sera examiné pour un cas très simple : une plante avec 1 à 3 niveaux de feuilles étendues et horizontales. S'il y a 3 niveaux de feuilles, chaque mètre carré de la surface du sol est couvert par 3 m² de surface de feuilles ce qui implique un *indice de surface foliaire* (LAI : Leaf Area Index) de 3.

Comme nous l'avons vu dans 2.1.1, la PAR est à peu près égale à la moitié de la radiation globale. Cependant, toute la PAR incidente (PAR_{inc}) n'est pas absorbée (Fig. 2.13). En moyenne, 10 % des radiations sont réfléchies, 10 % sont transmis, et le reste est absorbé (PAR_{abs}). La réflexion des feuilles vertes et saines ne varie pas beaucoup, mais la transmission peut varier de 0 % pour les feuilles épaisses à 40 % pour les feuilles très

minces (ne pas confondre cette transmission avec le coefficient de transmission R_g/R_i).

En supposant que la PAR incidente (PAR_{inc}) est de $100 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pour un ciel couvert, que la réflexion et la transmission sont toutes deux de 10 %, la PAR absorbée (PAR_{abs}), transmise et reflétée dans la première couche de feuilles sont égales respectivement à 80, 10 et $10 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Le taux d'assimilation correspondant peut être déterminé en introduisant la valeur de la PAR absorbée dans l'Equation 2.3. En supposant qu' A_{max} est égal à $40 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et égal à $0,45 \text{ kg de CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$, le taux d'assimilation brute de CO_2 de cette couche de feuilles étendues horizontalement est égal à $23,74 \text{ kg de CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

[Figure 2.13.](#) Distribution de la radiation incidente au niveau d'une feuille.

Si plusieurs niveaux de feuilles sont présents, la radiation transmise par le première niveau ($10 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) devient la valeur de la radiation incidente sur la deuxième couche. En outre, il est supposé que les radiations reflétées par la couche de feuilles du milieu et du bas ne sont pas absorbées par les couches supérieures. Les mêmes calculs peuvent être appliqués pour les différents niveaux comme le montre la Fig. 2.14. Le même calcul a été répété avec une PAR incidente de $500 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pour un ciel clair.

[Figure 2.14.](#) Radiations photosynthétiquement actives (PAR) incidente et absorbée, assimilation brute de CO_2 (A_{brute}) sous deux régimes de radiation pour chaque niveau de feuilles d'une culture présentant trois niveaux de feuilles horizontales.

PAR en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, A_{brute} en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et LUE = efficacité d'utilisation de la lumière en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$.

$A_{max} = 40 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et $= 0,45 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$.

Question 2.4. Expliquer les différentes valeurs de l'efficacité d'utilisation de la lumière pour chacun des trois niveaux de feuilles de $LAI = 1$ et pour la culture entière avec deux niveaux de lumière ([Fig. 2.14](#)).

Expliquer pourquoi l'assimilation de CO_2 , sommée sur les 3 couches de feuilles, double seulement alors que la radiation incidente quintuple.

Les feuilles des plantes en C_3 atteignent leur taux d'assimilation de CO_2 maximum pour une PAR relativement basse (approximativement $250 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), comme le montre les courbes de réponse à la lumière de la [Fig. 2.6a](#). Les niveaux élevés de lumière accroissent à peine les taux d'assimilation et par conséquent donnent de faibles efficacités d'utilisation de la lumière.

Au champ, les cultures ne présentent pas des feuilles étendues horizontalement, mais de petites feuilles avec des surfaces inclinées à des angles divers. Dans ce cas, la lumière est distribuée plus uniformément ce qui réduit les possibilités de saturation en lumière des feuilles situées au sommet (dans les gammes normales de lumière).

Pour illustrer la distribution de la lumière dans une culture, des mesures de lumière à différentes hauteurs du couvert sont présentées dans la Fig. 2.15a, et tracées en fonction des valeurs correspondantes de l'indice de surface foliaire cumulé de haut en bas (Fig. 2.15b).

[Figure 2.15.](#) Courbe A : distribution de la surface foliaire (LAI pour les niveaux de feuilles tous les 5 cm) et de l'intensité lumineuse au sein du couvert végétal d'une culture de betterave en fonction de l'intensité lumineuse au-dessus de la culture.

Courbe B : LAI cumulée calculée du haut en bas du couvert végétal en fonction de l'intensité de la lumière.

LAI = Leaf Area Index = indice de surface foliaire en m^2 de surface foliaire / m^2 surface de sol couvert.

La relation entre l'extinction de la lumière et l'indice de surface foliaire est de forme exponentielle et la courbe de la Fig. 2.15b peut être représentée par l'équation suivante :

$$PAR_d = PAR_{inc} * \exp(-k * LAI_d) \text{ (Equation 2.4)}$$

PAR_{inc} : PAR incidente en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;

PAR_d : PAR à la profondeur d dans le couvert en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;

LAI_d : indice de surface foliaire cumulé à la profondeur d ;

k : coefficient d'extinction.

La valeur du coefficient d'extinction est généralement déterminée par l'architecture de la culture et plus spécifiquement par l'angle de

distribution des feuilles, leur réflexion et leur transmission. Pour des cultures avec une distribution sphérique, c'est-à-dire avec des angles des feuilles répartis au hasard, $k = 0,7$. Les cultures avec beaucoup plus de feuilles verticales (plantes érectophiles par exemple riz dressé, graminées au stade juvénile, lin) ou celles avec beaucoup de feuilles horizontales (plantes planophiles comme la pomme de terre, l'haricot) ont respectivement des valeurs de k plus basses et plus élevées. Les valeurs de k peuvent être très proches de l'unité (α). Quand les valeurs de k augmentent, la pénétration de la lumière dans le couvert diminue (Fig. 2.16b).

Figure 2.16. A : Les phénomènes d'absorption, de transmission et de réflexion au sein d'un couvert végétal.

B : Les courbes I représentent l'intensité lumineuse en fonction de la LAI cumulée calculée du haut en bas du couvert avec $k = 0,5$ (a) et $k = 1$ (b). Les courbes II sont calculées avec un coefficient de réflexion de la culture c de 0,08, elles illustrent la contribution d'une couche de feuilles à la réflexion totale d'une culture avec $k = 0,5$ (a) et $k = 1$ (b). La surface délimitée par les deux groupes de courbes (I et II) représente la quantité de lumière absorbée par la culture pour les valeurs respectives de k .

Une distribution inégale de lumière due aux effets d'ombrage, à l'inclinaison du soleil et aux surfaces foliaires non uniformément distribuées comme dans les vergers et les rosettes (betterave sucrière) exige une analyse détaillée pour déterminer la valeur du coefficient d'extinction. Cela nécessite une programmation complexe à l'ordinateur qui n'est pas étudiée ici mais on peut la trouver dans le cours sur la simulation de la physiologie des cultures (Goudriaan 1992).

Question 2.5. Quelle petite contribution au taux d'assimilation de CO_2 est ignorée dans la [Fig. 2.14](#) ?

La lumière reflétée par une couche de feuilles dans le couvert est en partie absorbée par les autres niveaux de feuilles (Fig. 2.16a). Cependant, seule la réflexion totale du couvert est perdue ce qui s'exprime par le coefficient de réflexion de la culture $[\rho]_c$:

$$PAR_{abs} = (1 - [\rho]_c) * PAR_{inc} * (1 - e^{-k*LAI_d}) \text{ (Equation 2.5)}$$

avec $[\rho]_c = 0,08$, coefficient de réflexion pour la plupart des surface foliaires vertes estimé sur un jour (sans unité de mesure). PAR_{abs} : radiation absorbée par une plante composée d'un nombre de couches foliaire de surface foliaire LAI.

A partir de l'exemple précédent, une culture est considérée avec une distribution sphérique des feuilles, une LAI de 3, et les autres caractéristiques de la culture restent les mêmes.

En vue de simplifier les calculs, on assimile la réflexion totale à celle de la couche supérieure. Cela est possible quand les feuilles les plus basses sont partiellement ombragées et reflètent moins la lumière que celles du sommet. Les radiations reflétées, transmises et absorbées sont calculées en utilisant l'Equation 2.5, avec $c = 0,08$ et $PAR_{inc} = 100 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (montré pour les deux couches supérieures seulement) :

Pour la couche supérieure :

$$\text{radiation reflétée} = 0,08 * 100 = 8,00 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$PAR_{abs} = (1 - 0,08) * 100 * (1 - e^{-0,7*1}) = 46,31 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$PAR_d = (1 - 0,08) * 100 * e^{-0,7*1} = 45,69 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$\text{On retrouve bien } PAR_{inc} = 100 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Connaissant PAR_{abs} dans l'Equation 2.3, on obtient le taux d'assimilation brute :

$$A_{brute} = 16,24 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}.$$

Pour la couche moyenne :

$$\text{radiation reflétée au compte de la couche supérieure} = 0 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$PAR_{abs} = 45,69 * (1 - e^{-0,7*1}) = 23,00 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$PAR_d = 45,69 * (e^{-0,7*1}) = 22,69 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Le total donne bien $45,69 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ qui est la valeur de la PAR_{inc} pour ce niveau de feuilles. L'Equation 2.3 donne alors $A_{brute} = 9,12 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

La PAR_{abs} totale à travers les 2 couches et PAR_d en dessous de ces deux couches peuvent être calculé directement :

$$PAR_{abs} = (1 - 0,08) * 100 * (1 - e^{-0,7 * 2}) = 69,31 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$PAR_d = (1 - 0,08) * 100 * (e^{-0,7 * 2}) = 22,69 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Noter que la valeur de PAR_{abs} calculée pour les 2 couches est égale à la somme des valeurs de la couche supérieure et de la couche moyenne (c'est-à-dire $46,31 + 23,00 = 69,31 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Puisque l'Equation 2.3 s'applique à un seul niveau de feuilles, le taux d'assimilation brute des deux couches doit être calculé en traitant séparément chacune. Alors, l'assimilation totale brute du couvert est égale à $16,24 + 9,12 + 4,82$ soit $30,18 \text{ kg de CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Fig. 2.17).

L'effet d'une meilleure distribution de la lumière, en comparaison avec les feuilles horizontales étendues (Fig. 2.14) est évident en comparant les efficacités d'utilisation de la lumière (question 2.4).

Dans la Fig. 2.17, les calculs ont été répétés pour une PAR de $500 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Ici aussi, une meilleure distribution de la lumière conduit à plus d'effet que dans le cas des feuilles horizontales (l'assimilation de la culture triple alors qu'elle double quand le niveau de la lumière incidente augmente cinq fois (Question 2.4)).

Figure 2.17. *PAR incidente et absorbée, assimilation brute de CO_2 (A_{brute}) pour chaque niveau de feuilles d'une culture présentant trois couches de feuilles sphériques et sous deux niveaux de radiation.*

PAR = Photosynthetically Active Light = radiation photosynthétiquement active en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, A_{brute} en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et LUE = efficacité d'utilisation de la lumière en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$.

$$A_{max} = 40 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}, [\epsilon] = 0,45 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}) \text{ et } [\rho]_c = 0,08.$$

Les courbes de la [Fig. 2.16b](#) illustrent le rapport entre l'extinction rapide de la lumière et l'accroissement de l'index de la surface foliaire. Par conséquent l'intensité de la lumière à une certaine profondeur dans le couvert peut atteindre des valeurs inférieures au point de compensation de la lumière (2.12) ; les feuilles en dessous de cette profondeur ont un bilan négatif de carbone : la respiration dépasse l'assimilation brute. L'indice de surface foliaire cumulé pour lequel l'intensité de la lumière tombe en dessous du point de compensation de la lumière dépend de l'intensité de la lumière incidente et de la valeur du coefficient d'extinction. En conditions normales d'intensité de lumière, cette situation est généralement atteinte pour une valeur de LAI cumulée de 5. Puisque pour cette valeur de LAI, toute la lumière est pratiquement interceptée, LAI = 5 représente une situation généralement caractérisée par un « couvert dense et vert ».

La Fig. 2.18 illustre les variations du taux d'assimilation en fonction de différentes PAR incidentes pour une culture avec une distribution sphérique des feuilles et LAI = 3 ou 5 et pour une culture avec 1 et 5 couches de feuilles réparties horizontalement.

Figure 2.18. *Effet des caractéristiques du couvert végétal sur le calcul du taux d'assimilation brute (A_{brute}) en fonction de la PAR d'une culture présentant différentes couches de feuilles horizontales et des feuilles réparties sphériquement.*

$$A_{max} = 40 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}, [\epsilon] = 0,45 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}) \text{ et } [\rho]_c = 0,08.$$

Question 2.6. *Expliquer les différences entre les courbes de la Fig. 2.18.*

Avec la mauvaise distribution de la lumière dans une culture avec 5 couches de feuilles étendues horizontalement, la saturation de la lumière de la couche supérieure est atteinte pour des basses intensités lumineuses. Avec des intensités lumineuses plus élevées, les couches les plus profondes ne contribuent pas significativement au taux d'assimilation de la culture. Au contraire, dans les plantes caractérisées par une distribution sphérique de l'angle des feuilles, la distribution de la lumière dans le couvert est beaucoup plus favorable : plus de lumière est transmise, ce qui permet aux couches inférieures de feuilles de contribuer significativement à l'assimilation totale pour la culture.

Ces considérations sont particulièrement valables dans le cas d'un ciel nuageux, lorsque toute la radiation incidente est « diffuse ». Quant le soleil n'est pas masqué par les nuages, la plupart de la lumière émane directement du soleil. Si la proportion de radiation « diffuse » augmente, la distribution de la radiation entre les feuilles s'améliore et le taux d'assimilation par la plante s'accroît (Fig. 2.19).

Figure 2.19. *Assimilation brute de CO_2 d'une culture herbacée en fonction de la radiation photosynthétiquement active incidente pour un ciel dégagé et un ciel couvert.*

2.1.3.3. L'assimilation quotidienne de CO_2 par la culture

Les cycles diurnes et annuels de l'intensité de la lumière doivent être pris en compte lors des calculs des taux d'assimilation brute à partir des taux d'assimilation instantanés de CO₂.

Les taux d'assimilation instantanés de CO₂ d'une plante sont calculés pour les niveaux de radiation ambiante au cours de la journée et ils sont intégrés en fonction du temps (Fig. 2.20). En répétant ce processus tous les jours d'une année, on aboutit à l'évolution de l'assimilation journalière de CO₂ au cours de l'année (Fig. 2.21).

Figure 2.20. Evolution de la PAR et de l'assimilation brute de CO₂ d'une culture au cours d'une journée du mois de juin aux Pays-Bas. Jour moyen pour la figure (A), jour clair ou couvert pour les courbes de la figure (B).

$A_{\max} = 40 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$, $[\epsilon] = 0,45 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$, $[\rho]_c = 0,08$, $k = 0,7$ et $\text{LAI} = 5$.

Figure 2.21. Evolution de la radiation globale journalière (R_{global}) et de l'assimilation brute de CO₂ (A_{brute}) au cours du temps pour le couvert dense d'une plante en C₃ cultivée aux Pays-Bas (A) et au Kenya (B). La saison de culture aux Pays-Bas (mi-avril à mi-octobre) est délimitée par deux flèches sur la courbe A avec une valeur moyenne de R_{global} de $15 \text{ MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

La distribution annuelle du taux d'assimilation quotidien de CO₂ d'un couvert dense suit la distribution de la radiation totale journalière (R_g) comme l'illustre la Fig. 2.21. Cela peut s'expliquer à partir de la relation de la Fig. 2.22 : si l'intensité de la lumière augmente, le taux d'assimilation de CO₂ de la culture augmente plus que celui des feuilles individuelles. La relation devient presque linéaire si on considère une journée entière. Alors, en première approximation, pour une culture bien approvisionnée en eau et en éléments nutritifs, le taux journalier d'assimilation de CO₂ (A) peut être considéré comme une fonction linéaire de l'énergie lumineuse absorbée (PAR_{abs}) avec un facteur E_a :

$$A = E_a * \text{PAR}_{\text{abs}} \text{ (Equation 2.6)}$$

Puisque l'architecture du couvert, caractérisée par k et LAI , détermine finalement jusqu'à quel point la lumière disponible est interceptée, l'Equation 2.6 donne :

$$A_t = E_a * (1 - [\rho]_c) * \text{PAR}_{\text{inct}} * (1 - e^{-k * \text{LAI}_t}) \text{ (Equation 2.7)}$$

avec :

A_t : taux journalier d'assimilation de CO₂ au jour t en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$;

E_a : efficacité de l'assimilation de la surface foliaire de la plante (par analogie avec l'efficacité d'utilisation initiale de la lumière) en $\text{kg CO}_2 \text{ j}^{-1}$;

PAR_{inct} : PAR incidente au jour t en $\text{J ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$;

$[\rho]_c$: coefficient de réflexion de la culture ;

k : coefficient d'extinction de la plante pour la PAR ;

LAI_t : indice de la surface foliaire au jour t en $\text{m}^2 \text{ (feuille)} \text{ m}^{-2} \text{ (sol)}$;

t : nombre de jours entre l'émergence et la maturation.

Les valeurs moyennes utilisées pour E_a sont respectivement 7 et 9 $\text{ug CO}_2 \text{ j}^{-1}$ pour les plantes en C₃ et en C₄. Cette différence est expliquée par le meilleur taux maximum d'assimilation des feuilles pour les cultures en C₄ (2.1.2). Il faut noter que ces valeurs ne peuvent pas être appliquées aux feuilles individuelles (Fig. 2.22).

Figure 2.22. Courbes de réponse à la lumière de l'assimilation brute de CO₂ d'une culture herbacée et d'une feuille individuelle (Wageningen, August 1981).

Question 2.7. Vérifier le tracé de la ligne droite dans la Fig. 2.22 indiquant l'efficacité de l'assimilation pour les cultures en C₃.

En appliquant l'Equation 2.7, le taux d'assimilation d'une culture peut être suivi au cours de son développement comme l'expose le Tableau 2.4 pour une culture de betterave sucrière.

. Tableau 2.4. k , LAI et PAR (environ $0,5 * \text{radiation globale}$) mesurés et taux d'assimilation globale de CO_2 calculé durant le développement d'une culture de betterave sucrière avec $E_a = 7 \text{ mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ et $c = 0,1$.

Période (j)	k	LAI	PAR ($\text{MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)	assimilation de CO_2 ($\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$)
0 - 10	0,9	0,02	4	4,5
10 - 20	0,8	0,1	5	24,2
20 - 30	0,7	0,4	6	92,3
30 - 90	0,7	0,4 à 4	6 à 8	92,3 à 473,3
90 -100	0,7	4	8	473,4
100 -160	0,7	5	9	549,9
160 -170	0,7	1	8	253,7
Récolte				

Question 2.8. Expliquer l'aspect physique de la décroissance des valeurs de k au cours du temps (Tableau 2.4). Quel est l'avantage des valeurs élevées de k au début du développement de la culture ?

Au cours du développement de la plante, l'angle des feuilles peut changer et faire passer d'une architecture planophile à érectophile (valeurs décroissantes de k), tandis que la surface foliaire (LAI) augmente. Par conséquent, les feuilles planophiles compensent la faiblesse de la LAI pour l'interception de la lumière. Pour les graminées en semis dense, l'opposé est observé, les arrangements des feuilles deviennent moins érectophiles (valeurs croissantes k).

En se basant sur l'Equation 2.7, sur les valeurs quotidiennes de la radiation totale données dans la [Fig. 2.10](#) et sur les caractéristiques de la plante (k , LAI et E_a), on peut estimer les taux quotidiens d'assimilation brute de CO_2 en fonction de la latitude et du moment de l'année. La réalité est plus complexe, puisqu'il faut prendre en compte l'influence de la lumière directe et diffuse et de la hauteur du soleil sur la distribution de la lumière dans le couvert.

Ce type de calculs a été fait grâce à des programmes informatiques qui calculent le taux d'assimilation d'un couvert à tout moment de la journée en fonction de la PAR incidente, de la hauteur du soleil et de la fraction de lumière diffuse. Les résultats sont présentés dans les tableaux de l'[Appendice 2](#). Les calculs ont été faits pour un couvert dense de plantes en C_3 et en C_4 pour des jours clairs ou nuageux. Dans ces calculs, on a retenu un coefficient d'extinction de 0,7 et les valeurs respectives d' A_{max} de 40 et 70 $\text{kg de CO}_2 \text{ ha}^{-1} (\text{feuilles}) \text{ h}^{-1}$ pour les plantes en C_3 et en C_4 .

L'assimilation brute quotidienne de CO_2 peut être calculée. Elle dépend de la fraction de lumière interceptée par la plante (c'est-à-dire $(1 - e^{-k \cdot \text{LAI}_t})$ ou f_h dans l'[Appendice 2](#)), du pourcentage de nuages qui peut être obtenu à partir de la radiation totale réelle et de sa valeur pour un jour parfaitement clair (c'est-à-dire f_o dans l'[Appendice 2](#)).

Avec les données de l'[Appendice 2](#) et les valeurs des radiations réelles, les taux quotidiens d'assimilation peuvent être établis pour des zones totalement différentes. Cela permet alors l'évaluation préliminaire du potentiel de production de certaines cultures.

2.2. La respiration

Une partie du glucose produit pendant l'assimilation du CO_2 entre dans le processus de respiration en libérant de l'énergie chimique sous forme d'ATP. Quelque soit le processus biochimique, la réaction globale est :



La photorespiration et la respiration dans l'obscurité ont été identifiées dans 2.1.2. En considérant les fonctions respiratoires, comme dans les

modèles de croissance, une distinction est faite entre la *respiration de maintenance* et la *respiration de croissance*. Dans les plantes en C_3 et en C_4 , la respiration dans l'obscurité soutient les processus de maintenance (2.2.1) et de croissance (2.2.2), qui sont les facteurs clés de la production (Fig. 2.23). La photorespiration propre aux plantes en C_3 ne contribue pas à la production et devrait être considérée comme une perte d'efficacité du processus qui se traduit par une valeur plus faible d' $A_{\max}$.

La respiration de maintenance et la respiration de croissance peuvent être démontrées expérimentalement. Comme pour la mesure de la photosynthèse (Fig. 2.4), les plantes sont placées dans une petite boîte fermée qui est ventilée à un certain rythme, pendant que les concentrations du CO_2 entrant et sortant sont contrôlées. Dans l'obscurité, la plante libère du CO_2 comme produit final de la respiration. La concentration de CO_2 libéré est plus élevée au début de la période d'obscurité et décroît graduellement jusqu'à une valeur constante, comme le montre la Fig. 2.24. Le niveau élevé du début correspond à la respiration de maintenance et à la respiration de croissance, mais après 24 heures environ, le transport et la synthèse impliqués dans la croissance d'une plante sont réduits à un tel point que la libération de CO_2 est seulement due à la respiration de maintenance.

Puisque les processus de croissance et de maintenance se passent aussi à la lumière, on suppose que la respiration dans l'obscurité est la même avant que la lumière ne soit éteinte et juste après. Les courbes de réponse à la lumière de l'assimilation du CO_2 par des plantes individuelles ou des feuilles sont généralement déterminées sur une courte période en variant l'intensité de la lumière. Dans ce cas, on néglige l'effet de l'intensité de la lumière sur la respiration dans l'obscurité (Fig. 2.5).

Le taux de respiration dans l'obscurité est linéairement corrélé au taux d'assimilation nette de CO_2 : après une période de forte lumière, plus d'assimilats sont disponibles pour la croissance (augmentation de la respiration de croissance) et les besoins du processus de maintenance sont plus grands qu'après une période de lumière faible car l'activité métabolique a augmenté. Pour la même raison, les taux de respiration dans l'après midi et au début de la nuit sont plus élevés qu'au cours de la nuit. Par conséquent, pour calculer les taux de l'assimilation brute de CO_2 (par des plantes au champ) à partir des taux mesurés de la respiration et de l'assimilation nette de CO_2 , il est nécessaire de faire des mesures tardives plusieurs fois pendant le jour en excluant la lumière dans les chambres d'assimilation.

Figure 2.23. Représentation schématique des pertes liées aux phénomènes de respiration pour les plantes en C_3 et en C_4 .

A^*_{brute} = assimilation brute apparente de CO_2 , A_{brute} = assimilation brute de CO_2 , A_{nette} = assimilation nette de CO_2 , R_{photo} = photorespiration, R_{obs} = respiration dans l'obscurité, R_{main} = respiration de maintenance, R_{croiss} = respiration de croissance.

Figure 2.24. Production de CO_2 d'une pelouse de seigle enfermée à l'obscurité et à température ambiante pendant deux jours.

Courbes a : en trait continu évolution de la production de CO_2 et en trait pointillé évolution de la respiration de maintenance considérée comme le taux moyen de production de CO_2 après 40 à 46 heures d'obscurité et corrigé pour l'effet de la température.

Courbe b : évolution de la température ambiante dans l'enceinte.

D'après Jones, Leafe, Stiles & Collett, 1978. Ann. Bot. 42 : 693-703.

2.2.1. La respiration de maintenance

2.2.1.1. Aspects physiologiques

L'énergie nécessaire à la respiration de maintenance correspond à celle requise pour maintenir une entité biologique et assurer son fonctionnement. Dans ce contexte, la mort de certains organes et la formation de nouveaux individus ou organes de la plante ne sont pas considérées, et la respiration de maintenance est alors limitée à l'énergie requise pour le fonctionnement optimal des organes existants. Trois processus majeurs peuvent être distingués :

Le recyclage des substances

Les composés chimiques ont une durée de vie limitée, et doivent être resynthétisés en cas de dégradation. La durée de vie de la plupart des composés chimiques est relativement longue comparée à la longueur du cycle de croissance de la plante. Cependant, les protéines ont une courte durée de vie. Les protéines dans la plante sont continuellement dégradées et resynthétisées. Ces protéines, spécialement celles des feuilles, sont généralement des enzymes. Si ces enzymes sont utilisées intensivement, elles ont une durée de vie limitée. Bien que de grandes différences de durée de vie existent entre les protéines, le taux de renouvellement pour les protéines des feuilles à 20 deg.C est estimé à $0,1 \text{ j}^{-1}$ (c'est-à-dire 10 % par jour). Le taux de renouvellement augmente avec la température et beaucoup d'énergie est demandée. Les protéines des grains sont très stables et demandent peu d'énergie pour leur entretien.

Le maintien des gradients de concentration

Les activités métaboliques (par exemple l'absorption d'eau par osmose) exigent que la concentration des ions dans le cytoplasme et dans les vacuoles soit plus grande que dans leur entourage. Ces différences de concentration sont corrélées aux gradients potentiels et osmotiques qui décroissent avec le départ continu des ions. Le transport actif des ions à travers les membranes est indispensable pour maintenir ces gradients de concentration : à peu près 1 ATP par molécule transportée à travers la membrane.

L'activité métabolique

Les aspects biochimiques du maintien de l'activité métabolique sont peu connus. Cette activité concerne la conversion de substances chimiques non impliquées dans les resynthèses mentionnées plus haut, elle entre pour une part substantielle dans la respiration de maintenance. L'augmentation de l'activité métabolique correspond à l'accroissement du taux de renouvellement des composés biochimiques et à leur plus grande destruction. Le jour, l'appareil photosynthétique des feuilles exige trop d'énergie pour son maintien. Cependant, sous de fortes intensités lumineuses, le taux d'assimilation de CO₂ est limité par son taux de diffusion si bien qu'un excès de molécules riches en énergie comme l'ATP peut s'accumuler. Les processus de maintenance peuvent utiliser cette source d'énergie au lieu de faire appel à l'énergie du processus de respiration impliquant le glucose.

L'ampleur des processus de respiration de maintenance est essentiellement fonction de la quantité de biomasse concernée. Cependant, la composition de la biomasse est également importante, il faut considérer les différences de composition et d'activité métabolique des composés chimiques (par exemple : protéines et hydrates de carbone) dans les différents organes de la plante (feuille, tige, racine, et organe de stockage) et dans différentes espèces de plantes.

2.2.1.2. Estimation des coûts énergétiques

Au cours du développement de la culture, les coûts énergétique de l'entretien peuvent concerner de 20 à 50 % de l'assimilation de CO₂, c'est pourquoi la détermination de ces coûts est essentielle pour l'estimation de la production. Pourtant, les coûts énergétiques de la respiration de maintenance sont difficiles à estimer parce que les processus de base ne sont pas totalement connus.

Un mode d'approche est d'estimer le taux de respiration de maintenance par organe ($R_{\text{maintenance}}$) sur la base du poids sec de l'organe (W en kg ha⁻¹) et d'estimer aussi son *coefficient de maintenance*, MC en kg CH₂O (kg W)⁻¹ j⁻¹. Pour une culture (à une certaine température de référence, voir ci-dessous), le taux de respiration de maintenance en kg CH₂O j⁻¹ est égal à :

$$R_{\text{maintenance}} = 0,03 W_{\text{feuille}} + 0,015 W_{\text{tige}} + 0,015 W_{\text{racine}} + 0,01 W_{\text{stockage}} \text{ (Equation 2.8)}$$

Question 2.9. Expliquer les bas coefficients de maintenance pour la tige, la racine et les organes de stockage.

Les tiges, les racines et les organes de stockage contiennent moins de protéines (enzymes) que les feuilles et ils sont moins actifs métaboliquement ; leurs coefficients de maintenance sont donc moins élevés.

Si les données ne sont pas disponibles sur la composition des organes de stockage, on peut supposer que les composés stockés ne requièrent pas de respiration de maintenance et que le reste des organes de stockage (« l'enveloppe ») présente la même exigence que la tige. Par conséquent :

$$R_{\text{stockage}} = (1 - \text{fraction stockée}) * 0,015 * W_{\text{stockage}} \text{ (Equation 2.9)}$$

Si la distribution de la matière sèche totale entre les différents organes n'est pas connue, le taux de respiration de maintenance (R) peut être estimé en multipliant la matière sèche totale par 0,015 g CH₂O (g W)⁻¹ j⁻¹. Cependant, comme le montre le Tableau 2.7, les coefficients de maintenance (MC) peuvent varier considérablement en fonction de la composition chimique des organes de stockage. Dans ce tableau, les coefficients de maintenance sont les moyennes de l'ensemble des différentes parties de la plante.

Les coûts énergétiques de la respiration de maintenance sont différents selon les plantes, ils varient aussi entre les variétés. Les variétés ayant un bas taux de respiration de maintenance croissent en général plus rapidement. Par conséquent, la sélection des plantes à bas coûts de maintenance peut être un objectif de la sélection des plantes.

Dans le cas des arbres, une grande partie de la biomasse peut être stockée dans le bois qui n'est plus actif métaboliquement et n'exige pas de respiration de maintenance. Le coefficient de maintenance du composant actif de la plante requiert environ 0,1 tonne de glucose par tonne de

matière sèche par an ou environ $0,27 \text{ kg de CH}_2\text{O (tonne de matière sèche)}^{-1} \text{ j}^{-1}$. Les coûts de maintenance sont relativement bas parce que l'essentiel de la biomasse vivante contient peu de protéines et a une faible activité métabolique.

Les valeurs des coefficients de maintenance données jusque là sont valables à une température donnée (T_{ref}) de 20 à 25 deg.C pour les plantes en C_3 (zones tempérées) et de 25 à 30 deg.C pour les plantes en C_4 (zones tropicales). Pour d'autres températures (T), on applique le coefficient de correction de température (T_c) :

$$T_c = Q_{10}^{[(T - T_{\text{ref}})/10]} \text{ (Equation 2.10)}$$

Où Q_{10} est généralement égal à 2 ce qui implique que le taux de la réaction double pour une élévation de 10 deg.C.

Pendant le stockage des produits agricoles, la maîtrise de la température est importante surtout s'ils ne sont pas suffisamment secs pour que la respiration soit faible. Le stockage à basse température réduit les taux de respiration de maintenance (l'exposant dans l'Equation 2.10 est inférieur à 0 d'où $T_c < 1$) et ralentit les processus de maturation (2.3.4). Cependant, beaucoup de produits ne peuvent pas être gardés à basse température.

Par exemple, les tomates et les concombres ne doivent pas être gardés respectivement à moins de 12 et 5 deg.C. Par contre, la température optimale de stockage des fruits est 4 deg.C. Les fruits stockés à cette température sont dans des conditions maîtrisées de faibles concentrations d'oxygène mais de fortes concentrations en CO_2 ce qui diminue davantage les pertes par la respiration (nécessitant de l'oxygène).

Pendant le stockage des pomme de terre, l'essentiel des pertes de poids est dû à l'évaporation de l'eau des tubercules. Cette évaporation est surtout due à la chaleur générée par la respiration de maintenance qui doit être diminuée par la ventilation ce qui renforce alors la respiration.

2.2.2. La respiration de croissance

2.2.2.1. Aspects physiologiques

Les assimilats qui ne sont pas nécessaires à la maintenance peuvent être convertis en matériaux structurels de la plante (produit final) tels que la cellulose, la lignine, les protéines, les acides organiques et les graisses. La croissance peut être définie comme la conversion biochimique du glucose pour former la matière sèche de la plante. La croissance et les dépenses respiratoires associées dépendent des processus suivants :

L'absorption de l'azote et des minéraux du sol

Le passage actif de 3 ions à travers la membrane requiert un ATP. Si deux membranes de l'endoderme et une membrane cellulaire doivent être traversées par les ions lors de l'absorption, environ 0,12 g de glucose doivent être respirés pour assurer l'absorption d'1 g d'azote et de minéraux avec en moyenne un poids moléculaire de 40 g.

Le transport des assimilats

La plupart des assimilations ont lieu dans les feuilles qui ne croissent plus ou dans des parties de feuilles dont la croissance est arrêtée, puisque le plus souvent, les parties de la plante en croissance n'assimilent pas. Par conséquent, les assimilats doivent être transportés des cellules assimilatrices aux cellules de croissance. Lors de ce transport, au moins deux membranes cellulaires doivent être traversées. Cela suppose un transport actif qui demande un ATP par traversée de membrane. Le passage d'une molécule de glucose requiert 2 molécules d'ATP ce qui correspond à 2/36 soit 5,6 % de l'ATP généré pendant la respiration d'une molécule de glucose.

La synthèse du produit final

Les molécules de glucose servent d'unités de base pour la synthèse des composés organiques. La biosynthèse est ici considérée comme des « travaux de couper - coller ». Les molécules de glucose sont transformées en coupant quelques atomes ou groupes d'atomes et en en collant d'autres ensembles. Certaines phases du processus de croissance exigent de l'énergie, surtout pendant la séparation des atomes de C, H et O. Par contre, d'autres phases des processus de conversion peuvent libérer de l'énergie qui est alors perdue pour le poids sec du matériel végétal formé. Si la synthèse de quelques composés libère de l'énergie, on considère qu'elle est ensuite utilisée pour d'autres activités de synthèse.

La dégradation des protéines ou des sous produits de la respiration du glucose peut aussi fournir en faible quantité des substrats pour l'élaboration de la matière sèche.

L'importance de la respiration de croissance est déterminée par la composition du produit final. Donc, les coûts de la transformation des

assimilats en matériel structurel de la plante (g de glucose / g de produit) varient suivant la composition de ce matériel. On parle plutôt de l'*efficacité de la conversion* qui s'exprime sous la forme du *facteur de conversion* (CVF en g produit/g glucose). Bien que le processus soit plus rapide à haute température, les coûts énergétiques restent semblables.

Question 2.10. Expliquer comment l'efficacité de la conversion peut dépasser 1.

En fonction des composés organiques formés, la proportion d'oxygène par rapport au glucose diminue (lipides) ou augmente (acides organiques) ce qui donne respectivement des valeurs faibles et élevées pour l'efficacité de conversion. L'azote et les minéraux s'ajoutent et l'efficacité de la conversion peut dépasser 1.

2.2.2.2. Détermination des coûts énergétiques

Puisque la plupart des processus biochimiques nécessaires à la formation des composés organiques sont connus, les efficacités de la conversion de ces composés, exprimées en *facteurs de conversion* (C.V.F.) peuvent être calculées avec une grande précision. L'[Appendice 3](#) illustre le cas de la cellulose. Le Tableau 2.5 présente par ordre croissant, les facteurs de conversion de certains composés (2.2.2.1).

Tableau 2.5. Coûts de la biosynthèse, du transport, de la conversion (synthèse + transport) en g glucose/g produit et facteurs de conversion, CVF en g produit/g glucose pour différents groupes de composés organiques, en supposant que le processus d'exigence de la moindre énergie est suivi. (d'après Penning de Vries et al., 1989)

Produits	A biosynthèse g gluc / g prod	B transport g gluc / g prod	C=A+B conversion g gluc / g prod	D=1/C CVF g prod / g gluc
Lipides	3,030	0,59	3,189	0,31
Lignine	2,119	0,112	2,231	0,45
Protéines	1,824	0,096	1,920	0,52
Glucides	1,211	0,064	1,275	0,78
Acides organiques	0,906	0,048	0,954	1,05
Minéraux (K,Ca,P,S)	0,0	0,120	0,120	(8,3)

Beaucoup d'oxygène est enlevé des molécules de glucose lors de la synthèse des acides gras, ce qui rend coûteux la biosynthèse des graisses. Mais, elles ont une grande réserve d'énergie et par conséquent, les facteurs de conversion en terme d'énergie présentent peu de variation.

La paroi cellulaire est généralement constituée de cellulose structurelle, d'hydrates de carbone et d'hémicellulose. Leur production est relativement peu coûteuse en énergie car la molécule de glucose subit peu de changements (voir [Appendice 3](#)). Cependant, la lignine qui est un autre composant des parois cellulaires et le constituant principal du bois est relativement coûteuse à produire.

Les protéines occupent une position intermédiaire, si l'on admet que la réduction de NO_3^- en NH_4^+ se passe dans les feuilles en utilisant l'excédent d'ATP. Cependant, les facteurs de conversion des protéines dans les légumineuses sont peu élevés parce que les coûts supplémentaires d'énergie pour la réduction de N_2 dans les nodules des racines doivent être pris en compte. On estime le coût énergétique à 0,897 g de glucose/ g de protéine.

On peut calculer la quantité de matériel végétal formé à partir du glucose disponible en se basant sur les facteurs de conversion des principaux groupes de constituants (Tableau 2.5). Comme la composition chimique des différents organes varie considérablement, le facteur de conversion est calculé individuellement pour chaque organe de la plante (feuilles, tiges, racine, et organe du stockage). En supposant qu'une feuille comprend 52 % de glucides, 25 % de protéines, 5 % de lipides, 5 % de lignine, 5 % d'acides organiques et 8 % de minéraux, la demande de glucose pour la formation d'un gramme de feuille est égale à :

$$0,52 * 1,275 + 0,25 * 1,92 + 0,05 * 3,189 + 0,05 * 2,231 + 0,05 * 0,954 + 0,08 * 0,120 = 1,47 \text{ g glucose/ g feuille.}$$

Le facteur de conversion du matériel de la feuille est donc $1/1,47 = 0,68$ g feuille / g glucose. Les facteurs de conversion des différents organes de la plante sont présentés dans le Tableau 2.6.

Bien que les compositions moyennes des organes des légumineuses et des non-légumineuses semblent identiques (Tableau 2.6), les valeurs des coefficients de conversion, CVF, sont plus faibles dans le premier cas en raison des demandes élevées d'énergie pour la fixation et la réduction de l'azote, comparées à l'absorption directe de l'azote minéral du sol.

La composition chimique moyenne des feuilles, de la tige et de la racine des différentes espèces de plantes varie peu, cela se traduit par une faible variation des valeurs correspondantes des CVF. Cela n'est pas valable pour les organes de stockage comme le montrent les grandes différences dans les valeurs de CVF (comparer les pommes de terre aux arachides respectivement riches en glucides et en lipides, Tableau 2.6).

Par conséquent, les coefficients de conversion de chaque organe de la plante sont utilisés pour estimer le CVF global d'une plante :

$$1/\text{CVF} = F_{\text{feuille}}/0,68 + F_{\text{tige}}/0,66 + F_{\text{racine}}/0,68 + F_{\text{stock}}/\text{CVF}_{\text{stock}} \text{ (Equation 2.11)}$$

CVF = facteur de conversion en g plante/ g glucose ;

F_i = pourcentage de la matière sèche totale pour l'organe i, la somme des F_i est égale à 1 ;

$\text{CVF}_{\text{stock}}$ = facteur de conversion pour l'organe de stockage.

Tableau 2.6. Composition chimique en % et facteurs de conversion, CVF, en g produit / g glucose pour quelques organes (d'après Penning de Vries et al. 1989)

organes et plantes	glucides	protéines	lipides	lignine	acides organiques	acides minéraux	CVF
<i>non légumineuses</i>							
feuille	52	25	5	5	5	8	0,68
tige	62	10	2	20	2	4	0,66
racine	56	10	2	20	2	10	0,68
<i>légumineuses</i>							
feuille	52	25	5	5	5	8	0,59
tige	62	10	2	20	2	4	0,62
racine	56	10	2	20	2	10	0,64
<i>organes de stockage</i>							
haricot	55	29	1	7	4	4	0,57
maïs	75	8	4	11	1	1	0,67
pomme de terre	78	9	0	3	5	5	0,78
blé	76	12	2	6	2	2	0,70
soja	29	37	18	6	5	5	0,46
arachide	14	27	39	14	3	3	0,40
bois	66	2	1	30	0	1	0,63

Si la composition chimique de la matière sèche est inconnue, un facteur de conversion de 0,7 est raisonnablement suggéré pour les céréales. Pour d'autres espèces de plantes, cette estimation aurait besoin d'ajustements sérieux, particulièrement pour la composition des organes de reproduction (Tableau 2.7). Puisque ces organes sont généralement formés pendant les dernières phases du développement de la plante (par exemple formation du grain après la floraison), la respiration de croissance varie en conséquence. Les changements intervenus dans la composition de la plante affecteront aussi la respiration de maintenance.

Tableau 2.7. Coefficients de maintenance (MC à 20 deg.C en kg glucose/ kg poids sec j⁻¹) et facteurs de conversion (CVF en kg produit / kg glucose) pour différentes cultures (d'après van Keulen & Wolf, 1986).

types de cultures	MC	CVF
avec racines ou tubercules de stockage	0,010	0,75
céréales	0,015	0,70
avec grains riches en protéines	0,025	0,65
oléagineux	0,030	0,50

2.3. La production

Dans les paragraphes précédents, l'assimilation et la respiration étaient exprimées par unité de temps (secondes, heures, jours) représentant ainsi

des taux. La différence entre le taux brut d'assimilation et le taux de respiration donne le taux net d'assimilation de CO₂ ou si on le convertit en glucides le *taux de croissance* (2.3.1).

Même si les conditions climatiques sont favorables, les plantes ne peuvent pas continuellement maintenir la croissance, car elle est liée à leur phase de développement. Le développement d'une plante est représenté par l'ordre, le taux d'apparition et de sénescence des différents organes de la plante (rythme d'apparition des feuilles assimilatrices) et par conséquent, il détermine le temps disponible pour la croissance (*période de croissance*, 2.3.2). Le taux de croissance intégré sur la période de croissance donne la production exprimée en accumulation de matière sèche (2.3.3). La répartition de la matière sèche détermine le poids de la récolte ou du produit économique et représente le rendement (2.3.4).

2.3.1. Le taux de croissance

Le taux d'assimilation de CO₂ (A) peut aussi être exprimé sous la forme du taux d'assimilation des glucides en multipliant A par 30/44 (conversion sur la base du poids moléculaire avec les poids atomiques de H = 1, C = 12 et O = 16 pour CH₂O et CO₂).

Dans 2.2.1 il est indiqué que, chaque jour, une partie des glucides correspondant à 1,5 % du poids sec de la plante (W) est utilisée pour la respiration de maintenance. Par conséquent, il reste (30/44 * A - 0,015 W) de glucides dont environ 30 % sont utilisés pour la respiration de croissance pendant la synthèse de la matière sèche (2.2.2). Finalement, la croissance en poids sec [Delta]W par unité de temps [Delta]t est égale à :

$$[\Delta]W / [\Delta]t = 0,70 * (30/44 * A - 0,015 W)$$

Ou plus généralement :

$$[\Delta]W / [\Delta]t = CVF * (30/40 * A - MC * W) \text{ (Equation 2.12)}$$

où MC et CVF représentent respectivement le coefficient de maintenance et le facteur de conversion (Tableau 2.7).

On parle alors de *taux de croissance* d'une culture et il est exprimé en kg matière sèche ha⁻¹ j⁻¹.

Dans un champ bien entretenu (sans herbes, parasites et maladies), avec un bon arrosage et une fertilisation adaptée, le taux de croissance est déterminé par la lumière, la température ambiante et les caractéristiques de la culture. Il est par conséquent défini comme le *taux potentiel de croissance*.

La lumière

Le principe précédent représenté dans la Fig. 2.25 peut permettre le calcul du taux potentiel de croissance d'une plante en C₃ avec un couvert végétal assurant une interception maximale de la lumière et avec une radiation journalière moyenne de 15 MJ m⁻² de mai à août aux Pays-Bas (Fig. 2.21a). L'accumulation de matière sèche durant cette période atteint 20 000 kg ha⁻¹. Une valeur moyenne de 5 000 kg de matière sèche par hectare peut être introduite (Fig. 2.27 b) pour calculer les pertes de la respiration de maintenance tout en négligeant celles liées à l'entretien des organes de stockage (Equation 2.9).

Figure 2.25. Diagramme illustrant schématiquement le mode de calcul de la vitesse de croissance journalière d'une culture.

Les valeurs numériques données correspondent à celle d'une culture en C₃ qui couvre totalement le sol et se développe dans des conditions moyennes de production potentielle aux Pays-Bas au cours de la saison agricole. Le poids moyen de 5000 kg de matière sèche ha⁻¹ pour les feuilles, tiges et racines provient des données de la Fig. 2.27. La respiration des organes de stockage a été négligée.

Les taux de croissance calculés aux Pays-Bas peuvent atteindre des valeurs de 150 à 350 kg de matière sèche par hectare par jour.

Ces grands écarts sont dus aux différentes valeurs de A_{max} pour les cultures considérées et aux fluctuations de température qui requièrent une correction de la respiration de maintenance selon l'Equation 2.10. De manière empirique, une valeur moyenne de 200 kg de MS ha⁻¹ j⁻¹ est la plus simple estimation de la croissance quotidienne d'une culture. Cette estimation est comparable au taux de croissance calculé dans les conditions de la Fig. 2.25.

Avec [Delta]W / [Delta]t = 200 kg de MS par hectare par jour, environ 40 % de l'assimilation brute journalière de CH₂O (c'est-à-dire 340 kg ha⁻¹ j⁻¹, Fig. 2.26) paraît être perdue par les respirations de croissance et de maintenance, un chiffre qui est généralement adopté comme première

approximation du calcul des taux quotidiens d'assimilation nette de CO₂.

Figure 2.26. Vitesses de croissance des principales cultures des Pays-Bas sous des conditions proches de l'optimum comparées aux vitesses de croissance de 200, 175 et 150 kg de matière sèche ha⁻¹ j⁻¹.

1 : culture herbacée ; 2 : blé ; 3 : avoine et orge ; 3a : avoine et pois ; 4 : avoine ; 5 : pois ; 6 : orge ; 7 : pomme de terre ; 8 : canne à sucre ; 9 : maïs.

D'après : Sibma, 1968. Growth of closed green canopy surfaces in the Netherlands. *Neth. J. Agric. Sci.* 16 : 211-216.

Question 2.11 : Vérifier l'estimation du taux de croissance aux Pays-Bas en utilisant le Tableau 1 ([Appendice 2](#), la latitude des Pays-Bas est de 52deg. N) et en supposant que 50 % des jours d'été sont nuageux pendant la période de croissance de mi-avril à mi-octobre (Fig. 2.26).

La température

Pour les espèces en C₃, l'assimilation commence à des températures au-dessus de 0 deg.C et augmente avec la température pour atteindre sa valeur maximale à environ 15 deg.C dans les champs (2.1.2). Entre 15 et 25 deg.C, la température a peu d'effet et au delà de 25 deg.C, elle affecte négativement l'assimilation ([Fig. 2.2c](#)). Pour ces espèces, entre 10 et 25 deg.C, la respiration s'accroît généralement plus que l'assimilation (2.2.1), si bien que les taux de croissance à des températures plus élevées diminuent un peu.

L'assimilation pour les espèces en C₄ ne commence qu'à 10 deg.C et atteint son maximum à environ 25 deg.C et reste alors plus ou moins constante jusqu'à 40 deg.C ([Fig. 2.6c](#)). Pour ces espèces, l'assimilation augmente plus fortement que la respiration à des températures plus élevées et les taux de croissance augmentent.

Par conséquent, dans les conditions de températures prédominantes pendant la période de croissance dans les régions tempérées, les taux de croissance des espèces en C₃ et en C₄ sont presque semblables ([Fig. 2.25](#)). Par contre, dans les régions tropicales et subtropicales, les taux de croissance des espèces en C₄ sont un peu plus élevés.

Les températures ne peuvent pas être contrôlées dans les champs, mais, dans les serres, il est possible de diminuer la température pendant la nuit pour réduire la respiration de maintenance et économiser sur le chauffage. Cependant, la température devra être maintenue à un niveau suffisant pour que toutes les réserves accumulées pendant le jour soient utilisées pour la croissance pendant la nuit. De surcroît, il peut être utile de maintenir la température à des niveaux plus élevés afin de favoriser le développement de la culture et récolter plus tôt (2.3.4).

Les caractéristiques des cultures

Les cultures diffèrent par leurs caractéristiques optiques, géométriques, physiologiques et phénologiques. Les propriétés optiques et géométriques du couvert végétal déterminent le degré d'interception de la lumière disponible et sa conversion en matière sèche. Ces caractéristiques évoluent quand la culture passe par plusieurs stades phénologiques (Tableau 2.4). Par conséquent, les taux de croissance sont différents entre la levée et la maturation, même si les conditions environnementales sont plus ou moins constantes (Fig. 2.27).

Pendant la période où le couvert n'est pas dense, la répartition des assimilats (2.3.4) favorisera l'expansion de la surface foliaire, qui contribuera à l'accroissement continu de la surface d'interception de la lumière caractérisé par un taux de croissance exponentielle. Quand la plante a terminé son développement et qu'une interception maximale de la lumière est atteinte, le taux d'assimilation de CO₂ n'augmente plus : le taux de croissance est constant et la biomasse croît linéairement.

Figure 2.27. Evolution dans le temps de la vitesse de croissance, de la matière sèche totale et de ses proportions entre les racines, les tiges, les feuilles et les organes de stockage pour une culture de blé d'été.

Le poids moyen de matière sèche des feuilles, tiges et racines est estimé à 5000 kg ha⁻¹.

Puisqu'une biomasse en croissance requiert proportionnellement plus d'assimilats pour sa maintenance (MC * W dans l'Equation 2.12), les taux de croissance diminuent comme l'indique la déviation de la forme linéaire sur la Fig. 2.28. Malgré les baisses de températures vers la fin de la saison de culture en automne, les taux de respiration de maintenance peuvent être encore élevés à cause de la quantité considérable de biomasse à entretenir. En même temps, le taux d'assimilation brute de la culture décline à cause de l'âge et du dessèchement des feuilles. Lorsque la respiration de maintenance et les pertes d'assimilat atteignent l'assimilation brute, le taux de croissance devient nul et peut même devenir négatif.

Les plantes vivaces à feuilles non caduques telles que les conifères ont un couvert végétal qui intercepte pleinement la lumière et elles peuvent poursuivre leur croissance si l'activité assimilatrice des feuilles n'est pas empêchée par des facteurs physiologiques ou environnementaux. Néanmoins, ici aussi une séquence de développement de la plante peut être reconnue.

Figure 2.28. Augmentation des taux d'assimilation nette et brute et du taux de respiration en fonction de la LAI d'une culture de trèfle au stade

juvénile ($k = 0,9$ à $1,0$) au cours de la période où la LAI et la quantité de biomasse sont corrélées.

Pendant l'établissement des arbres, le couvert végétal de la forêt n'est pas dense et la croissance des troncs est faible (Fig. 2.29). Le taux de croissance et, par conséquent, la croissance du tronc atteignent leur maximum lorsque le couvert est dense et que toute la lumière est interceptée. Au delà de ce point, les taux annuels de croissance diminuent à cause des demandes élevées de la respiration de maintenance, qui est proportionnelle à la biomasse à entretenir. Puisque l'assimilation brute n'augmente plus (couvert total), les coûts du maintenance affectent de plus en plus la croissance.

Mais, en réalité, la biomasse n'augmente pas indéfiniment à cause de la sénescence des feuilles et du bois (arbres morts, branches tombantes), les coûts du maintenance ne peuvent pas dépasser l'assimilation brute. Le reste du taux net d'assimilation de CO_2 peut aussi assurer les nouvelles croissances qui compensent les pertes dues à l'éclaircissage. En outre, une partie de la biomasse est constituée par le coeur du tronc (bois mort) qui n'exige aucune maintenance, la biomasse vivante peut continuer à augmenter pendant que la croissance nette est maintenue à un taux faible.

Cela est illustré pour une plantation de Douglas Fir avec une biomasse vivante de respectivement 257 et 423 tonnes de matière sèche par hectare en 1924 et 1983. La surface des feuilles n'a pas changé (10 tonnes de matière sèche dans les aiguilles par hectare pour les 2 années) mais le coeur du bois est passé de 90 à 300 tonnes par hectare impliquant que la maintenance de la biomasse vivante a diminué de 167 à 123 tonnes par hectare.

Figure 2.29. Répartition au cours du développement d'un conifère (pin Douglas) de l'assimilation brute de CO_2 (A_{brute}) entre les respirations de croissance et de maintien (R_{croiss} , R_{main}), la production nette et les pertes liées à la mortalité des aiguilles, des branches et des racines.

Dérivée du volume total du tronc et de la croissance annuelle cumulée du volume du tronc. Noter que ses calculs suppose une forêt sans élagage.

2.3.2. La période de croissance

La période de croissance correspond généralement à la période permettant la production. Elle est déterminée par les conditions environnementales et les caractéristiques génétiques de la culture qui déterminent ensemble le développement de la culture.

La période de culture est déterminée pour chaque localité par les saisons où les températures ne dépassent pas certaines valeurs minimales et maximales caractéristiques (2.12). Le développement de la culture est généralement amélioré par des températures plus élevées, conduisant à des périodes de croissance plus courtes. En outre, des combinaisons de température bien définies, aussi bien que la durée du jour (sensibilité à la photopériode) peuvent déterminer certains stades du développement de la plante ce qui a des conséquences sur la durée de la période de croissance. Bien que les températures ambiantes au début du printemps aux Pays-Bas permettent la culture de betterave sucrière, les jours courts et les basses températures induisent une floraison précoce ce qui réduit la période de végétation et la production de biomasse.

La durée de la saison pluvieuse ou l'impact des ravageurs et maladies peuvent également réduire la période effective de croissance. Dans les régions tropicales semi-arides de l'Afrique de l'Ouest où la date du début de la saison des pluies est beaucoup plus variable que celle de la fin, on cultive généralement du mil, qui fleurit à une date plus ou moins fixe, gouvernée par la durée du jour, sans tenir compte de la date de semis. Cela réduit le risque d'échec des cultures mais la durée de la période de croissance peut être substantiellement réduite.

En plus des facteurs climatiques, les techniques de production (date de semis, plantation et récolte) peuvent affecter la durée de la période de croissance : dans les régions tempérées, les graminées coupées fréquemment demeurent largement végétatives, en dépit des réactions photopériodiques favorisant leur floraison. Dans l'Australie sud méditerranéenne, la date de semis du blé doit être ajustée afin d'éviter les risques de gelée tardive. La fin de la période de croissance doit coïncider avec une période où l'humidité est encore suffisante pour éviter les risques de sécheresse. Par conséquent, dans ces régions les variétés sélectionnées mûrissent pendant la période requise ce qui implique une durée de la période plus courte.

2.3.3. La production de biomasse

Une première estimation de la production en kg matière sèche ha^{-1} peut être obtenue en multipliant la durée de la période de croissance (j) par la moyenne du taux de croissance ($\text{kg matière sèche ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$) pendant cette période (Fig. 2.30).

Figure 2.30. Représentation schématique de l'élaboration de la production potentielle d'une culture.

Cependant, le taux de croissance et la durée des différentes phases de développement peuvent varier puisqu'elles sont affectées par différents facteurs environnementaux (par exemple la température dans 2.3.1 et 2.3.2). La production, de ce fait, est évaluée plus précisément par une

somation des taux de croissance calculés pour des petits pas de temps (un jour) pendant la période de croissance, ou par une interprétation graphique des courbes présentant la relation entre le taux de croissance et le temps ([Fig. 2.27](#)).

La *production potentielle* est définie comme la production totale de matière sèche d'une surface saine et verte de culture. Elle est déterminée par la lumière totale disponible, les températures prédominantes et les caractéristiques de la culture. Puisque les niveaux de radiation et la température varient en fonction de la latitude et de la période de l'année, le taux de croissance et la durée de la période de croissance varient en conséquence ainsi que le potentiel de production de la culture.

Cela est illustré par la Fig. 2.31 décrivant les caractéristiques de la croissance du blé d'hiver et des betteraves sucrières aux Pays-Bas.

Figure 2.31. Evolution saisonnière de l'assimilation brute de CO_2 d'une culture verte et dense (courbe 1), du pourcentage d'interception de la lumière par la culture (courbe 2) et du taux de croissance potentiel (courbe 3 = courbe 1 * courbe 2) pour des cultures de blé d'hiver et de betterave sucrière.

D'après : Sibma, 1977. Neth. J. of Agric. Sci. 25 : 278-287.

La courbe 1 présente la variation de l'assimilation brute de CO_2 au cours de la saison pour un couvert dense aux Pays-Bas et correspond à la [Fig. 2.21a](#). Cependant, une culture garde un couvert dense et vert seulement pendant une partie de la saison.

La courbe 2 représente la réduction du taux d'assimilation du CO_2 due à une couverture végétale incomplète au début de la saison et à une baisse d'assimilation de CO_2 pendant la maturation.

Le taux d'assimilation brute de CO_2 de la culture est le produit de la courbe 1 et de la courbe 2, il est représenté par la courbe 3. Cette courbe représente aussi le taux de croissance potentiel de la culture en $\text{kg matière sèche ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$.

Le blé d'hiver semé en automne a rapidement une surface foliaire dense au printemps grâce à sa bonne adaptation aux basses températures. Par conséquent, la majeure partie de sa période de croissance coïncide avec la période de radiation la plus élevée. Par contre, les betteraves semées au mois d'avril ont une couverture totale mi-juillet et seulement 40 % de la radiation annuelle totale est absorbée par la culture. A cause de cet établissement tardif des cultures, la période d'accumulation du sucre coïncide avec les périodes de baisse de la radiation.

En considérant la période d'avril à octobre, le blé d'hiver a une période de croissance de 127 jours et la betterave de 178 jours, mais les différences dans les taux d'assimilation totale de CO_2 sont faibles : 47 tonnes de CO_2 par hectare pour le blé d'hiver et 53 tonnes de CO_2 par hectare pour la betterave. Donc le taux moyen de croissance est un peu plus élevé pour le blé d'hiver parce que sa période de croissance est mieux synchronisée avec la variation saisonnière de la radiation solaire.

Les rendements ont augmenté grâce à l'établissement rapide des cultures avec des variétés mieux adaptées aux basses températures du printemps (le maïs) et aux élévations de température du sol (production des légumes).

Comme pour les cultures en C_3 , il peut être démontré que le taux de croissance potentiel des cultures en C_4 est approximativement de 400 kg de matière sèche par hectare par jour à des latitudes ayant des températures moyennes plus élevées. Cependant, la production annuelle des cultures en C_4 baisse plus rapidement à des latitudes plus élevées puisque la durée de croissance est diminuée par une sensibilité accrue pour les basses températures.

Dans cette approche théorique, l'effet de la température sur le taux de développement a été exclu pour des raisons de clarté. Cependant, des températures plus élevées pour des latitudes plus basses augmentent les taux de développement et les périodes de croissance sont plus courtes (2.3.3). Ainsi, la production totale est affectée négativement spécialement pour les cultures en C_3 , car les cultures en C_4 peuvent compenser la diminution de la période de croissance par un taux de croissance plus élevé.

2.3.4. La distribution de la matière sèche

La matière sèche accumulée par une culture est distribuée entre les différents organes de la plante en fonction des différents stades phénologiques ([Fig. 2.25](#)).

Il faut distinguer la croissance du développement. La *croissance* est définie comme l'augmentation en poids ou en volume de la matière sèche de la plante ou des différents organes, le *développement* est défini comme le passage par des phases phénologiques successives, il est caractérisé

par l'ordre et le taux d'apparition des organes végétatifs et reproductifs. Les deux processus sont souvent liés ce qui explique l'emploi du terme développement alors qu'il s'agit de croissance.

Ce paragraphe mettra l'accent sur le développement comme facteur de modification de la distribution de la biomasse (2.3.4.1), et particulièrement sur la proportion totale de matière sèche participant à l'élaboration du rendement (2.3.4.2).

La *répartition de la matière sèche* entre les différents organes de la plante (Fig. 2.25) est décrite ci-dessous.

Une première distinction peut se faire entre les organes aériens et les organes souterrains de la plante, caractérisée par le rapport entre la partie aérienne et les racines de la plante. En première approximation, cette caractéristique peut être utilisée pour estimer la production totale de la biomasse à partir de la biomasse aérienne plus facilement quantifiable. Cependant, ce ratio n'a pas une valeur fixe. En plus de la température et des effets de la durée du jour (voir ci-dessous), la carence en éléments nutritifs réduit le pourcentage de matière sèche des feuilles en faveur de l'extension du système racinaire ce qui provoque une baisse du ratio.

Une deuxième distinction consiste à considérer les produits économiques (grains, pommes de terre) et les résidus de récolte (paille, chaume, racines). La proportion de matière sèche du produit économique par rapport à la matière sèche totale se définit comme l' *indice de récolte*. Puisque les organes de stockage de beaucoup de cultures se développent au-dessus du sol, les indices de récolte dans ces conditions correspondent généralement à la matière sèche aérienne : l'indice de récolte d'une culture de blé peut être égal à 0,45 si l'on considère la matière sèche totale et à 0,35 si l'on considère la matière sèche au dessus du sol. La production économique totale par ha correspond au *rendement*.

La production totale de biomasse peut être exprimée en poids sec ou frais. Mais comme l'humidité contenue varie considérablement entre les organes (14 % pour les grains et 80 % pour la pomme de terre) et peut être affectée par les facteurs environnementaux (degré de sécheresse), les rendements sont préférentiellement exprimés en matière sèche.

2.3.4.1. Le développement

La distribution de la matière sèche est fortement liée au développement de la culture. Les différents organes sont formés au cours du cycle végétatif de la culture : formation des racines, tiges, feuilles au cours de la phase végétative, suivie de la floraison, de la formation des grains et fruits et de la maturité au cours de la phase de reproduction (Fig. 2.32). L'ordre d'apparition des différents organes est une caractéristique génétique variant selon les espèces, et est presque indépendant des circonstances externes. Le calendrier et le rythme d'apparition des organes sont cependant dépendants des conditions environnementales, surtout de la température et de la durée du jour.

[Figure 2.32.](#) Stades de développement et évolution de la répartition de la matière sèche au cours du cycle d'une culture.

Ce schéma envisage la formation d'organes de stockage aériens (grains) mais une démarche similaire peut être suivie dans le cas d'organes de stockage souterrains (pommes de terre).

La température

Beaucoup d'espèces ou de variétés ont besoin d'une période de basses températures pour induire la floraison (blé d'hiver, seigle d'hiver et betterave sucrière). Le processus déclenché pendant cette période est appelée *vernalisation*. Les cultures d'été dans les climats tempérés et les cultures des zones tropicales n'ont pas besoin d'une période de basses températures pour induire la floraison. Pour les cultures d'hiver, les besoins en froid doivent être satisfaits avant tout. Pour toutes les cultures, les températures élevées écourtent la durée d'une phase phénologique donnée.

Les données collectées sur la température et la durée de la période levée-initiation florale (c'est-à-dire l'anthèse) pour un certain nombre d'espèces suggèrent un produit constant de jours et températures (voir les courbes de même forme, Fig. 2.33). Ce produit est la *somme des températures* ou unité thermique exprimée en degrés jours (j deg.C). La méthode la plus courante pour obtenir les valeurs des sommes de températures pour une phase phénologique est d'ajouter les températures quotidiennes moyennes au-dessus d'un certain seuil. La gamme des seuils de températures varie entre 0 et 10 deg.C pour les différentes espèces ou variétés.

[Figure 2.33.](#) Effet de la température sur la durée de la phase émergence-anthèse pour différentes cultures. D'après van Dobben, 1979.

Par exemple, une variété de maïs plantée à une température constante de 25 deg.C et caractérisée par une somme de température de 750 degrés-jours jusqu'à l'anthèse et un seuil de température de 10 deg.C, commencera à fleurir après $750 \text{ (degrés jours)} / (25 - 10) \text{ (deg.C)} = 50$ jours, ou après 30 jours à une température constante de 35 deg.C.

Plus la température est élevée, plus la durée totale de la croissance d'une plante est courte et son taux de développement élevé. Si le développement est exprimé sur une échelle numérique qui varie entre 0 et 2 avec 0 pour la levée, 1 pour l'anthèse et 2 pour la maturité ([Fig.](#)

[2.32](#)), alors le *taux de développement* est défini comme cette partie de l'échelle qui est accumulée par unité de temps. A température constante, le taux de développement pendant la phase de pré-anthèse diffère généralement du taux de développement pendant la phase post-anthèse.

Par exemple, la période entre la levée et l'anthèse pour une variété dans un environnement spécifique est 50 jours et 25 jours entre l'anthèse et la maturité, alors le taux moyen de développement pendant la phase de pré- anthèse est de $1/50$ ou $0,02 \text{ j}^{-1}$ et pendant la phase de post anthèse $1/25$ ou $0,04 \text{ j}^{-1}$. Les valeurs numériques entre 0 et 2 obtenues en additionnant le taux de développement quotidien sont définies comme la phase de développement.

La durée du jour

Pour certaines espèces ou variétés, l'effet de la température sur le taux de développement est modifié par la durée du jour, c'est-à-dire *le photopériodisme*.

Les plantes peuvent être classées en 3 groupes :

- les plantes neutres, pour lesquelles le taux de développement est insensible à la durée du jour ;
- les plantes de jours longs, pour lesquelles l'anthèse est induite par l'avènement de jours longs ;
- les plantes de jours courts dont l'anthèse est induite par l'avènement de jours courts.

La sensibilité à la durée du jour peut être une caractéristique importante quand une nouvelle variété est introduite dans une région, même quand elle provient d'une autre région de même latitude et de même photopériode : les saisons de culture des deux localités peuvent ne pas coïncider à cause des différences pluviométriques.

2.3.4.2. L'élaboration du rendement

Bien que les processus de base gouvernant la croissance (production de biomasse) et le développement phénologique agissent indépendamment, les deux phénomènes sont fortement liés. Si le taux de développement est élevé, la production totale de biomasse est faible, parce que la période où le taux de croissance est linéaire est courte (2.3.1).

En passant par les étapes successives de développement, le transport des assimilats des feuilles (source) par la tige vers les racines ou les organes de reproduction (puits) est affecté. Tous ces organes peuvent servir d'organes de stockage (feuille d'épinard, tubercules, graines, gousses et fruits). Cette distinction est importante parce que les plantes ne sont généralement pas cultivées pour la matière sèche totale, mais pour leurs organes de stockage.

Puisque la plupart de ces organes de stockage se développent seulement pendant la dernière partie du cycle après la production des racines, des feuilles et des tiges ([Fig. 2.32](#)), un équilibre approprié de la relation source-puits est primordial pour la production. Une forte disponibilité des assimilats n'est pas utile si les organes de stockage manquent (insuffisance du puits). Cela peut se produire quand une période froide et nuageuse ou une sécheresse à la fin de la phase végétative d'une culture est suivie d'une période claire et chaude avec une quantité d'eau suffisante et qu'un nombre inadéquat de grains a été initié.

Cependant, quand une période claire est suivie d'une période défavorable, la production est limitée par la « source », la disponibilité des assimilats est inadéquate pour approvisionner un grand nombre de grains. La sélection et les techniques culturales peuvent ajuster les relations source-puits par une formation d'organes de stockage améliorant l'assimilation.

L'action des serres (augmentation de la concentration de CO_2 et de la température) sur l'élaboration du rendement n'est pas clairement définie.

En dépit des taux élevés d'assimilation dus à l'augmentation des concentrations de CO_2 , les rendements des cultures sont affectés négativement par le raccourcissement de la période de croissance, résultant de l'accroissement du taux de développement, lui-même dû à l'augmentation de température.

Les effets de la température peuvent être plus prononcés dans les régions plus chaudes à cause des pertes plus élevées de la respiration de maintenance et d'une photorespiration accrue pour les plantes en C_3 (2.1.2).

2.4. Récapitulatif des concepts

Une bonne compréhension des sujets suivants est requise pour une évaluation quantitative de la production ([Fig. 2.34](#)), c'est-à-dire de la conversion de l'énergie solaire en énergie chimique ([Fig. 2.9](#)) :

- les processus de base de l'assimilation : diffusion de CO_2 , réactions photochimiques et biochimiques ;

- les facteurs environnementaux affectant l'assimilation de CO_2 : concentration de CO_2 , radiation, température ;
- la quantification de l'assimilation de CO_2 par les plantes en C_3 et en C_4 basée sur l'efficacité initiale d'utilisation de la lumière et des taux d'assimilation de CO_2 ;
- la disponibilité de la lumière pour les couverts végétaux selon la latitude, la saison et l'atmosphère qui affectent la radiation globale et la radiation photosynthétiquement active (PAR) ;
- la mesure de l'assimilation de CO_2 à l'échelle de la feuille et de la culture en incluant les effets des caractéristiques du couvert (réflectance, indice de surface foliaire (LAI), coefficient d'extinction) sur l'interception et l'absorption de la PAR ;
- l'intégration des taux d'assimilation instantanés pour obtenir les taux quotidiens sous différentes conditions de lumière et de couvert végétal ;
- les concepts de base des processus de respiration : respiration dans l'obscurité (pour la maintenance et la croissance) et photorespiration ;
- la quantification de la respiration de maintenance, des effets de la distribution de la biomasse, du développement de la plante et la température (facteur Q_{10}) ;
- la quantification de la respiration de croissance et des effets de la composition de la biomasse et des taux de conversion ;
- la connaissance des termes :
taux de croissance = taux d'assimilation - taux de respiration ;
production de biomasse = taux de croissance * durée de la période de croissance ;
rendement = indice de récolte * biomasse totale ;
- les effets des facteurs environnementaux sur le taux de croissance et la durée de la période de croissance ;
- la répartition de la matière sèche (taux source-puits) surtout dans les organes de stockage aux différentes phases de développement de la culture en fonction des facteurs environnementaux.

Figure 2.34. Représentation de la procédure informatique du calcul de l'assimilation journalière de CO_2 par un couvert végétal et de la production.

2.5. Diagramme relationnel

Les diagrammes relationnels sont utilisés pour visualiser les éléments et les relations les plus importants d'un système, en distinguant des variables motrices, des variables d'état, des variables de taux et des variables auxiliaires. Les conditions de production décrites dans ce chapitre peuvent être représentées schématiquement sur un diagramme rationnel (Fig. 2.35).

La radiation et la température sont des *variables motrices* parce qu'elles exercent un important effet régulateur sur la culture (respectivement l'assimilation et le développement). En général, les variables motrices influencent le système et son comportement mais l'inverse n'est pas vrai (la culture n'affecte pas la radiation).

Les *variables d'état* représentent les quantités, qui peuvent être tangibles (production de matière sèche), ou abstraites (phase de développement).

Les *variables de taux* représentent les changement des variables d'état (exemple taux d'assimilation).

Les *variables auxiliaires* apportent des informations sur les variables de taux (exemple facteurs de conversion pour la respiration de croissance).

En incluant ces variables, les diagrammes représentent des modèles quantitatifs des systèmes comme celui du cours l'analyse du système et la simulation des processus écologiques (Leffelaar, 1992). Une telle représentation rend le contenu et les caractéristiques du modèle plus accessibles.

On commence en prenant la production potentielle comme base de rendement maximum réalisable, elle est déterminée par la radiation et la température. Les autres conditions de production, caractérisées par les facteurs limitant ou réduisant le rendement (l'eau, les éléments nutritifs, les mauvaises herbes, les maladies et les ravageurs) seront placées ensuite sur le diagramme. Cela sera illustré plus tard dans les chapitres 3, 4 et 5 montrant les processus à travers lesquels les différents facteurs peuvent affecter la production.

Figure 2.35. Diagramme relationnel de la production potentielle d'une culture. La lumière et la température sont les principales variables, les paramètres de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées (variables dirigeantes). Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961.

Références et bibliographie recommandées

Goudriaan J. & H.H. van Laar, 1994. Modelling potential crop growth processes. Textbook with exercises. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 238 p.

Keulen, H. van et J. Wolf, 1986. Modelling of agricultural production : weather, soils and crops. Simulation monographs. Pudoc, Wageningen, 479 p.

Leffelaar P.A., 1993. On systems analysis and simulation of ecological processes, with examples in CSMP and Fortran, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 294 p.

Penning de Vries. F.W.T., D.M Jansen, H.F.M. ten Berge & A. Bakema, 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Simulation monographs. Pudoc. Wageningen, 271 p.

Hay R.K.M. and Walker A.J, 1989. An introduction to the physiology of crop yield. Longman Scientific & Technical, London, 292 p.

Jones H.G., 1992. Plants and microclimate : a quantitative approach to environmental plant physiology (2nd edition). Cambridge University Press, 428 p.

Appendice 1 : calcul de la radiation dans l'atmosphère

La radiation solaire reçue au sommet de l'atmosphère sur une surface parallèle à celle de la terre (S_0) est donnée par :

$$S_0 = S [\text{intégrale}] \sin \beta \quad [1]$$

où S est la radiation sur la surface perpendiculaire aux rayons du soleil et β la hauteur du soleil, c'est-à-dire l'angle entre les rayons solaires et la surface de la terre. A l'équateur, quand le soleil est au Zénith à midi, on obtient :

$$\sin \beta = \cos [15\text{deg.} (t_h - 12)] \quad [2]$$

avec t_h représentant le temps solaire en heures. L'angle du soleil varie pendant le jour parce que la terre tourne une fois autour de ses axes toutes les 24 heures à une vitesse de 15deg. par heure (=360/24).

Pour d'autres jours et en d'autres lieux sur la terre, la valeur de $\sin \beta$ dépend aussi de la déclinaison du soleil (δ) et de la latitude (ϕ), qui est de 0 degré à l'équateur et 90 degrés aux pôles. Cette déclinaison peut être estimée par :

$$[\delta] = -23,45 \cos (360 (t_d + 10)/365) \quad [3]$$

où t_d est le nombre de jours de l'année écoulé depuis le 1^{er} janvier.

Cela permet des calculs de la hauteur du soleil à n'importe quel moment de la journée et à n'importe quelle localité et date par :

$$\sin \beta = \sin [\lambda] * \sin \delta + \cos [\lambda] * \cos [\delta] * \cos [15\text{deg.} (t_h) - 12] \quad [4]$$

a durée du jour (D) suit aussi une fonction sinusoïdale au cours de l'année :

$$D = 12 + (24/180) \arcsin (\tan [\lambda] * \tan [\delta]) \quad [5]$$

L'intégrale de S_0 sur un jour peut être calculée avec :

$$\int \sin \beta dt_{\text{h}} = 3600 \left[D \sin \lambda * \sin \delta + (24 / \pi) * \cos \lambda * \cos \delta * \sqrt{1 - \tan^2 \lambda * \tan^2 \delta} \right] \quad [6]$$

Tableau 1. Taux d'assimilation brute de CO₂ calculé en kg ha⁻¹ j⁻¹ pour un couvert végétal dense avec une distribution sphérique des feuilles, pour des jours clairs (A_{cl}) et des jours nuageux (A_{ov}) et un taux maximum d'assimilation de CO₂ de 40 kg ha⁻¹ h⁻¹.

Date	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
Hémis-phère Nord	Jan	Fév	Mar	Av	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc
Hémis-phère Sud	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc	Jan	Fév	Mar	Av	Mai	Juin
Latitude												
0° A _{cl}	728	753	768	761	737	720	727	752	768	760	736	720
0° A _{ov}	306	320	328	324	311	302	306	319	328	324	311	302
10° A _{cl}	652	701	748	779	786	784	785	784	765	720	667	638
10° A _{ov}	270	295	319	334	336	333	335	336	327	305	277	262
20° A _{cl}	562	634	713	783	820	834	829	802	745	665	583	542
20° A _{ov}	226	261	300	334	351	356	355	343	316	276	236	216
30° A _{cl}	454	549	659	768	839	869	858	804	708	591	481	429
30° A _{ov}	175	219	271	324	357	371	366	341	295	239	187	163
40° A _{cl}	333	445	586	737	843	892	873	788	652	497	364	304
40° A _{ov}	120	169	233	304	354	377	368	329	264	193	133	107
50° A _{cl}	202	324	491	686	833	904	877	757	574	384	234	172
50° A _{ov}	63	114	187	275	343	375	363	307	224	140	77	52
60° A _{cl}	68	191	375	615	813	915	875	708	474	255	102	39
60° A _{ov}	15	57	132	236	323	368	351	277	175	83	25	8
70° A _{cl}	0	46	240	527	798	967	896	649	353	114	0	0
70° A _{ov}	0	10	73	189	302	369	341	240	118	27	0	0

(Source : Goudriaan & Van Laar, 1978a)

Tableau 2. Taux d'assimilation brute de CO₂ calculé (kg ha⁻¹ j⁻¹) pour un couvert végétal dense avec une distribution sphérique des feuilles, pour des jours clairs (A_{cl}) et des jours nuageux (A_{ov}) et un taux maximum de l'assimilation de CO₂ de 70 kg ha⁻¹ h⁻¹.

Date	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
Hémis-phère Nord	Jan	Fév	Mar	Av	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc

Hémis-phère Sud	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc	Jan	Fév	Mar	Av	Mai	Juin
Latitude												
0° A _{cl}	959	995	1017	1007	973	947	958	993	1018	1007	971	947
0° A _{ov}	326	341	350	346	331	321	325	340	351	346	331	321
10° A _{cl}	852	922	989	1032	1039	1035	1037	1038	1012	949	873	832
10° A _{ov}	285	313	340	357	358	356	357	359	349	324	294	277
20° A _{cl}	726	827	937	1035	1086	1103	1097	1062	983	870	755	698
20° A _{ov}	237	276	319	356	375	381	379	366	336	292	248	226
30° A _{cl}	577	707	860	1011	1109	1149	1134	1060	927	765	613	542
30° A _{ov}	182	229	287	345	381	396	391	363	313	251	195	170
40° A _{cl}	410	562	755	962	1108	1175	1150	1033	845	633	452	372
40° A _{ov}	123	176	245	322	377	402	392	349	278	201	138	110
50° A _{cl}	236	397	620	885	1086	1183	1145	982	733	477	278	198
50° A _{ov}	65	117	194	289	362	398	384	324	234	145	78	53
60° A _{cl}	71	220	460	779	1046	1182	1129	905	591	301	109	40
60° A _{ov}	15	58	136	246	340	388	369	290	181	85	25	8
70° A _{cl}	0	47	277	649	1006	1222	1132	810	421	121	0	0
70° A _{ov}	0	10	74	195	314	385	356	249	120	28	0	0

(Source : Goudriaan & Van Laar, 1978a)

Appendice 2 : calcul du taux d'assimilation quotidien brut d'une culture

Les Tableaux 1 et 2 présentent l'assimilation quotidienne brute d'un couvert végétal dense avec une distribution sphérique des feuilles en fonction de la latitude et de l'époque de l'année pour des jours clairs ou nuageux et pour les cultures en C₃ et en C₄.

Le type de culture détermine le tableau à utiliser. Connaissant la latitude et la date, le taux d'assimilation d'un couvert pour un jour clair et nuageux est obtenu par interpolation. Le taux d'assimilation pour des jours partiellement nuageux peut être estimé par :

$$A = [f_o \cdot A_{nu} + (1 - f_o^2) \cdot A_{cl}] \cdot f_h \text{ [1]}$$

- A : taux d'assimilation brute de CO₂ du couvert en kg ha⁻¹ j⁻¹ ;
- f_o : fraction de jour où le ciel est nuageux (voir Equation 2), f_o = 0 et 1 respectivement pour les jours complètement clairs et nuageux ;
- A_{nu} : taux d'assimilation brute de CO₂ du couvert pour les jours complètement nuageux (LAI = 5) en kg ha⁻¹ j⁻¹ ;
- A_{cl} : taux d'assimilation brute de CO₂ du couvert pour les jours complètement clairs (LAI = 5) en kg ha⁻¹ j⁻¹ ;
- f_h : fraction de lumière interceptée par la culture (voir Equation 3).

Les valeurs de f_o sont obtenues à partir de la radiation globale quotidienne mesurée et de la radiation globale quotidienne d'un jour parfaitement clair indiquée par la [Fig. 2.10](#). La radiation globale quotidienne d'un jour nuageux peut être calculée en multipliant la valeur pour un jour parfaitement clair par 0,2. Donc :

$$f_0 = (R_g - R_a) / (R_g - 0,2.R_g) \quad [2]$$

R_g : radiation globale d'un jour parfaitement clair en $J \, m^{-2} \, j^{-1}$;

R_a : radiation globale réelle en $J \, m^{-2} \, j^{-1}$.

Si le couvert n'est pas dense, comme au début et à la fin du cycle de croissance, la radiation incidente n'est pas totalement interceptée et l'assimilation de CO_2 est réduite par rapport à celle d'un couvert dense. La réduction est exprimée ainsi :

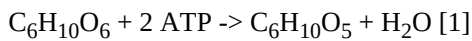
$$f_h = (1 - e^{-k * LAI}) \quad [3]$$

k : coefficient d'extinction ;

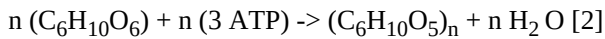
LAI : indice de la surface foliaire pour chaque jour en $m^2 \, m^{-2}$.

Appendice 3 : quantification des coûts de la synthèse de la cellulose

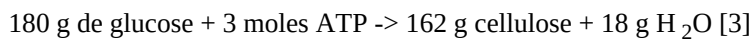
La cellulose est un important composant des parois cellulaires. Une molécule de cellulose est formée d'une chaîne de $C_6H_{10}O_5$ donnant des unités fondamentales ou monomères. La formation d'un tel monomère peut être écrite comme suit :



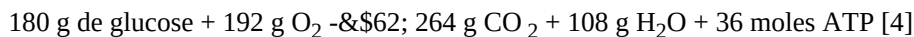
La synthèse d'une unité de base requiert donc deux unités d'énergie sous forme d'ATP. Ensuite, l'union de deux unités de base exige un ATP, de telle sorte que la formation du polymère de cellulose (n monomères) peut être représentée par :



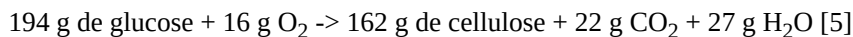
En utilisant les poids moléculaires, cette équation s'exprime :



Puisque la respiration d'une molécule de glucose fournit 36 ATP, il ressort que :



Donc, la production des 3 moles d'ATP utilisées dans l'Equation [3] requiert $(3/36) * 180 \, g$ de glucose, et les Equations [3] et [4] peuvent être reformulées ainsi :



En d'autres termes, 1 g de glucose donne 0,83 g de cellulose sans tenir compte des coûts de transport.

Exercises

1) Une culture en C_4 avec une LAI de 3 et une biomasse de 4000 kg de matière sèche par hectare est cultivée sous des conditions optimales de production. L'angle de distribution des feuilles est sphérique et l'efficacité de l'assimilation brute de la culture (E_a) est de $9 \, \mu g \, CO_2 \, J^{-1}$ (PAR absorbée). La radiation globale quotidienne est égale à $18 \, MJ \, m^{-2}$ et la réflexion du couvert est de 8 %.

a) Quelle quantité de radiation photosynthétiquement active (PAR) est absorbée par le couvert ?

b) Représenter sur un seul graphique la courbe de réponse à la lumière de l'assimilation brute de CO_2 pour une feuille et pour le couvert foliaire entier. Tracer aussi la ligne représentant le facteur de proportionnalité E_a . Indiquer les unités sur les axes. Expliquer les différences.

c) Calculer l'assimilation brute quotidienne de CO_2 de la culture.

d) Calculer la production journalière de matière sèche de cette culture à une température moyenne de 20 deg.C. Utiliser des estimations raisonnables pour les coûts de maintenance et le facteur de conversion.

e) Calculer la production journalière de matière sèche comme pour la question d, mais avec une température de 25 deg.C ($Q_{10} = 2$).

2) a) Calculer le taux d'assimilation brute de CO_2 d'une culture de blé avec une LAI de 3, un coefficient d'extension de 0,7 et un coefficient de réflexion de 0,08 (PAR). La radiation totale est de $300 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($A_{\text{max}} = 4 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; $[\epsilon] = 12,5 \text{ } \mu\text{g CO}_2 \text{ J}^{-1}$). Distinguer pour les calculs, les trois couches foliaires avec LAI = 1.

b) Pour les cultures, nous pouvons estimer le taux d'assimilation brute de CO_2 grâce à la valeur de l'efficacité d'utilisation de la lumière pour la PAR absorbée ($E_a = 7 \text{ } \mu\text{g CO}_2 \text{ J}^{-1}$). Expliquer pourquoi et calculer ce taux pour la culture de blé de la question 2a.

c) Donner les estimations de l'efficacité d'utilisation de la lumière (E_a) pour une culture de maïs poussant aux Pays-Bas et dans un climat méditerranéen.

3) a) Quelle équation mathématique décrit le mieux la relation entre la photosynthèse d'une feuille et la radiation absorbée ? Nommer les paramètres, indiquer les unités et l'ordre de grandeur (pour les plantes en C_3 et en C_4).

b) Est-ce que la production de matière sèche d'une culture en C_4 augmentera si la concentration de CO_2 passe de 350 à 500 ppm ? Expliquer brièvement votre réponse.

4) Tracer sur un schéma la relation entre la concentration de CO_2 dans la cavité des stomates et le taux d'assimilation nette de CO_2 à la saturation de la lumière et à une température 25 deg.C pour une culture en C_3 et en C_4 et avec 2 et 21 % d'oxygène (au total 4 courbes). Expliquer les différences.

5) Calculer la respiration de maintenance de tubercules de pommes de terre (25 % de matière sèche) gardés à une température de 5 deg.C. Sur la base du poids sec, 70 % de la pomme de terre est constituée d'amidon. Le coefficient de maintenance est de 0,015 kg de glucose par kg de matière sèche par jour à 20 deg.C ($Q_{10} = 2$).

6) Une culture en C_3 avec une LAI de 3 et une biomasse de 300 kg de matière sèche ha^{-1} est cultivée dans des conditions optimales de production. L'angle de distribution des feuilles est sphérique et l'efficacité de l'assimilation brute de la culture (a) est de $7 \text{ } \mu\text{g CO}_2 \text{ J}^{-1}$ (PAR absorbée). La radiation totale quotidienne est égale à 18 MJ m^{-2} et la réflexion de la culture est de 8 % (PAR).

a) Quelle quantité de radiation photosynthétiquement active est absorbée par la culture ? b) Calculer l'assimilation brute de CO_2 de la culture.

c) Calculer la production de matière sèche de cette culture à 20 deg.C en prenant un facteur de conversion de 0,7 et un coefficient de maintenance de 0,015 kg CH_2O par kg de matière sèche à 20 deg.C.

d) Calculer la production de matière sèche à une température de 30 deg.C ($Q_{10} = 2$).

7) Un gramme de glucose peut produire 0,31 g de lipides, 0,78 g de glucides, 0,52 g de protéines, 1,05 g d'acides organiques ou 0,45 g de lignine. L'absorption de minéraux coûte 0,12 g de glucose par g de minéraux.

a) Quels processus déterminent ces facteurs de conversion ?

b) Une culture de graminées correspond à 60 % de glucides, 15 % de protéines, 10 % d'acides organiques, 5 % lignine, 2 % de matières grasses et 8 % de minéraux. Quelle quantité de matière sèche peut être produite à partir d'un kilo de glucose ?

c) Tracer le taux de CO_2 libéré au cours du temps par les plantes dans l'obscurité. Distinguer la respiration de maintenance et la respiration de croissance.

d) Pourquoi la respiration de maintenance est-elle plus intense dans les feuilles que dans les autres organes ?

8) Indiquer dans le tableau ci-dessous, quels facteurs influencent quels processus.

facteurs	assimilation brute de CO_2	respiration de maintenance	respiration de croissance	photo- respiration
radiation	O	O	O	O
température	O	O	O	O
concentration en CO_2 à la surface de la feuille				
- culture en C_3	O	O	O	O
- culture en C_4	O	O	O	O
biomasse	O	O	O	O
azote	O	O	O	O
phase de développement	O	O	O	O

Unités :

- assimilation brute et photorespiration en $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ feuille h}^{-1}$;

- respiration de maintenance en $\text{g CH}_2\text{O g}^{-1} \text{ MS}_{\text{culture}} \text{ j}^{-1}$;

- respiration de croissance en $\text{g CH}_2\text{O g}^{-1} \text{ MS}_{\text{culture}}$;

- biomasse en $\text{kg MS}_{\text{culture}} \text{ ha}^{-1}$.

9) La matière sèche d'une culture hypothétique X se compose de 20 % du composant A, 50 % du composant B et 30 % du composant C. Les facteurs de conversion des composants A, B et C sont respectivement 0,6, 0,8 et 0,4 kg de matière sèche du composant par kg de CH_2O . Le taux de matière sèche est égal à 35 %.

a) Combien de kg de CH_2O sont nécessaires pour former 1 kg de poids frais de la culture X ?

Dans une culture Y, la production d'un kilo de composant A requiert 0,4 kg de CH_2O de plus que la culture X. La culture Y a la même composition que la culture X.

b) Combien de kg de CH_2O sont nécessaires pour former 1 kg de poids frais de la culture Y ?

c) La synthèse de protéine coûte-t-elle plus ou moins d'énergie pour les légumineuses que pour les non légumineuses ? Expliquer brièvement votre réponse.

10) La radiation totale reçue aux Pays-Bas en juillet a une valeur moyenne de $16,2 \text{ MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

a) Quelle quantité de radiation visible est absorbée pendant un jour du mois de juillet par une culture de $\text{LAI} = 3$ avec une distribution angulaire sphérique des feuilles. Faire une estimation réaliste de la réflexion de la culture.

b) Pour le calcul du taux d'assimilation brute de CO_2 de la culture nous pouvons utiliser une méthode empirique en supposant une relation linéaire entre le taux d'assimilation brute de CO_2 de la culture et la radiation absorbée. Pour des feuilles individuelles, cette hypothèse n'est pas valable. Expliquer cela graphiquement.

c) Calculer le taux d'assimilation brute de CO_2 de la culture pour un jour du mois de juillet. Supposer une efficience de l'assimilation brute de $7 \text{ ug CO}_2 \text{ J}^{-1}$.

11. a) A cause de l'excès de fertilisation et des fortes pluies, une culture de blé verse. Cela implique que le coefficient d'extinction de la culture :
☐ augmente ;
☐ décroît ;
☐ ne change pas.

b) Une augmentation de 5 jours de la période entre la floraison et la maturité du blé aux Pays-Bas donnera une augmentation du rendement grain d'approximativement :
☐ $5 \text{ kg de MS de grains ha}^{-1}$;
☐ $50 \text{ kg de MS de grains ha}^{-1}$;
☐ $500 \text{ kg de MS de grains ha}^{-1}$;
☐ $5000 \text{ kg de MS de grains ha}^{-1}$.

c) Au milieu du siècle prochain, on s'attend à une augmentation de la température de l'air de quelques degrés Celsius aux Pays-Bas, suite à l'augmentation de la concentration de CO_2 dans l'air. Par conséquent, le facteur de conversion ($\text{g de ms de culture g}^{-1} \text{ CH}_2\text{O}$) :
☐ augmentera ;
☐ décroîtra ;
☐ ne changera pas.

12. 1 g de glucose permet de produire $0,31 \text{ g}$ de lipides, $0,78 \text{ g}$ de glucides, $0,52 \text{ g}$ de protéines, $1,05 \text{ g}$ d'acides organiques ou $0,45 \text{ g}$ de lignine. L'absorption d'un gramme de sels minéraux demande $0,12 \text{ g}$ de glucose. On suppose que la matière sèche des graines de tournesol se compose de 45% de glucides, 14% de protéines, 22% de lipides, 13% de lignine, 3% d'acides organiques et 3% de sels minéraux.

a) Quels sont les 2 processus qui déterminent les facteurs de conversion mentionnés ci-dessus ?

b) Combien de kg de MS de graines de tournesol peuvent être formés à partir d' 1 kg d'assimilats ?

c) Classer le tournesol, la betterave et le soja en fonction du poids de MS des organes de stockage qui peut être formé à partir d' 1 kg d'assimilat.

13. Le climat d'une région continentale est caractérisé par un gradient Nord-Sud. Du Nord au Sud, la saison des cultures s'allonge, l'amplitude saisonnière de la durée du jour et de la radiation totale diminue, et l'amplitude des températures moyennes saisonnières augmente.

Dans cette région, une céréale d'été est cultivée sur deux sites. Le site A est situé à 60° de latitude Nord et le site B à 40° . Les deux sites sont sur la même longitude. En premier lieu, la durée de la saison de culture est déterminée par l'évolution de la température moyenne quotidienne. La saison de culture du site A va d'avril à septembre et celle du site B de mai à octobre. Les durées du jour du site A sont respectivement $12,5 \text{ h}$; 15 h et $17,5 \text{ h}$ au début des mois d'avril et mai et à la fin de juin. Pour le site B, ces durées du jour sont respectivement de $12,5 \text{ h}$ au début de mai et de 15 h à la fin de juin.

La céréale d'été est une plante de jour long. Cela explique que le passage de la phase végétative à la phase reproductive exige une durée minimale de la longueur du jour. Pour cette culture, seulement 3 variétés sont distinguées, différentes en durée minimale critique du jour : $13,5 \text{ h}$; 15 h et $16,5 \text{ h}$.

On suppose que durant la saison de culture la pluviométrie, la température moyenne quotidienne et la radiation totale journalière ne limitent pas la croissance.

Quelles variétés conviendraient mieux au site A et B ? Expliquer brièvement votre réponse.

3. L'eau facteur limitant de la production

L'étude de l'eau comme facteur limitant de la production permet une meilleure approche du développement de l'agriculture dans le monde et en particulier dans les régions arides et semi-arides.

Dans ce chapitre, on décrit la fonction de l'eau dans les plantes puis on explique les principes de l'écoulement de l'eau dans le continuum sol,

plante, atmosphère (3.1). Les besoins en eau des plantes dépendent des pertes par transpiration à travers les feuilles (3.2) alors que la fourniture d'eau est liée à l'extraction de l'eau par les racines (3.3). L'utilisation réelle de l'eau résulte de l'ajustement de la demande aux quantités disponibles (3.4).

3.1. Introduction

3.1.1. Fonction de l'eau dans la plante

L'eau est la composante principale des plantes vertes : de 70 à 90 % du poids frais pour la plupart des espèces non ligneuses et près de 50 % pour les espèces ligneuses.

Cette eau se trouve essentiellement dans les cellules où elles constituent un milieu favorable à de nombreuses réactions biochimiques. Elle peut aussi agir comme substrat dans des réactions, elle joue alors un rôle essentiel comme le dioxyde de carbone dans la photosynthèse ou le nitrate dans le métabolisme de l'azote. L'eau est un excellent solvant pour le transport des éléments nutritifs et des assimilats via le xylème et le phloème vers les feuilles et les racines. Le film d'eau couvrant les cellules du parenchyme des feuilles sert de solvant pour le CO_2 .

Une autre fonction de l'eau est le maintien de la turgescence qui est essentielle pour le développement et la croissance de la cellule et pour maintenir la forme des herbacées. La turgescence est aussi une condition sine qua non de la régulation de la fermeture des stomates et des mouvements des feuilles.

La quantité d'eau impliquée dans ces processus, particulièrement l'expansion cellulaire, correspond à moins de 5 % de l'eau absorbée pendant la période de croissance de la plante : la plupart de l'eau absorbée est perdue par la transpiration demandant une partie de l'énergie reçue par les feuilles assimilatrices exposées à la lumière.

Dans un jour clair d'été aux Pays-Bas, un couvert végétal peut transpirer 5 mm ou 50000 litre ha^{-1} (comparé à la pluviométrie annuelle de 750 mm). Ce besoin en eau est impressionnant puisque le volume total d'eau du couvert végétal (60000 litres ha^{-1}) sera remplacé au moins une fois par jour.

Question 3.1. Faire une analyse de dimension (unités) pour vérifier la similarité entre les expressions des pertes journalières d'eau : $\text{kg H}_2\text{O m}^{-2}$, $\text{l H}_2\text{O ha}^{-1}$ et $\text{mm H}_2\text{O}$. La densité de l'eau est 1000 kg m^{-3} .

Comme nous le verrons dans le 3.3, la transpiration et l'évaporation sont généralement exprimées en mm. Puisque 1 kg de H_2O sur 1 m^2 représente une couche d'eau de 10^{-3} m soit 1 mm, 1 mm équivaut à 10000 l ha^{-1} .

3.1.2. Transport de l'eau dans la plante

La base de la production végétale est l'absorption de CO_2 atmosphérique, nécessaire à l'assimilation, à travers l'ouverture des stomates dans l'épiderme des feuilles (2.1.1). En même temps, l'eau sort de la feuille à travers les stomates par le mécanisme appelé transpiration.

Les pertes d'eau par transpiration, à travers les feuilles des plantes, établissent un gradient de potentiel de l'eau. Ce gradient est comme une force motrice, l'eau circule des hauts vers les bas potentiels dans le continuum Sol, Plante, Atmosphère ([Fig. 3.1](#)).

L'eau perdue par les stomates est compensée par celles des cellules voisines, qui à leur tour tirent l'eau du xylème. Par conséquent, le potentiel de l'eau dans le xylème de la racine devient inférieur à celui de l'eau du sol et l'eau entre dans la racine. L'absorption par les racines crée, dans le sol, une zone déficitaire en eau qui va alors diffuser des parties plus humides vers la zone racinaire. Ces mouvements d'eau peuvent s'établir sur des distances de plusieurs mm.

L'eau du sol est disponible à la plante seulement si le potentiel de l'eau dans la plante peut descendre en dessous de celui du sol (3.3.2). D'une autre manière, on peut dire que la plante peut absorber l'eau du sol, si la succion qu'elle exerce est supérieure à celle du sol.

Tant que l'offre couvre la demande, la turgescence des tissus de la plante est maintenue et le transport des éléments nutritifs est assuré grâce à l'écoulement de l'eau.

Une forte diminution des potentiels de l'eau dans ce système conduirait à des pertes excessives, sauf si des résistances se développent pour les contrôler. Ainsi, les cellules de l'endoderme contrôlent l'entrée de l'eau dans les racines, le xylème modère le transport de l'eau de la tige vers les

feuilles, tandis qu'une plus grande résistance est rencontrée au niveau des feuilles, correspondant au potentiel le plus élevé (Fig. 3.1).

Le degré d'ouverture des stomates fait varier la résistance. Quand la demande excède l'eau disponible, les stomates se ferment pour freiner l'utilisation de l'eau ce qui limite aussi l'absorption de CO₂. Par conséquent, les taux d'assimilation diminuent, et la pénurie d'eau entrave la production.

Figure 3.1. *Ecoulement schématique de l'eau dans le continuum sol-plante-air avec un gradient de potentiel de l'eau décroissant selon une loi analogue à la loi d'Ohm.*

3.2. Les besoins en eau

Les besoins en eau résultent des pertes d'eau par la plante et par le sol comme le suggère le terme évapotranspiration. L'importance de ces pertes dépend de la demande évaporative de l'air (3.2.1) et de l'ouverture des stomates (3.2.2). Ces deux aspects sont intégrés dans le calcul de l'évapotranspiration (3.2.3).

3.2.1. La demande évaporative

La demande évaporative est la force motrice faisant circuler l'eau du sol vers l'atmosphère. On parle d'*évapotranspiration* (ET), en incluant l'évaporation (E) directement à partir de la surface du sol et le transport indirect de l'eau à travers la plante (*transpiration*, T).

La vaporisation de l'eau exige de l'énergie (radiation). L'élimination de la vapeur ainsi générée est favorisée par les faibles humidité de l'air et par le vent qui déterminent le *pouvoir évaporant de l'air*. Par conséquent, la demande évaporative est définie par la radiation disponible (composante radiative) et le pouvoir évaporant de l'air (composante aérodynamique).

L'évapotranspiration peut se produire sans radiation en prenant l'énergie nécessaire dans l'environnement. L'effet du pouvoir évaporant de l'air (3.2.1.1) est discuté avant l'effet de la radiation (3.2.1.2).

3.2.1.1. Pouvoir évaporant de l'air

La transpiration de la surface d'une feuille et l'évaporation de la surface du sol sont des processus de diffusion qui peuvent être physiquement décrits par une analogie à la loi d'OHM :

$$\text{Taux de diffusion} = \frac{\text{différence de concentration en vapeur}}{\text{résistance}}$$

La transpiration des plantes, par analogie à l'Equation 2.1, peut s'écrire :

$$T = \frac{[H_2O]_{\text{int}} - [H_2O]_{\text{ext}}}{r_s + r_b} \quad \text{Equation 3.1}$$

avec

T : transpiration en g H₂O m⁻² (feuille) s⁻¹ ;

[H₂O]_{int} : concentration de la vapeur d'eau dans la cavité des stomates en g H₂O m⁻³ air ;

[H₂O]_{ext} : concentration de la vapeur d'eau dans l'air en g H₂O m⁻³ air ;

r_s : résistance des stomates à la vapeur d'eau en s m⁻¹ ;

r_b : résistance de la couche « limite » à la vapeur d'eau en s m⁻¹.

Le taux de transpiration est proportionnel à la différence de concentration de vapeur d'eau entre la cavité des stomates et l'air libre ([H₂O]_{int} - [H₂O]_{ext}), modifiée par les résistances (r_s et r_b).

La différence de concentration de vapeur d'eau dépend du pouvoir évaporant de l'air, qui est déterminé par l'humidité relative et le mouvement

de l'air.

L'humidité relative de l'air

L'air à l'intérieur de la chambre stomatique ([Fig. 2.1](#)) est saturé par la vapeur d'eau ($[H_2O]_{\text{int}}$), car les cellules entourant cette cavité sont recouvertes d'un fin film d'eau. La concentration en vapeur d'eau de l'air libre ($[H_2O]_{\text{ext}}$) est généralement inférieure. Comme la tension de vapeur est proportionnelle à la concentration de la vapeur, l'Equation 3.1 peut aussi être exprimée par une différence de tension de vapeur entre la cavité stomatale et l'air libre. Ce gradient de tension de vapeur sert de moteur : la vapeur d'eau diffuse de la feuille (haute tension de vapeur saturée) vers l'air libre (basse tension de vapeur non saturée).

Quand la température augmente, l'air peut contenir plus de vapeur d'eau comme le montre l'augmentation de la pression de vapeur saturante ([Fig. 3.2](#)). Cette relation est définie de façon empirique par :

$$e_s = 6,11 \cdot e^{\left(\frac{(17,47 \cdot T_s)}{(239 + T_s)} \right)} \quad \text{Equation 3.2}$$

avec

e_s : tension de vapeur saturante en hPa ;

T_s : température de l'air deg.C.

Pendant le jour, une différence se crée entre le maximum accessible (la tension de vapeur saturante e_s) et la tension de vapeur réelle (e_a). Cette différence (c'est-à-dire $e_s - e_a$) est définie comme le *déficit de tension de vapeur* : VPD (Vapour Pressure Deficit).

La vapeur d'eau contenue dans l'air peut aussi être exprimée sous forme d'*humidité relative de l'air* (e_a/e_s , [Fig. 3.2](#)). Lorsque le VPD augmente, l'humidité relative de l'air décroît. Cela se passe, par exemple, à la mi journée, quand la température de l'air s'élève à cause des fortes radiations. Il en résulte une augmentation du taux de transpiration.

Figure 3.2. Relation entre la température et la tension de vapeur maximale dans l'air à saturation de l'air (e_s) avec la concentration de vapeur correspondante. Le rapport entre la tension de vapeur réelle (e_a) et e_s à une température donnée correspond à l'humidité relative de l'air alors que leur différence correspond au déficit de tension de vapeur (VPD = Vapour Pressure Deficit).

Noter que 1 hPa = 1 mbar. Exemples: A 15deg.C : $e_a/e_s = 1$ et VPD = 0 hPa.

A 30deg.C, $e_a/e_s = 18/42 = 0.43$ et VPD = 24 hPa.

Mouvement de l'air

Quand la vapeur d'eau est libérée dans l'air par la transpiration, le déficit de tension de vapeur et la transpiration diminuent. Cependant, le gradient de tension de vapeur est maintenu quand, à proximité de la surface transpirante, l'air humide est constamment enlevé par le vent et les mouvements d'advection. Le mouvement de l'air favorise la transpiration comme pour le séchage du linge.

Les résistances imposées par les stomates et la couche limite d'air ([Fig. 2.1](#)) modifient les mouvements de l'air contenant la vapeur d'eau et le transport de la vapeur des chambres sous-stomatiques vers la surface de la feuille.

La *résistance des stomates* r_s , ou sa valeur inverse appelée *conductance des stomates* (g_s , exprimée en $m s^{-1}$) varie avec le degré d'ouverture des stomates comme le montrent les valeurs de 100 et 20.000 $s m^{-1}$ qui correspondent à des stomates largement ouverts et complètement fermés. Le reste de l'épiderme est couvert par une couche de cire (la cuticule) et est partiellement imperméable à la diffusion des gaz (résistance » 10.000 $s m^{-1}$). En cas de manque d'eau, les stomates se ferment (résistance accrue et conductance réduite) et les pertes d'eau par transpiration diminuent (3.2.2).

La *résistance de la couche limite* r_b est due à une fine couche d'air stagnant (~ 1 mm) qui a une concentration relativement plus élevée en vapeur. Sa valeur approximative est de 15 $s m^{-1}$.

L'épaisseur de cette couche d'air dépend de la grandeur des feuilles, de la rugosité de leur surface et de la vitesse du vent. Si le vent est fort, la couche d'air limite devient fine, r_b diminue et par conséquent les taux de transpiration augmentent.

En zone aride, des adaptations morphologiques des plantes peuvent réduire les pertes d'eau par transpiration : feuilles poilues ou stomates plus profonds dans l'épiderme ce qui donne une surface foliaire plus rugueuse et r_b augmente. Mais les effets de ces adaptations sont faibles par rapport aux valeurs élevées de la résistance des stomates.

Question 3.2. La résistance à la diffusion dépend de la taille des molécules : pour les grosses molécules de CO_2 , elle est approximativement 1,6 fois plus grande que pour les molécules d'eau. Vérifier cela en comparant les valeurs de $r'(CO_2)$ dans l'Equation 2.1 et les valeurs de $r(H_2O)$ dans l'Equation 3.1.

3.2.1.2. Radiation

La transpiration exige de l'énergie pour transformer l'eau en vapeur. Cette énergie provient essentiellement de la radiation globale incidente. Contrairement aux demandes spécifiques pour les processus d'assimilation de CO_2 , les radiations dans les ultraviolets (UV ; 300-400 nm) et dans le proche infrarouge (NIR ; 700 - 3000 nm) sont utilisées comme sources d'énergie pour la transpiration.

Environ 98 % de la radiation émise par le soleil est dans la gamme de longueurs d'ondes 300 - 3000 nm. A la surface de la terre, l'énergie de la radiation solaire de longueur d'onde 3000 nm est nulle à cause de l'absorption par les gaz de l'atmosphère (Fig. 3.3a).

Figure 3.3a. Distribution spectrale de l'énergie du flux solaire hors de l'atmosphère terrestre (i), du flux solaire à la surface du sol une fois atténué par les gaz de l'atmosphère (ii) et du flux de radiation émis par la surface de la terre (iii, flux terrestre).

D'après : Jones M.B., 1985. Plant microclimate. In: J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long & J.M.O. Scurlock. Techniques in bioproductivity and photosynthesis (2nd edition). Pergamon Press, p. 28.

L'instrument standard, dans beaucoup de pays, pour mesurer la radiation globale est le pyranomètre de Kipp, sur lequel un dôme de verre limite le spectre de sensibilité aux longueurs d'onde comprises entre 300 et 3000 nm.

Pour la simulation de la croissance de la culture, il est généralement supposé que la radiation photosynthétiquement active (PAR) et la radiation dans les infrarouges proches (NIR) contribuent chacune pour 50 % à la valeur mesurée, on néglige alors l'apport des UV (environ 4 %).

La radiation comprise dans le proche infrarouges est presque totalement dispersée par les feuilles (Fig. 3.3b). La réflexion et la transmission concernent à peu près la même proportion de radiations (Tableau 3.1). Par conséquent, seuls 50 % de la radiation globale incidente est absorbée par une feuille isolée.

Figure 3.3b. Pourcentages de radiation réfléchi, absorbée et transmise par une feuille verte en fonction de la longueur d'onde.

D'après Monteith and Unsworth, 1990.

Pour les cultures avec une distribution sphérique des feuilles, le coefficient d'extinction est 0,5 pour la radiation globale, par rapport à 0,7 pour la PAR.

Une culture avec une surface foliaire nivelée comme un gazon bien tondu reflète environ 25 % de la radiation globale incidente. Cependant, pour les forêts, la réflexion peut descendre à 10 %. La part de radiations non reflétées est absorbée par le sol et la culture. Le coefficient de réflexion pour la radiation globale est appelé *albédo* et prend des valeurs de 0,10 pour le sol et 0,05 pour l'eau. Cependant, pour un sol très sec avec une faible quantité de matière organique, l'albédo peut être de 0,30 (par exemple, le sable du désert). Il faut noter que le coefficient de réflexion de la culture ($[rho]_c$) utilisé dans le 2.1.3.2 concerne seulement la PAR.

Tableau 3.1. Pourcentage de radiation absorbée, réflétée et transmise par une feuille en fonction de la longueur d'onde. PAR : radiation photosynthétiquement active et NIR : radiation dans les infrarouges proches.

Gammes de radiation	absorbée	réflétée	transmise
PAR	80	10	10
NIR	20	40	40
50 % PAR + 50 % NIR	50	25	25

Dans la gamme des infrarouge lointains (entre 3 et 30 μm , les feuilles se comportent comme des corps noirs (Fig. 3.3b). Comme la plupart des surfaces naturelles, elles absorbent toute la radiation incidente de grandes longueurs d'onde et émettent des radiations dans la même gamme (radiation terrestre). Cette émission d'énergie à des longueurs d'onde supérieures à 3000 nm permet d'évacuer la chaleur excédentaire.

Toute surface émet une radiation thermique dans les infrarouges lointains proportionnelle la puissance 4 de sa température absolue : $[\sigma]T^4$, où $[\sigma]$ est la constance de Boltzman $[\sigma] = 5,668 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$ et T est la température absolue T exprimée en degrés Kelvin.

Puisque la terre est plus chaude que le ciel, il y a un flux net de radiations dans les grandes longueurs d'onde. Ce flux est plus important avec des ciels clairs car les nuages ont des températures approchant celles de la terre et ils émettent aussi des radiations (Tableau 3.2). Cependant, seule une partie de la radiation absorbée par le couvert végétal est dissipée sous forme de radiation thermique, comme le démontre l'Equation du bilan de la radiation d'une surface :

$$R_n = (1 - [\rho]) \cdot R_{\text{global}} - B_n \text{ Equation 3.3}$$

R_n : radiation nette absorbée en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;

$[\rho]$: albédo ;

R_{global} : radiation globale incidente en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;

B_n : radiation nette pour les grandes longueurs d'onde en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Les valeurs courantes de la radiation nette absorbée pendant l'été aux Pays-Bas sont présentées dans le Tableau 3.2.

Tableau 3.2. Composantes de la radiation nette absorbée R_n en $\text{MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour une surface végétale pendant un jour très clair et un jour nuageux en été aux Pays-Bas.

	Jour clair	Jour nuageux
Radiation globale R_{global}	30,0	6,0
Radiation absorbée par la culture et le sol (75 %)	22,5	4,5
Perte nette de chaleur par la radiation thermique	<u>8,6</u> _	<u>0,9</u> _
Radiation nette absorbée R_n	13,9	3,6

D'après la loi de conservation de l'énergie, le bilan d'énergie suivant peut être formulé. Il explique comment la radiation nette absorbée est utilisée :

$$R_n = T \cdot [\lambda] + C + P_e \text{ Equation 3.4}$$

T : taux de transpiration en $\text{kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;

$[\lambda]$: chaleur de vaporisation de l'eau ($2,5 \cdot 10^6$) en J kg^{-1} ;

C : perte de chaleur sensible en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;

P_e : énergie utilisée pendant la photosynthèse en $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Question 3.3. Vérifier à travers l'analyse de dimension que $T \cdot [\lambda]$ dans l'Equation 3.4 représente la perte de chaleur par la transpiration (perte de chaleur latente).

Le transfert d'énergie qui accompagne la transpiration (ou évaporation) est appelé perte de chaleur latente, en contraste avec la perte de chaleur sensible qui est une conséquence de l'échauffement des feuilles par la radiation absorbée (Fig. 3.4).

Figure 3.4. Représentation schématique du bilan d'énergie d'une feuille géante où la radiation transmise est absorbée par des niveaux inférieurs.

R_g : radiation globale, R_r : radiation réfléchie, R_n : radiation nette absorbée, T : perte de chaleur latente, C : perte de chaleur sensible, B_n : radiation nette réémise dans les grandes longueurs d'onde, P_e : énergie utilisée pendant la photosynthèse.

Le flux de chaleur sensible, induit par la différence de température entre la feuille et l'air environnant est échangé par conduction avec le sol et par convection avec les molécules d'air. La perte de chaleur thermique, par contre, se passe à travers les radiations de grandes longueurs d'onde.

L'énergie utilisée pour la photosynthèse, par un couvert dense, correspond à environ 5 % de la radiation nette et elle est souvent négligée dans l'Equation 3.4. Les pertes de chaleur sensible et latente permettent d'éviter un échauffement excessif des feuilles qui pourrait perturber les processus physiologiques.

En supposant que les températures de la feuille et de l'air sont identiques (c'est-à-dire $C = 0$ dans l'Equation 3.4), toute la radiation nette est dissipée dans la transpiration. Alors, la transpiration d'un couvert dense pendant un jour clair d'été aux Pays-Bas (Tableau 3.2) est de : $13,9 \cdot 10^6 / (2,5 \cdot 10^6) = 5,6 \text{ kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ou $5,6 \text{ mm j}^{-1}$.

Cependant, quand le pouvoir évaporant de l'air est bas (jours humides et sans vent), toute la radiation nette n'est pas perdue sous forme de chaleur latente (transpiration) et la température de la feuille devient supérieure à celle de l'air. D'après l'Equation 3.4, le reliquat de l'énergie absorbée est dissipé sous forme de chaleur sensible (c'est-à-dire $C > 0$). Les différences de température entre le couvert végétal et l'air ambiant peuvent atteindre des valeurs de 1 à 2 deg.C pendant quelques heures par jour et le flux de chaleur sensible atteint $2,5 \text{ MJ m}^{-2}$. Cela correspond à peu près à 70 % de l'énergie de la radiation nette absorbée pendant un jour nuageux d'été aux Pays-Bas (Tableau 3.2).

Lorsque le pouvoir évaporant de l'air est élevé (particulièrement en jours secs et venteux), et que les stomates sont ouverts, la transpiration peut consommer plus d'énergie que celle fournie par la radiation nette ce qui implique une consommation d'énergie dans les feuilles et provoque une baisse de la température de la feuille en dessous de celle de l'air (c'est-à-dire $C < 0$).

Bien que les pertes par transpiration soient normalement compensées par l'eau absorbée dans le sol, une perte d'eau temporaire de 5 à 10 % des tissus de la feuille peut déjà causer la fermeture des stomates. Le manque temporaire d'eau peut être accompagné du flétrissement des feuilles qui disparaîtra avec la réhydratation si les conditions redeviennent favorables. La reprise peut prendre quelques heures après un taux de transpiration excessivement élevé et presque un jour avec l'arrosage d'un sol sec (3.3.3). Si le manque d'eau est plus sévère ou dure plus longtemps, la reprise peut être impossible, ce qui correspond au *point de flétrissement permanent* (3.3.2).

Comme pour la transpiration, on peut formuler un bilan d'énergie. Cette formule prend en compte un coefficient approprié pour l'absorption et la réflexion (c'est-à-dire l'albédo, Equation 3.3) et des valeurs convenables pour la résistance au transfert de la vapeur (Equation 3.1).

Au champ, la présence de la culture diminue l'évaporation du sol en interceptant la radiation incidente (Equation 2.4). L'évaporation n'est importante qu'avant la fermeture du couvert.

3.2.2. Fermeture des stomates.

La fermeture des stomates est le principal mécanisme permettant aux plantes de limiter les pertes par transpiration. L'ouverture des stomates marque toujours un compromis entre minimiser les pertes d'eau (stomates fermés) et maximiser l'entrée de CO_2 (stomates ouverts). On note TAR le *rapport entre la transpiration et l'assimilation* (Transpiration Assimilation Ratio), il est exprimé en kg de H_2O transpiré par kg de CO_2 fixé.

La transpiration est potentielle si l'ouverture des stomates n'est pas un facteur limitant. Dans ce cas, le taux de transpiration dépend seulement de la demande évaporative de l'air. L'absence de limitation aux échanges de CO_2 conduit également à l'assimilation potentielle.

Lorsque la fermeture des stomates diminue les pertes d'eau, la transpiration baisse en dessous des taux potentiels, on parle de *transpiration réelle*. Les échanges gazeux sont réduits, on parle de taux réels d'assimilation. Comme il le sera démontré dans le 3.4, le rapport transpiration / assimilation (TAR), est une valeur spécifique au sein d'une espèce de plantes.

Comme les conditions naturelles changent continuellement (vent sec, pluies, nuages), les plantes ont différents mécanismes de régulation de l'ouverture des stomates contrôlés par l'intensité de la lumière, la concentration de CO_2 dans la chambre sous stomatique, le pouvoir évaporant de l'air et l'eau disponible du sol (3.3.3). En plus, le fonctionnement des stomates dépend de l'âge de la feuille et des conditions environnementales des périodes précédentes.

Lumière

Généralement, les stomates sont fermés la nuit. Cependant certaines espèces adaptées à des circonstances spécifiques (par exemple : cactus) absorbent le CO₂ la nuit, les stomates sont alors ouverts. Le CO₂ est stocké dans les espaces intercellulaires et son assimilation se fait le jour alors que les stomates sont fermés diminuant fortement le taux transpiration / assimilation (TAR). Comme le taux d'assimilation augmente avec l'intensité de la lumière, les besoins en CO₂ augmentent. La plupart des espèces régulent l'ouverture des stomates en fonction de l'intensité de la lumière. Le maximum d'ouverture est généralement atteint avec un rayonnement supérieur à 100 W.m⁻² (PAR). Par conséquent, le TAR de ces espèces est plus bas que celui des espèces ayant une ouverture des stomates fixe. En condition de forte lumière (stomates ouverts) et pour des températures optimales, les taux d'assimilation des plantes en C₄ sont plus élevés que ceux des plantes en C₃ et les valeurs du rapport transpiration/assimilation, TAR, sont généralement plus basses.

CO₂

Dans beaucoup de plantes, particulièrement les espèces en C₄, l'ouverture des stomates est régulée de telle sorte que la concentration en CO₂ dans la chambre sous-stomatique, [CO₂]_{int}, soit maintenue dans certaines limites. Il peut aussi s'agir de valeurs fixes qui sont d'environ 240 et 135 ppm respectivement pour les plantes en C₃ et en C₄. Une autre possibilité, la plus répandue, est que la concentration interne en CO₂ soit ajustée proportionnellement à la concentration ambiante de CO₂, [CO₂]_{ext}. Cela implique que le rapport [CO₂]_{int}/[CO₂]_{ext} soit maintenu constant à respectivement 0,7 et 0,4 pour les espèces en C₃ et en C₄. Pour une concentration externe en CO₂ courante (environ 340 ppm), il n'y a presque pas de différence entre les deux mécanismes : les valeurs de la concentration interne de CO₂ sont à peu près les mêmes.

Question 3.4. Vérifier que les valeurs des concentrations internes de CO₂ citées pour les plantes en C₃ et en C₄ sont bien au dessus de leur point de compensation et assurent des taux d'assimilation adéquats.

L'avantage du mécanisme de contrôle basé sur la concentration interne en CO₂ apparaît si l'on compare les taux d'assimilation et de transpiration des plantes en C₃ et en C₄ en fonction de la lumière. L'Equation 2.1 indique que le taux de diffusion est proportionnel au gradient de concentration en CO₂ et inversement proportionnel à la résistance à la diffusion. Comme le gradient de concentration en CO₂ est environ deux fois plus élevé chez les espèces en C₄, le rapport transpiration/assimilation, TAR, des espèces en C₃ est environ deux fois celui des espèces en C₄ (Tableau 3.3).

Tableau 3.3. Valeurs indicatives du rapport transpiration/assimilation (TAR en kg de H₂O kg⁻¹ de CO₂) sur une journée pour les espèces en C₃ et en C₄ sous deux niveaux d'humidité relative. La régulation des stomates est basée sur la concentration interne de CO₂. (D'après van Keulen & Wolf, 1986).

Type de plante	Humidité relative	
	50 %	75 %
Espèces en C ₃	70	75
Espèces en C ₄	45	35

Pour les plantes ayant une réponse fixe au CO₂ les taux d'assimilation dépendent de la concentration interne en CO₂. Ces plantes ne bénéficient pas de l'approvisionnement accru en CO₂ sous de fortes intensités lumineuses, puisque les taux d'assimilation ne changent pas.

Pour les plantes ayant d'autres mécanismes de régulation des stomates, les taux d'assimilation sous de fortes intensités lumineuses augmentent avec la concentration extérieure de CO₂. Les taux de transpiration diminuent un peu ou restent inchangés (Fig. 3.5). Donc, TAR diminue si l'apport de CO₂ augmente par diminution des taux de transpiration ou augmentation des taux d'assimilation.

Figure 3.5. Assimilation et transpiration d'une culture en C₃ en fonction de la concentration externe en CO₂, [CO₂]_{ext} et des différents mécanismes de régulation de l'ouverture des stomates pendant un jour clair.

La régulation des stomates à travers la concentration interne de CO₂ affecte aussi le TAR dans des conditions où l'assimilation est gouvernée par d'autres facteurs que la disponibilité d'énergie ou de CO₂. La déficience en azote conduit à des taux d'assimilation plus faibles parce qu'elle affecte probablement la teneur en rubisco. La conséquence des faibles taux de réduction de CO₂ est la fermeture des stomates pour maintenir la concentration interne de CO₂ à un niveau régulateur sans tenir compte de l'intensité de la lumière. Dans ces conditions, les pertes d'eau sont limitées et le rapport transpiration/assimilation diminue plus que dans des situations où le mécanisme de contrôle de la concentration interne en CO₂ est absent.

Pouvoir évaporant

Quelques espèces disposent d'un autre mécanisme pour éviter des taux excessivement élevés de transpiration. Quand le pouvoir évaporant augmente, la conductance des stomates décroît à un rythme lent puis au-delà d'un certain seuil, elle baisse brutalement. Par conséquent, la transpiration augmente tout d'abord avec la demande évaporative, jusqu'à ce que l'augmentation de la résistance des stomates devienne dominante, et provoque éventuellement un arrêt presque complet de la transpiration (Fig. 3.6).

Question 3.5. Expliquer l'avantage des plantes en C₄ par rapport aux plantes en C₃ lorsqu'elles sont exposées à une certaine demande évaporative de l'air à midi.

Figure 3.6. Evaporation, transpiration et conductance des stomates en fonction de la demande évaporative.

3.2.3. Calcul de l'évapotranspiration

L'équation de Penman quantifie l'évapotranspiration potentielle, ET. Dans 3.2.1, le processus d'évapotranspiration est partagé en une composante radiative et une composante aérodynamique. ET peut donc être considéré comme la somme d'un terme radiatif [lambda]*ET_r et d'un terme aérodynamique [lambda]*ET_{ae} (Fig. 3.7) :

$$\lambda * ET = \lambda * ET_r + \lambda * ET_{ae} = \frac{S * R_n}{S + \gamma} + \frac{\lambda * h_u * (e_s - e_a)}{S + \gamma} \quad \text{Equation 3.5}$$

ET : évapotranspiration en kg H₂O m⁻² j⁻¹ ;

[lambda] : chaleur de vaporisation de l'eau (2,5 * 10⁶) en J kg⁻¹ ;

R_n : radiation nette en J m⁻² j⁻¹ ;

S : pente de la courbe de la tension de vapeur saturante à la température de l'air en hPa deg.C⁻¹ ;

h_u : fonction du vent en kg H₂O m⁻² j⁻¹ deg.C⁻¹ ;

[gamma] : constante psychrométrique (0,67) en hPa deg.C⁻¹ ;

e_s : tension de vapeur d'eau saturante à la température de l'air en hPa ;

e_a : tension réelle de vapeur d'eau en hPa .

Figure 3.7. Taux de transpiration d'une culture de haricot Faba en fonction de la surface foliaire en distinguant les termes de radiation et d'aérodynamisme au cours d'une journée claire et chaude aux Pays-Bas.

D'après Penning de Vries *et al.*, 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Simulation Monographs 29. Pudoc, Wageningen, 271 p.

Dans l'Equation 3.5, (e_s - e_a) est le déficit de tension de vapeur à la température de l'air (VPD). Le coefficient « s » est égal à la dérivée de l'Equation 3.2 à la température T_a :

$$S = \frac{4158,6 * e_a(T_a)}{(T_a + 239)^2} \quad \text{Equation 3.6}$$

La fonction du vent h_u estime la conductance pour le transfert des chaleurs latente et sensible de la surface du sol à une hauteur de référence (2

m). C'est une fonction de la vitesse du vent à 2 m de hauteur (u_2 en m s^{-1}). Dans la méthode de Penman, on utilise souvent des fonctions empiriques du vent qui traduisent les effets de rugosité de surface et de la stabilité atmosphérique. Il existe des fonctions du vent qui sont physiquement plus valables (Goudriaan, 1977). La fonction du vent qui est la plus fréquemment utilisée pour la surface libre de l'eau est :

$$h_u = 0,263 * (0,5 + 0,54 * u_2) \text{ Equation 3.7}$$

avec h_u en $\text{kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ j}^{-1} \text{ deg.C}^{-1}$, et u_2 en m s^{-1} .

L'équation de Penman permet seulement de calculer l'évapo(transpi)ration potentielle avec de faibles résistance à la diffusion de la vapeur, comme pour les surfaces d'eau libre. L'Equation 3.7 peut aussi être utilisée pour des surfaces de sols humides complètement exposées pourvu que les résistances au transfert de vapeur soient faibles.

D'autre part, au fur et à mesure que l'évaporation se poursuit, l'eau est transféré à partir d'horizons plus profonds du sol ce qui provoque une résistance supérieure pour le transfert de vapeur.

Après quelque temps, le transfert de vapeur devient le facteur déterminant le taux d'évaporation, le taux d'évaporation diminue. Eventuellement, une couche sèche de sol (appelée aussi mulch) peut éviter toute évaporation excessive.

Des contraintes similaires relatives à l'application de l'équation de Penman sont imposées pour les cultures, si l'on considère la variation de résistance des stomates. La fonction du vent qui est le plus fréquemment utilisé pour les courtes graminées avec des couverts denses est :

$$h_u = 0,263 * (1 + 0,54 * U_2) \text{ Equation 3.8}$$

Pour le calcul des taux réels de transpiration une équation de Penman modifiée peut être utilisée. Elle est connue sous le nom de l'équation Penman-Monteith, et elle tient compte de la résistance des stomates ([Appendice 1](#)). Puisque la résistance des stomates des feuilles individuelles peut varier considérablement, sa prise en compte au niveau d'une culture requiert l'établissement d'un terme de résistance du couvert (r_c).

3.3. L'approvisionnement en eau

L'offre en eau du sol est déduite du bilan hydrique (3.3.1). Cependant, seulement une partie de cette eau peut être utilisée par le système racinaire de la plante pour contribuer à la production (3.3.2). Lorsque cette eau est épuisée, les plantes doivent diminuer leur consommation d'eau (3.3.3).

3.3.1. Le bilan hydrique du sol

La quantité d'eau disponible dans la zone racinaire du sol (Fig. 3.8) peut être déterminée par un simple suivi du bilan hydrique du sol :

$$[\Delta]S = P + I + C \pm R - T - E - D \text{ Equation 3.9}$$

$[\Delta]S$: la variation de stock d'eau dans la zone racinaire. Il est exprimé en $\text{kg de H}_2\text{O m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ou mm j^{-1} .

L'approvisionnement en eau se fait par :

P : pluie ;

I : irrigation ;

C : remontée capillaire des couches de sol en dessous de la zone racinaire qui peut être en contact avec l'eau souterraine ;

R : ruissellement latéral (signe positif) qui correspond à l'écoulement en surface d'une zone voisine.

Les pertes d'eau sont dues :

R : ruissellement latéral (signe négatif) qui correspond à l'écoulement en surface vers une zone adjacente (pluie ou irrigation) ;

T : transpiration du couvert ;

E : évaporation de la surface du sol ;

D : drainage par percolation au delà de la zone racinaire.

Figure 3.8. Représentation schématique des termes du bilan hydrique montrant le stockage et le flux de l'eau dans le système plante-sol-air.

: évaporation ; T : température ; P : pluie ; I : irrigation ; R : ruissellement ; D : drainage ; C : remontées capillaires ; S : stock d'eau dans la zone racinaire.

Les pertes d'eau par évaporation ont lieu généralement à la surface du sol. Le drainage se passe uniquement dans les horizons inférieurs du sol. Pour distinguer clairement ces processus, le profil du sol est subdivisé en différents horizons. En général, les horizons deviennent progressivement plus épais en profondeur, la subdivision communément utilisée est 0-2, 2-10, 10-30, 30-60, 60-100 et 100-150 cm. Les horizons supérieurs fournissent des informations sur la germination et l'établissement de la culture.

Le bilan d'eau dans chaque horizon est fait par un simple suivi des flux d'eau entrant et sortant de la partie considérée du sol. En liant entre eux ces différents bilans, on comprend mieux les processus de transport de l'eau dans le sol.

La zone racinaire (ZR) est soumise à des changements et augmente avec le développement de la culture. Un volume croissant de sol est exploré par le système racinaire pour satisfaire les besoins en eau à condition que l'eau soit disponible dans les horizons profonds du sol.

3.3.2. Disponibilité de l'eau pour les plantes

Le sol est constitué d'éléments solides (matrice) et de vides remplis d'eau ou d'air (pores). On distingue trois phases : solide, liquide et gazeuse (Fig. 3.10). La distribution entre les trois phases dépend de la composition de la phase solide, particulièrement de la distribution de la grosseur des particules du sol, appelée texture du sol.

On distingue trois classes texturales : < 0,002 (argile) ; 0,002 - 0,05 (limons) et 0,05 - 2 mm (sable). Le rapport entre ces fractions détermine la texture du sol (voir le triangle des textures de la Fig. 3.9). La texture et l'arrangement des particules déterminent la distribution de la grosseur des pores : de grosses particules donnent de gros pores, ainsi le sable, caractérisé par une grande proportion de grosses particules et de gros pores, forme un sol léger et l'argile, constituée de particules fines et de petits pores forme un sol lourd. Les sols légers sont caractérisés par une grande fraction de particules solides.

Dans les sols argileux, les particules fines produisent des pores de petites dimension. Ces pores présentent une forte résistance au transport de l'eau limitant les pertes par drainage (D). De même, les remontées capillaires de l'eau (C) sont favorisées par les pores de petite dimension. Les sols argileux ont aussi une faible capacité d'infiltration et peuvent donc subir de fortes pertes par ruissellement (R). Dans ce cas, l'amélioration des techniques d'irrigation (gouttes à gouttes) peut accroître l'efficacité de l'apport d'eau.

Une partie de l'eau du sol est trop fortement retenue par la phase solide pour être disponible par les plantes qui ne peuvent pas exercer assez de force de succion pour l'extraire. La disponibilité de l'eau est déterminée par la relation entre la teneur volumétrique en eau du sol (SMC en $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) et le potentiel d'eau du sol (SWP en hPa).

Figure 3.9. Triangle des textures du sol.

Le SWP a une valeur négative (Fig 3.1) parce qu'il reflète les forces par lesquelles l'eau est retenue dans le sol. Comme les forces qui retiennent l'eau au sol peuvent être considérables, le SWP est généralement converti en pF, sa forme logarithmique : $\text{pF} = 10 \log(-\text{SWP})$. Par exemple un SWP de -1000 hPa correspond au pF 3. Le SWP est une fonction de SMC et de la texture du sol, les sols lourds (pores fins) retiennent plus d'eau que les sols légers (Fig. 3.10).

La courbe de rétention d'eau du sol représentant le SWP en fonction de SMC est aussi appelée courbe de pF. Elle peut être établie pour plusieurs types de sols (Fig. 3.10). Les caractéristiques suivantes sont distinguées :

Figure 3.10. Relation entre l'humidité volumétrique du sol et le potentiel de l'eau du sol exprimé en pF pour un sol sableux et un sol argileux.

Les valeurs sont indicatives.

FC : capacité au champ ; PWP : point de flétrissement permanent ; HD : stock d'eau disponible pour la plante ; HND : stock d'eau non disponible pour la plante.

Saturation de l'eau : Dans un sol saturé d'eau, le SWP est égale à 0 hPa , et le SMC, si aucun air n'est piégé, complète le volume de la fraction solide ($0,40$ pour le sable et $0,50 \text{ cm}^3 \text{cm}^{-3}$ pour l'argile, Fig. 3.10). Dans de telles conditions, la croissance de la plupart des cultures est sérieusement gênée, puisque le processus de respiration des racines est supprimé par manque d'oxygène.

Capacité au champ : Si un sol saturé est exposé au drainage libre pendant deux jours, les plus grands pores se vident d'abord et permettent à l'air d'entrer. Le potentiel d'eau du sol atteint alors de -100 à -125 hPa ($\text{pF} = 2$ à $2,1$). A ce stade, le stock d'humidité du sol est par définition la

capacité au champ (FC). Il peut être déterminé par gravimétrie et atteint les valeurs respectives de 0,15 à 0,45 cm³ cm⁻³ pour le sable et l'argile (Fig. 3.10). Aux champs, la capacité au champ représente le maximum d'eau disponible pour les plantes.

Point de flétrissement permanent : Lorsque la teneur en eau du sol diminue, les pores les plus fins sont vidés entraînant une forte décroissance du potentiel d'eau du sol, SWP. Lorsque le SWP approche -16 hPa (pF = 4,2), les racines ne peuvent plus exercer de force de succion suffisante pour extraire l'eau, causant la déshydratation des tissus et éventuellement le flétrissement de la plante. Ce stade est par définition le point de flétrissement permanent (permanent wilting point PWP). Bien que les valeurs du point de flétrissement permanent varient avec les espèces, le pF 4,2 peut être utilisé pour tout usage pratique. L'humidité du sol (SMC) à ce point vaut respectivement 0,05 et 0,20 cm³ cm⁻³ pour le sable et l'argile (Fig. 3.10).

Sol sec : Les sols au pF 7 ne contiennent aucune eau, cela est obtenu par le séchage au four à 105 deg.C.

Question 3.6. Les SWP, FC et PWP ne sont pas des valeurs fixes mais peuvent être établis empiriquement pour différentes espèces de cultures sous des conditions environnementales variées. Des valeurs différentes de pF ont été trouvées à la capacité au champ FC (pF 2,3 dans certains sols du Sahel) et au point de flétrissement permanent PWP (pF 4,3 pour les halophytes, les plantes tolérantes au sel). Vérifier qu'une toute petite différence de 0,1 à 0,3 unités de pF provoque une variation substantielle du potentiel de l'eau du sol (SWP), surtout dans la gamme des grandes valeurs de pF.

3.3.3. Approvisionnement limité en eau.

La capacité de rétention en eau d'un sol est la quantité maximale d'eau disponible pour la culture qui peut être stockée. Elle est définie comme le stock d'humidité du sol à la capacité au champ moins le stock d'humidité du sol au point de flétrissement permanent. Elle prend les valeurs respectives de 0,10 et 0,25 cm³ cm⁻³ (ou 100 et 250 mm par m de profondeur du sol) pour le sable et l'argile (Fig. 3.10). Par conséquent, la quantité d'eau disponible pour la plante peut être calculée pour un sol avec plusieurs horizons en différenciant les classes texturales comme le montre la Fig. 3.11.

Figure 3.11. Représentation schématique du calcul du stock d'eau disponible pour la plante dans un sol constitué d'horizons de différentes textures.

En terme de transpiration potentielle pour un jour d'été ensoleillé aux Pays-Bas (5,6 mm j⁻¹, 3.2.1.2), un sol argileux de 2 m de profondeur pourrait théoriquement supporter la transpiration pendant $2 * 250 / 5,6 = 90$ jours. Cependant le taux de transpiration potentielle ne peut pas être maintenu ainsi puisque, SWP, le potentiel d'eau du sol diminue. Avant que le sol n'atteigne le point de flétrissement permanent, l'extraction de l'eau est déjà diminuée et conduit à une pénurie d'eau (sécheresse) pour la plante. Cette restriction dans l'absorption de l'eau commence à partir d'une valeur critique du potentiel d'eau du sol SWP_{cr} (Fig. 3.12), l'ouverture des stomates diminue et permet alors une baisse des pertes d'eau et d'assimilation. Dans ces conditions, quelques espèces de plantes peuvent montrer des feuilles flétries qui reprennent la nuit, lorsque la demande évaporative est basse.

Le potentiel critique de l'eau du sol SWP_{cr} diffère selon les espèces de plantes, expliquant en partie leur distribution géographique : les plantes dans les habitats arides peuvent montrer un bas potentiel critique de l'eau du sol pour réduire les pertes par la transpiration et donc économiser l'eau ou montrer un haut potentiel critique de l'eau du sol pour permettre l'absorption continue de l'eau des sols relativement secs. Les quantités d'eau stockées dans cette gamme du potentiel d'eau du sol sont faibles et l'une ou l'autre de ces stratégies privilégie la survie des plantes par rapport à la production.

Comme le montre la Fig. 3.12, la transpiration est aussi entravée dans les sols saturés en eau (humidité du sol supérieure à la capacité au champ). Cette situation qui est caractéristique des sols lourds avec un mauvais drainage est aussi appelée stagnation d'eau. Ces stagnations d'eau dans les régions pluvieuses sur sols lourds, limitent le choix de la culture.

Figure 3.12. Relation entre le rapport $T_{réelle}/T_{potentiel}$ et le potentiel de l'eau dans le sol exprimé en pF. Cette relation dépend des caractéristiques culturales et elle montre de grandes variations pour les valeurs de pF < 2 (ligne discontinue).

FC : capacité au champ, SWP_{cr} : potentiel critique de l'eau du sol au-dessous duquel $T_{réelle}/T_{potentiel} < 1$, PWP : point de flétrissement permanent.

3.4. Utilisation de l'eau

L'utilisation quotidienne de l'eau est déterminée soit par la demande d'eau (3.2) soit par l'approvisionnement en eau (3.3). Tant que l'approvisionnement en eau dépasse la demande (beaucoup d'eau disponible dans le sol ou faible demande évaporative), tous les stomates sont

ouverts et le taux de transpiration potentielle est atteint. Lorsque l'approvisionnement en eau est inférieure à la demande (faible stock d'eau dans la zone racinaire et forte demande évaporative), les stomates se ferment : la transpiration réelle devient inférieure à la transpiration potentielle.

Le rapport entre la transpiration réelle et potentielle (c'est-à-dire le facteur de réduction) indique le degré de divergence entre la production réelle et la production potentielle (3.4.2).

3.4.1. Efficience de l'utilisation de l'eau

Si le stock d'eau est inférieur à SWP_{cr} , les plantes souffrent de stress hydrique. L'ouverture des stomates diminue, permettant aux plantes de limiter leur consommation quotidienne d'eau. Cependant, cette fermeture des stomates interfère avec l'absorption du CO_2 et réduit l'assimilation et par conséquent la production de matière sèche.

Ce phénomène est décrit par le TAR, rapport assimilation/transpiration exprimé en kg d' H_2O transpiré par kg de CO_2 fixé, Equation 3.10 ou, après conversion des assimilats en matière sèche par le coefficient de transpiration (TC), exprimé en kg d' H_2O transpiré par unité de matière sèche produite.

Toutefois, le coefficient de transpiration (TC) n'est pas identique au TAR car il prend en compte les demandes de la respiration qui dépendent de la quantité et de la composition de la biomasse présente.

Contrairement à la respiration de croissance, la respiration de maintenance n'est pas proportionnelle à l'assimilation brute quotidienne de CO_2 , mais à la biomasse vivante (Equation 2.12). Donc dans une culture en croissance la demande respiratoire augmente et conduit à la diminution du coefficient de transpiration alors que le TAR n'est pas nécessairement affecté.

En outre, les coefficients de maintenance et les facteurs de conversion dépendent de la nature de la culture (Tableau 2.7) ce qui n'est pas aussi pris en compte dans le TAR (les taux d'assimilation brute pour l'arachide et la pomme de terre peuvent être semblables mais pas leur taux de croissance).

Par analogie avec l'efficience d'utilisation de la lumière et l'efficience d'utilisation des éléments nutritifs, on préfère dans ce texte utiliser l'inverse du coefficient de transpiration (TC), c'est-à-dire l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) exprimée en kg (matière sèche) kg^{-1} (H_2O transpirée), ou kg de matière sèche $ha^{-1} mm^{-1}$ (Equation 3.11, basée sur l'Equation 2.12).

On parlera parfois de l'efficience de la transpiration. Dans beaucoup de publications, d'autres définitions de WUE sont utilisées. On écrira alors WUE^* comme dans l'Equation 3.12) :

- les pertes par évaporation (E) sont quelquefois incluses ce qui permet de prendre en compte l'effet favorable du contrôle de l'évaporation par mulching sur WUE^* ;
- les pertes par drainage (D), particulièrement sur sols sableux irrigués, peuvent sérieusement affecter WUE^* ;
- les pertes par ruissellement (R) sur des terrains en pente et aux sols lourds réduisent WUE^* ;
- le composant de matière sèche peut être limité au produit économique, impliquant que WUE^* soit lié à l'indice de récolte (HI).

$$TAR = \frac{T}{A_{brute}} \text{ Equation 3.10}$$

$$WUE = \frac{CVF \cdot (30 / 44 \cdot A_{brute} - W \cdot MC)}{T} = \frac{\Delta W / \Delta t}{T} \text{ Equation 3.11}$$

$$WUE^* = \frac{HI \cdot CVF \cdot (30 / 44 \cdot A_{brute} - W \cdot MC)}{T + (E + D + R)} \text{ Equation 3.12}$$

Théoriquement, dans des conditions environnementales fixes, les taux de diffusion des molécules d' H_2O et de CO_2 varient proportionnellement au degré d'ouverture des stomates, si bien que le rapport des deux taux, reflété dans le TAR, demeure constant. La concentration de CO_2 dans

l'air varie peu et les taux de diffusion de CO₂ sont stables. par contre les températures et le déficit de la pression de vapeur VPD (Fig. 3.2) peuvent varier au cours d'une période (jour ou saison) et provoquer des variations de la demande évaporative et des taux de transpiration pour une ouverture des stomates donnée.

Cependant, suite au changement continu des conditions environnementales (lumière, température, humidité relative), le TAR (Tableau 3.3) et le WUE correspondant peuvent montrer de grandes variations au cours du temps. Ainsi, quand une période entière de croissance est considérée, l'emploi de WUE comme une valeur intégrée (Equation 3.13) est préféré à celle du TAR, car WUE est directement liée à la production de matière sèche (W) et à l'utilisation de l'eau par la culture ([Sigma]T) au cours de la période t :

$$WUE = \frac{\Sigma(\Delta W / \Delta t)}{\Sigma T} = \frac{W}{\Sigma T}$$

Equation 3.13

L'efficience d'utilisation de l'eau, WUE, varie entre les localités et/ou entre les années résultant des différences dans la demande évaporative pendant la période de croissance. On corrige alors l'utilisation de l'eau pour ces conditions environnementales. Celles-ci peuvent être caractérisées soit par le déficit moyen de la pression de vapeur VPD sur la période de croissance, ou par les valeurs moyennes de l'évaporation de l'eau libre mesurée dans un bac d'évaporation (Fig. 3.13).

Figure 3.13. Relation entre la production de matière sèche et le rapport transpiration d'une surface libre dans un bac / évaporation d'un maïs (variété Northwestern Dent) cultivé en pot. D'après Briggs & Schantz, 1914.

Ces valeurs corrigées de WUE reflètent mieux les différences dans la régulation des stomates entre les espèces. Comme on l'a expliqué dans le 3.2.2, le TAR des espèces en C₄ est environ la moitié de celui des espèces en C₃, à cause de la différence de concentration interne de CO₂, permettant une meilleure efficience de l'utilisation de l'eau (Tableau 3.4). La grande gamme de variations des valeurs de WUE* pour les cultures du Tableau 3.4. reflète d'une part les variations du déficit de pression de la vapeur au cours de la saison de culture et d'autre part, les variations de l'indice de récolte des variétés sous différents régimes d'humidité du sol. Les périodes de sécheresse conduisent généralement à de grandes valeurs des rapports racine / partie aérienne suite à la réduction de la surface foliaire (transpiration) et à l'augmentation du système racinaire (absorption de l'eau).

Tableau 3.4. Valeurs indicatives de l'efficience d'utilisation de l'eau, WUE*, en kg de matière sèche de produit économique par mm H₂O transpirée par hectare de quelques cultures.

Culture	Type d'assimilation	WUE*
Blé	C ₃	15 à 25
Pomme de terre	C ₃	15 à 20
Maïs	C ₄	20 à 40
Sorgho	C ₄	25 à 50

Dans des situations extrêmes, l'efficience de l'utilisation de l'eau peut varier beaucoup. Sous de fortes radiations (région aride dans les zones tropicales ou subtropicales), il y a saturation par la lumière alors que la transpiration peut encore augmenter (en admettant l'absence de contrôle des stomates), occasionnant de basses valeurs de WUE (Fig. 3.14).

Dans des « conditions de survie » caractérisées par une déficience extrême d'humidité, la production devient nulle car la petite quantité d'assimilats produits est généralement utilisée pour la respiration de maintenance et pour les phénomènes d'adaptation biochimique à la sécheresse. En dépit des bas taux de transpiration, la WUE finalement revient à zéro.

Figure 3.14. Transpiration, assimilation brute de CO₂ et leur rapport, TAR, en fonction de la radiation incidente pour une culture herbacée (Wageningen, août 1981).

3.4.2. L'eau facteur limitant de la production

Comme on l'a expliqué dans le paragraphe précédent, la WUE reste à peu près constante pour une large gamme d'intensité de lumière en

condition de production potentielle. Ce coefficient ne reflète pas bien les différences d'humidité du sol car la transpiration et l'assimilation répondent à peu près de manière similaire quand l'ouverture des stomates décroît (Fig. 3.15).

Figure 3.15. Influence de l'assèchement du sol sur la transpiration et sur l'assimilation de jeunes plants de noyer (*Carya illinoensis*) exprimées en pourcentage de celles des plants témoins évoluant en condition optimale d'humidité.

Par conséquent, la production réelle et le niveau de transpiration peuvent être liés aux conditions potentielles, par :

$$WUE_{\text{pot}} = WUE_{\text{act}}$$

soit :

$$\frac{(\Delta W_{\text{pot}} / \Delta t)}{T_{\text{pot}}} = \frac{(\Delta W_{\text{act}} / \Delta t)}{T_{\text{act}}} \quad \text{Equation 3.14}$$

avec $[\Delta]W/[\Delta]t$ et T représentant respectivement le taux de croissance et le taux de respiration sous des conditions potentielles (pot) ou actuelles (act).

La relation entre le taux potentiel de croissance et le taux actuel de croissance peut donc s'écrire :

$$(\Delta W_{\text{act}} / \Delta t) = \frac{T_{\text{act}}}{T_{\text{pot}}} * (\Delta W_{\text{pot}} / \Delta t) \quad \text{Equation 3.15}$$

avec $T_{\text{act}} / T_{\text{pot}}$, facteur de réduction schématiquement représenté dans la [Fig. 3.12](#) comme une fonction de l'humidité du sol et W_{pot} , taux potentiel de croissance selon 2.3.1. Le facteur de réduction permet de voir comment le taux de croissance diminue par rapport au taux potentiel de croissance. Cette relation constitue la base des modèles simulant la production en condition de ressources hydriques limitées.

Si T_{act} est connu, grâce au bilan hydrique du sol pendant la croissance d'une culture, l'Equation 3.15 peut s'écrire :

$$(\Delta W_{\text{act}} / \Delta t) = \frac{\Delta W_{\text{pot}} / \Delta t}{T_{\text{pot}}} * T_{\text{act}}$$

soit

$$\Delta W_{\text{act}} / \Delta t = WUE * T_{\text{act}} \quad \text{Equation 3.16}$$

avec

T_{act} : taux actuel de transpiration ;

WUE : (matière sèche totale) $\text{ha}^{-1} \text{mm}^{-1}$ (eau transpirée) en mm j^{-1} ;

$[\Delta]W_{\text{act}}/[\Delta]t$: taux actuel de croissance en $\text{kg (matière sèche totale) ha}^{-1} \text{j}^{-1}$.

L'utilisation de ces équations est illustrée dans la Fig. 3.16 qui montre les évolutions du taux potentiel de croissance et du taux actuel de croissance d'une culture de pomme de terre au cours du temps. Au début, le taux de croissance est faible parce que l'interception de la lumière est incomplète. Plus tard dans la saison, un stress hydrique conduit à une réduction du taux de transpiration, qui éventuellement est partiellement réduit par la pluie. Le facteur de réduction peut être trouvé en divisant les données de transpiration mensuelles, liées à l'eau du sol sous des conditions actuelles et potentielles de croissance (Fig. 3.16a) et en appliquant ce facteur au taux potentiel de croissance de la Fig. 3.16b (comparée avec la Fig. 2.27a).

Figure 3.16. Courbe A : Evolution de la transpiration réelle ($T_{\text{réel}}$), de la transpiration potentielle (T_{pot}), du rapport $T_{\text{réel}}/T_{\text{pot}}$ (facteur de réduction) et de la pluie pour une culture de pomme de terre sur un sol sableux au cours d'une année sèche.

Courbe B : Evolution au cours du temps et dans les mêmes conditions des taux de croissance réelle et potentielle ($W_{réel} / t$ et W_{pot} / t) montrant la diminution du taux de croissance.

Les plantes peuvent aussi être adaptées à la sécheresse en modifiant soit leur taux de croissance soit en décalant leur période de croissance. Les plantes de cycles courts sont mieux adaptées aux risques de sécheresse : elles germent dès les premières pluies et terminent leur croissance avant l'épuisement de l'eau du sol (cas des étés secs). Ainsi, des taux de croissance élevés peuvent être maintenus sur une plus courte période. Comme des taux de croissance élevés exigent des échanges gazeux sans restriction, la régulation de l'ouverture des stomates est vraisemblablement absente dans ces plantes. Un approvisionnement adéquat en eau dans de telles conditions est réalisé en réduisant le potentiel d'eau critique du sol, SWP_{cr} , (particulièrement dans les espèces annuelles) ou grâce à un système racinaire extensif explorant un grand volume du sol (cas des espèces pérennes qui perdent leurs feuilles en saison sèche et réduisent leur métabolisme).

Les plantes peuvent tolérer la sécheresse en réduisant la perte de l'eau par les feuilles (régulation de l'ouverture des stomates, exposition modifiée de la feuille à la radiation en se pliant ou en se roulant) ou en modérant l'absorption de l'eau par les racines (augmentation de l'eau potentielle critique du sol, SWP_{cr} , en développant le système racinaire). Ainsi, la période de la croissance de la plante peut être étendue jusque dans la saison sèche, mais avec un taux de croissance faible. Cette adaptation se retrouve chez les plantes tolérant les conditions de stagnation d'eau.

3.5. Récapitulatif des concepts

La production en condition de ressource hydrique limitée est étudiée en se basant sur les concepts suivants et la Fig. 3.17 montre la relation entre certains d'entre eux.

Figure 3.17. Représentation schématique des facteurs impliqués dans des conditions de production où l'eau est le facteur limitant.

- Les besoins en eau sont liés à la demande évaporative et celle-ci résulte de l'énergie incidente et du pouvoir d'assèchement de l'atmosphère qui dépend du vent et de l'humidité relative ou du déficit de pression de la vapeur et se traduit par :
- la transpiration de la feuille qui est fonction de la conductance des stomates ;
- l'évaporation du sol qui est fonction de son humidité et plus particulièrement en surface.
- L'approvisionnement en eau du sol dépend du bilan hydrique et du stock d'eau du sol.
- La courbe de rétention de l'eau du sol décrit le statut de l'eau en fonction de la distribution de sa texture. Elle exprime l'eau disponible dans le sol pour les cultures. La différence de stock d'eau entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent représente la quantité d'eau disponible pour la plante, c'est la capacité de rétention en eau du sol. En dehors de cette gamme, l'absorption de l'eau cesse à cause du manque d'aération ou d'eau dans le sol.
- Il faut tenir compte des caractéristiques de la culture parmi lesquelles la profondeur d'enracinement et de potentiel critique d'eau, entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent. Entre la capacité au champ et le potentiel critique de l'eau du sol, l'absorption de l'eau se fait à un rythme potentiel. En dessous du potentiel critique de l'eau du sol, l'approvisionnement peut ne pas satisfaire la demande, conduisant à un déclin de la conductance des stomates.
- Le rapport entre les transpirations actuelle et potentielle est utilisé comme un facteur de réduction pour donner l'assimilation réelle en fonction de l'assimilation potentielle.
- La relation entre la production de matière sèche et l'utilisation de l'eau est l'efficacité d'utilisation de l'eau.

3.6. Diagramme relationnel

Comme dans 2.5 un diagramme relationnel (Fig. 3.18) illustre comment la disponibilité en eau affecte la production, en indiquant les aspects liés au manque d'eau.

Figure 3.18. Diagramme relationnel de la production quand l'eau est le facteur limitant. Les symboles utilisés ont les mêmes significations que dans la Fig. 2.35.

La radiation, le pouvoir évaporant de l'air et la pluie sont les principales variables (variables dirigeantes), les paramètres du sol et de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées. Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961.

Références et bibliographies recommandées

Berge, H.F.M. ten, 1990. Heat and water transfer in bare topsoil and the lower atmosphere. Simulation monographs, Pudoc, Wageningen. 207 p.

Goudriaan, J., 1977. Crop meteorology : a simulation study. Simulation monographs, Pudoc, Wageningen. 249 p.

Goudriaan, J., 1992. Simulation of crop physiology (in prep).

Keulen, H. van & J. Wolf, 1986. Modelling of Agricultural Production : weather, soils and crops. Simulation monographs, Pudoc, Wageningen. 478 p.

McArther, A.J., 1990. An accurate solution to the Penman equation. Agricultural and Forest meteorology 51 : 87-92.

Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. in : Fogg, C.E. (ed.), the state and movement of water in living organisms. Cambridge University Press, London.

Monteith J.L. and Unsworth, M.H., 1990. Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, 291 P.

Penman, H.L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. Proceedings of the Royal Society A193 : 120-145.

Wit, C.T. de *et al.*, 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen. 141 p.

Appendice 1 : Equation Penman-Monteith

Pour calculer les taux de transpiration réelle, une équation de Penman modifiée peut être utilisée, elle est connue sous le nom de l'équation Penman-Monteith et elle tient compte des résistances liées à la feuille. Comme pour l'équation de Penman, il s'agit de la somme d'une radiation et d'un terme aérodynamique qui sont modifiés par les résistances à la diffusion de l'eau dans les stomates et dans les cellules à la surface de la feuille :

$$\lambda T = \frac{S \cdot R_n + \rho \cdot C_p \cdot (e_s(T_a) - e_a) / r_b}{S + \gamma \cdot \left(\frac{r_s + r_b}{r_b} \right)}$$

L'équation Penman-Monteith dérive des équations suivantes :

$$T = \frac{\rho \cdot C_p \cdot (e_s(T_f) - e_a)}{\lambda \cdot \gamma \cdot (r_s + r_b)}$$

1. Perte de la chaleur latente :

$$C = \frac{(T_f - T_a) \cdot \rho \cdot C_p}{r_b}$$

2. Perte sensible de la chaleur :

3. Le bilan de la chaleur exprimé dans l'Equation 3.4 en négligeant P_e : $R_n = T \cdot [\lambda] + C$.

Comme ces 3 équations contiennent 4 inconnues (c'est-à-dire C, T, T_f , $e_s(T_f)$) une équation supplémentaire est introduite pour éliminer T_f , $e_s(T_f)$ ne peut pas être déduite directement de la [Fig. 3.2](#) (ou l'Equation 3.2) puisque T_f n'est pas connu. Alors, une expression linéaire basée sur S, dérivée de l'Equation 3.2 à T_a , est introduite (Fig. 3.19).

Figure 3.19. Estimation de la tension de vapeur d'eau saturante à la température de la feuille, $e_{s(T_f)}$, grâce à une relation linéaire avec S, dérivée de l'Equation 3.2. à la température de l'air T_a et $e_{s(T_a)}$, la tension de vapeur d'eau saturante à la température de l'air donnant la source d'erreur. Pour des raisons de clarté, la différence de température entre la feuille et l'air ($T_f - T_a$) est exagérée.

4. Estimation de $e_s(T_f) : e_s(T_f) = e_s(T_a) + S * (T_f - T_a)$.

Comme le montre la Fig. 3.19, cette expression linéaire introduit une erreur qui augmente avec la différence de température ($T_f - T_a$). Dans les gammes de températures utilisées, une telle erreur est acceptable. T_f fluctue autour d'un équilibre : pour un niveau constant de radiation, les taux élevés de transpiration réduisent T_f , ce qui correspond au bas $e_s(T_f)$ et par conséquent, un plus bas déficit de pression de la vapeur, VPD, qui à son tour conduit à plus bas taux de transpiration et à une augmentation de T_f , etc.

R_n : radiation nette absorbée en $J m^{-2} s^{-1}$

C : chaleur sensible en $J m^{-2} s^{-1}$

T : taux de transpiration en $g H_2O m^{-2} s^{-1}$

T_a : température de l'air en deg.C

T_f : température de la feuille en deg.C

e_s : pression de la vapeur saturée en hPa

e_a : pression actuelle de la vapeur en hPa

r_s : résistance stomatale de vapeur d'eau en $s m^{-1}$

r_b : résistance de la couche frontière pour la vapeur d'eau en $s m^{-1}$

$[\rho]C_p$: capacité volumétrique de la chaleur de l'air = $1200 J m^{-3} deg.C^{-1}$

$[\gamma]$: constance psychrométrique = $0,67 hPa deg.C^{-1}$

$[\lambda]$: chaleur de vaporisation de l'eau = $2,5 \cdot 10^3 J g^{-1} H_2O$

Exercises

1. Une culture de blé est cultivée sur un sol sableux. La teneur en eau volumique à la capacité au champ est de 35 % et de 10 % pour le point de flétrissement permanent.

a. Tracer la courbe de pF pour ce sol.

b. Quelle quantité d'eau est potentiellement disponible pour la plante quand le sol est à la capacité au champ et qu'elle est enraciné à la profondeur de 50 cm ?

c. Au 1^{er} juin, le poids de la culture toute entière est de 5000 kg de matière sèche par hectare et la quantité d'eau est égale à 60 % de la capacité au champ. Le coefficient de transpiration est 250 kg d'eau par kg de matière sèche produite. L'indice de récolte (pour la matière sèche) est 0,50. Estimer la production maximale de grain (15 % d'humidité) lorsque la pluviométrie totale entre le 1^{er} juin et le 1^{er} août (date de récolte) est égale à 45 mm.

2. Expliquer pourquoi les espèces en C_4 ont un plus bas coefficient de transpiration que les espèces en C_3 .

3. Une culture de pomme de terre est cultivée sur un sol sableux. L'humidité volumique est de 30 % à la capacité au champ et de 10 % au point de flétrissement permanent. Le coefficient de transpiration est 200 kg d'eau par kg de matière sèche produite. L'indice de récolte (pour la matière sèche) est 0,8 et la profondeur d'enracinement est 60 cm. Au 1^{er} juin, le poids de la culture toute entière est 5000 kg de matière sèche par hectare et la quantité d'humidité du sol est 80 % de la capacité au champ. Quelle est la production maximale réalisable de pomme de terre (25 % de matière sèche) lorsque la pluviométrie entre le 1^{er} juin et le 1^{er} octobre (date de récolte) est égale à 90 mm.

4. Une culture de luzerne (plante en C_3) et de maïs (plante en C_4) sont cultivées sur un sol sableux en Espagne (capacité au champ = 25 %, point de flétrissement permanent = 10 %). La transpiration est réduite pour les valeurs de pF supérieures à 3.0 (15 % du volume d'eau). Au 1^{er} juin, la quantité d'eau du sol est 80 % de la capacité au champ. La profondeur d'enracinement est 100 cm pour la luzerne et 60 cm pour le maïs. Le coefficient de transpiration est 150 kg d' H_2O kg⁻¹ de matière sèche pour le maïs et 300 kg d'eau par kg⁻¹ de matière sèche pour la luzerne.

- a. Donner des estimations réalistes pour les taux potentiels de croissance des deux cultures.
- b. Calculer pour les deux cultures pendant combien de jours peut durer la croissance potentielle s'il n'y a pas de pluies
- c. Expliquer pourquoi dans les zones tropicales, avec une intensité accrue de radiation, le rapport entre la transpiration et l'assimilation augmente.
5. Une céréale est cultivée sur un sol argileux limoneux des Pays-Bas. A la capacité au champ (pF 2) l'humidité volumique est de 30 % et de 5 % au point de flétrissement (pF 4,2). Le coefficient de transpiration (TC) de la culture est en moyenne $250 \text{ kg H}_2\text{O kg}^{-1} \text{ MS}$. L'enracinement maximum est de 120 cm et est atteint le 1^{er} juin. Au 1^{er} juillet, la quantité d'eau dans le profil du sol est 50 % de la quantité à la capacité au champ. L'indice de récolte est 0,50 pour toute la culture.

- a. Quelle quantité d'humidité est disponible à la culture le premier juillet.

☐ 120 mm
☐ 150 mm
☐ 180 mm
☐ 300 mm
☐ 360 mm

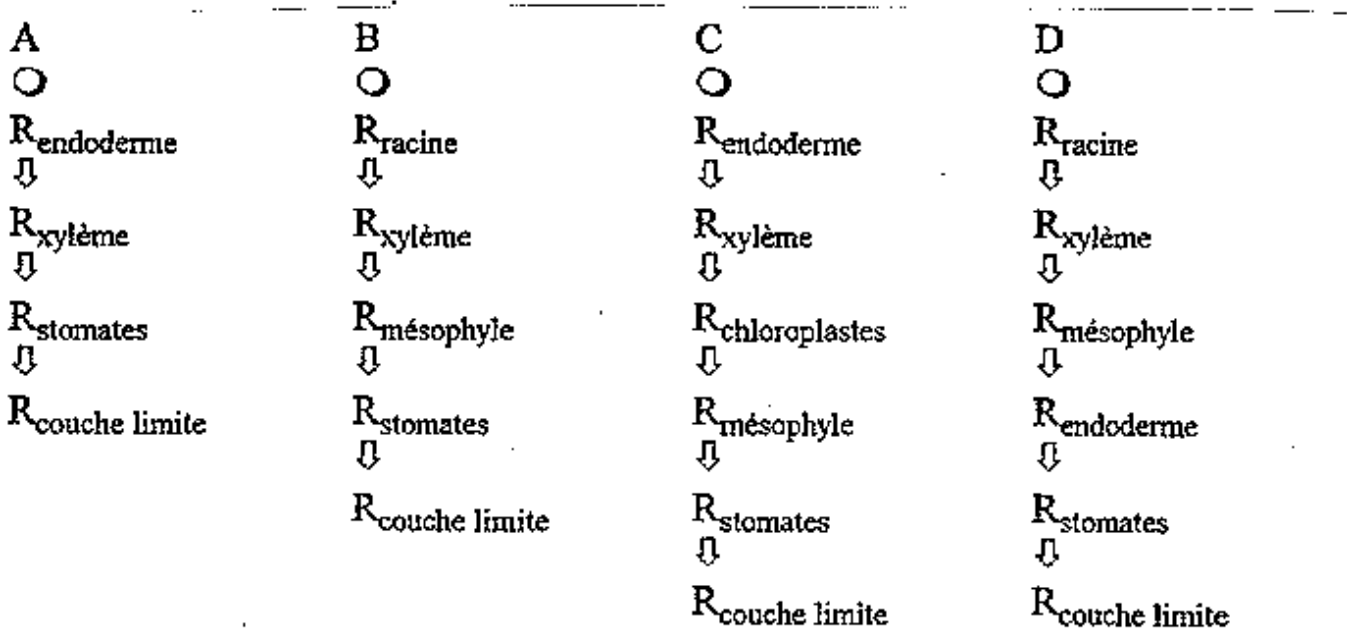
- b. La valeur réelle du coefficient de transpiration dépend de plusieurs facteurs dont l'environnement et la culture. Indiquer parmi les changements des facteurs environnementaux suivants celui qui affectera le plus le coefficient de transpiration. Considérer chaque changement séparément et supposer que ses effets sur la production de matière sèche sont nuls.

	le coefficient de transpiration TC	
	diminue	augmente
la température [arrowup]	☐	☐
la radiation nette [arrowup]	☐	☐
l'humidité relative de l'air [arrowup]	☐	☐
la vitesse du vent [arrowup]	☐	☐

- c. Au 1^{er} juillet, la culture couvre complètement le sol. Le poids total de matière sèche est de 9000 kg ha^{-1} . Jusqu'à la récolte, il y a encore une pluie de 50 mm. Les grains récoltés sont à 15 % d'humidité. Quelle est la production maximale de grains réalisable (poids frais) sur la base du stock d'humidité disponible dans le sol ?

- d. La radiation quotidienne durant la saison de culture est suffisante pour permettre à la culture de suivre le taux potentiel de croissance. La culture mûrit le 4 août et est récoltée. Donner les deux raisons pour lesquelles la production de grains de la question c ne sera pas réalisée.

6. Le transport de CO_2 et de H_2O dans les plantes est souvent visualisé en utilisant une analogie électrique avec des résistances. Laquelle des séquences suivantes de résistances illustre le plus correctement et complètement le transport d'eau dans la plante.



7. Une culture transpire 4 mm d'eau par jour et à un coefficient de transpiration de 250 kg H₂O kg⁻¹ MS.

- a. Calculer son taux de croissance.
- b. Indiquer comment varie le taux de transpiration de la feuille d'une culture en C₃ si chacun des facteurs environnementaux suivants augmentait (l'ouverture des stomates n'est pas influencée).

facteurs	décroît	augmente	ne change pas
intensité de la radiation	☐	☐	☐
température de l'air	☐	☐	☐
humidité de l'air	☐	☐	☐
concentration de CO ₂ de l'air	☐	☐	☐

8. Une culture de betterave sucrière est cultivée sur un sol argileux (l'humidité volumique est de 55 % à la capacité au champ et de 20 % au point de flétrissement. Le coefficient de transpiration est de 200 kg H₂O kg⁻¹ MS La profondeur maximale d'enracinement est 80 cm et l'indice de récolte est 0,80. Au 1^{er} juin, la culture produit 4000 kg ha⁻¹ de matière sèche, l'enracinement maximum est atteint. Le stock d'eau du sol est 80 % de la capacité au champ. Entre le 1^{er} juin et le 1^{er} novembre (date de récolte) la pluviométrie enregistrée est 250 mm.

- a. Faire une courbe de pF de ce sol.
- b. Calculer le rendement maximum de sucre (65 % de sucre dans la matière sèche de betterave sucrière) au 1^{er} novembre sur la base de la quantité d'eau disponible.
- c. Le taux potentiel de la croissance entre le 1^{er} juin et le 1^{er} novembre a une valeur moyenne de 150 kg de MS ha⁻¹ j⁻¹. Pensez-vous que le rendement calculé dans la question b sera atteint ? Expliquer brièvement votre réponse.

4. Les éléments nutritifs facteurs limitants de la production

Les chapitres précédents ont démontré que les plantes ont besoin d'énergie solaire, de dioxyde de carbone et d'eau pour produire de la biomasse. Cependant, les tissus végétaux ne contiennent pas seulement de l'oxygène, de l'hydrogène et du carbone, mais aussi d'autres éléments tels que l'azote, le phosphore et le potassium.

Ces éléments doivent être absorbés dans le sol par le système racinaire. Dans beaucoup de cas, l'approvisionnement naturel en éléments nutritifs est insuffisant pour couvrir la demande de la plante et cela limite le niveau de production. Les éléments nutritifs qui manquent peuvent être apportés par des engrais.

Après avoir expliqué les rôles des éléments nutritifs dans la production (4.1), on étudiera l'effet global de la nutrition minérale sur les plantes en distinguant les éléments nutritifs du sol (4.2.1) et de la plante (4.2.2). Le dernier aspect est plus complexe, puisque la demande en éléments nutritifs change au cours du développement de la culture, qui en conséquence requiert un ajustement de l'approvisionnement (4.3). Les connaissances théoriques sur les besoins en éléments nutritifs des cultures permettent d'envisager le calendrier et les doses d'application de l'engrais (4.4). La fertilité du sol et l'application de l'engrais sont traitées de manière globale et en termes pratiques (4.5).

4.1. Fonction et présence des éléments nutritifs dans les plantes

La croissance des plantes requiert un grand nombre d'éléments nutritifs dont l'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K). Ce sont les plus représentatifs et on parle de macro-éléments. Les teneurs en éléments nutritifs des tissus végétaux en condition d'approvisionnement non limité correspondent aux besoins des plantes pour ces éléments.

4.1.1. L'azote

L'azote se trouve surtout dans les protéines qui sont principalement constituées :
- d'enzymes qui jouent un rôle essentiel dans les processus physiologiques (exemple le rubisco dans la photosynthèse, 2.1) ;
- de protéines de stockage dans les légumineuses.

Les protéines constituent 20 à 25 % de la matière sèche des cultures en C₃, (telles que la salade et l'épinard ayant reçu une bonne fertilisation azotée) comparé à 3 % de matière sèche dans les feuilles des cultures en C₄ avec des apports d'azote. Cette différence de concentration en azote entre les espèces en C₃ et en C₄ est essentiellement attribuée à l'enzyme rubisco qui contient 50 % d'azote. Dans les plantes en C₄, le transport de CO₂ vers les cellules entourant les vaisseaux demande moins de rubisco et par conséquent moins d'azote. L'azote constitue 1/6 des protéines de la plante si on se réfère à la composition moléculaire des acides aminés, unités fondamentales des protéines. Donc le pourcentage d'azote dans la matière sèche varie entre 0,5 et 4.

4.1.2. Le phosphore

Le phosphore fait partie intégrante de l'ATP et de NADPH et joue donc un rôle vital dans le transfert de l'énergie vers la cellule (2.1). La cellule fonctionne normalement si le rapport P/N varie entre 0,05 et 0,14. La valeur optimale est fonction des espèces.

4.1.3. Le potassium

Le potassium existe en grandes quantités dans les plantes mais il est rarement incorporé dans les composés organiques. Il joue un rôle dans le maintien des différences de potentiel électrique des membranes et de la pression osmotique des cellules. Le potassium fonctionne aussi comme un cation accompagnateur (K⁺) dans le transfert d'anion (NO₃⁻) à travers la plante pour maintenir la neutralité électrique.

En plus de ces trois éléments nutritifs, le calcium, le magnésium et le soufre ainsi que des micro-éléments sont nécessaires à la bonne marche des mécanismes physiologiques. Par conséquent, les plantes absorbent un grand nombre d'éléments nutritifs du sol (Tableaux 4.1, 4.2, 4.3).

Tableau 4.1. Composition chimique d'un maïs fourrager ayant un rendement de 14 tonnes de matière sèche ha⁻¹.

Composés organiques			Composés minéraux		
élément	en %	en kg ha ⁻¹	éléments	en %	kg ha ⁻¹
carbone (C)	44	6200	phosphore (P)	0,2	28
oxygène (O)	44	6200	potassium (K)	0,9	127
hydrogène (H)	6,5	900	calcium (Ca)	0,3	42
azote (N)	1,1	154	magnésium (Mg)	0,25	35
			soufre (S)	0,15	21

			micro-éléments (Fe, Zn, Mn, Cu, Ci, B, Mo)	0,002	3
			autres éléments (Si, Na, etc.)	2,5	350

4.2. L'approvisionnement en éléments nutritifs et leffet sur la culture

L'apport d'éléments nutritifs sous forme d'engrais permet d'éviter les carences nutritionnelles des cultures. Les besoins des cultures en éléments nutritifs sont estimés expérimentalement en étudiant les courbes de réponse des rendements aux apports d'engrais. Les résultats obtenus avec l'application d'éléments nutritifs s'expriment en terme d'efficience d'utilisation du nutriment (kg de matière sèche ou produit récolté par kg de nutriment appliqué) et il est important de les incorporer dans les modèles de simulation pour les prédictions de rendements.

Cependant, des apports identiques d'un élément nutritif donnent des rendements différents selon les conditions de production (exemple localisations, saisons ; [Fig. 4.1](#)). Ce phénomène s'explique ainsi :

Tableau 4.2. N, P, K en pourcentages de matière sèche du produit économique ou des résidus de quelques cultures subtropicales (d'après Nijhof, 1987)

Cultures	Organes	N (%) min - max	P (%) min - max	K (%) min - max
Maïs	grain	0,90 - 2,20	0,16 - 0,80	0,17 - 0,60
	paille	0,40 - 1,40	0,04 - 0,40	0,40 - 2,40
Sorgho	grain	1,00 - 3,20	0,13 - 0,65	0,25 - 0,70
	paille	0,35 - 1,20	0,05 - 0,30	0,80 - 2,80
Blé	grain	1,00 - 3,30	0,16 - 0,60	0,30 - 0,80
	paille	0,40 - 1,05	0,03 - 0,45	0,70 - 2,70
Pois	grain	2,50 - 5,80	0,25 - 0,70	0,70 - 2,20
	paille	1,00 - 2,90	0,06 - 0,35	0,80 - 3,50
Manioc	tubercules	0,20 - 0,90	0,08 - 0,24	0,30 - 1,40
	partie aérienne	0,50 - 1,80	0,09 - 0,55	0,45 - 1,80
Pomme de terre	tubercules feuilles	0,90 - 2,50	0,10 - 0,60	1,10 - 4,60
	grain	1,40 - 3,20	0,13 - 1,00	0,85 - 4,60
Tournesol	paille	1,80 - 4,70	0,35 - 1,35	0,60 - 2,40
		0,55 - 1,90	0,07 - 0,40	0,90 - 4,70

Tableau 4.3. Exportation annuelle approximative de quelques cultures pérennes (sub) tropicales pour les éléments nutritifs N, P, K (d'après ILACO, 1981).

	Rendement en tonne (poids frais) ha ⁻¹	Absorption des éléments en kg ha ⁻¹		
Cultures		N	P	K
Banane	30,0 fruits	60	5	90
Cacao	1,0 grains	20	5	5
Agrumes	15,0 fruits	100	10	65
Café	2,0 grains non décortiqués	30	5	20
Thé	1,0 feuilles sèches	90	5	15
Hévéa	1,5 gomme sèche	40	5	10
Huile de palme	15,0 regime	90	5	60

1) tous les nutriments apportés ne sont pas disponibles pour les plantes, parce qu'ils sont soumis à des transformations chimiques et biologiques et à des mécanismes physiques dans le sol (4.2.1) ;

2) une fois absorbés, leur distribution et leur fonction dans la plante varient selon les conditions environnementales et leurs interactions (4.2.2).

Pour faciliter l'interprétation des résultats des essais de fertilisation, l'analyse du rendement doit être suivie d'une analyse chimique du produit récolté, pour que l'absorption réelle de chaque élément par la culture puisse être établie ([Fig. 4.2](#)), en utilisant les données de la Fig. 4.1.

Figure 4.1. Rendement grains d'une culture de blé aux Pays-Bas en fonction des doses d'azote apporté.

La Fig. 4.2 correspond à trois graphes. Dans le quadrant A, on trouve l'absorption totale de l'éléments par les parties aériennes (par exemple grain et paille) en fonction de la quantité d'engrais apportée. Le quadrant B montre le rendement grain (axe vertical) en fonction de l'absorption totale. Dans le quadrant C, les courbes montrent la relation entre le rendement et l'apport d'engrais. Elles sont similaires à celles de la Fig. 4.1. Les trois graphes ne sont pas indépendants, parce que l'un peut être reconstruit à partir des deux autres en éliminant une variable.

En année moyenne, le rendement augmente avec l'apport de l'élément (quadrant C), mais atteint rapidement un plateau selon la loi de la diminution (du taux d'augmentation).

Les courbes ne passent pas par l'origine, mais coupent l'axe du rendement en un point qui représente le rendement en grains en conditions d'approvisionnement naturel (4.2.1)

Figure 4.2. Relations entre les doses d'azote, l'absorption d'azote et le rendement grains d'une culture de blé aux Pays-Bas. Les nombres dans le quadrant A correspondent à la fraction d'azote recouvrée par la plante.

Question 4.1. Expliquer la différence entre les courbes I et II dans la Fig. 4.2, quadrant C.

En saison sèche (courbe II, Fig. 4.2), la disponibilité en eau constitue une contrainte pour la production, en plus de la disponibilité des éléments nutritifs. L'interaction entre ces facteurs aboutit à des rendements plus faibles pour une dose donnée d'engrais.

Les courbes des quadrants A (4.2.1) et B (4.2.2) sont commentées en détail (4.3) en fonction du rendement final, de l'absorption totale d'éléments nutritifs, mais sans tenir compte de l'évolution de la demande en éléments nutritifs au cours du développement. Puisque l'azote est souvent le facteur limitant au cours du développement (demande relativement croissante de la culture, Tableaux 4.2, 4.3) et que les pertes sont considérables lors des différents processus (4.6), les paragraphes suivants prendront comme exemple le cas de l'azote. Les mêmes analyses peuvent être faites pour d'autres éléments.

4.2.1. Relations entre la dose d'apport et l'absorption

Les courbes du quadrant A représentent l'absorption de l'azote en fonction de la dose d'application et reflètent les effets des processus physiques, chimiques et biologiques dans le sol. L'absorption de l'azote correspond à l'azote contenu dans la biomasse aérienne, on exclut les racines qui sont difficiles à extraire.

Par conséquent, l'absorption de l'azote par le blé correspond à la teneur totale d'azote dans la partie aérienne (les grains et la paille) qui est obtenue en multipliant les rendements grain et paille par leurs concentrations respectives en azote. Cependant, pour les pommes de terre et la betterave sucrière, l'azote des tubercules et des racines est également pris en compte.

Les courbes ne passent pas par l'origine mais coupent l'axe horizontal en un point N_0 correspondant à l'absorption d'azote d'un sol non fertilisé.

Si on ne tient pas compte des apports d'engrais, l'azote est présent dans le sol sous la forme NO_3^- et NH_4^+ . Ces ions sont soit dans la solution du sol qu'absorbent les plantes, soit adsorbés dans la matière organique ou sur les particules d'argile. Dans les sols non fertilisés, la fourniture d'azote provient des processus suivants (Fig. 4.3) :

- la *minéralisation* durant la décomposition de la matière organique par les micro-organismes ;
- la *fixation* de l'azote de l'air par des micro-organismes qui vivent ou non en symbiose avec les plantes (*Rhizobium* bacteria) ;
- le dépôt de composés azotés de l'atmosphère (par la pluie ou non) : conversion de N_2 par les radiations cosmiques ou les décharges électriques (éclairs) et *volatilisation* de NH_4^+ (voir plus bas).

Figure 4.3. Représentation schématique des processus augmentant (ENTREE) ou diminuant (SORTIE) la quantité d'azote disponible pour les plantes.

Quand il n'y a pas d'apport d'engrais, les quantités d'azote disponible sont très variables et dépendent de l'histoire du sol et du niveau de la demande. Les sols bien conduits subissant une forte demande sont généralement caractérisés par une disponibilité élevée de l'azote, c'est-à-dire par une valeur élevée de N_0 .

La pente des courbes traduit l'efficacité de l'utilisation de l'engrais azoté et s'exprime comme la fraction de N recouvrée par la plante. Dans ce

cas, l'efficacité est aussi appelée « fraction d'azote recouvrée ». La plupart des expérimentations menées sur les engrais azotés (sauf celles à doses élevées) montre que leur efficacité ne varie pas en fonction de la dose. L'azote amené par l'engrais et non utilisé par la culture peut entrer dans les processus suivants (Fig. 4.3) :

- l'*immobilisation*, c'est-à-dire l'incorporation dans la biomasse microbienne de la matière organique du sol. Cet azote peut redevenir disponible par la suite ;
- la pluie peut conduire à une *érosion* de la surface du sol et à un *lessivage* des éléments nutritifs au-dessous de la zone racinaire ;
- la *dénitrification* par des micro-organismes en conditions d'anaérobiose (submersion) qui forme de l'azote moléculaire N_2 et des oxydes nitreux.

Ces formes sont gazeuses et jouent un rôle dans la pollution de l'air ;

- la *volatilisation* de l'ammoniac qui est relâché dans l'air.

L'efficacité de l'utilisation de l'engrais est généralement améliorée si les pertes sont réduites. Un des moyens pour diminuer les pertes est de réduire le temps au cours duquel les éléments peuvent subir des processus de libération. Cela peut être obtenu en synchronisant l'offre et la demande. De la même manière, les conditions environnementales peuvent, d'une part, déterminer des taux élevés d'absorption et, d'autre part, réduire les pertes. Dans des conditions optimales de température et avec de fortes intensités lumineuses, des taux élevés de croissance correspondent à des besoins élevés en éléments nutritifs et par conséquent à une bonne efficacité de l'utilisation de l'engrais à fortes doses.

Cependant, d'autres conditions environnementales peuvent favoriser les pertes : par exemple, la pluie (lessivage des ions NO_3^- de l'engrais), la température et l'état du sol (volatilisation des ions NH_4^+ de l'engrais). L'efficacité peut aussi diminuer quand le statut du phosphore du sol ne permet pas de satisfaire le rapport P/N ou quand la concentrations de certains micro-éléments est toxique.

Question 4.2. Comment va évaluer l'efficacité d'utilisation de l'engrais azoté si l'humidité du sol augmente alors que les autres conditions restent identiques ? Envisager aussi le cas où le stock d'eau dépasse la capacité au champ.

De fortes valeurs de l'efficacité (nombres près des courbes 1 et 2 de la Fig. 4.2) peuvent être obtenues sur des sols plus humides car l'augmentation des besoins en azote coïncide avec une plus faible limitation de l'eau et, dans une moindre mesure, à une plus grande mobilité de l'azote. Cependant, quand le stock d'eau dépasse la capacité au champ, la disponibilité en azote décroît à cause des processus de lessivage et de dénitrification et l'efficacité diminue. L'absorption d'azote par les plantes sensibles aux excès d'eau (3.3.2) est gênée et par conséquent le temps de présence de l'azote-engrais dans le sol augmente ainsi que les pertes.

L'efficacité de l'utilisation de l'engrais peut varier de 0,10 à 0,90 kg d'azote absorbé par kg d'azote fourni. Aux Pays-Bas, avec de bonnes pratiques culturales, la valeur de l'efficacité est de 0,70 pour des sols labourés et de 0,90 pour des prairies. Dans les pays en voie de développement, sur des terres peu fertilisées, l'efficacité est beaucoup plus faible : moins de 0,5.

Bien que d'autres processus existent, le phosphore et le potassium ont un comportement semblable et la même approche peut être envisagée. La faible disponibilité du phosphore dans la solution du sol (faible solubilité des composés phosphorés comme le phosphate de calcium) conduit généralement à des efficacités plus faibles que celle de l'azote. Elles peuvent être améliorées par des systèmes racinaires plus denses ou plus profonds et par la présence de mycorhizes sur les racines (Vesicular Arbuscular Mycorrhizae, VAM) qui augmentent la surface racinaire concernée par l'absorption du phosphore.

4.2.2. Relations entre l'absorption et le rendement

La courbe du quadrant B de la Fig. 4.2 reflète les processus concernés par la production de grains et l'accumulation d'azote après son absorption par la plante. Comme on l'a expliqué dans 4.2.1, l'absorption de l'azote est évaluée par l'intermédiaire de la teneur en azote de la plante entière à l'exclusion des racines. La courbe qui exprime le rendement grain en fonction de l'absorption atteint le niveau de saturation. Au début, le rendement augmente proportionnellement avec l'absorption de l'azote. La pente de la courbe est propre à chaque espèce et indépendante des conditions de culture. Comme le montre la pente initiale de la courbe, les céréales peuvent produire environ 70 kg de grains (à 15 % d'humidité) par kg d'azote absorbé. On peut alors parler de réponse initiale du rendement à l'azote (noté IYN) ou d'efficacité d'utilisation initiale de l'engrais. IYN peut être calculé ainsi :

$$IYN * \% MS = W_{\text{grain}} / (W_{\text{grain}} * N_{\text{grain}} + W_{\text{paille}} * N_{\text{paille}})$$

soit

$$IYN = W_{\text{grain}} / [(W_{\text{grain}} * N_{\text{grain}} + W_{\text{paille}} * N_{\text{paille}}) * \% MS] \text{ Equation 4.1}$$

avec :

N_{grain} et N_{paille} : teneurs minimales d'azote dans les grains et les pailles soit respectivement 0,01 et 0,004 d'après le Tableau 4.2 ;

W_{grain} et W_{paille} : poids sec des grains et des pailles en kg ha^{-1} ;

% MS : pourcentage de matière sèche du grain, c'est-à-dire 85 %.

Question 4.3. Dans la partie linéaire de la courbe (faible absorption d'azote), l'indice de récolte, c'est-à-dire $W_{\text{grain}} / (W_{\text{grain}} + W_{\text{paille}})$, est d'environ 0,40. Vérifier, en utilisant l'Equation 4.1, que la réponse initiale du rendement à l'azote (IYN) est d'environ 70 kg de grains par kg d'azote absorbé. Pourquoi des teneurs minimales en azote sont-elles nécessaires dans l'Equation 4.1 ?

Comme une teneur minimale en azote exclut son accumulation dans les tissus, tout l'azote absorbé par la plante contribue à la production de la biomasse.

Les réponses initiales du rendement à l'apport d'engrais peuvent être estimées à partir des indices de récolte et des teneurs en éléments nutritifs des cultures du Tableau 4.2. Les résultats sont présentés dans le Tableau 4.4.

Tableau 4.4. Valeurs indicatives de l'efficience d'utilisation initiale du blé, de la pomme de terre et de la betterave à sucre en kg de poids frais par kg d'azote, de phosphore et du potassium.

nutriments	blé	pomme de terre	betterave à sucre
N	70	400	320
P	600	2500	1700
K	65	320	240

Pour les valeurs plus élevées de l'absorption, la courbe de la Fig. 4.2 s'infléchit ce qui traduit l'augmentation des teneurs en azote de la plante. Comme le montrent les données du Tableau 4.2, les teneurs en azote des plantes varient beaucoup. De plus, l'accroissement du rendement par unité d'azote absorbé diminue et devient même nul quand la saturation est atteinte. Dans ce cas, l'azote n'est plus le facteur limitant et ce sont d'autres conditions de culture comme la disponibilité de l'eau ou l'énergie lumineuse qui déterminent le rendement.

Comme l'indique la Fig. 4.2, l'efficience de l'utilisation de l'azote peut être améliorée quand le stock d'eau du sol n'est pas un facteur limitant. Par conséquent, les différents facteurs de croissance doivent se « combiner » de telle sorte que l'efficience optimale de chacun soit atteinte.

4.3. Les besoins et l'approvisionnement en nutriments au cours du développement des cultures

Dans les paragraphes précédents, nous avons étudié globalement l'effet de l'apport d'engrais sur l'absorption des nutriments et le rendement final. Dans ce paragraphe, nous allons voir la dynamique qui gère les besoins et l'approvisionnement en nutriments d'une culture au cours de son développement.

Les jeunes feuilles sont très actives biochimiquement (enzyme rubisco) ce qui correspond à une teneur élevée en protéines et à des besoins importants en azote. Lors du vieillissement des feuilles, plus de tissus d'origine non-protéique se forment et la demande en azote diminue. Ce phénomène s'accroît encore au cours du développement de la culture : les tiges et les inflorescences formées sont plus nombreuses et leurs teneurs en azote sont plus faibles que celle des feuilles (Fig. 4.4).

Figure 4.4. Teneur en azote organique de la plante en fonction du stade de développement de la plante en supposant une disponibilité optimale de l'azote.

V : stade végétatif, F : floraison, G : remplissage des grains.

Quand l'azote disponible n'est pas suffisant, il peut se redistribuer au sein de la plante. Ce processus implique le transport des acides aminés mobiles (formés dans les vieilles feuilles par la dégradation des protéines) vers les jeunes organes en croissance. Si de nouvelles feuilles apparaissent alors que l'azote manque encore, les feuilles les plus anciennes peuvent vieillir prématurément et mourir (leur jaunissement est dû à la dégradation de la chlorophylle). La petite part d'azote qui est incorporée dans la structure des parois cellulaires ne peut pas être remobilisée et transportée.

Question 4.4. Au cours de la phase végétative et au début de la phase de reproduction d'une culture de céréales, les symptômes d'une carence en azote (jaunissement des feuilles) apparaissent d'abord sur les vieilles feuilles. Le magnésium est un constituant essentiel de la chlorophylle et son manque crée les mêmes symptômes que celui de l'azote. Expliquer pourquoi une carence en magnésium affecte surtout les jeunes feuilles.

Contrairement à l'azote et au potassium, les autres éléments nutritifs sont moins mobiles dans la plante et les possibilités de redistribution plus faibles (calcium et magnésium, par exemple). Par conséquent, en cas de carence, les tissus qui ont les plus grands besoins, c'est-à-dire ceux des parties les plus jeunes en croissance, sont touchés en premier.

L'azote nécessaire aux organes de stockage, tels que les grains, provient essentiellement des organes végétatifs (Fig. 4.5). Ceci est particulièrement net pour les céréales où l'approvisionnement en azote après la floraison est souvent limité et insuffisant.

Figure 4.5. Evolution de la teneur en azote de chaque partie d'un plant de blé au cours du remplissage des grains.

Quand les processus de redistribution ne peuvent plus compléter les apports d'azote, la teneur en azote de toute la plante diminue jusqu'à une valeur minimale caractéristique du stade de développement (Fig. 4.6). Cette concentration minimale est plus faible pour les plantes en C₄ qui contiennent beaucoup moins de rubisco.

Figure 4.6. Evolution de la teneur en azote organique de la biomasse aérienne d'une dicotylédone (a) et d'une graminée (b) sous des conditions sahéliennes et en fonction du stade de développement de la plante en supposant une disponibilité optimale ou minimale de l'azote (respectivement MAX et MIN).

V : stade végétatif, F : floraison, G : remplissage des grains.

Quand la teneur en azote des feuilles diminue, le taux d'assimilation décroît et le taux de croissance peut tomber de sa valeur potentielle (concentration maximale d'azote) à zéro quand la teneur minimale d'azote est atteinte (Fig. 4.7).

Figure 4.7. Vitesse relative de croissance (taux de croissance réelle / taux de croissance potentielle en supposant une disponibilité optimale de l'azote) en fonction de la teneur en azote des feuilles les plus jeunes complètement développées.

4.4. La fertilisation

En se basant sur les informations précédentes, quelques aspects des doses et du calendrier des apports de l'engrais peuvent être élaborés.

4.4.1. Les doses d'engrais

Le mode de calcul des besoins en azote d'une culture est envisagé ici pour une culture de blé d'hiver ayant un rendement de 7 000 kg de grains (séchés à l'air) par hectare. L'indice de récolte est de 0,55 ce qui implique la production de 5700 kg de paille. A la récolte, la teneur en matière sèche des grains et de la paille est de 0,85 kg kg⁻¹. Compte tenu de la redistribution de l'azote de la paille vers les grains (4.3), la concentration de protéines est de 3 % de la matière sèche pour la paille et de 12 % pour les grains. Puisque le rapport N / protéines est 1 / 6 (4.1), on obtient :

- pour les grains : $7\,000 \times 0,85 \times 0,12 / 6 = 119 \text{ kg N ha}^{-1}$;

- pour la paille : $5\,700 \times 0,85 \times 0,03 / 6 = 24 \text{ kg N ha}^{-1}$

soit environ 145 kg N ha⁻¹ pour l'ensemble. Pour les autres cultures, voir les données dans le Tableau 4.2.

S'il n'y a pas d'apport d'engrais, la culture prélève environ 75 kg N ha⁻¹ (Fig. 4.2, courbe I). Pour atteindre un rendement de 7000 kg ha⁻¹, la culture a besoin de 70 kg N ha⁻¹ supplémentaires. Si on suppose que l'efficacité de l'utilisation de l'engrais est de 0,7 sous des conditions favorables, un apport d'engrais de 100 kg N ha⁻¹ est nécessaire.

Question 4.5. Expliquer pourquoi l'efficacité de l'utilisation de l'engrais peut être améliorée en ajustant l'apport aux besoins de la culture.

Si l'engrais est apporté à la levée, les pertes peuvent être très importantes car les éléments nutritifs séjournent longtemps dans le sol (4.2.1). Par conséquent, les engrais azotés sont apportés en 2 ou 3 fois et on parle d'*apports fractionnés*.

De trop fortes doses d'azote peuvent avoir des désavantages comme la *verse* (la tige penche ou se casse). La *verse* peut se produire quand des apports importants d'azote ont lieu au cours des premières phases du développement et favorisent la croissance des tiges avec une quantité insuffisante de tissus de soutien à la base. Dans ce cas, la partie basse qui est plus faible ploie et peut même casser quand le poids de l'épi augmente.

La verse conduit à une production plus faible car la mauvaise distribution de la lumière au sein de la culture réduit l'assimilation (fortes valeurs d'extinction, 2.3.2). De plus, la sensibilité aux maladies augmente et d'importantes pertes de rendement peuvent être dues à la plus grande humidité de l'air ou des feuilles. La relation entre le rendement et l'approvisionnement en azote (quadrant C) est alors une courbe optimale. Le rendement diminue pour les doses élevées d'azote.

En pratique, la verse peut être limitée par :

- des apports fractionnés d'engrais azotés (un apport de base et un lors de l'élongation des tiges).
- l'utilisation de cultivars plus courts et plus vigoureux (variétés naines).
- un traitement de la culture avec un régulateur de croissance, tel que le CCC, qui limite la croissance.

La même approche peut être utilisée pour calculer les doses d'engrais nécessaires à d'autres cultures sur différents sols. Cependant, comme nous allons le voir, le calendrier des apports est propre à chaque culture.

4.4.2. Le calendrier des apports d'engrais

Un apport important d'éléments nutritifs au début du cycle de développement de la culture conduit, si l'eau ne manque pas, à des teneurs élevées en nutriments dans les tissus de la plante. En ce qui concerne l'azote, cela implique une forte concentration de rubisco pour accompagner le taux élevé d'assimilation des feuilles. Ce dernier est important au début de la saison de culture quand le couvert végétal n'est pas encore fermé et que les feuilles sont exposées à de hautes intensités lumineuses. Par la suite, quand le couvert se ferme, les feuilles se font mutuellement de l'ombre, les niveaux d'intensité lumineuse et le taux d'assimilation diminuent.

Un apport précoce d'azote favorise le développement des feuilles, accélère la fermeture du couvert végétal et le taux de croissance devient de forme linéaire plus rapidement (4.1).

En général, les céréales prélèvent peu d'azote après la floraison car, soit il est peu disponible (absent ou sol trop sec), soit la capacité d'absorption des racines est limitée. Toutefois, un apport tardif peut augmenter considérablement les teneurs en azote des feuilles et des grains. Si l'absorption d'azote continue après la floraison, la mobilisation de l'azote des feuilles n'a pas lieu ou se déroule à un taux plus faible. Les feuilles restent donc vertes et photosynthétiquement actives plus longtemps. A ce stade de la culture, seuls les grains grossissent et tous les apports supplémentaires de nutriments participent à l'élaboration du rendement-grains. Comme la teneur en protéines du grain dépend de la disponibilité de l'azote à ce stade, la qualité boulangère du blé peut être améliorée par un calendrier adapté des apports d'azote.

Par contre, pour la betterave, un apport tardif d'azote n'est pas favorable. Le taux d'assimilation de la culture n'augmente pas car le couvert végétal est déjà fermé et vert en automne. Un apport abondant d'azote stimule la formation des feuilles aux dépens de la croissance de la racine ce qui conduit à une basse qualité de sucre et par conséquent à une plus faible efficacité de l'extraction.

En résumé, l'interception de la lumière par les cultures doit être maximale pour produire plus de biomasse. Cela est obtenu par une fermeture rapide du couvert et une sénescence plus tardive des feuilles. Ces deux processus sont stimulés par un approvisionnement adapté en azote. Des teneurs élevées en azote favorisent la croissance des plantes, mais les apports tardifs doivent être limités sur les cultures à tubercules.

4.5. La fertilité du sol et les niveaux de rendement

En Europe de l'ouest, une culture sans fertilisation peut absorber de 50 à 80 kg N ha⁻¹ an⁻¹ (Fig. 4.2, quadrant A). La première courbe illustre le cas de champs bien fertilisés les années précédentes et la seconde inclut le processus de dépôt d'ammoniac de l'air et un excès de fumier. Les sols s'épuisent si les éléments nutritifs prélevés, année après année, par les cultures ne sont pas remplacés. La teneur en matière organique du sol diminue ainsi que la minéralisation.

Au Moyen-Age et en Europe, les quantités d'azote prélevé sur des champs non fertilisés (N₀) étaient approximativement de 20 kg N ha⁻¹.

Comme le montre la pente initiale des courbes de la Fig. 4.2, quadrant B, avec des taux d'absorption aussi faibles, 70 kg de grains sont produits pour un kg d'azote absorbé. Par conséquent, un prélèvement de 20 kg N ha⁻¹ correspond à un rendement-grains de 1400 kg ha⁻¹. En fait, les rendements réels n'atteignaient que 800 kg ha⁻¹ à cause d'un faible contrôle de l'eau (manque d'eau en été, excès en hiver) et de mauvaises conditions de culture (mauvais calendrier des opérations, maladies, parasites, mauvaises herbes, carence de certains éléments nutritifs). De plus, à cause de la mauvaise qualité des grains, au moins 200 kg étaient nécessaires pour les semis de l'année suivante. 150 autres kilos étaient utilisés pour nourrir les animaux et produire de la bière (mauvaise qualité de l'eau). Si on néglige les pertes après récolte (insectes, rongeurs), les 450 kilos restants étaient utilisés pour l'alimentation humaine.

Avec un pourcentage de matière sèche de 85 % et une valeur énergétique de 13 MJ par kg de poids sec, la quantité de grains produite correspond à un rendement énergétique de 500 kg par hectare. Les céréales constituaient alors la principale source énergétique de l'alimentation,

par conséquent, le rendement de 0,7 hectare était nécessaire pour satisfaire les besoins énergétiques annuels d'une personne (3500 MJ).

Des rotations trisannuelles étaient pratiquées pour éviter que des cultures successives de blé n'épuisent le sol. La première année, une céréale d'hiver était cultivée pour l'alimentation humaine. La deuxième année, elle était suivie par une céréale d'été (avoine, orge) pour nourrir le bétail. La troisième année, le champ était mis en jachère pour restaurer la fertilité naturelle (minéralisation et dépôt d'ammoniac). Après une faible fertilisation avec du fumier (pâturage du bétail), une nouvelle céréale d'hiver était semée. Dans ce système, seul 1/3 de la surface était utilisé chaque année pour l'alimentation humaine. Il fallait donc au moins 2 hectares pour nourrir une personne.

En 1840, Liebig, un chimiste allemand, a démontré que les minéraux constitutifs du fumier étaient très importants pour la nutrition et la production de la plante. Suite à cette découverte, les rendements des cultures de blé ont connu un accroissement régulier. Une percée importante fut achevée avec l'introduction de variétés améliorées et un emploi plus fréquent des engrais chimiques après la seconde guerre mondiale en Europe et aux Etats-Unis (Fig. 4.8). Parallèlement, des mesures de contrôle des mauvaises herbes, des maladies et des parasites furent introduites.

[Figure 4.8.](#) Evolution des rendements du blé en Allemagne et aux Pays-Bas depuis 1800.

Actuellement, les rendements-grains moyens des Pays-Bas dépassent les 7 tonnes par hectare, c'est-à-dire douze fois plus qu'au Moyen-Age. Ces hauts rendements peuvent être atteints grâce à l'apport annuel de plus de 200 kg d'éléments nutritifs par hectare (essentiellement N, P, K et sans apport de fumier). Si on néglige les 2 % de grains récoltés utilisés comme semences, un hectare peut nourrir environ 22 personnes (en terme de valeur énergétique) ce qui explique la baisse de la population active agricole.

Dans certains pays en voie de développement, la même évolution a eu lieu avec la révolution verte des années soixante (introduction des engrais et des variétés à hauts rendements). Par exemple, en Indonésie, le rendement moyen du riz est passé de 2.5 à 130 kg ha⁻¹ ce qui a conduit à l'autosuffisance alimentaire du pays (Fig. 4.9). Cependant, dans d'autres pays, comme dans la zone sahélienne, les conditions agro-écologiques sont beaucoup moins bonnes. De plus, le marché n'est pas favorable et les paysans manquent souvent de moyens financiers pour l'achat des intrants tels que les engrais. Par conséquent, la fertilité du sol et les rendements associés sont faibles.

[Figure 4.9.](#) Evolution des rendements du riz paddy en Indonésie.

D'après de Wit, 1988.

La Fig. 4.10 illustre l'influence des conditions économiques : les rendements moyens de riz sont exprimés en fonction du rapport prix du kg de riz paddy / prix du kg d'azote : l'emploi accru d'engrais quand les prix du riz sont élevés ou l'engrais peu cher conduit à de plus hauts rendements.

[Figure 4.10.](#) Rendements du riz en fonction du rapport prix du kg de riz paddy / prix du kg d'azote dans quelques pays à la fin des années soixante.

La Fig. 4.11 donne les consommations d'engrais en quantités absolues ou par hectare. Que ce soit dans les pays développés ou dans les pays en voie de développement, l'emploi accru d'engrais permet l'intensification de l'agriculture pour répondre à la demande croissante de nourriture (Fig. 4.9 avec plus de détails dans le Tableau 4.5).

[Figure 4.11.](#) Evolution des quantités d'engrais utilisées (N, P₂O₅, K₂O) de 1949 à 1990 par région (a) et par hectare dans ces régions (b).

D'après Helsel, 1987.

4.6. Le cycle des éléments nutritifs

4.6.1. Introduction

L'apport d'éléments nutritifs est nécessaire pour diminuer les contraintes de la production agricole liées à la fertilité naturelle du sol. Cependant, les éléments nutritifs amenés ne se retrouvent pas tous dans la biomasse produite, comme le montre l'efficacité d'utilisation. Le *bilan des éléments nutritifs* peut être déduit de la dynamique des *flux de nutriments* dans les systèmes de culture sous différentes conditions. Ce bilan permet de savoir où et quand les pertes ont lieu. Il peut servir dans l'analyse des résultats économiques (manque de moyen, prix) et écologiques (contribution à la pollution, enrichissement des eaux en éléments nutritifs). Même un bilan peu précis donne des informations sur les liaisons entre chaque mécanisme. Il permet de voir quelles données manquent, d'estimer les lacunes et d'adapter les programmes de recherche.

Les éléments nutritifs sont présents dans le sol sous différentes formes (Fig. 4.12). Sous forme minérale (inorganique), ils font partie de la roche mère, sont présents dans les engrais minéraux, précipités avec les autres minéraux du sol, adsorbés sur les particules d'argile ou dissout dans la

solution du sol. Sous forme organique, on les trouve dans les résidus de récolte, le fumier ou les micro-organismes du sol (bactéries, vers de terre, etc.). Seuls les éléments nutritifs dissous dans la solution du sol sont immédiatement disponibles pour les plantes et peuvent être incorporés, par la suite, dans les structures organiques.

Le cycle des éléments nutritifs se décompose ainsi : leur flux de la fraction solide du sol vers les plantes et les animaux (micro-organismes et bétail) par l'intermédiaire de la solution du sol, leur retour dans le sol sous forme organique après la mort de la plante ou de l'animal ou encore sous forme de fumier et enfin leur décomposition en une forme minérale.

A chaque fois, ils subissent diverses transformations et il existe des phénomènes les rendant disponibles (libération) ou non (capture) pour les plantes. Pour les formes minérales ; on distingue différents mécanismes physiques et chimiques : l'altération des roches, la dissolution, la désorption, la précipitation, l'absorption et l'adsorption. Pour les formes organiques, il s'agit de mécanismes biologiques : la minéralisation et l'immobilisation (Fig. 4.12). Quand ils sont libérés dans la solution du sol, les éléments nutritifs peuvent être absorbés par la plante.

[Figure 4.12.](#) Représentation de la dynamique des éléments nutritifs dans le système sol/plante/animal.

La quantité totale d'un élément nutritif, X , présent dans le sol se trouve en additionnant les quantités de chacune de ces formes dans la fraction solide du sol (X_s) et dans la solution du sol (fraction liquide, X_l). Cependant, la disponibilité de l'élément nutritif X dans la solution du sol est déterminée par les taux nets de transformation de chacune de ses formes (bilan des mécanismes de libération et de capture).

Selon l'élément nutritif X considéré, sa disponibilité dans la solution du sol ($\text{kg } X_l \text{ j}^{-1}$) est maintenu à un niveau satisfaisant : les taux de transformation ($\text{kg } X_l \text{ kg}^{-1} X_s \text{ j}^{-1}$) faibles sont compensés par des teneurs élevées des formes de l'élément X dans la solution du sol ($\text{kg } X_s$) et vice-versa. La quantité réelle d'éléments nutritifs prélevés par la plante dépend de sa consommation qui est déterminée par la densité et l'activité racinaire et les besoins de la plante. Cependant, les éléments nutritifs de la solution du sol sont aussi impliqués dans des mécanismes (lessivage et volatilisation) qui entrent en compétition avec l'absorption des racines.

Les taux de transformation de chacune des formes des éléments nutritifs sont fortement influencés par les propriétés du sol et les conditions climatiques. Certains taux de transformation des formes minérales varient en fonction de la composition minérale du sol (précipitations des sels d'aluminium, adsorption sur les argiles) et d'autres dépendent surtout de la structure du sol et des pluies (lessivage dans les sols sableux, érosion de surface lors des grosses pluies). Pour les composés organiques du sol, les conditions de sol et de climat déterminent les conditions de croissance de la plante et, par conséquent, d'un côté les besoins et de l'autre, la disponibilité et le taux de décomposition des éléments nutritifs incorporés dans la matière organique (activité des micro-organismes).

Si toutes les transformations des éléments nutritifs, c'est-à-dire le cycle entier, se déroulent au sein des limites prédéterminées d'un système, on parle de système fermé ou de cycle fermé (Fig. 4.13). Au niveau de l'exploitation agricole, cela implique que tous les éléments nutritifs récoltés pour l'alimentation animale ou humaine retournent finalement dans le sol sans apports supplémentaires ou pertes de nutriments dans les limites du système (Fig. 4.14). Par conséquent, le bilan des éléments nutritifs dans les systèmes fermés est égal à zéro (Fig. 4.13). Au niveau régional ou national, les systèmes fermés peuvent exister si les éléments nutritifs sont échangés entre les producteurs et les consommateurs du système.

[Figure 4.13.](#) Représentation schématique de la dynamique des éléments nutritifs dans un système agricole et équilibre du système.

[Figure 4.14.](#) Cycle des éléments nutritifs dans un système fermé dont l'équilibre des balances approche zéro.

D'après D. Martinez, Aglipay, Quirino Philippines.

Les systèmes fermés, surtout au niveau de l'exploitation agricole, existent rarement dans la réalité. Les éléments nutritifs des produits récoltés sont exportés et des engrais sont alors nécessaires pour maintenir la fertilité du sol et les rendements. De plus, des éléments nutritifs sont inévitablement perdus dans l'environnement au cours des mécanismes de transformation. Toutefois, dans un système ouvert de ce type, le bilan des éléments nutritifs peut être égal à zéro si les entrées (inputs) et les sorties (outputs) s'équilibrent (Fig. 4.15) : les éléments exportés, perdus par volatilisation, dénitrification, lessivage ou érosion peuvent être compensés par des apports d'engrais ou des dépôts atmosphériques. Vu les difficultés pour quantifier les entrées et les sorties, le bilan des éléments nutritifs peut être incomplet.

[Figure 4.15.](#) Diagramme de la dynamique des éléments nutritifs dans un système agricole.

D'après Stoorvogel and Smaling, 1990.

Des doses d'engrais plus faibles réduisent les pertes mais peuvent aussi conduire à un manque d'éléments nutritifs (bilan négatif) et à une chute des rendements. Par contre, des bilans positifs peuvent être dus à des pertes dans l'environnement ou à des accumulations dans le sol (4.6.2).

Dans le cas idéal, ces situations pourraient être modifiées par des techniques culturales permettant soit d'augmenter la quantité d'éléments nutritifs du sol pour obtenir une concentration optimale dans la solution du sol et favoriser ainsi la production, soit de diminuer cette quantité pour réduire les pertes. Ces deux objectifs, apparemment contradictoires, peuvent être atteints en couvrant juste les besoins de la plante au cours de son cycle de culture, en maintenant une forte disponibilité en éléments nutritifs (par une contribution à la minéralisation et par le dosage, la fréquence, le calendrier et le mode d'apport des engrais) et de telle sorte qu'après la récolte, la quantité d'éléments nutritifs de la solution du sol soit suffisamment basse et permette de négliger les pertes dans l'environnement. La compréhension de ces mécanismes de transformation en fonction de la composition et de la structure du sol et des conditions climatiques peut permettre d'augmenter les efficacités d'utilisation des engrais.

4.6.2. Exemples de bilan d'éléments nutritifs

Dans les paragraphes suivants, deux exemples vont être étudiés : l'épuisement (4.6.2.1) et l'accumulation d'éléments nutritifs (4.6.2.2).

4.6.2.1. Epuisement des sold en éléments nutritifs : une étude de cas en Afrique

Suite à l'augmentation de la population et à la baisse des rendements des cultures, l'Afrique sub-saharienne est la seule partie du monde où la production par habitant a diminué au cours des vingt dernières années. Les catastrophes naturelles telles que la sécheresse et les invasions de criquets sont souvent évoquées pour expliquer ces baisses de rendement. Mais la diminution de la fertilité des sols est un problème qui s'est développé peu à peu dans cette région, même s'il n'est pas lié directement au manque de nourriture.

Pour calculer le bilan des éléments nutritifs, un zonage agro-écologique a été effectué sur les terres arables de 38 pays. Les critères retenus sont : les pluies, le niveau moyen de fertilité des sols, les systèmes de culture, les apports d'engrais ou de fumier, l'utilisation des résidus de récolte et le contrôle de l'érosion. La Fig. 4.15 donne les mécanismes pris en compte dans le calcul des flux des éléments nutritifs : 5 en entrée (inputs) et 5 en sortie (outputs).

Les résultats de cette étude reflètent la situation en 1983, ils sont présentés dans la Fig. 4.16. Le bilan des éléments nutritifs est négatif dans chaque pays. Les taux annuels d'épuisement par hectare les plus hauts ont été trouvés dans les pays les plus peuplés de l'Afrique de l'est (>30 kg N, >2 kg P, >12 kg K). Les taux d'épuisement sont modérés à hauts en Afrique de l'ouest et faibles à modérés en Afrique centrale et dans la zone sahélienne. Dans ces dernières régions, les sols sont très pauvres et il y a trop peu d'éléments nutritifs pour qu'elles soient concernées par les pertes.

Les taux d'épuisement les plus élevés sont, dans la plupart des cas, dus à l'érosion. Dans l'épuisement des sols, ce mécanisme est un facteur plus important que l'exportation des produits récoltés.

Les réserves d'éléments nutritifs du sol compensent la différence entre les entrées (inputs) et les sorties (outputs) : l'épuisement est progressif, la disponibilité en éléments nutritifs et les rendements diminuent. Le manque d'azote existe dans presque tous les pays d'Afrique et un apport d'engrais pourrait améliorer les rendements. Cependant, les engrais azotés, amenés seuls, conduisent uniquement à une meilleure exploitation des autres éléments à cause des interactions. L'utilisation des formes minérales et organiques des différents éléments nutritifs est nécessaire pour compenser les carences du sol.

Figure 4.16. Représentation géographique de la vitesse d'épuisement des éléments nutritifs au sud du Sahara en 1983.

D'après Stoorvogel and Smaling, 1990.

4.6.2.2. Accumulation des éléments nutritifs : une étude de cas aux Pays-Bas

Dans le passé aux Pays-Bas, les animaux consommaient les déchets organiques (essentiellement des résidus de récolte) et fournissaient du fumier et des produits consommables : le bilan des éléments nutritifs s'équilibrait presque. Cependant, au cours des dernières années, l'augmentation de la consommation des produits laitiers et de la viande a exigé un plus grand nombre d'animaux. Comme la production locale ne suffisait pas pour nourrir ces animaux, il a fallu importer des aliments. Parallèlement, plus d'éléments nutritifs ont été amenés et ils sont finalement excrétés sous forme de fumier. Par conséquent, l'équilibre est rompu comme le montre l'accumulation des éléments nutritifs aux Pays-Bas qui a pour conséquence l'épuisement des réserves dans d'autres pays.

Pour préciser cette tendance à l'accumulation, les flux des éléments nutritifs peuvent être quantifiés en se basant sur les mécanismes décrits précédemment. L'exemple choisi est celui du bilan de l'azote dans un système de cultures intensives aux Pays-Bas (Fig. 4.17). Les données de la Fig. 4.17 représentent les flux annuels et laissent supposer un excédent de 30 kg N par hectare qui s'ajoutent à la réserve du sol. L'efficacité de l'utilisation de l'azote est dans ce cas : $84 / (335 + 181 + 45) = 15 \%$ pour une production annuelle de 12850 kg de lait par hectare.

Figure 4.17. Dynamique de l'azote dans une exploitation agricole de type intensif sur sol sableux aux Pays-Bas. Les valeurs données sont des

moyennes de 1983 à 1986 et sont exprimées en kg d'azote ha⁻¹ an⁻¹ (italique) ou en efficience de l'utilisation de l'azote (entre parenthèse).
D'après Biewinga, 1991.

Une meilleure connaissance des mécanismes de transformation de l'azote peut permettre de mettre au point des mesures pour doubler l'efficience d'utilisation. Les pertes d'azote dans l'environnement peuvent sensiblement diminuer sans modifier la production de lait si les pertes par volatilisation dans le fumier sont réduites, si des fourrages moins riches en protéines sont préférés ou si les concentrés sont moins utilisés dans l'alimentation animale (moins d'apports d'azote). Si les aliments ont une meilleure digestibilité et si les animaux sont protégés des mauvaises conditions environnementales (froid ou chaleur), les efficacités de conversion des aliments sont améliorées mais cela entraîne plus de besoins de maintenance (chauffage et refroidissement des locaux) et des coûts de production plus élevés. Si la production de lait est assurée par moins d'animaux, la quantité de fumier diminue d'autant. Cependant, des investissements supplémentaires (amélioration du stockage du fumier ou des fourrages) ne seront pas économiques, sauf si l'utilisation des engrais azotés ou la pollution de l'environnement sont taxées fortement. De telles mesures sont justifiées vu le fait que l'extraction des ions NO₃⁻ de l'eau potable coûte 8 \$ par kg contre 0,5 \$ pour la même quantité d'engrais nitrique.

Le Tableau 4.6 présente le bilan de l'azote et du phosphore au niveau national, il a été obtenu en additionnant les bilans de toutes les exploitations agricoles des Pays-Bas. Ces chiffres montrent clairement l'importance des excédents d'azote (600 millions kg) alors que ce type d'exploitation existe sur près de la moitié des terres agricoles.

Tableaux 4.6. Bilans de l'azote et du phosphore au Pays-Bas pour les années 1985-86 exprimés en 10⁶ kg N ou P par an.
D'après van der Meer & Berendse, 1990.

type d'exploitation	N-engrais input	N-concentrés input	N-produits output	N-différence
bovins	355	129	77	407
porcins		181	50	131
volailles		93	35	58
engraissement		15	8	7
céréales	105		78	27
horticulture	35		17	18
total	495	418	265	648

	P-engrais input	P-concentrés input	P-produits output	P-différence
bovins	2.4	5.6	4.0	4.0
porcins		9.6	2.3	7.4
volailles		4.7	1.0	3.7
engraissement		0.7	0.4	0.3
céréales	3.9		3.2	0.7
horticulture	1.5		0.7	0.9
total	7.8	20.6	11.6	17.0

Les apports annuels d'azote dans les exploitations de bétail sont passés de 80 millions kg en 1950 à près de 500 millions en 1985. L'introduction de l'engrais azoté est à l'origine de cette forte hausse puis l'alimentation des animaux avec des concentrés est devenue également importante. Durant la même période, l'azote contenu dans le lait ou la viande est passé de 44 millions kg à près de 80 millions kg. La différence entre les entrées (input) et les sorties (output) est donc passé de 42 millions à 400 millions kg. Dans les années 80, environ 200 millions kg d'azote étaient perdus chaque année par volatilisation dans les pâturages, durant le stockage et l'épandage de purin.

Quand du fumier est apporté pour répondre aux besoins en azote, le phosphore et le potassium sont également apportés et en quantités tel qu'elles excèdent les besoins de la culture. La volatilisation ne concerne pas le phosphore et le potassium et leurs bilans présentent un excédent important. Le phosphore est moins mobile que l'azote et il s'accumule plus facilement dans le sol. Les données de la Fig. 4.18 illustre ce phénomène pour les terres cultivées au Pays-Bas.

Figure 4.18. Distribution fréquentielle de la teneur en phosphore des terres agricoles aux Pays-Bas en 1988/89 à partir de l'analyse de 40.000 échantillons.

D'après Oenoma *et al.*, 1991.

Des problèmes semblables d'accumulation de potassium ont été observés, ils sont surtout attribués à l'usage de concentrés alimentaires. En 1984, la Belgique et les Pays-Bas ont importé de Thaïlande 12 millions de tonnes de manioc ce qui correspond à 75.000 tonnes de potassium. En Thaïlande, ces exportations conduisent à un épuisement du potassium des sols car, la même année, seulement 62.250 tonnes de potassium ont été apportées sous forme d'engrais. Cette diminution de la fertilité du sol est différente de celle décrite dans le paragraphe précédent puisqu'elle était due à l'érosion. Si une quantité équivalente d'aliments pour les animaux devaient être produite au Pays-Bas pour réduire les excédents en éléments nutritifs, 800.000 ha, soit la moitié des terres agricoles, seraient nécessaires.

4.7. Récapitulatif des concepts

L'étude de la production limitée par les éléments nutritifs se base sur les principes suivants :

- l'efficacité de l'utilisation des éléments nutritifs dépend de l'approvisionnement (input) et de la réponse de la culture (output), elle est déterminée par :
 - la relation entre le taux d'application de l'engrais et les prélèvements par la plante qui dépend de l'élément nutritif, de ses transformations chimiques et biologiques dans le sol (composition du sol et cycle de l'élément) et des techniques culturales (calendrier, forme et doses) ;
 - la relation entre les prélèvements de la plante et le rendement qui dépend de l'élément, de sa répartition dans la plante et des interactions avec les autres éléments ;
- l'évolution des besoins de la plante au cours de son cycle de développement ;
- l'effet du calendrier et du taux des apports sur la culture.

4.8. Diagramme relationnel

Comme dans le 2.5, un diagramme relationnel montre comment la disponibilité en azote affecte la production (Fig. 4.19).

Figure 4.19. Diagramme relationnel de la production quand l'azote est le facteur limitant, indiquant d'une part la relation entre l'apport et l'absorption de l'azote (dans le sol) et d'autre part la relation entre l'absorption de l'azote et le rendement (biomasse totale).

Les symboles utilisés représentent les conditions de production potentielle (Fig. 2.35) en incluant les données sur le stock d'eau du sol (Fig.). Noter que les faibles doses d'azote favorisent la croissance racinaire afin d'assurer une absorption suffisante de l'azote. Par contre, des hauts niveaux d'azote favorisent la croissance de la biomasse aérienne et augmentent les taux de photosynthèse ($A_{\max}$) grâce à de plus fortes teneurs en azote dans les feuilles. Des apports précoces d'azote accélèrent le développement et la fermeture du couvert végétal.

Références et bibliographie recommandée

Helsel Z.R., 1987. Energy in plant nutrition and pest control. Vol 2 in : B.A. Stout (ed), Energy in world agriculture, Elsevier, 293 p.

Ilaco, 1981 : Agricultural compedium for rural development in the tropics and subtropics. Elsevier Scientific Publishing Company, 739 p.

Keulen, H. van & J. Wolf, 1986. Modelling of crop production : Weather, soils and crops. Pudoc, 479 p.

Nijhof, K., 1987. The concentrations of macro-elements in economic products and residues of (sub)tropical field crops. Staff working paper Center for World Food Studies, CABO-DLO, P.O. Box 14, Wageningen, The Netherlands.

Wit, C.T. de, 1988. Duurzame landbouw : blijvende zorg. Voordracht Verenigde Vergadering Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen.

Wit, C.T. de, 1971. Verleden, heden en toekomst. Stikstof (69) : 396-408.

Marschner, H., 1986. Mineral nutrition in higher plants. Academic Press, 674 p.

Biewinga, E.E., 1991. Mineralenoverschot in landbouw spoedig verleden tijd ? Landbouwkundig tijdschrift, 103 (6/7) : 30-33.

Kalverkamp, D.G. & D.N. van Hoytema, 1989. Op zoek naar een duurzame landbouw : een schets van de kosten en baten van de omschakeling van Nederland op Biologische-Dynamische landbouw, Berenschot B. V., Utrecht.

Meer, H. G. van der & F. Berendse, 1990. Nutriëntenoverschotten onevenredig groot. Landbouwkundig tijdschrift, 102 (9) : 30-31.

Oenema O., P.J. van Erp & K. de Jager, 1991. Geïntegreerde bemesting in de akkerbouw. Meststoffen 1/2 : 10-16.

Stoorvogel J.J. & E.M.A. Smaling, 1990. Assessment of soil nutrient depletion in Sub-Saharan Africa. Report 28. Wageningen, Winand Staring Centre, 137 p.

Exercices

1. Les données suivantes ont été obtenues dans un essai de fertilisation azotée de prairies (4 coupes sur Rhodes grass) :

apports d'azote (kg N ha ⁻¹)	rendements (kg MS ha ⁻¹)	g N g ⁻¹ MS
0	6000	0.010
100	10000	0.015
200	12500	0.020
400	14000	0.030

a) Calculer combien de kg de matière sèche sont produits par unité d'azote apportée et l'efficacité de l'utilisation de l'engrais (N-récolté / N-fourni) pour chaque niveau de fertilisation : 0-100, 100-200 et 200-400 kg N ha⁻¹.

b) Tracer sur un diagramme à trois quadrants les relations entre l'apport, l'absorption d'azote et les rendements en matière sèche.

c) Tracer la teneur en azote des feuilles en fonction du taux de croissance pour des plantes en C₃ et en C₄. Expliquer.

2. Des essais de fertilisation ont été menés sur le riz aux Philippines. Dans les parcelles non fertilisées, l'absorption d'azote était de 25 kg ha⁻¹. La quantité d'azote-engrais recouvrée était de 45 % et pour les faibles doses, l'efficacité était de 70 kg de grains kg⁻¹ N absorbé. Le rendement maximal était de 8000 kg de grains ha⁻¹ avec une absorption d'azote de 180 kg ha⁻¹.

a) Tracer les différentes relations sur un diagramme à trois quadrants.

b) Quelle est la dose minimale d'engrais pour obtenir un rendement de 8 00 kg ha⁻¹ ?

c) Calculer le rendement grains pour les parcelles non fertilisées.

3. Les données suivantes concernent une culture de manioc en condition de production limitée par l'azote :

- la teneur en azote des parties souterraines est de 0,003 g N g⁻¹ de matière sèche ;
- la teneur en azote des parties aériennes est de 0,01 g N g⁻¹ de matière sèche ;
- le rapport racine / tige est de 0,8.

Calculer l'efficacité de l'utilisation de l'engrais par les racines en g MS g⁻¹ N absorbé.

4. a) Pourquoi les apports d'azote sur une culture de blé de printemps sont-ils fractionnés et pas sur une culture de betterave à sucre ?

b) Comme dans les pays en voie de développement les engrais azotés sont difficiles à trouver ou indisponibles, il peut être intéressant d'augmenter l'efficacité de l'utilisation de l'azote par les racines (kg de matière sèche kg⁻¹ N). Quels caractéristiques doivent être retenues pour choisir entre deux variétés ?

c) Des sources historiques montrent qu'au 18^{ème} siècle, dans les exploitations des Flandres françaises, le trèfle était fertilisé avec 45 paniers de cendres par hectare et le colza avec 34 voitures de fumier par hectare et des résidus du traitement des graines de colza. Expliquer pourquoi ces modes de fertilisation sont préférables aux combinaisons inverses (trèfle / fumier et résidus de colza, colza / cendres).

d) Dans une province des Pays-Bas, un agriculteur espère un rendement de 10 tonnes de blé par hectare avec une teneur en matière sèche de 85 % et un indice de récolte de 0,55. Au cours de la saison de culture, une parcelle non fertilisée peut fournir 80 kg N ha^{-1} et l'efficacité de l'azote est de 70 %. Les teneurs en azote des grains et des tiges sont estimées respectivement à 0,02 et $0,005 \text{ g N g}^{-1}$ de matière sèche. Quelle quantité d'azote faudra-t-il apporter ?

[Chapitre 5](#)

Rapports PSS N° 13 (Chapitre 5)

Les principes de la théorie de l'écologie de la production

Traduction d'un Cours du Département de la Théorie de l'Ecologie de la Production
de l'Université Agricole de Wageningen (TPE-LUW)

[Table des matières,](#)
[Chapitre 1-4](#)

5. Production réduite par les mauvaises herbes, les insectes, les maladies et la pollution

Dans les chapitres précédents, les facteurs déterminant (radiation, température) et limitant la production (eau, éléments nutritifs) ont été discutés. Ce chapitre concerne les facteurs qui réduisent la production : les mauvaises herbes (5.1), les insectes et les maladies (5.2). En prenant en compte ces facteurs, on obtient une description plus réaliste des conditions de production réelle. Les facteurs réduisant la production concerne tous les niveaux de production, mais agissent différemment selon le niveau concerné. Les facteurs limitant et réduisant la production interfèrent : si on arrive à quantifier l'effet de ces facteurs sur la production et surtout sur l'assimilation, la respiration et la transpiration, des modèles de simulation peuvent être développés et utilisés pour identifier des techniques culturales.

5.1. Les mauvaises herbes

Les mauvaises herbes réduisent le rendement car elles entrent en concurrence avec la culture pour les ressources environnementales (5.1.1). Bien que cette réduction de rendement puisse être décrite par des équations empiriques ou des modèles statiques de régression (5.1.2), une approche dynamique est souhaitable. Une telle approche décrit la dynamique des répartitions des ressources entre la culture et les mauvaises herbes au cours du temps et permet de quantifier les réactions de la culture et des mauvaises herbes en terme de production (5.1.3). Des techniques de lutte peuvent être identifiées en se basant sur les processus de l'interaction culture-mauvaises herbes (5.1.4).

5.1.1. Introduction

Les adventices sont des plantes qui affectent les objectifs de production du paysan. Les effets néfastes

sont :

- une réduction de la croissance et du rendement de la culture par la compétition pour la lumière, l'eau ou les éléments nutritifs ou par un comportement parasitaire, en utilisant l'eau et les assimilats de la plante hôte (Tableau 5.1) ;
- une réduction de la valeur économique ou une perte de récolte, surtout par contamination (par exemple le *Galium aparine* dans les céréales et les petits pois) ;
- la difficulté pour utiliser certaines techniques culturales, surtout les techniques de récolte ;
- l'augmentation des insectes et des maladies quand les mauvaises herbes servent d'hôtes ;
- un effet négatif pour l'appréciation de la culture (effet psychologique encore mal estimé).

En général on peut conclure que le paysan perd du temps, de l'énergie et de l'argent pour contrôler les mauvaises herbes.

Tableau 5.1. Estimation globale des pertes de rendement liées à la présence de mauvaises herbes dans quelques pays africains (d'après : Akabundo, I.O, 1991).

Cultures	Pays	Réduction (%)
<i>Céréales</i> Maïs	Ghana	55
	Kenya	34
	Nigéria	40
	Ghana	84
	Libéria	63
	Nigéria	90
	Sénégal	48
	Libéria	48
	Nigéria	54
	Sénégal	28
Riz de Riz repiqué	Libéria	48
	Nigéria	54
	Sénégal	28
Riz semé à la volée	Nigéria	54
	Sénégal	28
Riz de basfond	Nigéria	54
	Sénégal	28
<i>Légumineuses</i> Niébé (<i>Vigna unguiculata</i>)	Ghana	67
	Nigéria	60
	Ghana	54
	Ghana	53
	Nigéria	60
	Zambie	40
	Nigéria	53
Arachide		
Soja		
Pois d'angole (<i>Cajanus cajan</i>)		

<i>Tubercules</i>		
Manioc	Nigéria	65
Patate douce	Nigéria	91
Manioc	Côte d'Ivoire	91
	Nigéria	73
<i>Fibres + huile</i>	Divers pays	65

Les baisses de rendement dépendent du taux d'infestation de la culture par les mauvaises herbes. Les paragraphes suivants envisageront surtout l'interaction mauvaises herbes/culture pour les besoins en lumière, eau et éléments nutritifs.

5.1.2. Détermination des pertes de rendement

Dans une culture non-infestée par les mauvaises herbes, il existe aussi une compétition entre les plants pour la lumière, l'eau et les éléments nutritifs. Au moment de la levée, la distance séparant les plants leur permet de croître d'une façon exponentielle.

La compétition commence quand les plants s'influencent mutuellement, cela correspond à *la densité critique*. A ce stade, le poids de plantes par unité de surface en g m^{-2} est appelé *poids à la densité critique* et il découle de la densité des plants (plants m^{-2}) et du poids d'un plant individuel (g plant^{-1}).

La compétition pour la lumière est due à un ombrage mutuel des plantes. Quand elle existe, la courbe de croissance passe d'une forme exponentielle à une forme linéaire (2.1.3.1). Pendant la période de croissance, la disponibilité en eau et en éléments nutritifs diminue graduellement suite à la compétition qui existe et les besoins des cultures ne sont pas satisfaits ou incomplètement (pluie, irrigation ou application d'engrais).

Egalement, la compétition entre une culture et les mauvaises herbes peut être représentée. Celle là est représentée par une courbe de réponse aux densités croissantes d'adventices (mauvaises herbes). La densité croissante de mauvaises herbes par rapport à une densité constante de la culture augmente la compétition et provoque une réduction des rendements (Figs 5.1 et 5.2).

La Fig. 5.1 concerne une culture de betterave infestée par *Chenopodium album*. Comme prévu, la production de betterave diminue quand la densité des adventices augmente. Cependant, si le délai entre la levée de la culture et celle des mauvaises herbes augmente, le poids individuel de chaque mauvaise herbe diminue ce qui peut compenser leur haute densité. Au début, les plants de betterave ont une densité plus faible que les mauvaises herbes et un poids et une taille plus élevés, ils sont donc plus compétitifs pour la lumière, l'eau et les éléments nutritifs et la réduction de rendement est atténuée.

Figure 5.1. Rendement relatif d'une culture de betterave (rendement réel / rendement avec un désherbage total) en fonction de la densité de mauvaises herbes et du nombre de jours séparant

l'émergence de la culture de l'émergence des mauvaises herbes (5, 10 ou 15 jours).

D'après Bos *et al.*, 1991.

Les conditions environnementales peuvent également modifier la réponse de la culture aux mauvaises herbes. La Fig. 5.2 montre un exemple de compétition entre l'herbacée *Echinochloa crus galli* et le maïs. En 1983, pour une densité des mauvaises herbes de 18 plants m^{-2} , la production de maïs chute de 50 % parce que la croissance des adventices a devancé celle du maïs. Cette compétition précoce et sévère réduit aussi considérablement la croissance des tiges et les pieds de maïs ne dépassent pas les mauvaises herbes. En 1982, le maïs a levé avant les mauvaises herbes et la baisse de rendement est moins forte malgré une densité plus élevée des mauvaises herbes.

Figure 5.2. Biomasse relative d'une culture de maïs (biomasse obtenue / biomasse obtenue avec un désherbage total) en fonction de la densité de mauvaises herbes pour les années 1982 et 1983.

D'après Kropff *et al.*, 1984.

Tant qu'il n'y a pas de compétition pour les ressources disponibles, la présence des mauvaises herbes ne cause pas forcément une réduction de rendement et cela est évidemment fonction du moment de l'infestation (Fig. 5.1). Pour cette raison, on peut déterminer une période critique au cours de laquelle la capacité de compétition des mauvaises herbes peut être contrôlée afin d'éviter de fortes réductions de rendement.

Des essais d'infestation avec des densités croissantes de mauvaises herbes et répétés pendant des périodes différentes permettent de déterminer la capacité de compétition des cultures et des mauvaises herbes aux différents stades de développement. Cependant, une telle approche nécessite un nombre d'essais très élevé. L'utilisation de modèles dynamiques et explicatifs en liaison avec des essais en plein champ semble plus appropriée.

Question 5.1. Quelle information supplémentaire est nécessaire pour améliorer l'utilité des résultats des essais avec des densités croissantes de mauvaises herbes pour modéliser la compétition ?

Le développement des modèles de simulation qui sont basés sur une description des processus de base de la compétition nécessite des informations sur les facteurs qui influencent la croissance de la culture et des mauvaises herbes. On peut citer les conditions d'environnement (sol, climat), les techniques culturales (labour, désherbage, apports d'engrais) et les caractéristiques des plantes (morphologie, physiologie). En utilisant de telles informations, on peut prévoir le poids des plants de la culture et des mauvaises herbes au moment de la compétition. De même, on peut déterminer l'évolution de leurs capacités de compétition.

Comme le poids des plants à la densité critique dépend à la fois des densités et des poids individuels, une population importante de semences de mauvaises herbes conduit généralement à un poids élevé à la densité critique et provoque une chute importante de rendement.

5.1.3. Concurrence entre cultures et mauvaises herbes

L'utilisation de modèles explicatifs qui décrivent la dynamique de population des graines (des mauvaises herbes) et la compétition pour la lumière, l'eau et les éléments nutritifs peuvent améliorer l'interprétation des résultats des essais avec des infestations croissantes : estimation de la compétitivité des cultures et des mauvaises herbes et réduction de rendement.

Le poids à la densité critique dépend du nombre de plants et de leurs poids individuels. Ces valeurs varient avec les caractéristiques des plantes (pouvoir germinatif, architecture de la plante) et les facteurs environnementaux qui influencent la germination, sa vitesse et sa durée ainsi que la vitesse de croissance de la plantule.

A la densité critique, la compétitivité est déterminée par les taux de croissance de la culture et de chacune des espèces de mauvaises herbes.

Question 5.2. En principe, les taux de croissance (W/t) de chaque plant augmente avec le poids (W) et grâce à l'extension du système racinaire et de la surface foliaire qui permet une meilleure utilisation de la lumière, de l'eau et des nutriments par unité de temps (t). Expliquer comment les taux de croissance des espèces en C_3 et en C_4 peuvent être distingués dans le cas où le poids des espèces en C_3 est supérieur ?

Pour distinguer les taux de croissance de la culture et des mauvaises herbes (ou ceux de plantes en C_3 ou en C_4), on utilise le rapport $(W/t)/W$ qui correspond au *taux de croissance relative* RGR (Relative Growth Rate). Ainsi, l'effet du poids des plantes qui est masqué dans W/t disparaît dans le nouveau rapport.

W peut correspondre à un poids, une taille, une surface foliaire, de toute façon, l'unité de W est éliminée dans le calcul du taux de croissance relative et RGR s'exprime en j^{-1} .

Le taux de croissance relative RGR reflète la compétitivité des espèces concernées et l'influence des conditions environnementales sur leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques.

Les caractéristiques morphologiques des parties aériennes (taille, surface foliaire, distribution des feuilles et coefficient d'extinction) et souterraines (profondeur d'enracinement et répartition des racines dans le sol) de la plante influencent l'interception de la lumière et l'absorption de l'eau et des nutriments. Les caractéristiques physiologiques se reflètent dans l'efficacité de l'utilisation de la lumière, de l'eau et des nutriments.

5.1.3.1. La population de graines de mauvaises herbes

Bien que les mauvaises herbes puissent se propager d'une façon végétative (rhizomes, stolons), c'est

surtout le stock de semences dans le sol qui détermine la densité potentielle d'infestation.

Certaines mauvaises herbes produisent beaucoup de graines. Dans ce cas, elles réduisent le rendement de la culture en cours et ont ensuite un effet négatif sur les cultures ultérieures à cause du stock de graines dans le sol qui détermine une forte densité potentielle de mauvaises herbes. La viabilité de ces semences peut être réduite par la présence de prédateurs (enlèvement des graines) et les dégâts de micro-organismes.

Les conditions environnementales stimulant la germination sont des intensités lumineuses élevées, l'existence d'un stock d'eau dans le sol, d'importantes fluctuations journalières de la température et de hautes teneurs du sol en nitrate. C'est surtout à la surface du sol que l'on trouve ces conditions favorables à la germination, elle débutera donc plus rapidement dans la couche superficielle du sol.

Cependant, il existe des plantes dont la germination est inhibée par des niveaux de radiation élevés ou par la composition spectrale de la lumière après son passage dans un couvert végétal (le pourcentage d'infrarouge augmente avec l'interception du composant rouge par les feuilles).

Le stock de semences de mauvaises herbes peut s'étendre profondément dans le sol suite au labour ou aux activités des animaux. La germination de ces semences est alors difficile à cause d'une aération insuffisante du sol ou des conditions défavorables aux facteurs mentionnés plus haut. Le travail du sol (labour, hersage) ou de grandes fluctuations de la température peuvent provoquer la germination des semences. Ce processus est appelé *levée de la dormance*.

5.1.3.2. La lumière

Le niveau de compétition entre la culture et les mauvaises herbes pour la lumière dépend de la participation relative de chaque espèce dans l'interception de la radiation. Cette interception est fonction de la dimension et de l'orientation de la surface foliaire, déterminée par la vitesse de croissance des feuilles et la hauteur des plantes.

Si le poids des mauvaises herbes à la période critique est relativement bas (levée tardive, faible population de graines), elles seront vraisemblablement influencées d'une façon négative par l'ombrage de la culture. Dans de telles conditions, l'effet dépressif des mauvaises herbes risque d'être négligeable parce que le niveau de la radiation sous un couvert dense est généralement en dessous de leur point de compensation de la lumière. En outre, la composition spectrale de la radiation transmise inhibe la germination (5.1.3.1).

Plusieurs caractéristiques des mauvaises herbes peuvent influencer leur compétitivité. Bien que *Stellaria media* soit caractérisée par une surface foliaire plus grande, *Chenopodium album* affecte plus les rendements d'une culture de betteraves par sa croissance en hauteur plus importante.

Tant que les taux de croissance relative (RGR) des deux espèces sont égaux et s'il n'y a pas une

différence de taille, la part de radiation interceptée par chacune est équivalente (5.1.3).

Une différence des taux de croissance relative provoque un changement graduel dans l'interception de la radiation en faveur de l'espèce ayant le RGR le plus élevé. Ceci est démontré par la différence des taux de croissance relative pour les espèces en C_3 et en C_4 : les espèces en C_4 utilisent mieux la radiation interceptée et cet avantage est surtout évident pour les températures élevées. La plupart des mauvaises herbes dans les tropiques sont des espèces en C_4 et dans les zones tempérées, les espèces en C_3 prédominent. Ceci explique pourquoi la betterave à sucre (espèce en C_3) est très sensible à la compétition avec *Amaranthus retroflexus* (C_4) en zone chaude tandis que les maïs (C_4) souffre surtout de *Chenopodium album* (C_3) dans des climats tempérés.

Dans les modèles de simulation, la compétition pour la lumière au cours du développement de la culture et des mauvaises herbes est simulé sur la base de la dynamique de la surface foliaire (LAI) en rapport avec la morphologie des plantes (taille, architecture du couvert).

Dans ce but, l'ensemble de la surface foliaire est répartie en différents niveaux en fonction de la profondeur du couvert végétal. Chaque couche absorbe une certaine quantité de radiation déterminée par le coefficient d'extinction.

La radiation absorbée par chaque niveau est répartie entre chaque espèce en fonction de leur contribution relative à la surface foliaire de ce niveau. Ainsi, le taux d'assimilation d'un niveau est estimé pour chaque espèce. Finalement, une intégration sur l'ensemble des niveaux permet de calculer le taux journalier d'assimilation (Fig. 5.3).

[Figure 5.3.](#) Représentation schématique du calcul des taux d'assimilation de CO_2 pour chaque niveau de feuilles d'une culture (1) et d'une mauvaise herbe (2) en compétition pour la lumière en se basant sur la radiation photosynthétiquement active absorbée (PAR absorbée).

D'après Kropff & Spitters, 1990 dans Hoogerkamp & Stryckers.

La compétition pour la lumière entre deux espèces peut être illustrée par une expérience en pots, dans lequel l'influence de *Chenopodium album* sur l'orge a été étudiée. Au début la croissance des plants individuels est plus ou moins de forme exponentielle ([Fig. 5.4](#)). Jusqu'à la fermeture du couvert, les plantes se développent comme des plants individuels à une densité élevée.

Ensuite, l'assimilation de chaque espèce est fonction de sa contribution relative au couvert végétal. Dans la [Fig. 5.5a](#), l'orge occupe 82 % de la surface foliaire totale et le *Chenopodium album* 18 %. Par conséquent, le taux de croissance de cet orge correspond à 82 % du taux de croissance d'une monoculture d'orge quand le couvert se ferme. De la même manière, le taux de croissance de *Chenopodium album* en compétition avec l'orge correspond à 18 % du taux d'une culture seule.

Si les deux espèces présentent la même efficacité d'utilisation de la radiation (et c'est souvent le cas), le taux de croissance de l'orge est 82/18 soit 4.5 fois plus élevé que celui de *Chenopodium album*. Ce taux de croissance plus élevé permet à l'orge de conserver la plus grande part du couvert végétal de l'association.

Si l'augmentation de la surface foliaire (cm²) par gramme de matière sèche formée est la même pour les deux espèces, leurs parts de surface foliaire dans l'association ne changent pas. Les deux espèces associées dans notre exemple sont dans ce cas (Fig. 5.5a, lignes horizontales dans le haut de la figure).

Dans l'essai de compétition de la Fig. 5.5a, *Chenopodium album* germe 7 jours avant l'orge. Cependant, l'orge occupe l'essentiel du couvert végétal car son taux de croissance est plus élevé (forme linéaire). Par conséquent, l'orge semble plus compétitif.

Chenopodium album peut obtenir une contribution plus importante dans le couvert végétal si il est semé plutôt. Dans ce cas, sa courbe de croissance est déplacée vers la gauche. Ainsi si *Chenopodium album* lève 21 jours avant l'orge, il devient plus compétitif. (Fig. 5.5b).

La [Fig. 5.5](#) montre qu'en cas de compétition pour la lumière, l'espèce qui occupe la plus grande part du couvert végétal lors de sa fermeture (c'est-à-dire quand la concurrence commence) est la mieux placée. Si l'on utilise une échelle logarithmique, on peut démontrer que cette contribution relative correspond au point de la levée avec le même taux de croissance relative (même pente pour les deux courbes).

Une bonne position de départ est obtenue grâce à un poids élevé des plants. La différence initiale de poids entre les deux espèces se maintient pendant la phase de la croissance exponentielle si les deux espèces ont le même taux de croissance relative. Dans ce cas, l'espèce ayant un poids par plant 2 fois plus grand que l'autre occupe une part du couvert végétal deux fois plus grande.

Cela montre l'effet énorme du poids à la levée dans la compétition. Le poids d'une plantule d'orge est beaucoup plus grand que celui d'une plantule de *Chenopodium album* car la graine a plus de réserve. Une graine d'orge pèse 40 mg, contre 0,8 mg pour *Chenopodium album*. Le mauvais point de départ de *Chenopodium album* peut être amélioré par un semis précoce qui lui permet d'avoir un poids plus élevé lors de la levée de l'orge.

Chenopodium album pourrait concurrencer l'orge malgré sa mauvaise position de départ si son taux de croissance au début était plus élevé que celui de l'orge. Cela n'est pas le cas et les deux espèces ont un taux de croissance relative de 0,14 j⁻¹ (Fig. 5.4).

En cas de compétition pour la lumière et quand le couvert végétal est fermé, le taux de croissance de chacune des espèces est proportionnel à sa contribution relative à la surface foliaire. Cependant, ce calcul est faussé dans le cas d'une espèce de haute taille qui interceptera plus de lumière : les positions dans la compétition évoluent (pas comme dans la Fig. 5.5) et l'espèce la plus haute améliore sa position au détriment de l'espèce la plus courte en occupant une part plus importante du couvert végétal.

***Figure 5.4.** Augmentation du poids sec de plants individuels d'orge et de « fat-hen » au cours du temps (échelle logarithmique).*

***Figure 5.5.** Evolution des taux de croissance d'une culture d'orge et d'une culture de « fat-hen » montrant la concurrence si la culture de « fat-hen » lève 7 ou 21 jours avant la culture d'orge (courbes A et B respectivement). Le taux de croissance des cultures associées en proportion 1/1 est exprimé en pourcentage du taux de croissance maximum de la culture (échelle logarithmique).*

5.1.3.3. L'eau et les éléments nutritifs

Dans des conditions de croissance non optimales (sécheresse ou manque d'éléments nutritifs), certaines mauvaises herbes peuvent avoir un avantage dans la compétition si elles utilisent plus efficacement les ressources limitées. Cela peut être le cas grâce à un système racinaire plus étendu (densité racinaire plus élevée ou enracinement plus profond) ou grâce à une meilleure résistance aux manques d'eau ou d'éléments nutritifs.

Par conséquent, une culture déjà affectée par ces mauvaises conditions subira la concurrence des mauvaises herbes. En général, la compétition pour les éléments nutritifs et l'eau commence avant la compétition pour la lumière parce qu'au début de la croissance les systèmes racinaires des mauvaises herbes et de la culture exploitent le même volume du sol. La croissance du système racinaire débute avant celle des parties aériennes. Si le stock initial en éléments nutritifs et en eau est épuisé par l'évaporation et l'absorption par les plantes, la demande dépasse l'offre. A ce stade les taux de croissance diminuent à cause des effets de la compétition. Les mauvaises herbes avec une compétitivité élevée pour l'eau constituent une contrainte sérieuse sur les sols sablonneux. Dans les conditions où l'eau est le facteur limitant de la croissance (zone tropicale semi-aride), les mauvaises herbes peuvent avoir un effet dépressif considérable sur la production.

Comme nous l'avons vu plus haut, la germination des graines exige de l'eau. Les mauvaises herbes germent seulement dans la couche superficielle du sol (profondeur maximale approximative de 10 cm). Puisque les couches superficielles se dessèchent rapidement à cause de l'évaporation, la survie des plantules dépend surtout de la quantité et de la répartition des pluies. Une position de départ favorable aux mauvaises herbes peut aboutir à un épuisement de l'eau et gêner la croissance de la culture.

Une quantité d'eau excessive peut également modifier la compétitivité des plantes. Ainsi le riz irrigué tolère mieux la submersion que ses mauvaises herbes.

La compétition pour les ressources du sol peut être simulée comme pour la compétition des parties aériennes pour la lumière. Comme on considèrerait que la fraction de lumière interceptée par chacune des espèces est fonction de leur contribution relative à la surface foliaire totale, on calcule la fraction de l'eau ou des éléments nutritifs absorbés en fonction de la contribution relative de chaque espèce à la densité racinaire. Ainsi, la compétition souterraine peut être introduite dans les modèles de simulation grâce au

suivi du bilan hydrique et/ou du bilan des éléments nutritifs dans le profil racinaire. Comme pour la lumière, l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs des différentes couches est suivie séparément pour les deux espèces. Le taux de croissance de chaque espèce dérive de la quantité d'eau ou d'éléments nutritifs absorbés.

La description de l'effet de l'eau sur la germination se fait à travers le calcul de la teneur moyenne en eau de la couche superficielle, en considérant l'évaporation journalière, la percolation de l'eau (c'est-à-dire l'eau perdue pour les racines superficielles) et la consommation de l'eau par la culture et les mauvaises herbes.

5.1.4. Le contrôle des mauvaises herbes

L'objectif de la lutte contre les mauvaises herbes est leur diminution ou leur élimination par des techniques de *désherbage* mécanique (labour, hersage, brûlis), chimique (herbicides) ou biologiques (myco-herbicides). Des techniques efficaces pour la lutte contre les mauvaises herbes peuvent être identifiées en se basant sur les principes de la compétition culture mauvaises herbes vus plus haut.

Le désherbage sert à court terme à réduire la surface foliaire des mauvaises herbes pendant les périodes critiques où l'on craint leur compétitivité. L'objectif à long terme est de minimiser le stock de semences de mauvaises herbes dans le sol ce qui peut être obtenu par leur élimination avant floraison. Des dés herbages réguliers réduisent le stock de semences dans le sol et par conséquent les risques de chûtes de rendement (Fig. 5.6) mais impliquent des coûts supérieurs (5.3).

Figure 5.6. Simulation de l'évolution de la population de graines d'avoine sauvage (courbes A, échelle logarithmique) et des pertes de rendement associé d'une culture d'orge de printemps (courbes B). Les herbicides sont appliqués tous les ans ou tous les 2, 3 ou 4 ans (courbes 1, 2, 3, 4).

D'après Rabbinge & Bastiaans, 1989, dans Rabbinge, Ward & Van Laar.

La réduction de la surface foliaire des mauvaises herbes permet de réduire leur demande en eau et éléments nutritifs, diminue leur interception de la radiation et a un effet négatif sur leur compétitivité. On peut quantifier l'efficacité d'un dés herbage à travers la réduction relative de la couverture du sol par les mauvaises herbes ou par la réduction de la fraction des mauvaises herbes dans la surface foliaire. La fraction complémentaire représente le degré de survie des mauvaises herbes.

Les modèles de simulation peuvent être des outils appropriés pour établir un calendrier de dés herbage. La connaissance du stock des semences dans le sol, les caractéristiques physiques du sol et les conditions environnementales permettent de prévoir l'évolution des mauvaises herbes, d'envisager les périodes critiques en calculant les risques de pertes de rendement et d'indiquer les moments, les méthodes et la fréquence d'un dés herbage optimal. Ces modèles peuvent également indiquer la date de semis optimal de la culture et la densité de semis permettant d'obtenir un poids optimal à la densité critique afin de limiter la réduction de production. Evidemment les conditions économiques et logistiques ont un rôle dominant dans les décisions finales.

5.1.5. Diagramme relationnel

Le diagramme rationnel de la Fig. 5.7, analogue à celui du paragraphe 2.5 illustre la réduction de la production par les mauvaises herbes, en indiquant les interactions les plus importantes dans le processus de la compétition.

Figure 5.7. Diagramme relationnel de la production en présence de mauvaises herbes indiquant les interactions entre la culture et les adventices.

Les symboles utilisés représentent les conditions de production potentielle ([Fig. 2.35](#)). La radiation et la température sont les principales variables (variables dirigeantes), les paramètres du sol et de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées. Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961.

5.1.6. Résumé

La réduction du rendement d'une culture par les mauvaises herbes peut être expliquée par leurs différences de compétitivité pour l'acquisition et l'utilisation des ressources limitées (Fig. 5.8).

La compétitivité est déterminée par les positions relatives de départ de la culture et des mauvaises herbes et par leur taux de croissance relatif (RGR).

Les positions relatives de départ sont déterminées par :

- le stock de semences dans le sol ;
- la date de germination qui dépend des facteurs environnementaux (par exemple, besoins en terme de lumière, température et nitrate pour lever la dormance) ;
- les poids des pieds à la levée et à la densité critique ;
- le taux de croissance relative pendant les premières phases du développement des deux espèces.

Le taux de croissance relatif dépend :

- des caractéristiques des plantes
- morphologie : hauteur, surface foliaire, architecture du couvert, profondeur d'enracinement ;
- physiologie : efficacités de l'utilisation de la lumière, de l'eau et des éléments nutritifs ;
- des conditions environnementales : radiation, température, disponibilité en eau et en éléments nutritifs.

Figure 5.8. Diagramme des facteurs déterminant l'ampleur de la concurrence entre une culture et les mauvaises herbes.

5.2. Les insectes, les maladies et la pollution

Les cultures peuvent être infestées par les insectes et les maladies avant et après la récolte (5.2.1). Les pertes de rendement qui en découlent varient avec les années et les conditions environnementales (5.2.2). Pour cela une approche dynamique et explicative peut fournir une meilleure compréhension des processus de base à l'origine des interactions entre les insectes, les maladies et les cultures (5.2.3). et favoriser le développement de systèmes plus efficace pour la protection des cultures (5.2.4).

Les activités agricoles et industrielles, l'utilisation des voitures ont augmenté l'émission de polluants dans l'air (métaux lourds et gaz comme le SO₂) et cette pollution peut être considérée comme une nouvelle génération de facteurs de réduction de la production. Les processus impliqués dans le cas des différents polluants sont encore mal connus et nous aborderons seulement ce sujet.

5.2.1. Introduction

Les effets des insectes et maladies sur les cultures sont souvent comparables à ceux des mauvaises herbes : réduction de la production et de la valeur économique de la récolte. De plus, la lutte contre les maladies et les insectes demande une connaissance spécifique, du temps et de la main d'oeuvre et par conséquent une augmentation des coûts. Les produits récoltés et stockés sont aussi susceptibles d'être dépréciés par les insectes et les maladies qui provoquent une part importante des pertes après la récolte (Tableau 5.2).

Tableau 5.2. Estimation globale des pertes de rendement de quelques cultures après la récolte. D'après : National Academy of Sciences, 1978.

Produit	Pays	Pertes en %
Blé	Bolivie, Brésil	15-20
Mil	Rhodésie, Soudan, Zambie	10-15
Sorgho	Nigéria, Rhodésie	5-35
	Inde, Paksitan	5-10
Haricot	Thaïlande, Nicaragua	10-35
	Zambie, Ghana	5-45
Pommes de terre	Chili, Pérou, Vénézuëla	25-30
Manioc	Colombie Equateur, Amérique centrale	15-25
Ignames	Ghana, Nigéria	10-20
Tomates	Plupart des pays développés	50

Les insectes et les maladies entrent en compétition avec les cultures pour les ressources (par exemple les champignons sur les feuilles absorbent la radiation), et affectent les produits récoltés d'une façon directe (par exemple : les nématodes ou les pucerons absorbent des assimilats, les oiseaux mangent le grain, les éléphants abiment les arbres). Dans les paragraphes suivants, nous nous limiterons aux *agents pathogènes* (champignons, virus, bactéries) et *insectes nuisibles*.

Dans certains cas, il peut exister des interactions entre insectes et maladies : après destruction des tissus végétaux par les insectes, les agents pathogènes peuvent infester les plantes.

5.2.2. Evaluation des pertes de rendement

Il est possible de quantifier la réduction de la production en utilisant certaines caractéristiques indépendantes des insectes et maladies impliqués.

Les points importants sont :

- le degré d'infestation de la culture exprimé en unités d'insectes ou de lésions de la maladie à un moment donné ou bien accumulées pendant une certaine période ;
- la période d'infestation en unités de temps (jours) ;
- l'importance de l'attaque exprimée par le nombre d'unités de biomasse perdu par unité d'infestation pendant une certaine durée.

La combinaison de ces facteurs indique le niveau des dégâts et se reflète dans les pertes de rendement.

On peut illustrer cela avec l'exemple d'un verger de pommiers aux Pays-Bas infesté par des acariens. La densité maximale est de 40 acariens par feuille. Le nombre d'acariens par feuille cumulé sur la période d'infestation pour une feuille moyenne est de 1080 acariens-jours par feuille. Cela correspond à une réduction de la production de 18 %, et à une réduction de croissance des arbres de 30 %.

Avec des conditions comparables en Angleterre, le rendement chute quand l'infestation atteint 1350 acariens-jours par feuille.

Dans des essais en Oregon (Etats-Unis), les pommiers placés en conditions optimales peuvent tolérer une densité de 70 acariens par feuille et 1400 acariens-jours par feuille sans présenter de baisses de rendement.

Question 5.3. Expliquer les différences de réponse du rendement dans les exemples d'attaques d'acariens mentionnées ci-dessus.

L'activité d'une infestation d'acariens dépend de la densité de l'attaque, de la durée de l'infestation et de l'état de la culture qui est largement déterminé par les conditions environnementales.

L'estimation des pertes de rendement dans une situation donnée exige de quantifier certains paramètres (par exemple une forte densité avec une faible activité). Les valeurs réelles de ces paramètres sont fonction de l'état de la culture et aussi des conditions de l'infestation (par exemple composition de la population d'insectes à chaque stade). Aussi ces paramètres sont influencés par les conditions environnementales. Par exemple, une teneur élevée des feuilles en azote après un apport d'engrais augmente l'effet pathogène de beaucoup de maladies.

Généralement, les conditions favorables à de fortes densités d'insectes et de maladies conduisent aussi à des activités élevées. Cependant, au début d'une infestation, les conditions environnementales peuvent changer avant que le stade actif soit atteint et retarder le début de la période infectieuse. Ceci se produit fréquemment quand l'insecte ou la maladie est caractérisé par de long cycles de développement. Pour estimer le début et la durée de la période infectieuse, il faut tenir compte de ce phénomène et considérer la dynamique de la population (par exemple les changements dans la composition de la population).

La complexité des interactions impliquées dans les réductions de la production par les insectes et les maladies exige de comprendre les processus de base afin de mettre au point des méthodes de lutte efficaces.

5.2.3. Effet des insectes, des maladies et des polluants sur la culture

Les caractéristiques morphologiques et physiologiques des cultures, des insectes et des maladies et leurs interactions avec les conditions environnementales détermine le type d'interaction et son influence sur la culture. Le Tableau 5.3 présente quelques types d'interactions entre la culture et les insectes et les maladies, la nature des dégâts et les processus physiologiques affectés.

Une approche similaire peut être utilisée pour étudier les effets des polluants sur une culture si les processus physiologiques affectés sont connus.

Un modèle de simulation de la croissance des cultures comme SUCROS peut inclure les effets des insectes et des maladies en utilisant les informations du Tableau 5.3. Le diagramme relationnel de la [Fig. 5.9](#) illustre ce type de situation et indique les points où interviennent les principales interactions entre la culture et les agents pathogènes. Certaines de ces interactions seront détaillées dans des exemples pour quelques insectes et maladies.

Tableau 5.3. Quelques exemples de facteurs de réduction de la croissance des cultures et de leur mode d'interaction.

D'après Rabbinge & Bastiaans, 1989. Dans : Rabbinge, Ward & Van Laar.

Facteurs	Aspects des pertes de rendement	Exemples
Réduction de la densité	- Nombre de plants perdus - Densité des plants perdus - Capacité de compensation des plants restants	Fonte de semis
Réduction de la lumière interceptée	- Surface couverte - Type de tissus - Absorption totale ou partielle	Levures

Réduction du taux d'assimilation	- effet sur $A_{\max}$ et/ou [epsilon] - distribution des feuilles affectées	Mildiou poudreux Virus jaune de la betterave
Consommation des assimilats	- Vitesse de consommation CH_2O - Sécrétion de substance nuisible	Acariens
Réduction des tissus	- Types de tissus - Vitesse de consommation	Coléoptères

5.2.3.1. Réduction de la densité

Les champignons de la fonte des semis ou une invasion de chenilles affectent négativement la densité de semis d'une culture. Cela peut aboutir à une diminution du rendement si les plantes restantes ne compensent pas ces pertes par une augmentation du tallage (pour les céréales), de la ramification et de la surface foliaire.

5.2.3.2. Réduction de la lumière

Un pathogène qui « détourne » la lumière et diminue l'efficacité de son utilisation peut modifier le taux d'assimilation d'une culture. Ainsi, certains pathogènes des feuilles (Champignons perthotropiques et saprophytiques) vivent dans des tissus morts, absorbent une part de la radiation au détriment de l'assimilation et réduisent la pénétration de la lumière dans le couvert végétal. Certains champignons couvrent la surface de feuilles vivantes de mycélium. Dans ce cas, ils réduisent l'absorption de la lumière et par conséquent les taux d'assimilation. Ils perturbent aussi la photosynthèse par la sécrétion de substances ou par des lésions nécrotiques (voir ci-dessous le paragraphe « réduction du taux d'assimilation »).

Exemple : les levures roses.

Les levures roses (*Sporobolomyces sp.*) se développent sur toutes les surfaces où les sucres, les protéines et les exudats foliaires sont disponibles. Des densités de 10^6 cellules par cm^2 feuille ont été signalées sur des céréales. Les levures vivant à la surface des feuilles absorbent la lumière avant les chloroplastes. Il existe une relation linéaire entre l'absorption et le logarithme de la densité des levures (nombre de cellules par cm^2). Il faut donc tenir compte de l'absorption des levures dans l'estimation de l'intensité de la radiation.

5.2.3.3. Réduction des taux d'assimilation

Beaucoup d'agents pathogènes modifient les propriétés physiologiques de la feuille et affectent négativement les taux d'assimilation. Des virus (virus jaune de la betterave sucrière) et certains champignons peuvent modifier les processus photochimiques et biochimiques et par conséquent le fonctionnement des chloroplastes (valeurs basses de $A_{\max}$ et [epsilon]) ou réduire le nombre de

chloroplastes par unité de surface foliaire (basses valeurs d' $A_{\max}$ sans que varie).

Les bactéries peuvent causer des dégâts structurels dans les chloroplastes. Certains agents pathogènes et insectes peuvent accélérer la sénescence des feuilles et d'autres tels que la rouille affectent le fonctionnement des stomates et provoquer une résistance accrue à l'absorption de CO_2 d'où un très faible taux d'assimilation.

Exemple : le mildiou poudreux.

Les mildious du blé (*Erysiphe graminis*) a un effet prononcé sur l'assimilation brute maximale $A_{\max}$, mais modifie peu $[\epsilon]$ et la respiration à l'obscurité (Tableau 5.4). Même si le mildiou est difficilement visible (4 % de couverture foliaire), l'assimilation et la transpiration en condition de saturation de lumière sont réduites à 50 %.

Question 5.4. En général, le mildiou attaque d'abord les feuilles basses du couvert végétal et s'étend ensuite vers le haut de la plante. Quel serait l'effet sur la réduction de rendement si l'infestation commençait par les couches supérieures du couvert végétal ? (on suppose le même degré d'infestation des champignons).

L'intensité lumineuse est plus faible dans le bas du couvert végétal et l'assimilation des feuilles n'est vraisemblablement pas maximale. Une attaque du mildiou débutant dans le bas du couvert induit donc de plus petites pertes de rendement

Tableau 5.4. Valeurs relatives de l'assimilation brute maximale en condition de saturation de lumière ($A_{\max}$ en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$), de l'efficacité d'utilisation initiale de la lumière ($[\epsilon]$ en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / \text{J s}^{-1} \text{ m}^{-2}$) et de la respiration à l'obscurité (R_{obs} en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour des feuilles plus ou moins affectées par le mildiou. Les plantes ont été réparties dans différentes classes en fonction du pourcentage de leur surface foliaire touchée par le mildiou. Les chiffres entre parenthèses sont les valeurs trouvées pour le témoin et servant de référence.

D'après : Rabbinge, Ward & Van Laar, 1989.

Nombre de répétitions	pourcentage d'infestation	$A_{\max}$	Ecart type	$[\epsilon]$	Ecart type	R_{obs}	Ecart type
11	Témoin	100.0 (45)	3.9	100.0 (0.27)	0.02	100.0 (1.33)	0.21
11	0.1- 0.5	97.1	4.4	101.5	0.03	94.0	0.20
11	0.5- 1.0	86.5	4.1	100.4	0.03	99.2	0.29
9	1.0- 2.0	83.6	4.9	103.4	0.02	111.3	0.37
9	2.0- 3.0	66.8	4.1	94.0	0.03	109.8	0.25

10	3.0- 6.0	57.5	5.2	88.8	0.04	128.6	0.29
9	6.0-10.0	55.3	4.9	84.7	0.03	123.3	0.23
8	> 10.0	40.1	2.6	86.2	0.03	133.8	0.42

Le mécanisme de régulation des stomates basé sur le maintien du rapport des concentrations interne et externe de CO_2 (3.2.2) permet une certaine constance de l'efficacité d'utilisation de l'eau, WUE, et les taux d'assimilation et de transpiration diminuent simultanément et de manière comparable. Quand le taux d'assimilation baisse, les stomates se ferment partiellement pour éviter l'augmentation de la concentration interne de CO_2 . Par conséquent, les taux de transpiration sont réduits aussi.

Exemple : virus jaune de la betterave sucrière

Ce virus peut provoquer des réductions considérables de rendement dans une culture de betterave sucrière. L'époque de l'infestation du virus a un effet important sur la réduction du rendement puisqu'elle détermine la vitesse d'extension du virus et les paramètres physiologiques.

Une expérimentation au champ a montré une réduction de 50 % du rendement due à l'infection virale au stade 8 feuilles. Par contre, au stade 28 feuilles (40 jours après) le rendement est rarement affecté (van der Werf, 1988).

L'effet du virus sur les paramètres physiologiques a été étudié grâce à des mesures précises de la photosynthèse et à des observations sur les caractéristiques optiques des feuilles infectées. La réflexion et la transmission de la PAR sont plus grandes avec les plantes infectées. Cela implique une forte réduction de l'assimilation brute maximale A_{max} , particulièrement sur les feuilles jaune clair. et

l'efficacité de l'utilisation de la lumière diminue si on l'exprime par rapport à la radiation incidente. Ainsi, 70 % des pertes de rendement sont expliquées par la diminution de la capacité photosynthétique et le reste par l'augmentation de la respiration à l'obscurité (Tableau 5.5)

Tableau 5.5. Valeurs relatives de l'assimilation brute maximale en condition de saturation de lumière (A_{max} en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$), de l'efficacité d'utilisation initiale de la lumière ([epsilon] en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / \text{J s}^{-1} \text{ m}^{-2}$) et de la respiration à l'obscurité (R_{obs} en $\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$) pour plusieurs catégories de feuilles de plants affectés par le virus jaune de la betterave sucrière. Les chiffres entre parenthèses sont les valeurs trouvées pour le témoin.

D'après Rabbinge, Wards & Van Laar, 1989.

Catégorie de feuilles	A_{max}	Ecart type	[epsilon]	Ecart type	R_{obs}	Ecart type
Saine	100 (37,0)	2	100 (0,40)	0,04	100 (2,9)	0,7
Veine claire	72	2	101,5	0,04	138	1,1

Verdâtre	46	2	100,4	0,03	138	0,7
Jaune clair	26	2	103,4	0,03	138	0,7

Les différentes valeurs de $A_{\max}$ et de [epsilon] pour différentes catégories de feuilles sont incorporables dans le modèle « SUCROS ». Cependant, la part des processus de maintenance et de croissance (paramètres entrant dans le modèle SUCROS) dans l'augmentation de la respiration à l'obscurité n'est pas suffisamment connue et cela entraîne une mauvaise estimation des pertes de rendement.

5.2.3.4. Consommation des assimilats et réduction des tissus.

Certains parasites se nourrissent des assimilats primaires (Aphidés et Acariens) et d'autres consomment les tissus végétaux (Coléoptères). Puisque chaque kg de glucose produit moins de 1 kg de matière sèche structurale, les « consommateurs » de tissus freinent plus la croissance de la culture si on s'exprime en terme de croissance de la culture par unité de poids consommé. Cependant les effets secondaires des parasites des assimilats (interactions avec les processus physiologiques de la plante, infections d'autres pathogènes) peuvent entraîner une plus forte réduction de la croissance.

Certains agents pathogènes peuvent affecter la turgescence des cellules soit par la succion soit par la destruction des tissus de telle manière que la transpiration augmente. Des agents pathogènes de la racine et les nématodes qui se nourrissent des racines peuvent modifier le bilan hydrique de la plante. Ils peuvent aussi affecter le bilan des éléments nutritifs en interférant avec les activités de transport du phloème vers les racines, en réduisant l'énergie disponible pour l'absorption active des éléments nutritifs et en détruisant le flux passif de l'eau et des éléments nutritifs à cause de la détérioration des tissus conducteurs.

Exemple : Aphides des céréales

Depuis la fin des années 1960, les aphides des céréales sont des insectes ayant un fort impact économique sur les cultures de blé d'hiver. A cette époque, on a commencé à apporter tardivement de l'azote pour prolonger la période de maturation de la culture mais cela coïncide avec le moment où les aphides causent le plus de dégâts. Il a été démontré que les fortes concentrations d'azote dans la culture accroissent la dynamique de croissance des aphides en augmentant leur fertilité et en inhibant la formation des ailes ce qui prolonge leur présence sur la culture (Vereijken, 1979).

A cause de leur conversion de nourriture inéconome, les aphides consomment de grandes quantités de sève du phloème. En plus des réductions de rendement dues à la consommation des assimilats (hydrocarbures et azote), d'autres facteurs secondaires affectent la physiologie de la culture :

1. le miellat sécrété par les aphides couvrent les stomates des feuilles et affectent la photosynthèse ($A_{\max}$) ;

2. des toxines ou des régulateurs de croissance sont injectés dans la plante à travers la salive de l'insecte. Les toxines peuvent influencer la vitesse de sénescence des feuilles.

Le deuxième point a peu d'impact sur les cultures de blé d'hiver aux Pays-Bas.

Les miellats ont une forte concentration en sucre et ils attirent les levures roses. En consommant et en enlevant ces miellats, les levures peuvent diminuer les pertes de rendement car elles sont moins nuisibles que le miellat (Dik, 1990).

Exemple : les coléoptères des céréales

Même s'ils sont présents sur une culture, les coléoptères des céréales ne consomment pas continuellement des feuilles. Leurs activités varient au cours de leur développement et seul le stade larvaire attaque la culture. L'analyse d'un tel système nécessite une simulation des dynamiques de la population de coléoptères. A la fin de leur croissance et de leur développement, les larves forment une chrysalide, muent, deviennent adultes et elles peuvent alors engendrer une autre génération.

Les femelles représentent la moitié de la population et leur taux de ponte détermine la vitesse d'accroissement de la population de coléoptères. Après éclosion, les larves consomment immédiatement les tissus végétaux.

La dynamique de la population de coléoptères peut être intégrée dans la simulation de la croissance de la culture par l'intermédiaire du taux de consommation des feuilles donc de la réduction de la masse foliaire. Ce taux dépend du nombre de larves de coléoptère et de la ration journalière par larve. Pour des raisons de simplicité, la consommation moyenne sur une culture de blé est estimée approximativement à 1,2 g de matière sèche par jour par larve soit 250 cm² de surface foliaire par jour sur le blé.

La diminution de la surface foliaire assimilatrice implique une réduction du taux d'assimilation et des besoins en maintenance.

5.2.3.5. Les polluants

Les polluants tels que les métaux lourds et les gaz peuvent réduire la production s'ils atteignent des niveaux de toxicité. Dans ce cas, les processus physiologiques de la plante peuvent être influencés par la compétition pour l'absorption des éléments nutritifs ou dans les échanges gazeux ou par des modifications des conditions environnementales au niveau de la cellule (résistance osmotique, pH acide).

Exemple : SO₂

Le SO₂ peut causer des dégâts aux cultures et à la végétation. Dans les régions industrialisées, les taux actuels d'émission de gaz peuvent provoquer jusqu'à 10 % de pertes du rendement dans une culture de haricots (Kropff, 1989).

Sous de hautes intensités lumineuses, l'assimilation des feuilles est réduite par la compétition entre le SO_2 et le CO_2 . La respiration de maintenance augmente et peut conduire à une chute de rendement de 10 %. De plus, le SO_2 est un agent d'acidification qui peut modifier le pH des cellules et leur causer des lésions. L'absorption et le métabolisme des éléments nutritifs dans la plante est alors perturbé ce qui entraîne des pertes de rendement.

5.2.4. Le contrôle des insectes et des maladies

Les types d'infestations des insectes et des maladies sont fondamentalement différentes de celles des adventices en terme de mobilité et d'interaction avec la plante, et les techniques de protection doivent être adaptées. Comme nous l'avons vu pour le virus jaune de la betterave sucrière, l'époque d'applications des mesures de protection est très importante.

Les mesures préventives contre les agents pathogènes sont :

- 1) l'enlèvement et la destruction des résidus de récolte ce qui réduit le potentiel de contamination ;
- 2) les rotations culturales et la jachère pour réduire les populations de nématodes et d'autres agents pathogènes du sol (par exemple pour la pomme de terre) ;
- 3) la désinfection chimique des sols pour permettre la monoculture de cultures à hautes valeurs commerciales (par exemple dans les serres).

La sélection variétale pour la résistance contre les agents pathogènes (modification des activités métaboliques dans la plante) a été une réussite dans certaines situations. Cependant, dans beaucoup de cas, certains agents pathogènes surmontent la résistance de la culture après un certain temps, ce qui rend interminable le travail du sélectionneur.

Les mesures préventives contre les insectes comprennent aussi l'utilisation des repellants, des pièges aux phéromones (substances attractives), des filets (insectes et oiseaux) ou des clôtures (animaux). La sélection dans ce contexte doit être essentiellement axée sur la modification des caractéristiques morphologiques (par exemple de plus grands spicules du blé gênant les attaques des oiseaux). Mais de telles modifications peuvent aussi gêner les techniques de récolte.

Les mesures curatives sont essentiellement basées sur l'utilisation des biocides (produits biochimiques). Cependant, les agents pathogènes et les insectes peuvent développer des formes de résistance aux produits chimiques. Des techniques de lutte biologique sont à présent largement étudiées et testées (guêpe maçonne éliminant les larves de la mouche blanche).

La modélisation de la dynamique des populations est très utile pour élaborer des moyens de lutte adaptée. Cet aspect n'est pas envisagé dans ce cours mais il est détaillé dans le cours sur la dynamique des populations (Rössing *et al.*).

Enfin, les mesures préventives pour protéger les produits agricoles récoltés comprennent le séchage, le

refroidissement, le chauffage, l'acidification et la fumigation. Certaines de ces techniques sont également curatives.

5.2.5. Diagramme relationnel

Comme dans 2.5, un diagramme relationnel illustre la réduction de la production par les insectes et les maladies en indiquant les principales interactions entre la culture et les organismes nuisibles (Fig. 5.9).

5.2.6. Résumé

Les pertes de rendement liées aux insectes et aux maladies dépendent :

- de la dynamique de la population de l'agent pathogène qui est fonction des conditions environnementales et des conditions de la culture ;
- des dégâts occasionnés qui sont déterminés par :
 - les modifications des métabolismes physiologiques par les maladies et les insectes : réduction de la densité, de la lumière, ou des taux d'assimilation, consommation des assimilats ou des tissus (Fig. 5.9) ;
 - les conditions environnementales (température, lumière et disponibilité en eau et en éléments nutritifs).

[Figure 5.9.](#) Diagramme relationnel de la production en présence d'agents pathogènes (insectes, maladies, etc.) indiquant les interactions entre la culture et ces agents pathogènes.

Les symboles utilisés représentent les conditions de production potentielle ([Fig. 2.35](#)). La radiation et la température sont les principales variables (variables dirigeantes), les paramètres du sol et de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées. Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961. D'après Rabbinge & Bastiaans, 1989, dans : Rabbinge, Ward & Van Laar.

5.3. Evolution du contrôle des mauvaises herbes, des insectes et des maladies

Au début du siècle, la majorité des techniques de contrôle des adventices, des insectes et des maladies étaient des méthodes manuelles et mécaniques telles que le désherbage, l'enlèvement des plants attaqués par les champignons (taille, élagage, abattage, déracinage des arbres), des méthodes biologiques (sélection de plants sains) et des installations de pièges contre les animaux nuisibles. Après la guerre, l'introduction des biocides (herbicides et pesticides) a considérablement amélioré la productivité de la main-d'oeuvre et augmenté la quantité de produits de haute qualité particulièrement dans les pays industrialisés. Un désherbage manuel exige 200 heures de travail par hectare contre 3 pour un désherbage chimique. Actuellement, il existe près de 250 matières actives qui sont utilisés en mélange dans différents herbicides et pesticides (insecticides, nématicides et rodenticides). Les virus peuvent être

contrôlés de manière indirecte par des pesticides qui détruisent leurs agents vecteurs (par exemple coléoptères et aphides transmettent le virus jaune à la betterave sucrière). Cependant, les phénomènes de résistance des adventices, des insectes et des maladies contre les biocides sont de plus en plus nombreux.

A cause de ces résistances et parce que le public s'inquiète des retombées des biocides sur l'environnement (toxicité, rémanence, mobilité dans le sol et pollution des eaux souterraines), des études sont en cours pour utiliser d'autres formulations de biocides et pour définir leurs doses et leurs méthodes d'application. De plus, au cours des dix dernières années, on a assisté à un retour des techniques de lutte biologique et mécanique.

Néanmoins, de telles méthodes doivent être accompagnées d'une utilisation judicieuse des biocides dans le cadre d'une stratégie de lutte intégrée contre les adventices, les insectes et les maladies.

La mise en oeuvre de n'importe quelle technique de lutte contre les adventices, les insectes ou les maladies est basée sur des considérations économiques : le coût de l'opération par rapport aux pertes de rendement attendues. Le degré d'infestation qui détermine la nécessité d'un contrôle est défini comme le *seuil de dégâts économiques*. Jusqu'à présent, les conséquences d'une lutte chimique sur l'environnement ne sont pas encore prises en compte dans ces considérations économiques.

Le seuil de dégâts économiques est un important critère pour la prise de décision dans la lutte contre les mauvaises herbes ([Fig. 5.6](#)). Il inclut le calcul du nombre approprié d'application d'herbicides en fonction du seuil de dégâts acceptable. Les méthodes actuelles de lutte contre les adventices (mécanique et chimique) correspondent à peu près à 10 ou 20 % des profits financiers de l'agriculture néerlandaise.

Ce pourcentage va vraisemblablement augmenter car les adventices développent des résistances aux herbicides et l'élaboration de nouveaux produits chimiques doit tenir compte des normes de sécurité relatives à l'homme et à l'environnement. Les seuils de dégâts économiques devront s'adapter aux différentes conditions d'utilisation.

Comme pour les adventices, la prise de décision d'une lutte contre les insectes ou les maladies peut être aidée par l'utilisation de simulations de l'interaction culture/ insecte ou maladie. Ainsi, avec le modèle EPIPRE (acronyme pour EPIdemiology, PREdiction and PREvention, Zadoks, 1981), les agriculteurs peuvent estimer les pertes de rendement du blé d'hiver face à une attaque d'insectes ou de maladies. Ce système expert intègre la lutte chimique, les différents choix variétaux, les techniques culturales et la situation économique de l'exploitation pour élaborer une méthode de lutte contre six maladies cryptogamiques et trois types d'aphides. Les principaux objectifs du modèle EPIPRE sont diminuer les coûts de la protection des cultures et de réduire l'utilisation des pesticides.

Généralement, la lutte intégrée vise à réduire l'emploi des pesticides grâce à une combinaison des techniques de lutte chimique, biologique et mécanique (Zadoks, 1991).

Donc, pour parvenir à un système expert de lutte contre les adventices, insectes et maladies, il faut

étudier les relations existant entre leur développement, les pertes de rendement occasionnées et les techniques de lutte mises en oeuvre. Les différents modèles de simulation fondés sur les principes fondamentaux régissant les interactions culture/agents pathogènes sont à la base de ce travail.

Références bibliographiques

- Dik, A., 1990. Population dynamics of phyllosphere yeasts: influence of yeasts on aphid damage, diseases and fungicide activity in wheat. Doctoral thesis Wageningen Agricultural University, p.108.
- Hoogerkamp, M. & J. Stryckers (eds), 1990. Handboek onkruidkunde. Pudoc, Wageningen, 234 p.
- Kropff, M.J, F.J.H. Vossen, C.J.T. Spitters & W. de Groot, 1984. Competition between a maize crop and a natural population of *Echinochloa crus-galli* (L) P.B. Neth. J. Agric. Sci. 32 : 324-327.
- Kropff, M.J., 1988. Simulation of crop weed competition. In: Cavelloro, R. & A. El Titi (eds) : Weed control in vegetable production. Proceedings of a meeting of the EC expert group. Balkema. Rotterdam.
- Kropff, M.J., 1989. Quantification of SO₂ effects on physiological processes, plant growth and crop production. Doctoral thesis Wageningen Agricultural University, p. 201.
- National Academy of Sciences, 1978. Post harvest losses in developing countries. Report 23. National Research Council, Washington, 199 p.
- Rabbinge, R., W.A.H. Rossing & W. van der Werf, 1990. The bridge function of production ecology in pest and disease management. In : R. Rabbinge, J. Goudriaan. H. van Keulen, F.W.T. Penning de Vries & H.H. van Laar (eds). Theoretical production ecology : reflections and prospects. Simulation Monograph 34 Pudoc, Wageningen, p.181-195.
- Rabbinge, R., S.A. Ward & H.H. van Laar, 1989. Simulation and systems management in crop protection. Simulation Monograph 32 Pudoc, Wageningen, 420 p.
- Rössing, W. Simulation and systems management in crop protection (in prep).
- Spitters, C.J.T., 1983. An alternative approach to the analysis of mixed cropping experiments. 1. Estimation of competition effects. Neth. J. Agric. Sci. 31 : 1-11.
- Vereijken, P.H., 1979. Feeding and multiplication of three cereal aphid species and their effect on yield of winter wheat. Agric. Res. Rep. 888. Pudoc, Wageningen. 58 p.
- Werf, W. van der, 1988. Yellowing viruses in sugarbeet ; epidemiology and damage. Doctoral thesis Wageningen Agricultural University, 152 p.

Zadoks, J.C., 1981. EIPRE : a disease and pest management system for winter wheat developed in the Netherlands. European Plant Protection Organization (EPPO) Bulletin 11 : 365-369.

Zadoks, J.C., 1991. IPM in soorten en maten. Landbouwk. Tijdschrift 103 (2) : 17-18.

EXERCICES

1) Il est connu que dans certaines conditions la pollution de l'air inhibé l'assimilation brute de CO_2 par les feuilles en condition lumière 20 % saturée de (A_{max}). De même, une maladie inconnue inhibe l'efficience initiale d'utilisation de la lumière (E) sur la base de la courbe de réponse de l'assimilation brute de CO_2 à la lumière (20 %) dans certaines conditions.

a) Calculer la vitesse d'assimilation brute de CO_2 pour les situations suivantes quand $80 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sont absorbées sous de PAR. Pour des feuilles normales, A_{max} est égale à $4 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, $E = 12 \text{ mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$. Utiliser la fonction exponentielle négative.

- pour une feuille normale
- situation d'air pollué
- conditions de plants malades
- conditions de plants malades et d'air pollué.

b) Quel facteur de réduction (pollutions et maladie) influence le plus l'assimilation brute de CO_2 d'une plante à couvert végétal dense pendant un jour claire ? Expliquer.

2. Une culture de soja en Hongrie a un LAI de 5, un coefficient de réflexion de 0,08 (PAR) et coefficient d'extinction de 0,8. La radiation globale en juin à un jour clair est 20 MJm^{-2} . La température moyenne de ce jour est 18 deg.C. La culture produit 5000 kg de MS par culture par ha^{-1} .

a) Calculer la vitesse de croissance de cette culture ou indiqué. La culture est saine (sans maladie, sans peste et sans adventices). Le coefficient de maintenance est $0,02 \text{ g de CH}_2\text{O g}^{-1} \text{ de MS J}^{-1}$ par culture à 25 deg.C et le coefficient de conversion est $0,7 \text{ g de MS g}^{-1} \text{ de CH}_2\text{O}$. Supposer une relation linéaire entre l'assimilation par la culture et la radiation globale absorbée (l'efficience est $7 \text{ mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$).

b) Dans deux champs contiguës, l'un porte des plants ayant la moitié de la canopie est affectée par les champignons comme conséquence, les feuilles malades ne reçoivent plus de radiation. Dans le deuxième champ des insectes ont ravagé les feuilles jusqu'à moitié de la canopie. Lequel des deux champs aura la vitesse de croissance de ces plantes réduites plus par rapport à la culture de la question a ? Supposer les

caractéristiques culturelles de la question a. Expliquer brièvement votre réponse.

3. Une feuille horizontale d'une céréale présente les caractéristiques suivantes :

- une vitesse maximale d'assimilation brute de CO_2 de $40 \text{ g CO}_2 \text{ ha}^{-1}$ par feuille par heure ;
- une efficacité initiale d'utilisation de la lumière E de $12.5 \text{ g CO}_2 \text{ J}^{-1}$;
- un coefficient de réflexion de 0,10 ;
- un coefficient de transmission de 0,10 ;
- une respiration de maintenance de $0,3 \text{ g CH}_2\text{O}$ par feuille par heure ;
- un facteur de conversion de $0,70 \text{ kg de MS kg}^{-1}$ de CH_2O .

La radiation globale est $200 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

a) Calculer la vitesse de croissance par unité de surface foliaire, exprimée en g de MS m^{-2} par feuille par heure. La feuille est actuellement envahie par les aphides, d'une manière homogène à la surface inférieure de la feuille. Ces aphids consomment $2 \text{ kg de CH}_2 \text{ h}^{-1}$ par feuille par heure.

b) Calculer dans ce cas la vitesse de croissance par unité de surface foliaire exprimée en g de MS m^{-2} par feuille par heure⁻¹.

4. Chez certaines cultures, la diffusion de CO_2 est gênée par la pollution de l'air par suite d'augmentation de la résistance stomatale. Quel est son effet sur la vitesse maximale de photosynthèse (A_{max}) et sur l'utilisation initiale de l'efficacité de la lumière (E) ? Expliquer votre réponse brièvement.

5. Supposer une culture d'arachide (C_3) avec un couvert végétal vert dense ($k = 0,75$, $\alpha_c = 0,1$ LAI = 5) un rapport racine/biomasse aérienne de 0,6. Comme les internœuds et les ginophores sont formés au-dessus du sol, ils sont considérés comme partie intégrante de la biomasse aérienne, malgré le fait que plus tard la gousse est formée sous la terre.

a) Donner une formule pour (1) l'assimilation brute journalière basée sur la radiation totale interceptée et (2) la vitesse de croissance journalière basée sur l'assimilation brute journalière et la vitesse de respiration.

b) Calculer la vitesse journalière de croissance utilisant les données suivantes :

- radiation globale journalière $25 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$;
- utilisation efficace de la lumière $7 \text{ g CO}_2 \text{ J}^{-1}$;
- biomasse aérienne $3000 \text{ kg de MS ha}^{-1}$;
- coefficient de maintenance de la biomasse aérienne est $0,03 \text{ g CH}_2\text{O g}^{-1} \text{ MS j}^{-1}$ à 25 deg.C ;

- Coefficient de maintenance de la racine est $0,015 \text{ g CH}_2\text{O g}^{-1} \text{ MS j}^{-1}$ à 25 deg.C ;
- Température moyenne est 20 deg.C .

c) Sur une autre culture la moitié de la surface foliaire est uniformément affectée par une couverture de champignon. Par conséquent, les feuilles attaquées ne reçoivent plus de radiation. Calculer la vitesse d'assimilation brute journalière et la vitesse de croissance de cette culture. Utiliser les caractéristiques culturales citées plus haut.

Liste des symboles et abbréviations

Symboles	Intitulés	Unités
j	jour	j
t	temps	an, j, h,s
A_{brute}	assimilation brute de CO_2	$\text{kg CO}_2 \text{ ha culture}^{-1} \text{ j}^{-1}$
$A_{\text{*brute}}$	assimilation brute apparente de CO_2	$\text{kg CO}_2 \text{ ha feuille}^{-1} \text{ h}^{-1}$
A_{net}	assimilation nette de CO_2	$\text{kg CO}_2 \text{ ha feuille}^{-1} \text{ h}^{-1}$
A_{max}	assimilation brute maximale de CO_2	$\text{kg CO}_2 \text{ ha feuille}^{-1} \text{ h}^{-1}$
E_a	efficience de l'assimilation de la surface foliaire de la plante	$\text{g CO}_2 \text{ j}^{-1}$
[epsilon]	efficience d'utilisation initiale de la lumière	$\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ ou $\mu\text{g CO}_2 \text{ j}^{-1}$
k	coefficient d'extinction	-
$[\rho]_c$	coefficient de réflexion de la culture pour la PAR	-
[rho]	albédo, coefficient de réflexion de la culture pour la radiation globale	-
R_{main}	respiration de maintenance	$\text{kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$
R_{croiss}	respiration de croissance	$\text{kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$
R_{abs}	respiration dans l'obscurité	$\text{kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$
R_{photo}	photorespiration	$\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ j}^{-1}$
W	poids	kg MS ha^{-1}

$R_g = R_{\text{global}}$	radiation globale incidente	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
$R_r = R_{\text{réfléchi}}$	radiation réfléchie	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
R_n	radiation nette absorbée	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
B_n	radiation nette réémise dans les grandes longueurs d'onde	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
PAR	radiation photosynthétiquement active	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
PAR_{abs}	PAR absorbée ($= I_{\text{abs}}$)	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
PAR_{inc}	PAR incidente ($= I_0$)	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
$\text{PAR}_{\text{trans}}$	PAR transmise	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
S	constante solaire	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
S_0	radiation solaire au sommet de l'atmosphère	$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou W m^{-2}
r'_s	résistance à la diffusion du CO_2 des stomates	s m^{-1}
r'_b	résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air au-dessus de la feuille (boundary layer)	s m^{-1}
r'_m	résistance à la diffusion du CO_2 à l'intérieur des cellules	s m^{-1}
r_s	résistance à la diffusion d' H_2O des stomates	s m^{-1}
r_b	résistance à la diffusion d' H_2O dans l'air au-dessus de la feuille (boundary layer)	s m^{-1}
e_a	tension de vapeur d'eau réelle	hPa, mbar
e_s	tension de vapeur d'eau saturante	hPa, mbar
e_f	tension de vapeur d'eau saturante dans la feuille	hPa, mbar
T_a	température de l'air	deg.C
T_f	température à la surface de la feuille	deg.C
T_s	température du sol	deg.C
S	pente de la courbe de la tension de vapeur saturante à la température de l'air	hPa deg.C^{-1}
h_u	fonction du vent	$\text{kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{j}^{-1} \text{deg.C}^{-1}$

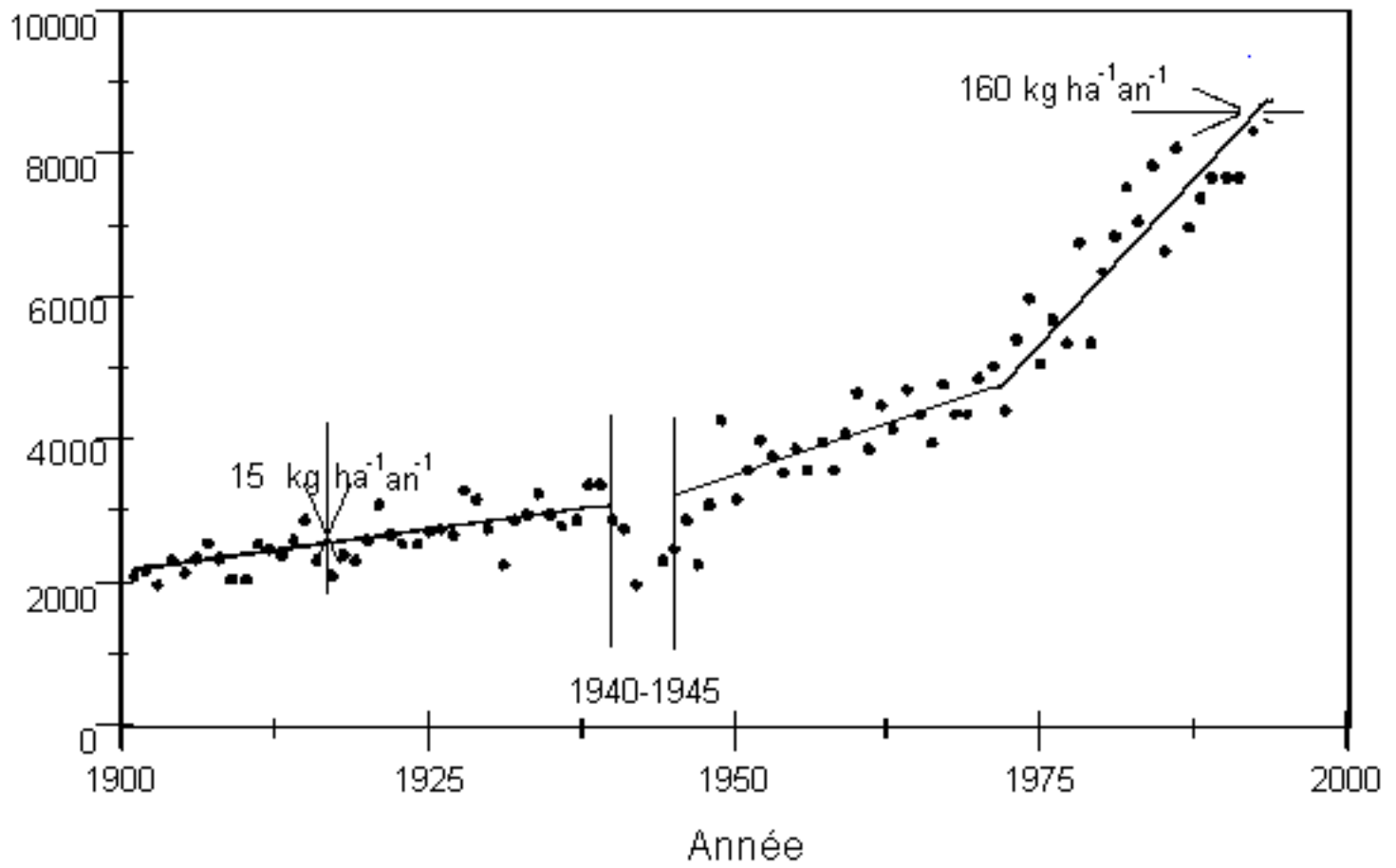
u_2	vitesse du vent	$m\ s^{-1}$
P_e	énergie utilisée lors de la photosynthèse	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $W\ m^{-2}$
C	perte de chaleur sensible	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $W\ m^{-2}$
$[\lambda]$	chaleur de vaporisation de l'eau (= 2500)	$J\ g^{-1}$
$[\gamma]$	constante psychrométrique (= 0,67)	$hPa\ deg.C^{-1}$
$[\rho]C_p$	capacité volumétrique de la chaleur de l'air (= 1200)	$J\ m^{-3}\ deg.C^{-1}$
T	transpiration d'une feuille ou d'un couvert	$g\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
E	évaporation de la surface du sol	$g\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
ET	évapotranspiration	$g\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
P	pluie	$kg\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
I	irrigation	$kg\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
C	remontée capillaire	$kg\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
R	ruissellement	$kg\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
D	drainage	$kg\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
S	bilan hydrique	$kg\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $mm\ j^{-1}$
$[\psi]$	potentiel de l'eau du sol (valeur négative)	Pa
pF	log $[\psi]$	-

Sigles	Intitulés	Unités
MC	coefficient de maintenance	$kg\ CH_2O\ kg^{-1}\ MS\ j^{-1}$
TC	coefficient de température	-
CVF	facteur de conversion : Conversion Factor	$kg\ MS\ kg^{-1}\ CH_2O$
LAI	indice de surface foliaire : Leaf Area Index	m^2 de surface foliaire/ m^2 surface de sol couvert
RGR	taux de croissance relative : Relative Growth Rate	j^{-1}
PAR	radiation photosynthétiquement active : Photosynthetically Active Light	$J\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $W\ m^{-2}$

LUE	efficience d'utilisation de la lumière : Light Use Efficiency	$\text{kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$
NIR	proche infra-rouge Near Infra Red	$\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ou W m^{-2}
SMC	humidité volumétrique du sol : Soil Moisture Content	$\text{m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3} \text{ sol}$
SWP	potentiel de l'eau du sol : Soil Water Potentiel	Pa
FC	capacité au champ : Field Capacity	Pa
PWP	point de flétrissement permanent : Permanent Wilting Point	Pa
VPD	déficit de tension de vapeur : Vapour Pressure Deficit	$1 \text{ hPa} = 1 \text{ mbar}$
WUE	efficience d'utilisation de l'eau : Water Use Efficiency	$\text{kg MS mm}^{-1} \text{ H}_2\text{O ha}^{-1}$ ou $\text{kg MS kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
TAR	rapport de la transpiration sur l'assimilation : Transpiration Assimilation Efficiency	$\text{g H}_2\text{O transpiré} / \text{g CO}_2 \text{ fixé}$

Rendement du blé

[kg ha⁻¹]



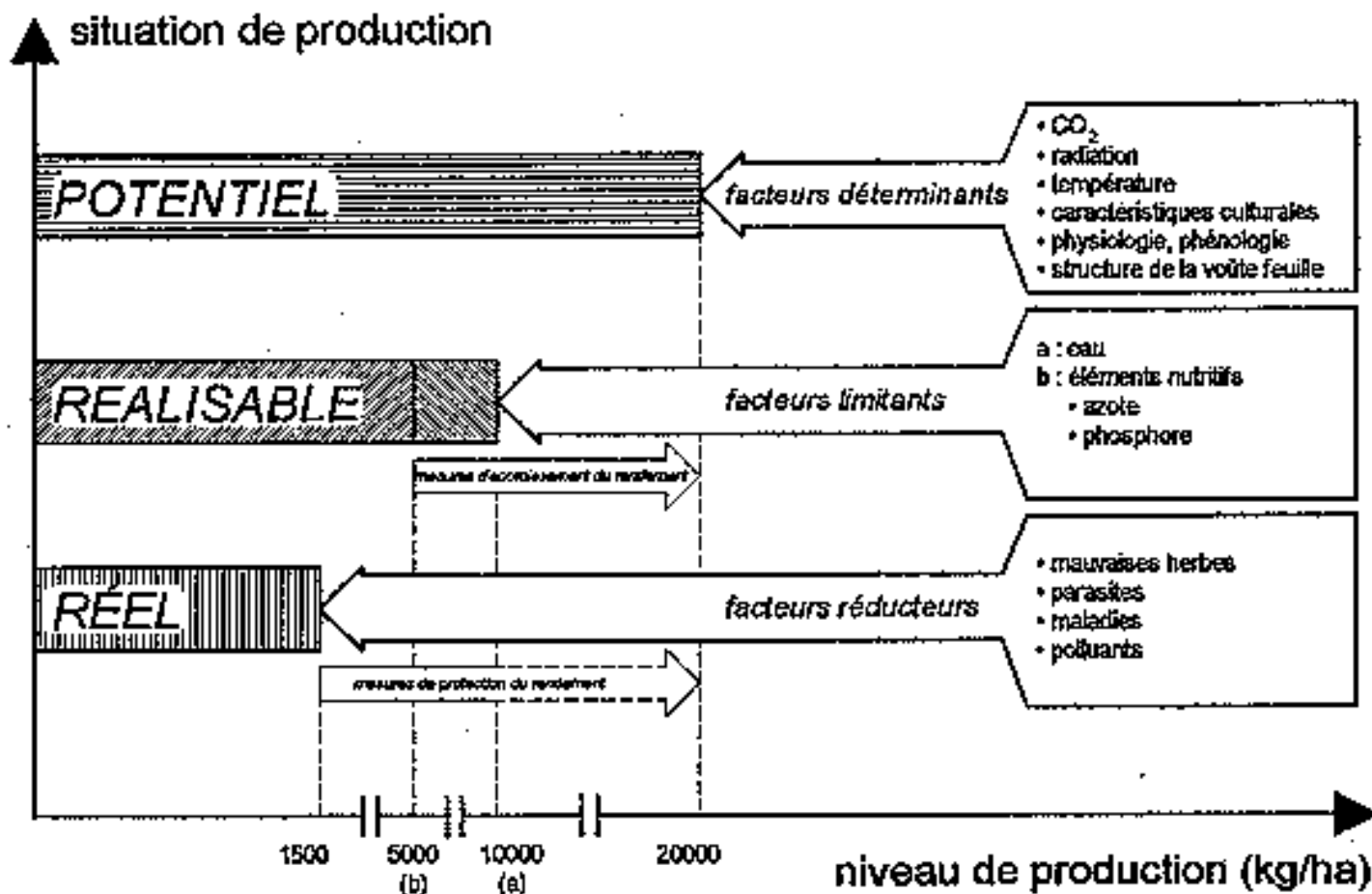


Figure 1.2. Représentation schématique de différentes conditions de production et de leurs rendements.

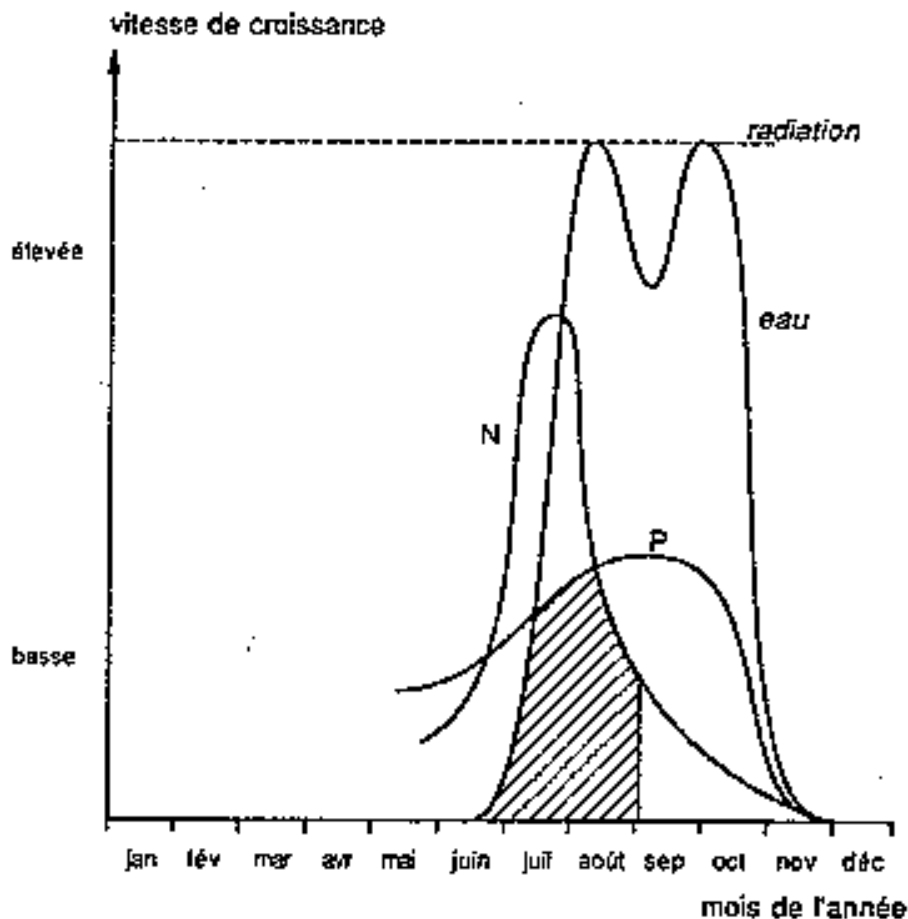


Figure 1.3. *Effet de la disponibilité des quatre principaux facteurs extérieurs (radiation, eau, azote et phosphore) sur la croissance d'herbacées au Sahel.*

La partie hachurée représente la croissance réelle et la partie non hachurée au-delà de la ligne supérieure représente la croissance potentielle. L'eau disponible limite le taux de croissance après germination puis la disponibilité en phosphore intervient et, en fin de saison, c'est la disponibilité en azote qui détermine le taux de croissance. Les herbacées annuelles atteignent souvent leur maturité avant l'assèchement du sol. Ces données ont été obtenues à partir d'observations au champ.

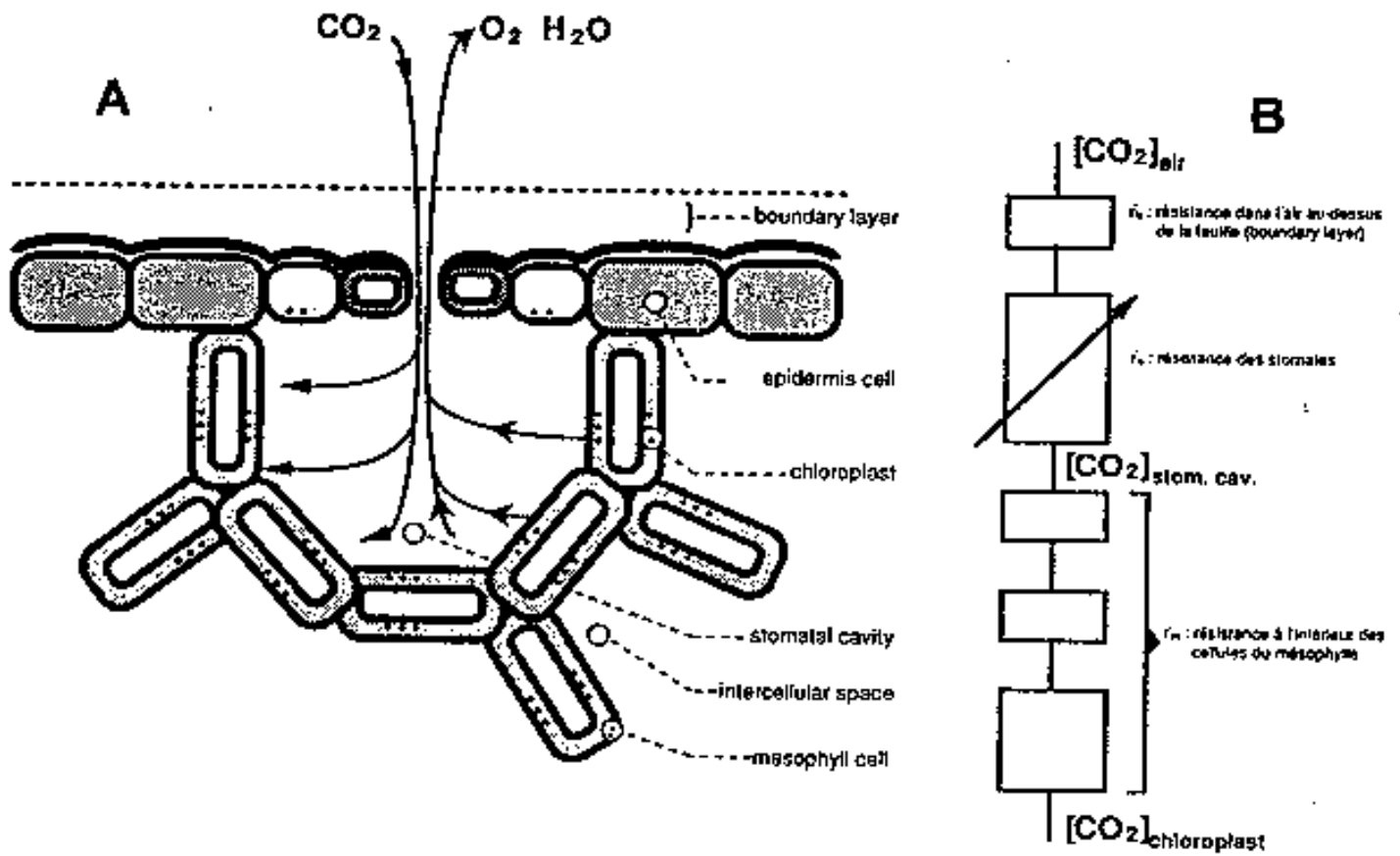


Figure 2.1. Coupe transversale d'une feuille au niveau d'un stome (A) et différents types de résistance à la diffusion du CO_2 (B).

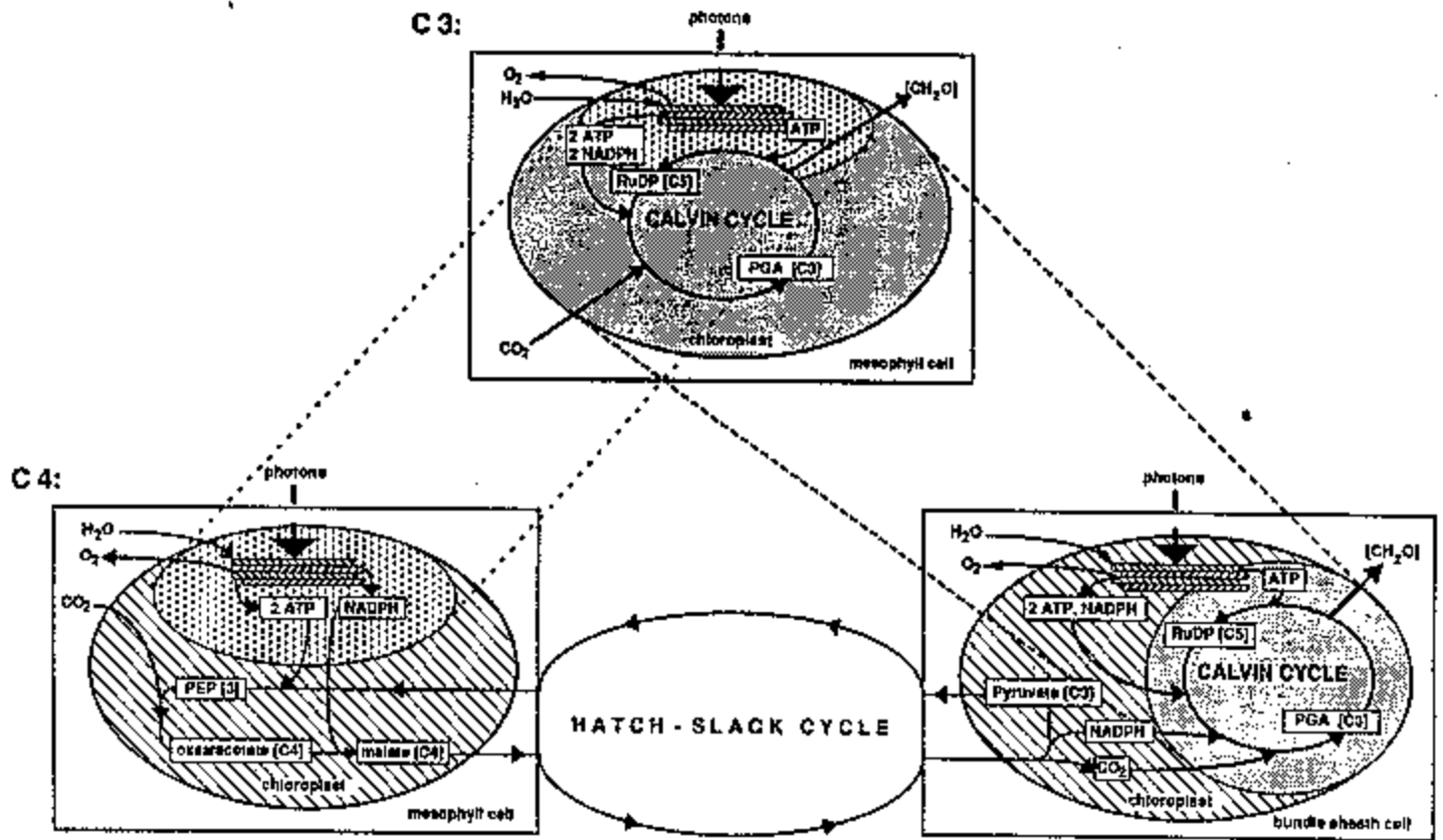


Figure 2.3. Représentation schématique des processus photosynthétiques des plantes en C_3 et en C_4 . Remarquer la différence de localisation des processus secondaires dans les plantes en C_4 .

PGA : acide 3-phosphoglycérique, PEP : phosphoenolpyruvate carboxylase, RuDP : ribulose 1.5-diphosphate carboxylase (« rubisco »).

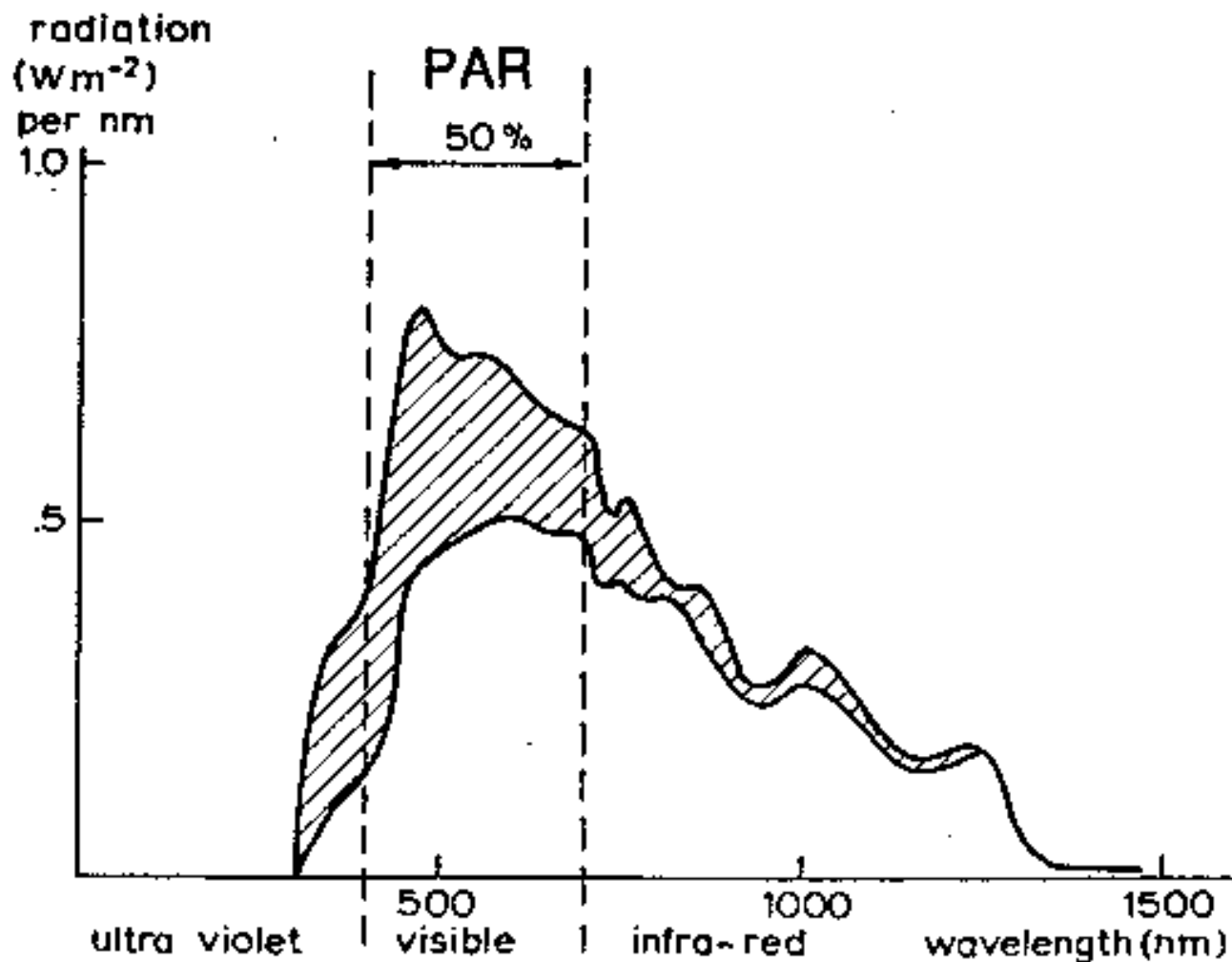


Figure 2.2. *Composition spectrale de la radiation globale en distinguant la radiation directe (zone claire) et la radiation diffuse ou indirecte dispersée par les nuages (zone hachurée).*

D'après Monteith & Unsworth 1990. Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, 291 p.

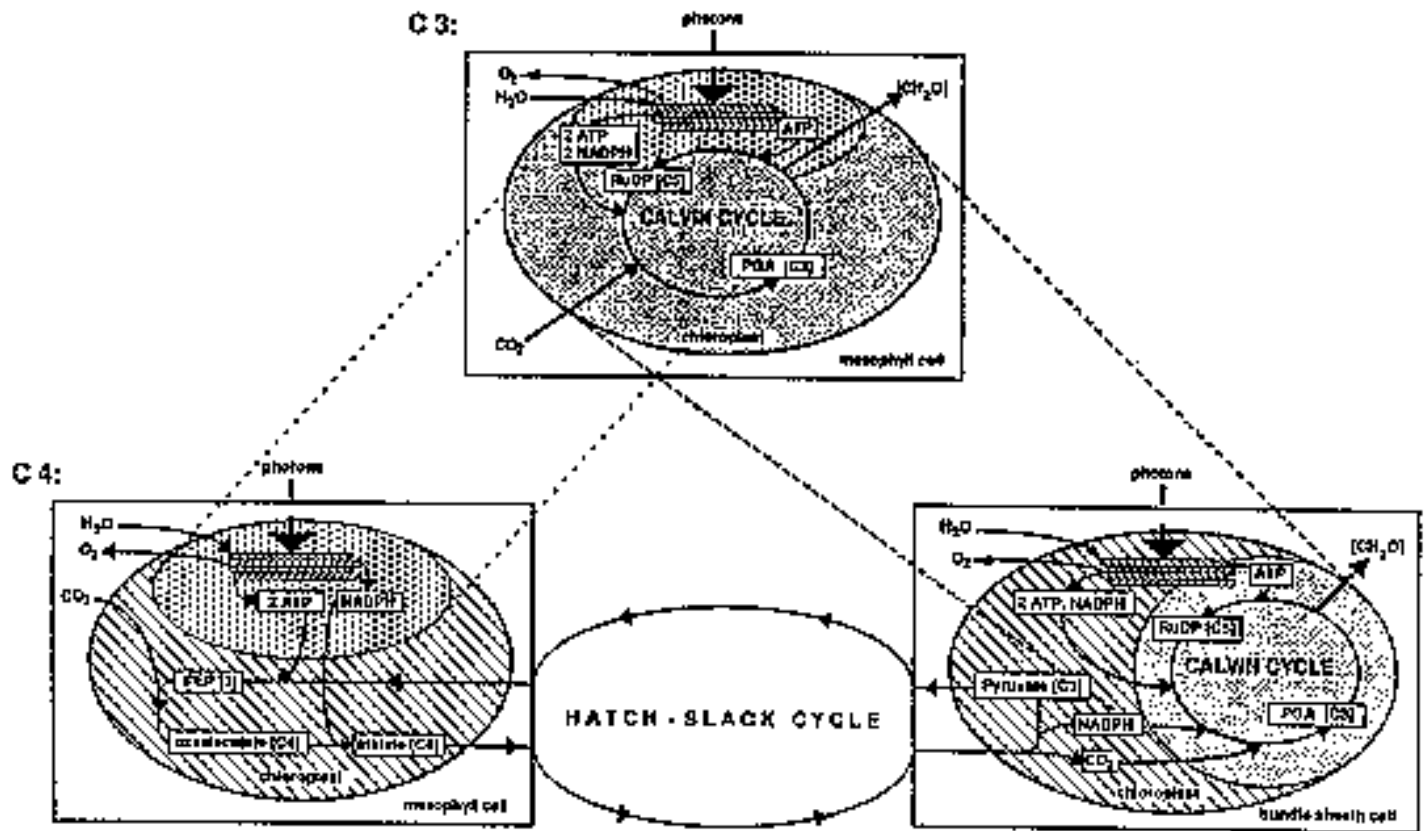


Figure 2.3. Représentation schématique des processus photosynthétiques des plantes en C₃ et en C₄. Remarquer la différence de localisation des processus secondaires dans les plantes en C₄.

PGA : acide 3-phosphoglycérique, PEP : phosphoenolpyruvate carboxylase, RuBP : ribulose 1,5-diphosphate carboxylase (« rubisco »).

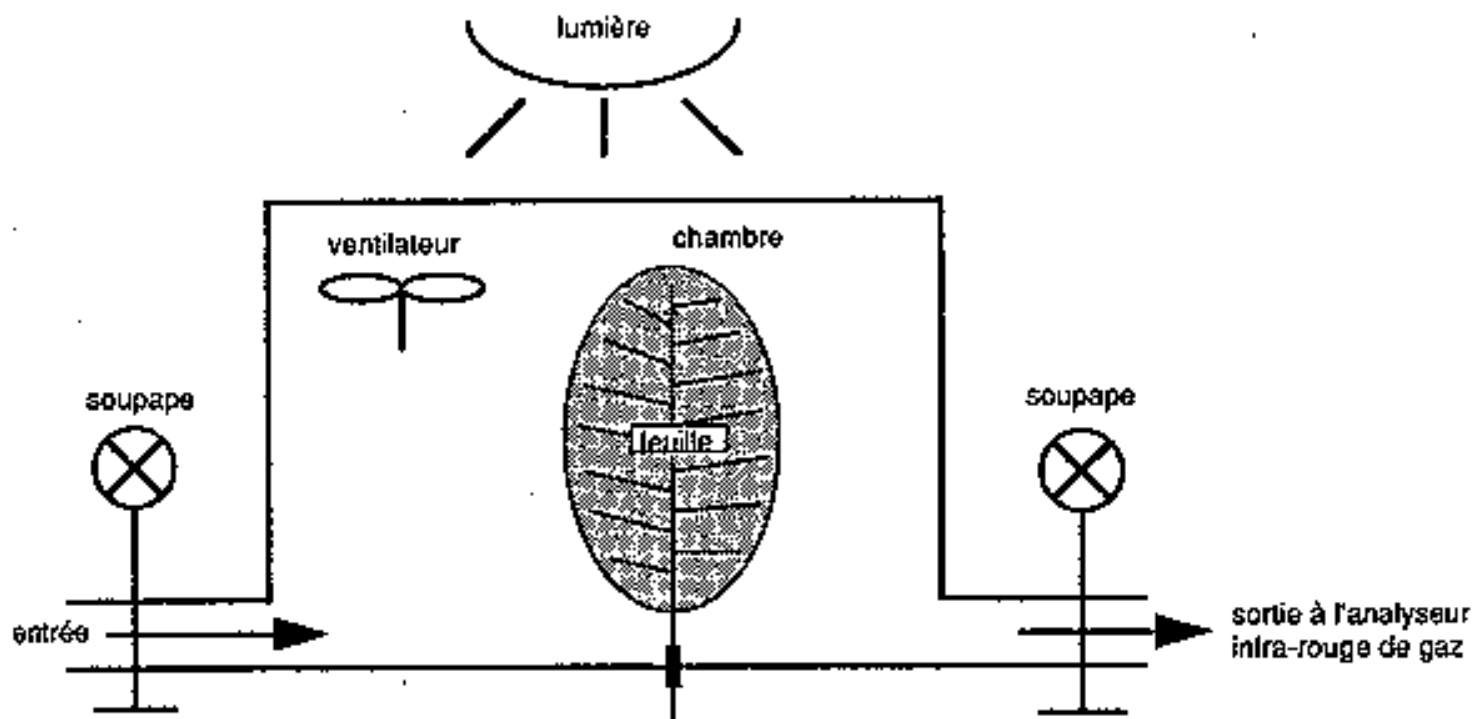
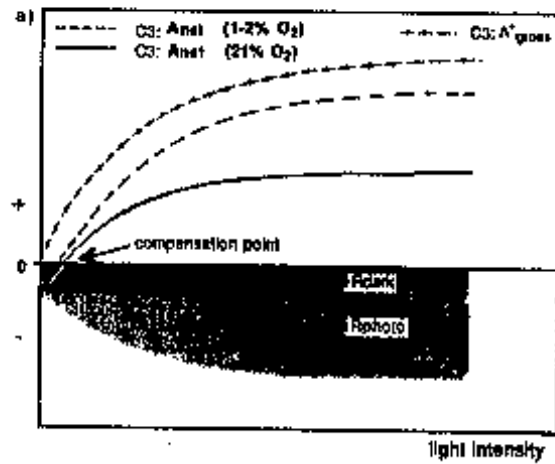
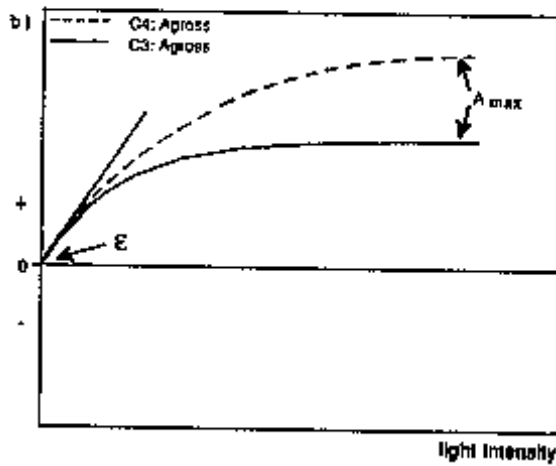


Figure 2.4. Représentation schématique d'une chambre foliaire permettant la mesure du taux d'assimilation du CO₂.

CO₂ uptake



CO₂ uptake



absorption ou pertes de CO₂

[kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹]

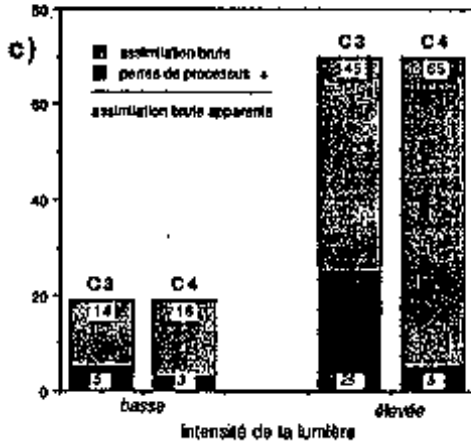


Figure 2.5

- Courbe de réponse à la lumière de l'assimilation nette de CO₂ (A_{net}) mesurée dans une chambre foliaire pour une plante en C₃ (trait plein). La photorespiration (R_{photo}) est calculée à partir des mesures de l'assimilation nette obtenues pour de faibles teneurs en oxygène de l'air (trait pointillé). Ces deux termes ajoutés à la respiration dans l'obscurité (R_{obs}) donne l'assimilation brute apparente de CO₂ (A^*_{brute}).*
- Courbe de réponse à la lumière de l'assimilation brute de CO₂ (A_{brute}) calculée à partir de l'assimilation nette de CO₂ (A_{net}) et de la respiration dans l'obscurité (R_{obs}) pour une plante en C₃ (trait plein). La courbe de réponse pour une plante en C₄ se rapproche de celle d'une plante en C₃ dans des conditions de faibles teneurs en oxygène de l'air et de teneurs moyennes en CO₂ (trait pointillé). Assimilation de CO₂ aux températures optimales pour les plantes en C₃ et en C₄.*
- Taux d'assimilation brute et pertes dues à la photorespiration et aux transports de CO₂ pour des plantes en C₃ et en C₄ sous des intensités de lumière faible ou élevée.*

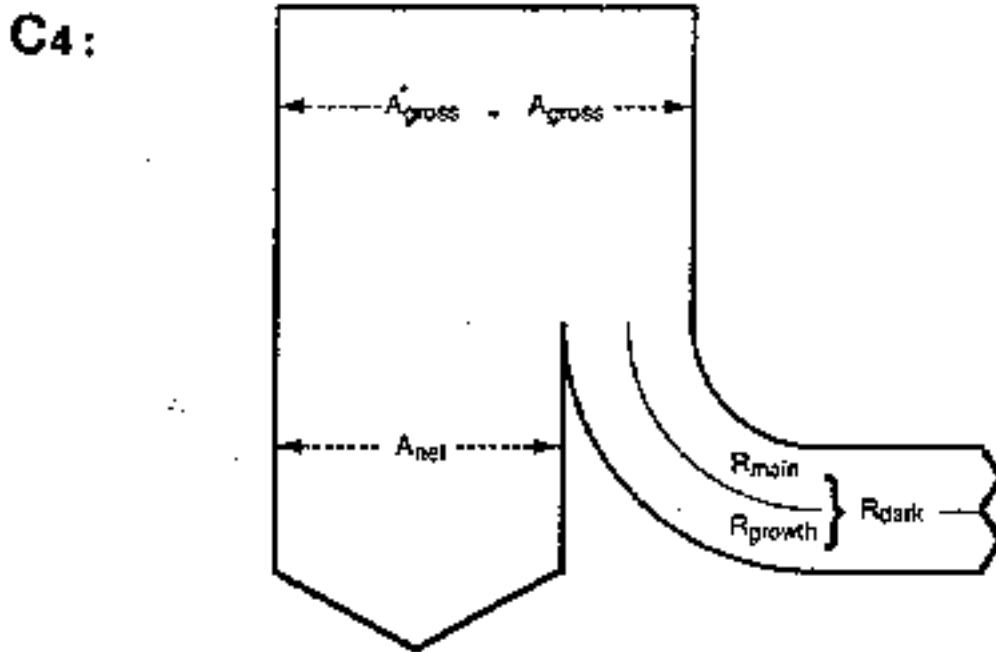
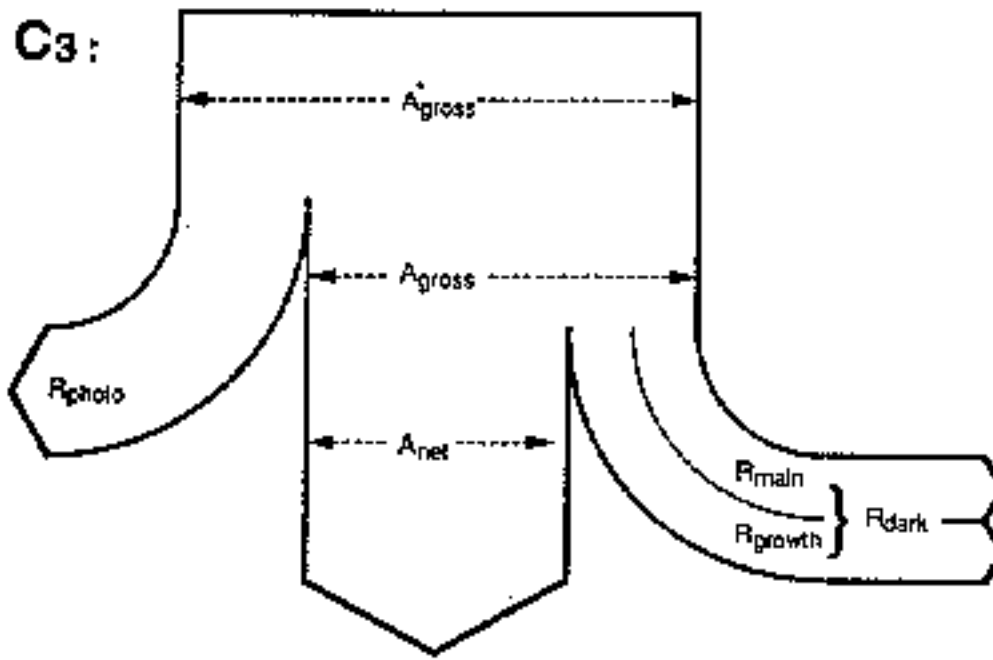


Figure 2.23. Représentation schématique des pertes liées aux phénomènes de respiration pour les plantes en C₃ et en C₄.

A_{gross}^* = assimilation brute apparente de CO₂, A_{gross} = assimilation brute de CO₂, A_{net} = assimilation nette de CO₂, R_{photo} = photorespiration, R_{dark} = respiration dans l'obscurité, R_{main} = respiration de maintenance, R_{growth} = respiration de croissance.

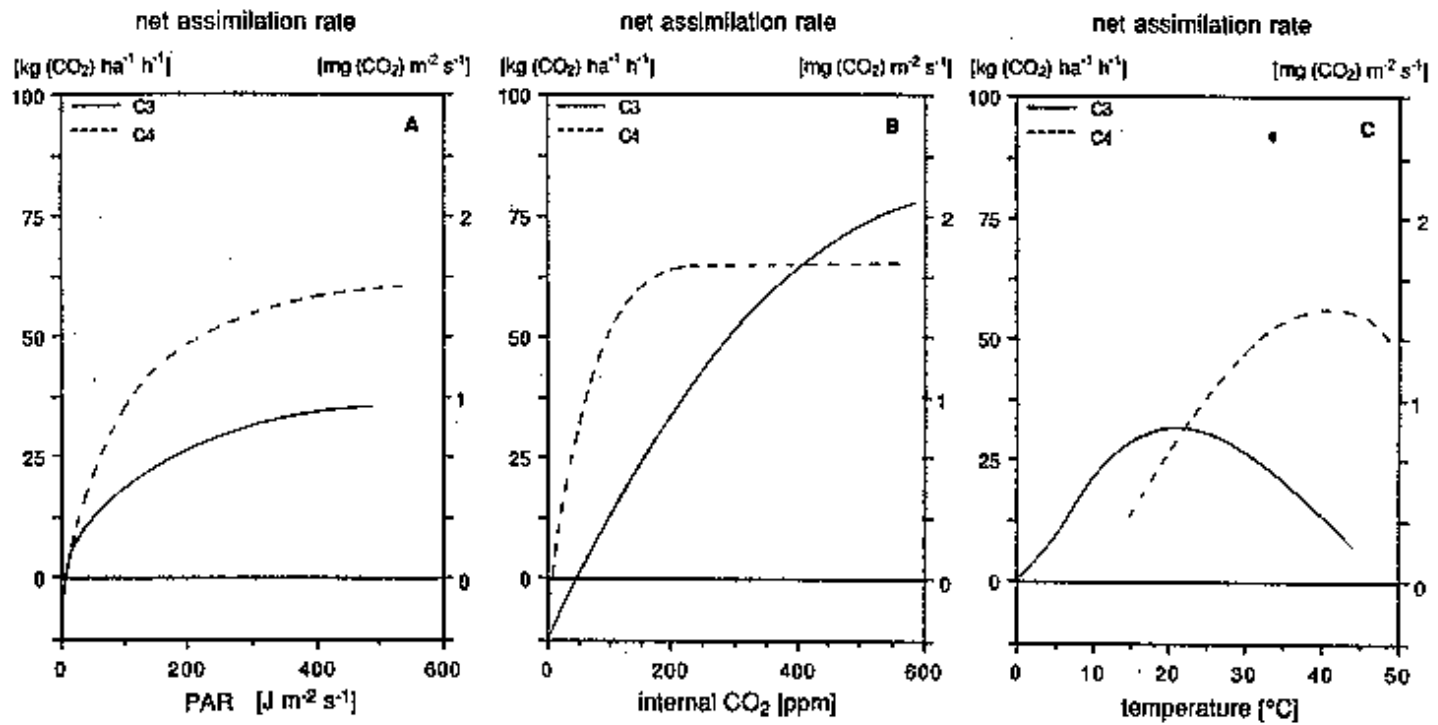


Figure 2.6. Effet de la lumière (A), de la teneur en CO_2 (B) et de la température sur le taux d'assimilation nette de CO_2 (C) des plantes en C_3 (trait plein) et en C_4 (pointillés).
 Les taux d'assimilation des courbes (B) et (C) correspondent à des intensités de lumière saturante. Dans la courbe (B), la teneur en CO_2 dans la cavité des stomates est utilisée pour éviter d'inclure la réponse des stomates aux changements de concentration externe en CO_2 .

Agross

[kg (CO₂) ha⁻¹ h⁻¹]

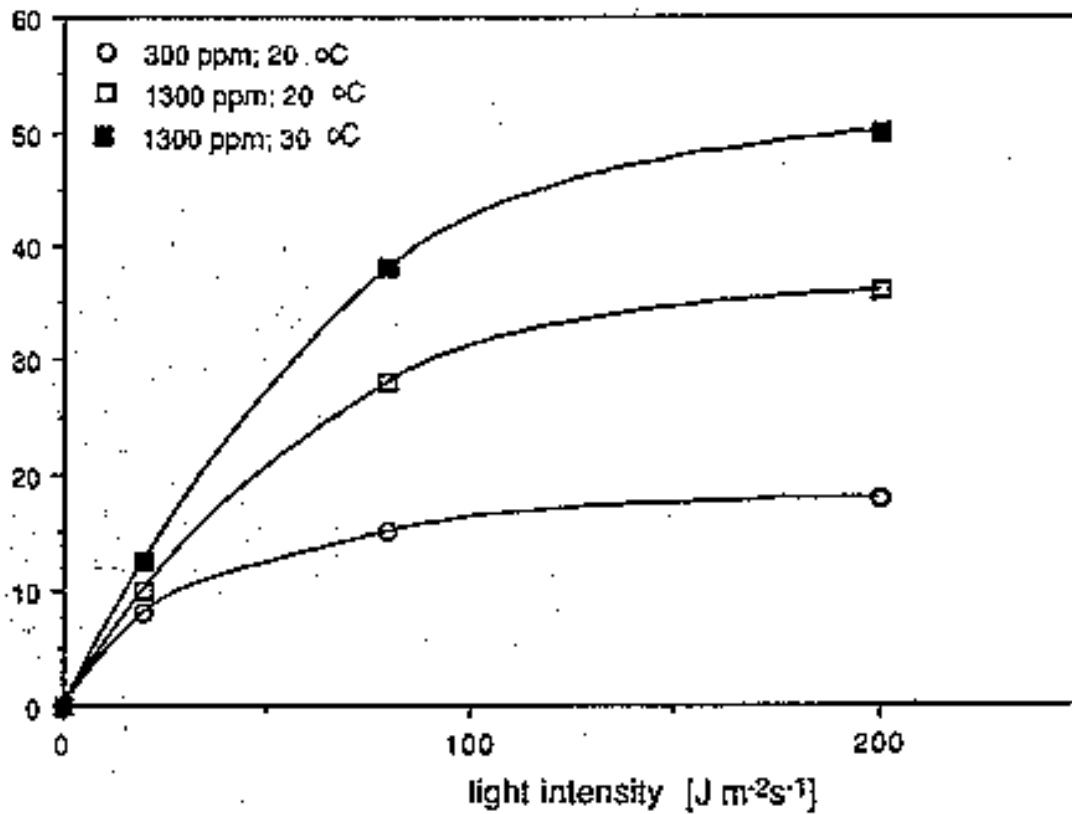


Figure 2.7. Effet de l'augmentation de la teneur en CO₂ et de la température sur le taux d'assimilation brute de CO₂ d'une culture de concombre sous différentes intensités de lumière.

D'après Gaastra, 1962. Neth. J. agric. Sci. 10 : 311-324.

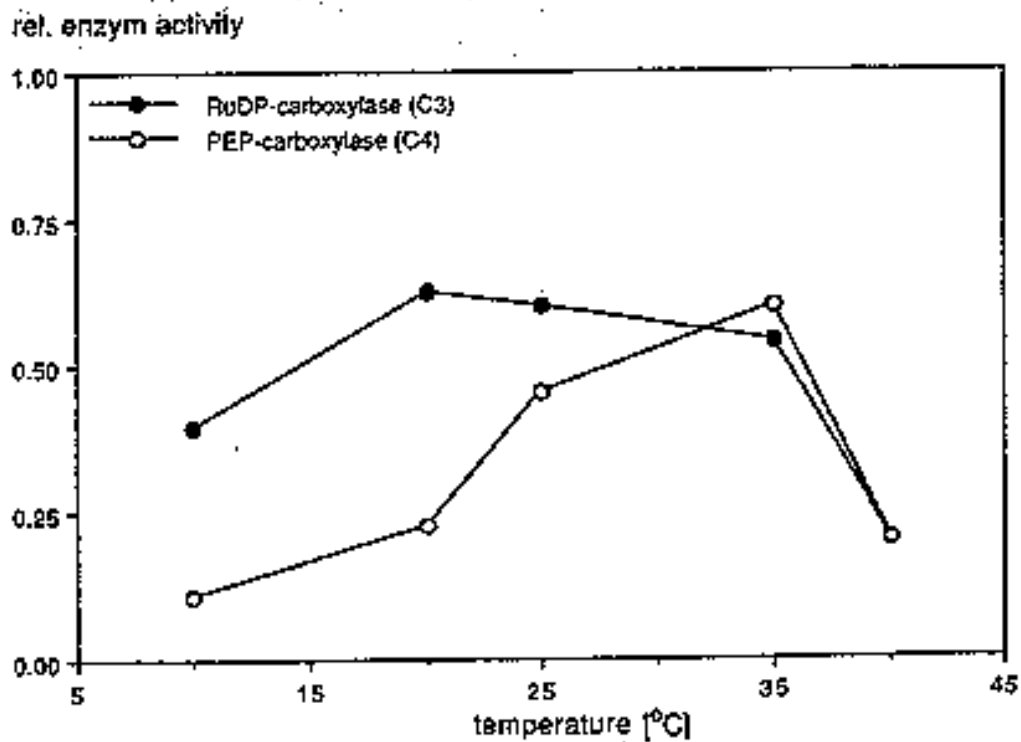


Figure 2.8. *Effet de la température sur l'activité des enzymes RuDP-carboxylase et PEP-carboxylase.*

D'après Treharne & Cooper, 1969. J. Exp. Bot. 20 : 170-175.

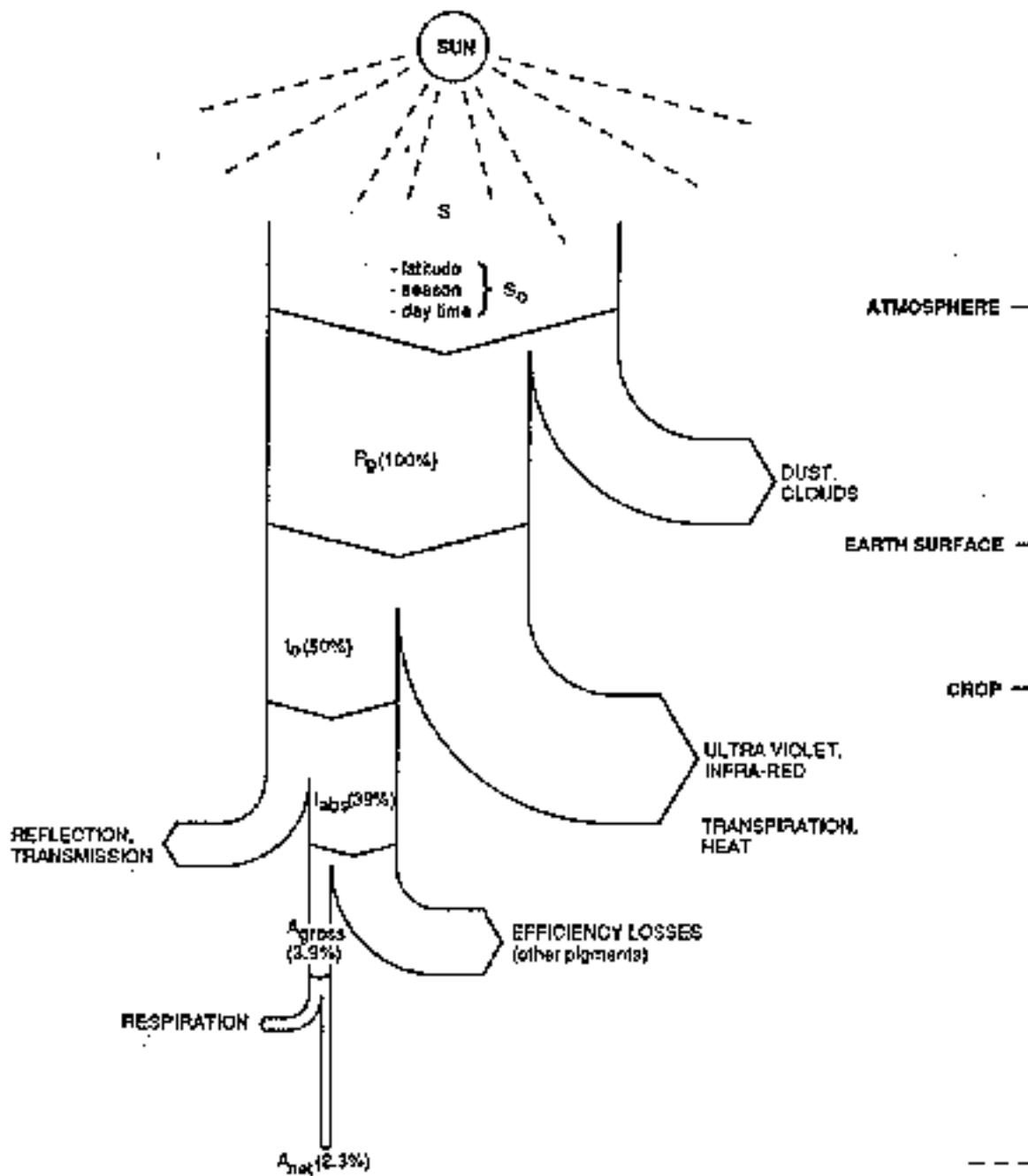
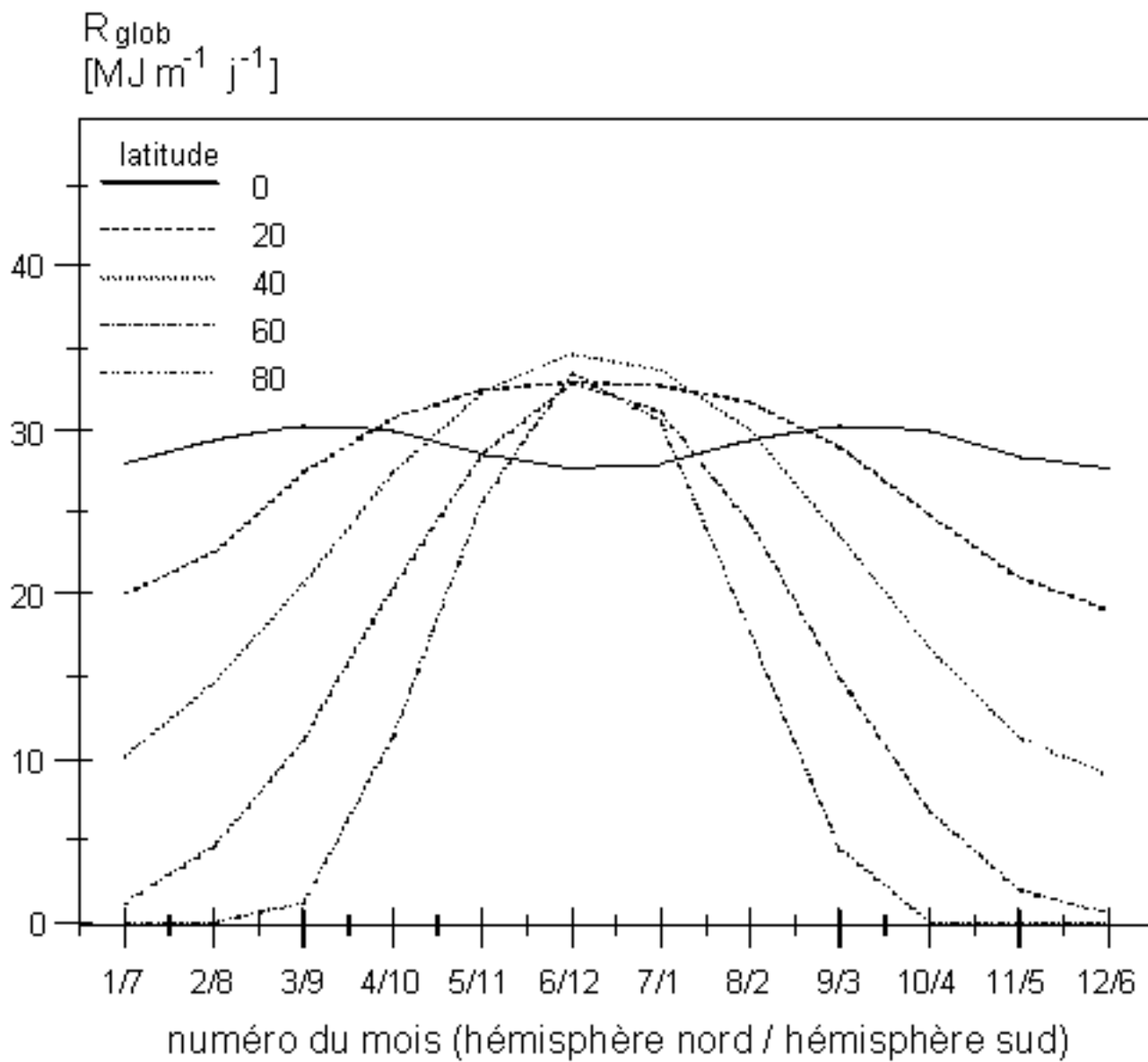


Figure 2.9. Flux de l'énergie dans la production végétale. Les valeurs données sont indicatives.

S = radiation solaire, S_0 = radiation solaire atteignant l'atmosphère terrestre, R_s = radiation globale incidente, I_0 = PAR incidente, I_{abs} = PAR absorbée, A_{brute} = assimilation brute, A_{net} = assimilation nette.

D'après C.R.W. Spedding, 1988. An introduction to agricultural systems. Elsevier applied science, 189 p.



day length
[h]

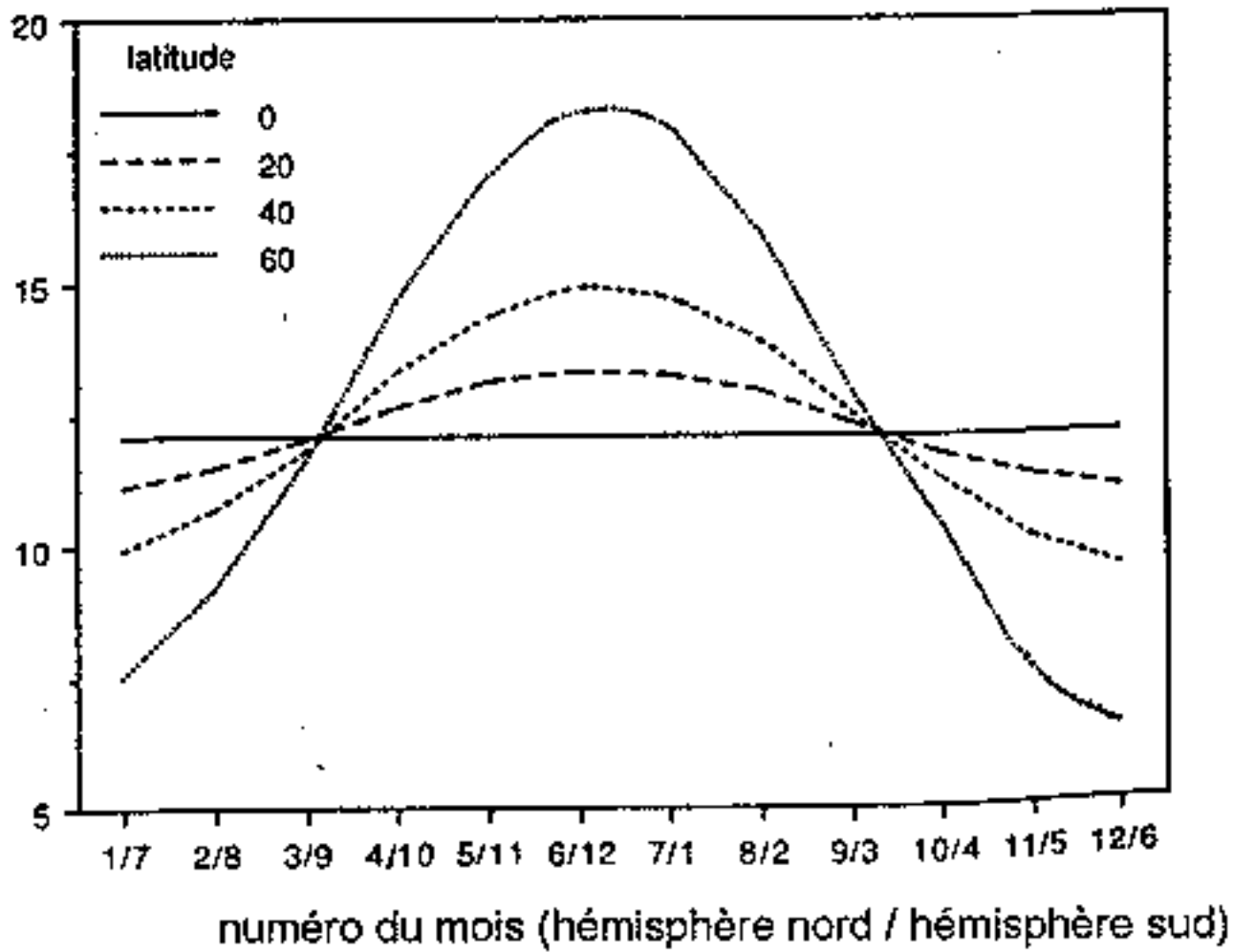


Figure 2.11. Durée du jour en fonction de la latitude et du jour de l'année.

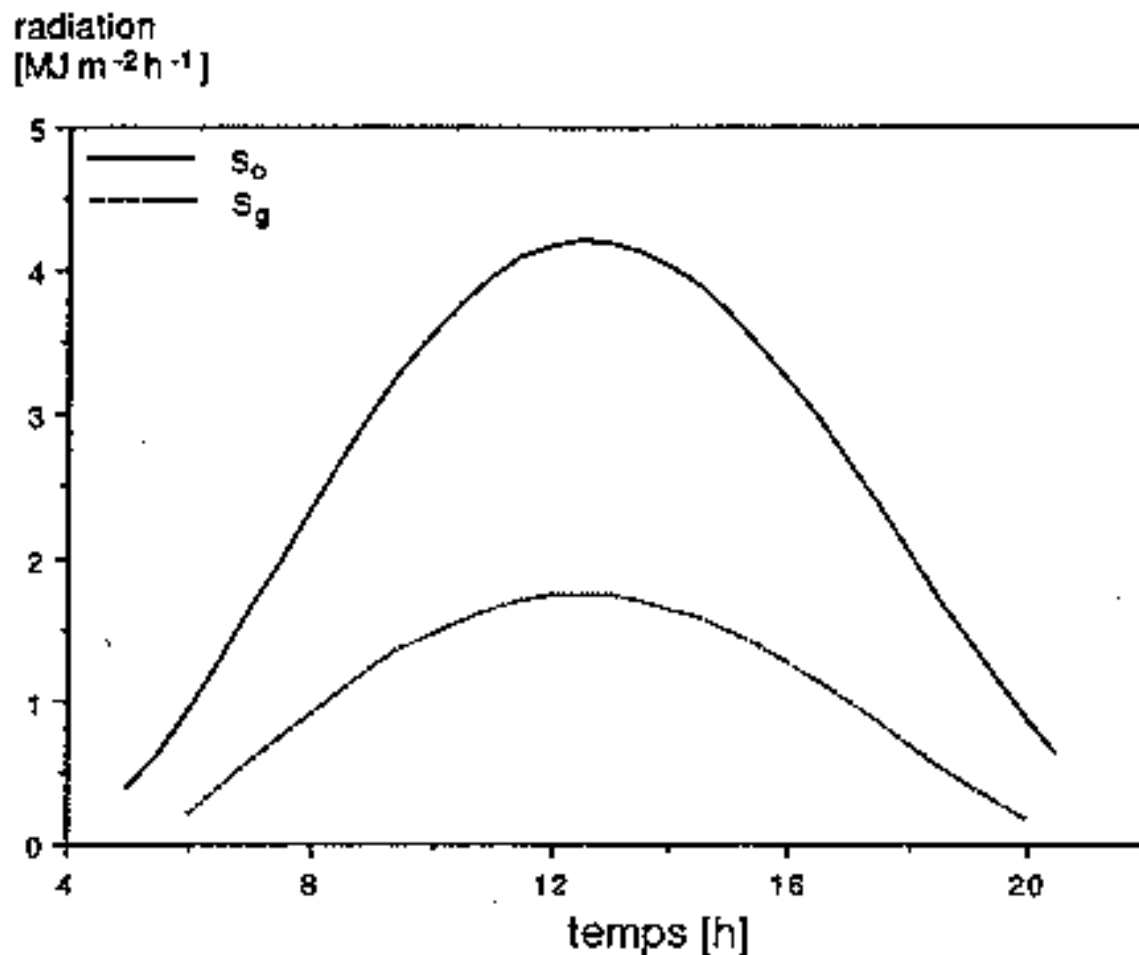


Figure 2.12. Evolution de la radiation globale incidente à la limite de l'atmosphère terrestre (S_0) et à la surface de la terre (S_g) (valeurs moyennes) au cours de la journée du 16 Juin aux Pays-Bas.

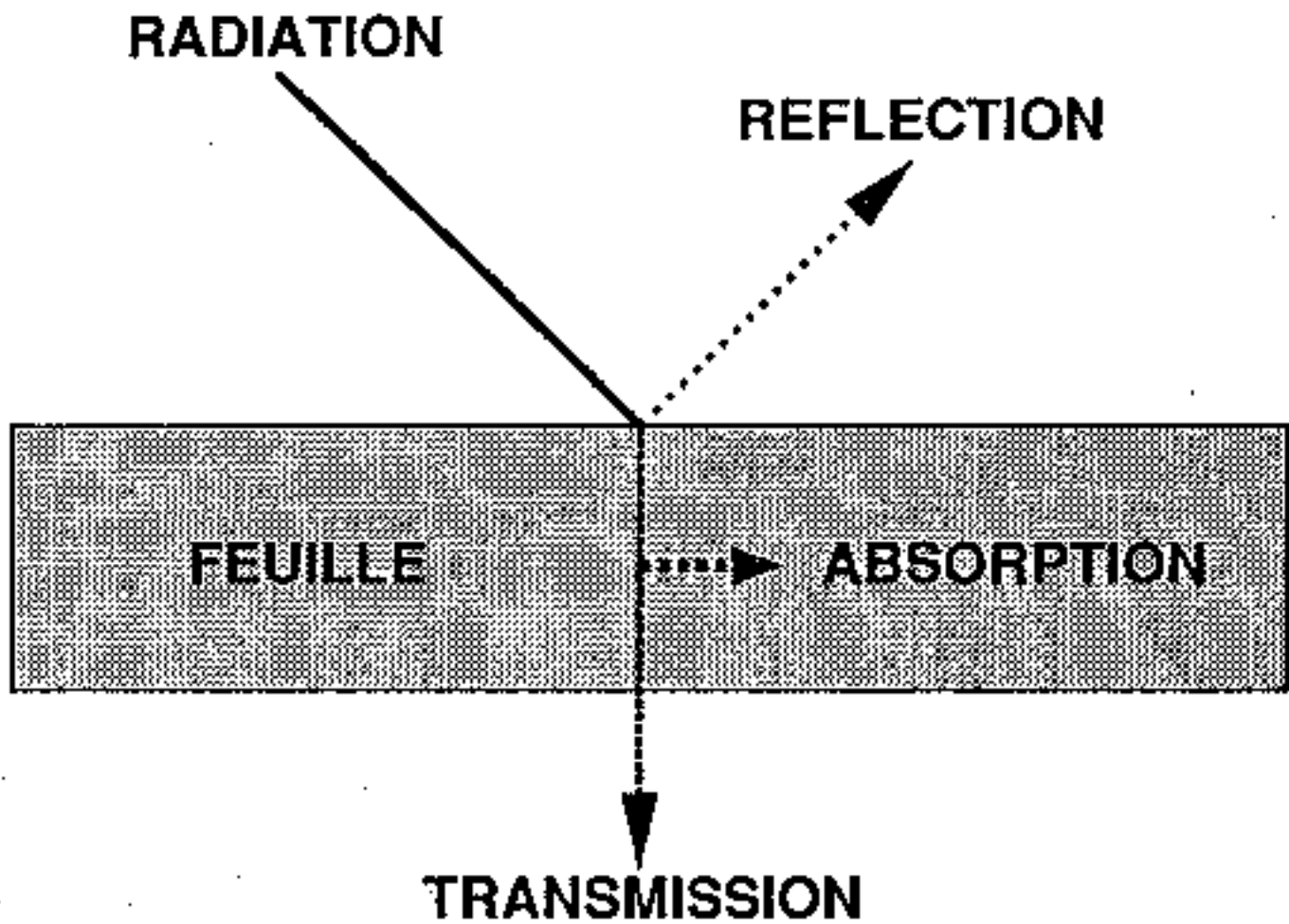


Figure 2.13. Distribution de la radiation incidente au niveau d'une feuille.

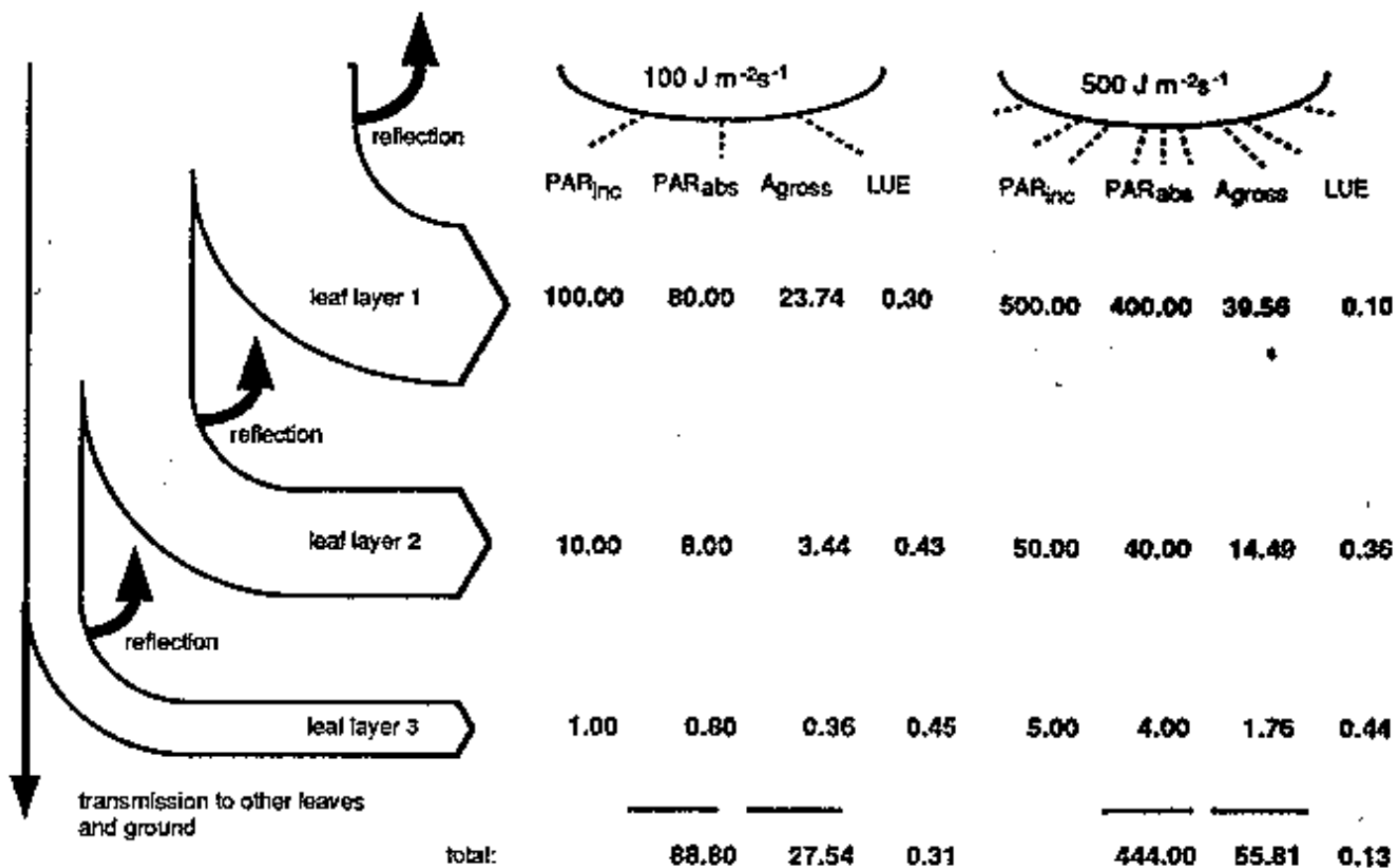


Figure 2.14. Radiations photosynthétiquement actives (PAR) incidente et absorbée, assimilation brute de CO₂ (A_{brute}) sous deux régimes de radiation pour chaque niveau de feuilles d'une culture présentant trois niveaux de feuilles horizontales.

PAR en J m⁻² s⁻¹, A_{brute} en kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ et LUE = efficacité d'utilisation de la lumière en kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ / (J m⁻² s⁻¹).

A_{max} = 40 kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ et ϵ = 0,45 kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ / (J m⁻² s⁻¹).

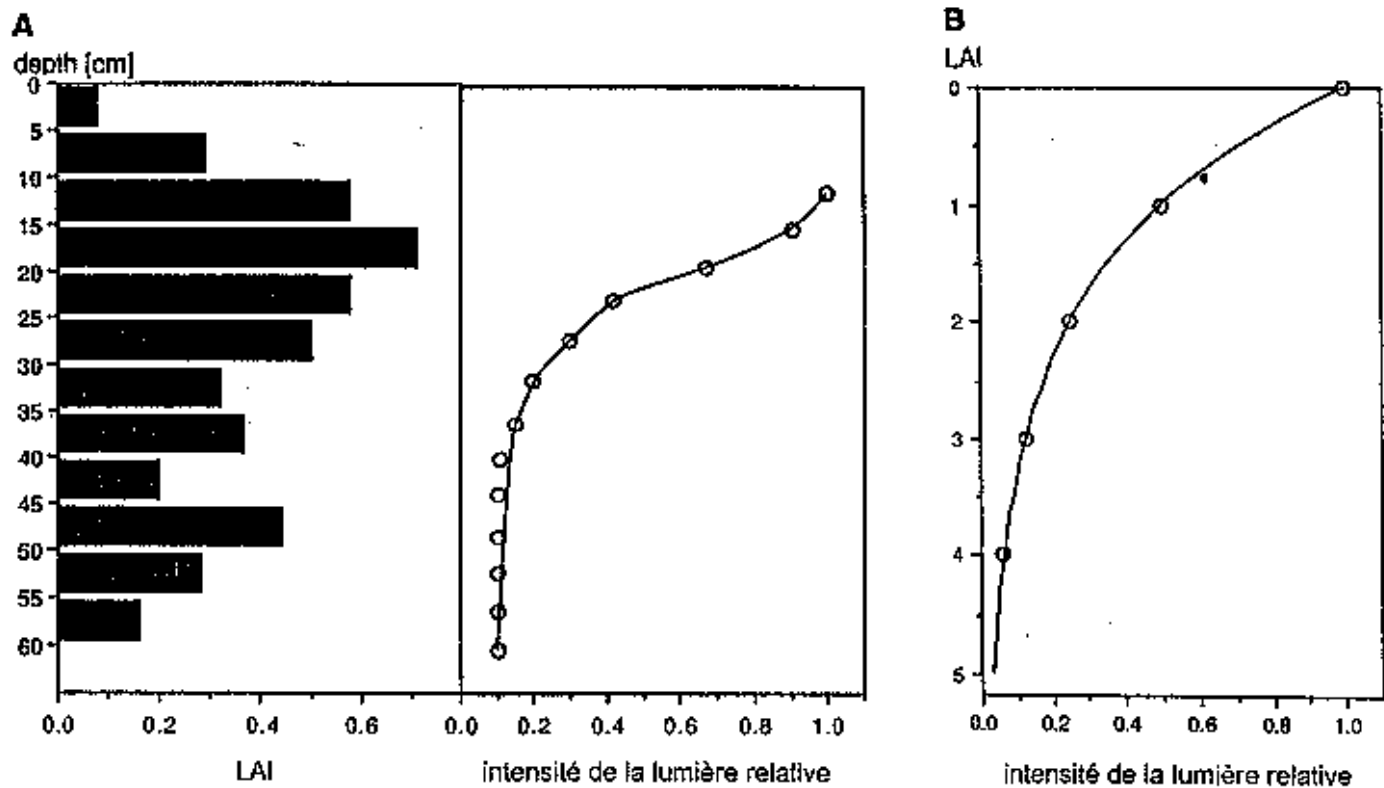


Figure 2.15. Courbe A : distribution de la surface foliaire (LAI pour les niveaux de feuilles tous les 5 cm) et de l'intensité lumineuse au sein du couvert végétal d'une culture de betterave en fonction de l'intensité lumineuse au-dessus de la culture.

Courbe B : LAI cumulée calculée du haut en bas du couvert végétal en fonction de l'intensité de la lumière.

LAI = Leaf Area Index = indice de surface foliaire en m^2 de surface foliaire / m^2 surface de sol couvert.

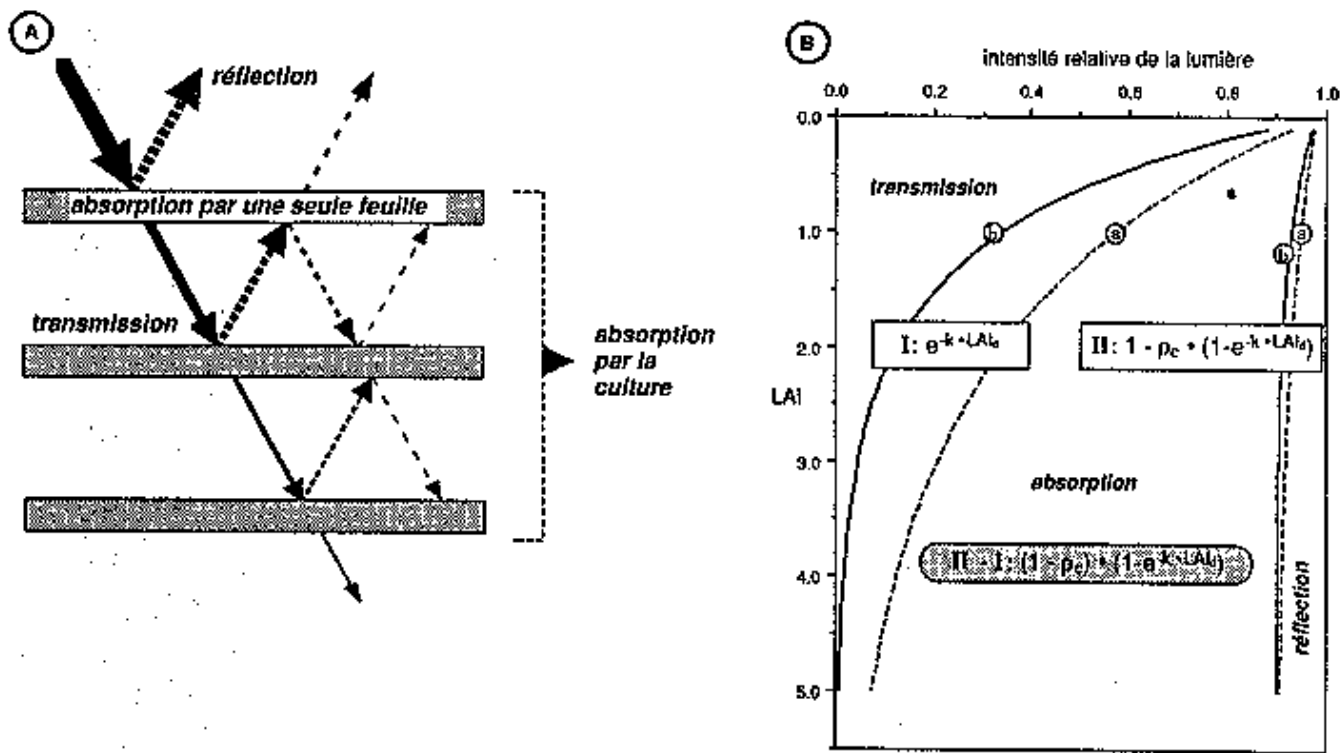


Figure 2.16. A : Les phénomènes d'absorption, de transmission et de réflexion au sein d'un couvert végétal.
 B : Les courbes I représentent l'intensité lumineuse en fonction de la LAI cumulée calculée du haut en bas du couvert avec $k = 0,5$ (a) et $k = 1$ (b). Les courbes II sont calculées avec un coefficient de réflexion de la culture ρ_c de 0,08, elles illustrent la contribution d'une couche de feuilles à la réflexion totale d'une culture avec $k = 0,5$ (a) et $k = 1$ (b). La surface délimitée par les deux groupes de courbes (I et II) représente la quantité de lumière absorbée par la culture pour les valeurs respectives de k .

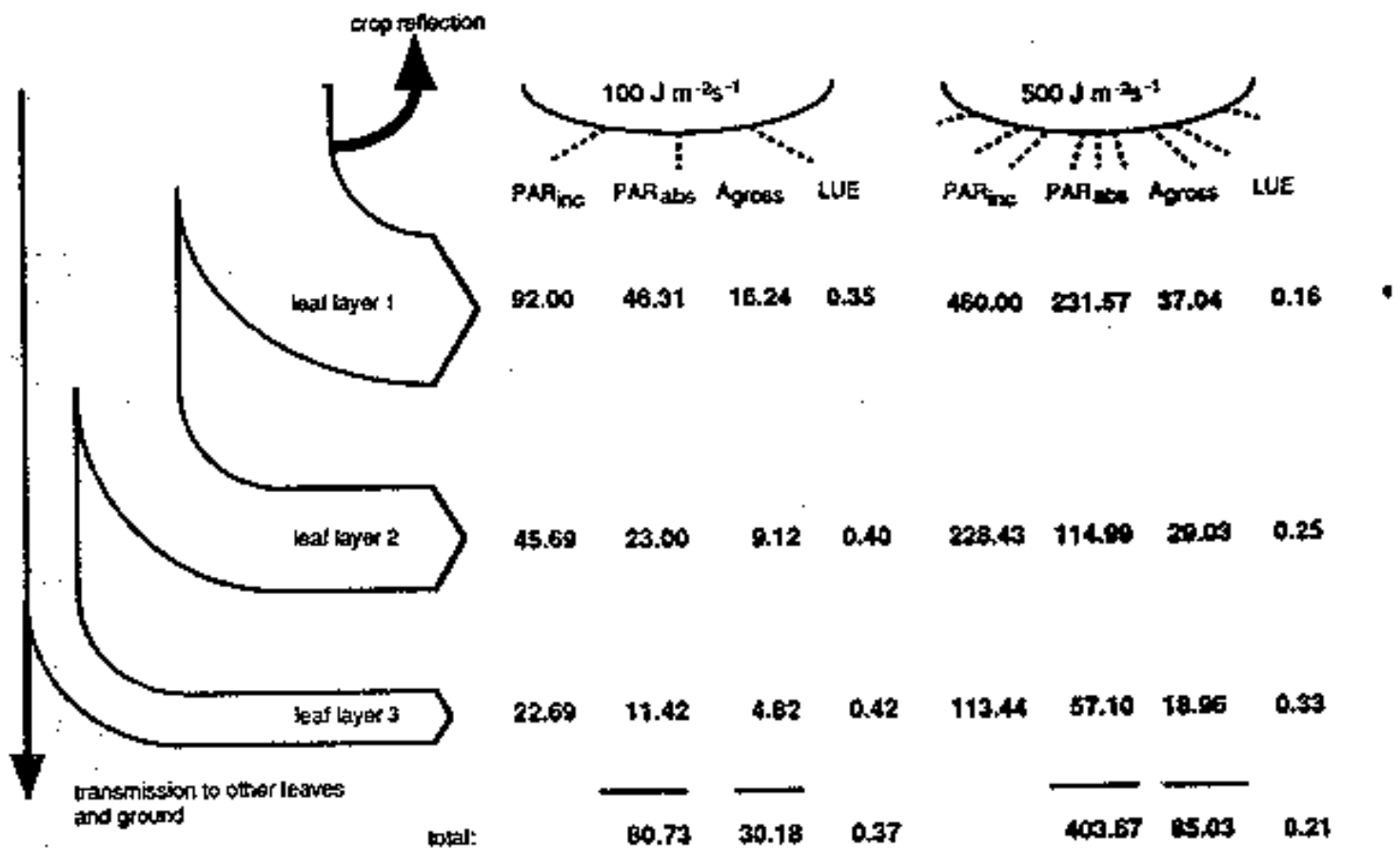


Figure 2.17. PAR incidente et absorbée, assimilation brute de CO₂ (A_{brute}) pour chaque niveau de feuilles d'une culture présentant trois couches de feuilles sphériques et sous deux niveaux de radiation.

PAR = Photosynthetically Active Light = radiation photosynthétiquement active en J m⁻² s⁻¹, A_{brute} en kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ et LUE = efficacité d'utilisation de la lumière en kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ / (J m⁻² s⁻¹).

A_{max} = 40 kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹, ε = 0,45 kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹ / (J m⁻² s⁻¹) et ρ_c = 0,08.

gross assimilation rate
[kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹]

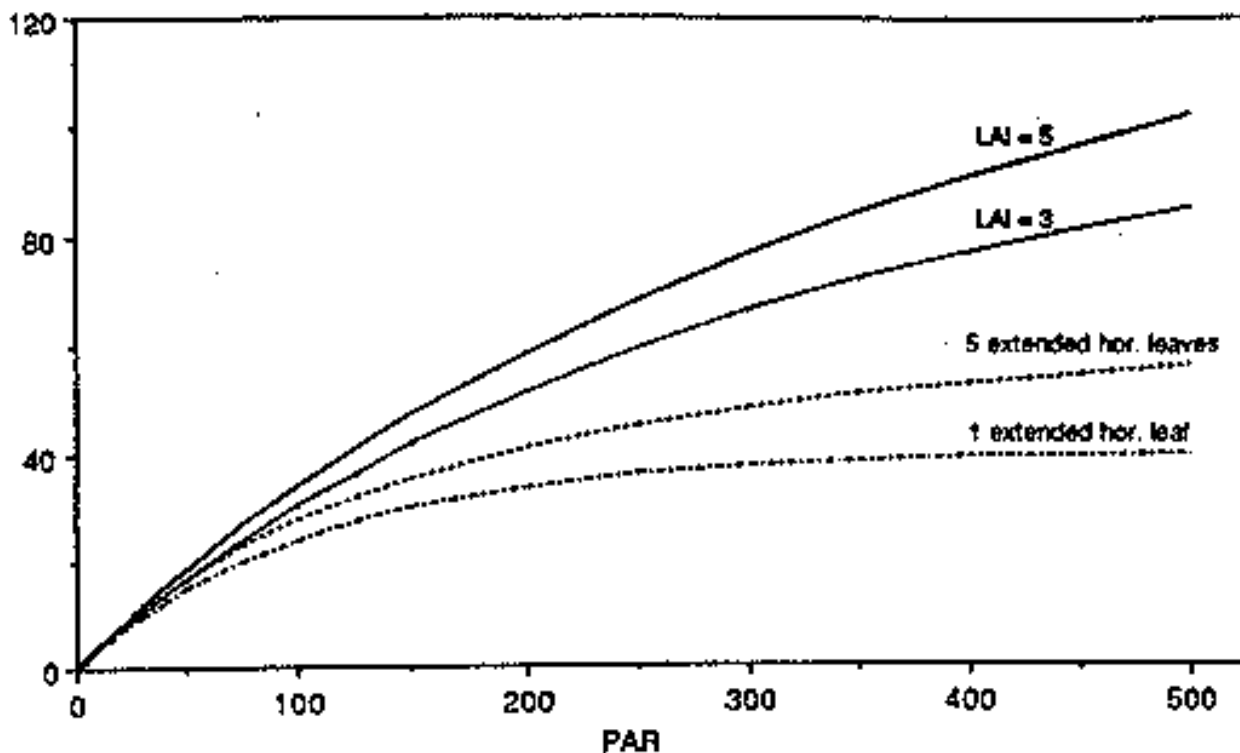


Figure 2.18. Effet des caractéristiques du couvert végétal sur le calcul du taux d'assimilation brute (A_{brute}) en fonction de la PAR d'une culture présentant différentes couches de feuilles horizontales et des feuilles réparties sphériquement.

$A_{max} = 40 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$, $\varepsilon = 0,45 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ et $\rho_c = 0,08$.

gross crop CO₂ assimilation
[kg CO₂ ha⁻¹ h⁻¹]

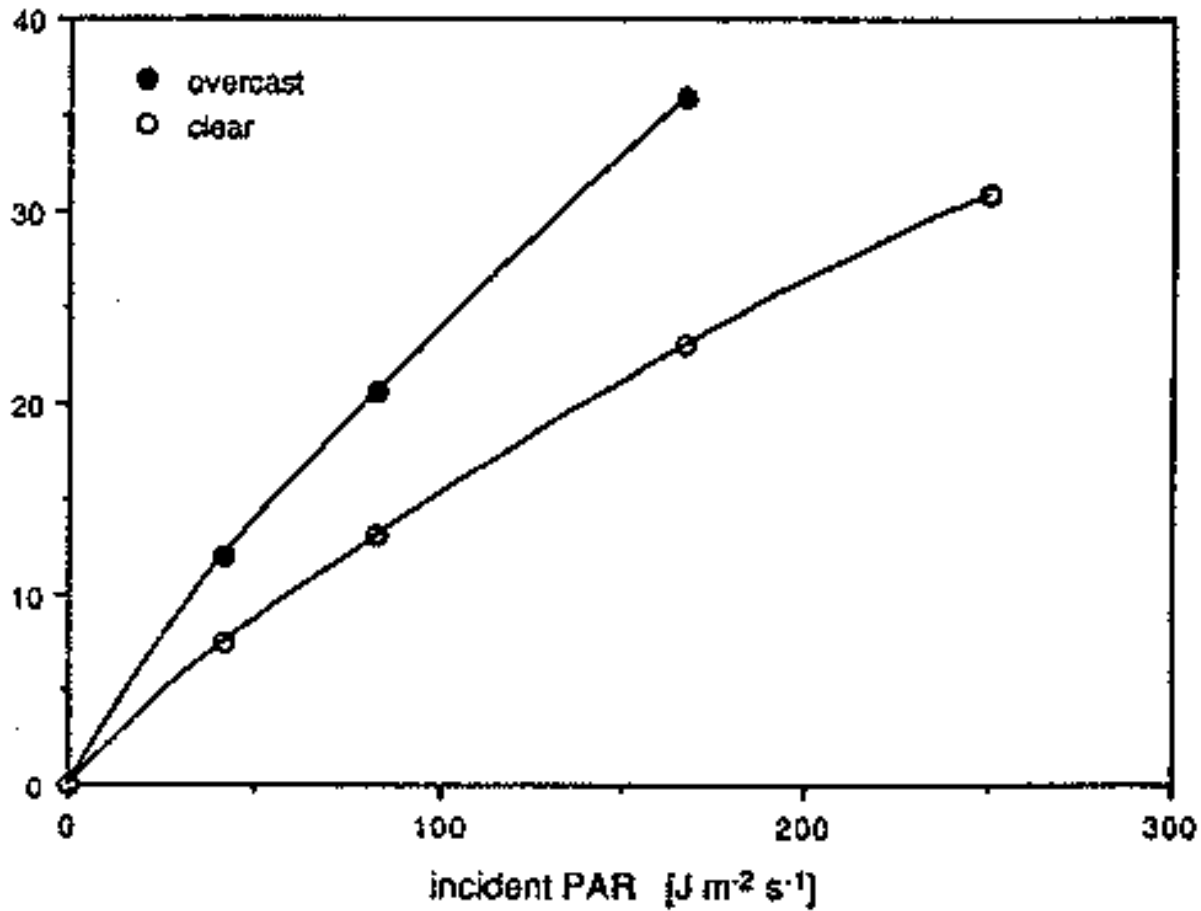


Figure 2.19. Assimilation brute de CO₂ d'une culture herbacée en fonction de la radiation photosynthétiquement active incidente pour un ciel dégagé et un ciel couvert.

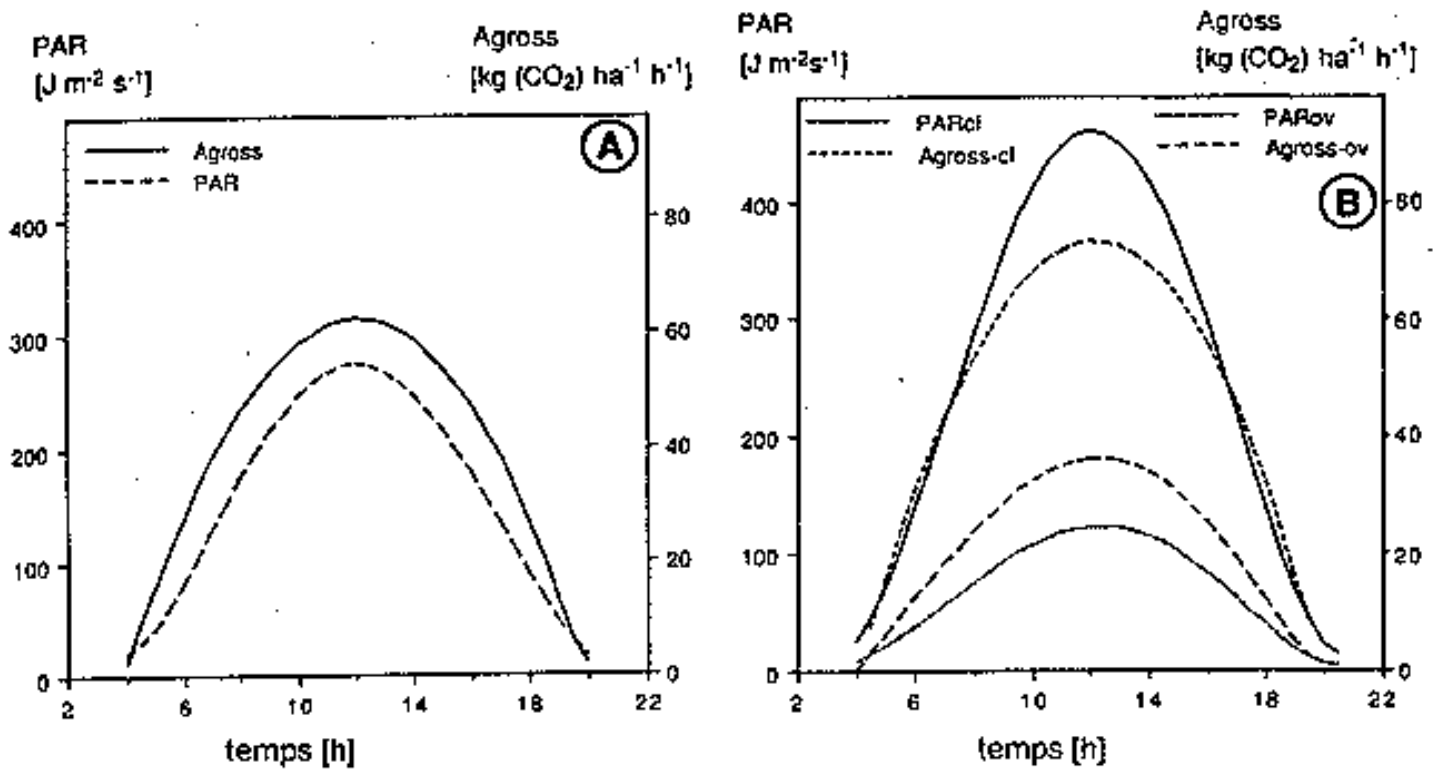


Figure 2.20. Evolution de la PAR et de l'assimilation brute de CO₂ d'une culture au cours d'une journée du mois de juin aux Pays-Bas. Jour moyen pour la figure (A), jour clair ou couvert pour les courbes de la figure (B).

$A_{\max} = 40 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$, $\epsilon = 0,45 \text{ kg CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$, $\rho_c = 0,08$, $k = 0,7$ et $\text{LAI} = 5$.

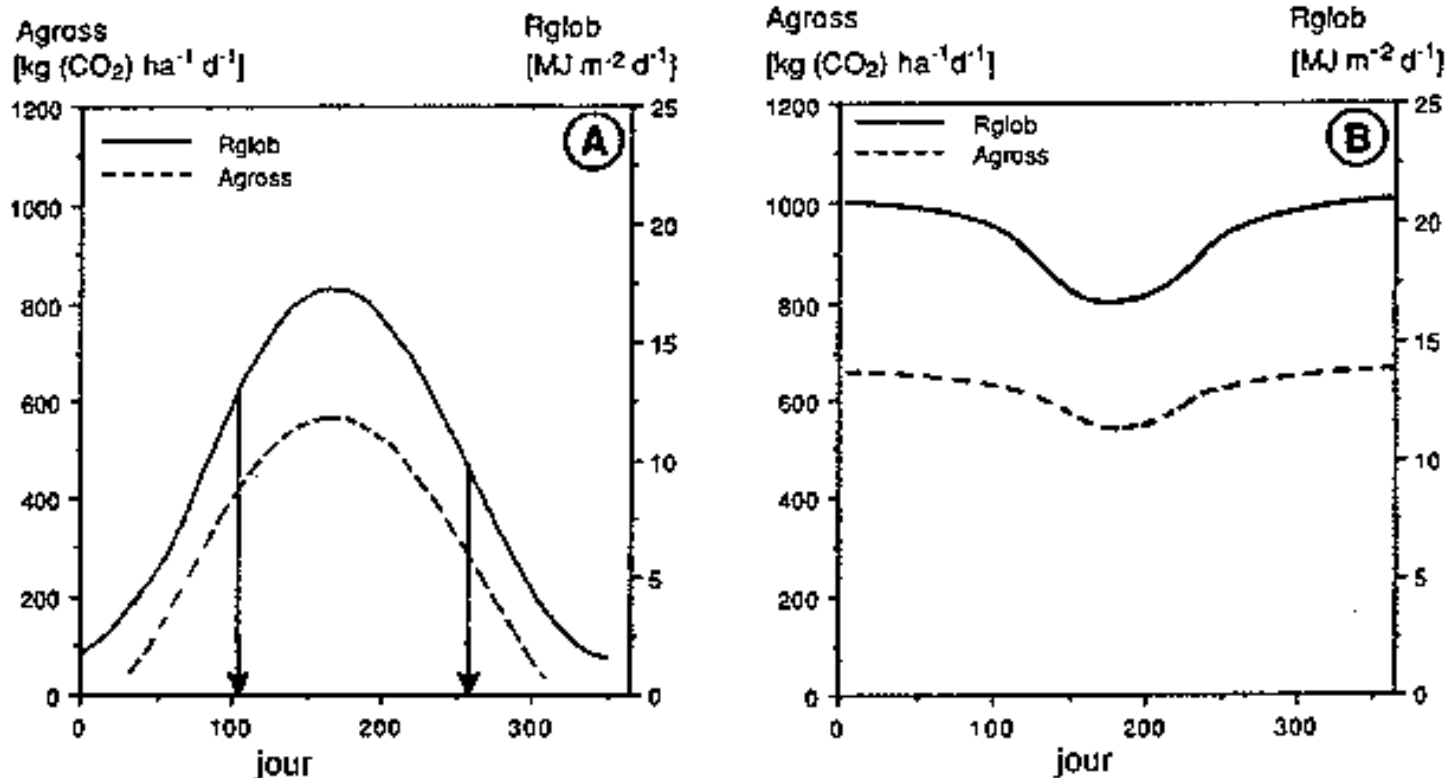


Figure 2.21. Evolution de la radiation globale journalière (R_{global}) et de l'assimilation brute de CO₂ (A_{brute}) au cours du temps pour le couvert dense d'une plante en C₃ cultivée aux Pays-Bas (A) et au Kenya (B). La saison de culture aux Pays-Bas (mi-avril à mi-octobre) est délimitée par deux flèches sur la courbe A avec une valeur moyenne de R_{global} de 15 $MJ m^{-2} j^{-1}$.

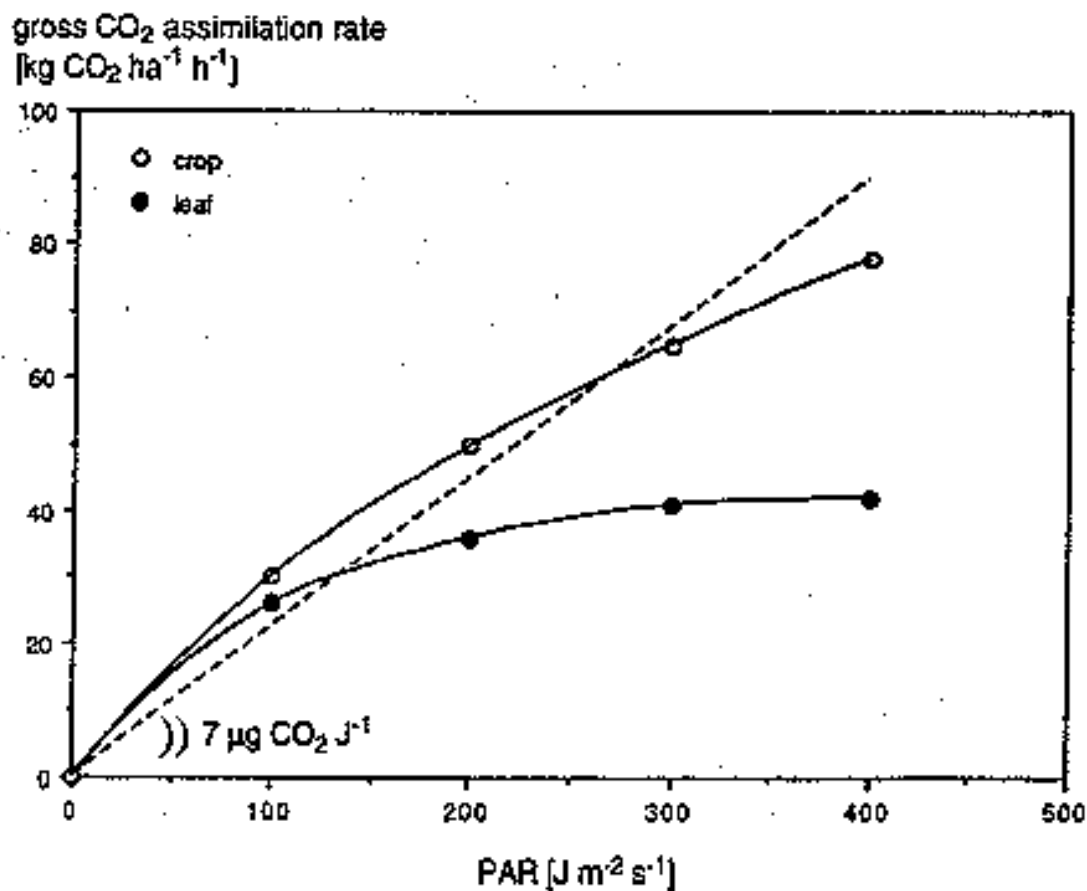


Figure 2.22. Courbes de réponse à la lumière de l'assimilation brute de CO₂ d'une culture herbacée et d'une feuille individuelle (Wageningen, August 1981).

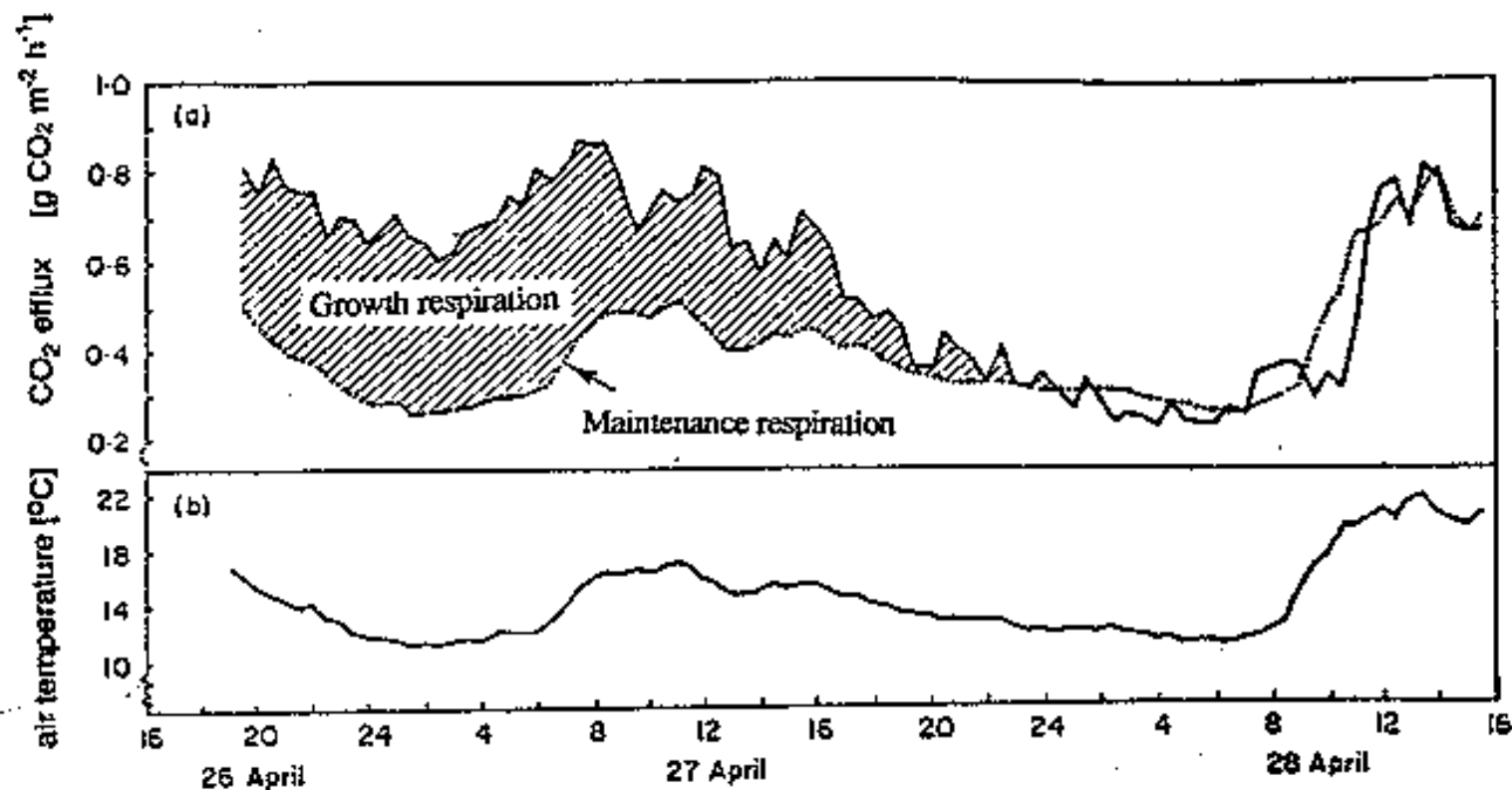


Figure 2.24. Production de CO₂ d'une pelouse de seigle enfermée à l'obscurité et à température ambiante pendant deux jours.

Courbes a : en trait continu évolution de la production de CO₂ et en trait pointillé évolution de la respiration de maintenance considérée comme le taux moyen de production de CO₂ après 40 à 46 heures d'obscurité et corrigé pour l'effet de la température.

Courbe b : évolution de la température ambiante dans l'enceinte.

D'après Jones, Leafé, Stiles & Collett, 1978. Ann. Bot. 42 : 693-703.

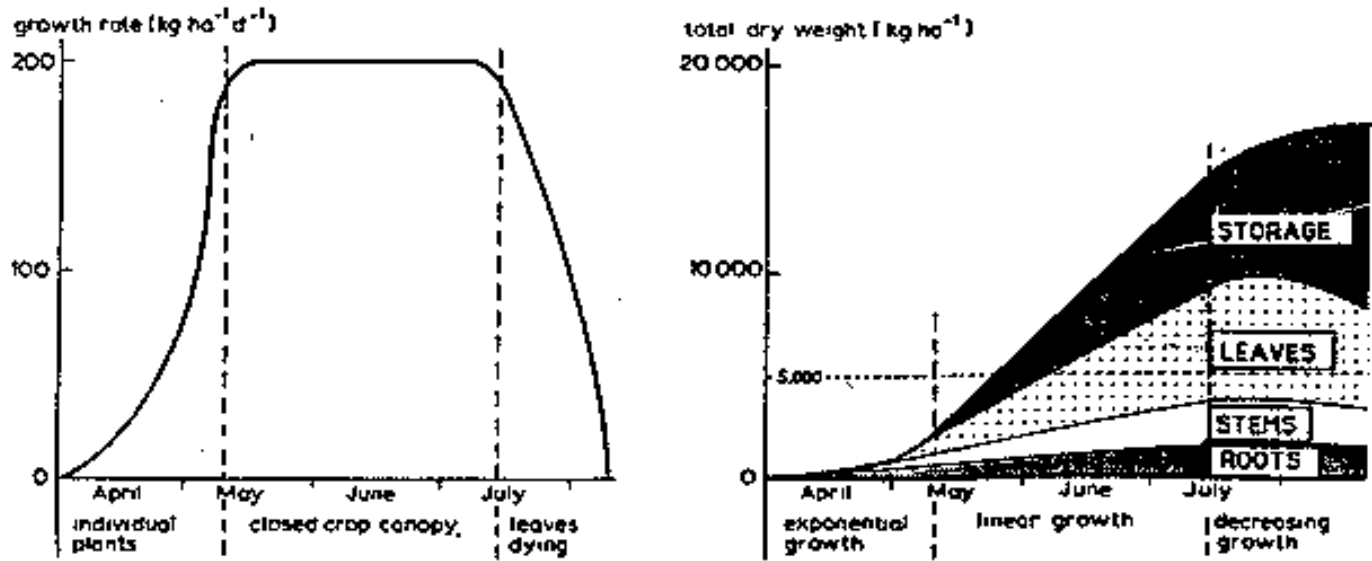


Figure 2.27. Evolution dans le temps de la vitesse de croissance, de la matière sèche totale et de ses proportions entre les racines, les tiges, les feuilles et les organes de stockage pour une culture de blé d'été.

Le poids moyen de matière sèche des feuilles, tiges et racines est estimé à 5000 kg ha^{-1} .

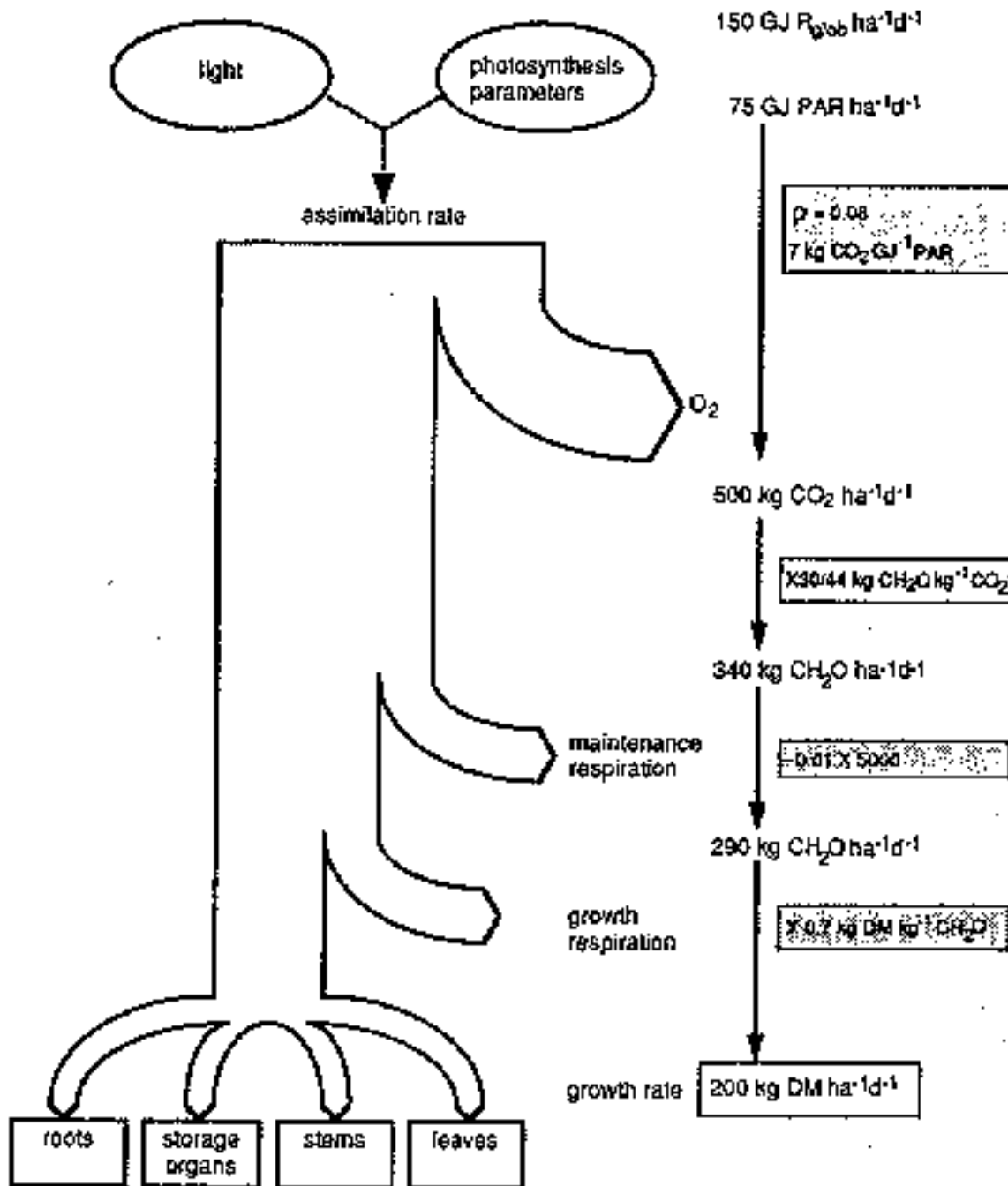


Figure 2.25. Diagramme illustrant schématiquement le mode de calcul de la vitesse de croissance journalière d'une culture.

Les valeurs numériques données correspondent à celle d'une culture en C₃ qui couvre totalement le sol et se développe dans des conditions moyennes de production potentielle aux Pays-Bas au cours de la saison agricole. Le poids moyen de 5000 kg de matière sèche ha⁻¹ pour les feuilles, tiges et racines provient des données de la Fig. 2.27. La respiration des organes de stockage a été négligée.

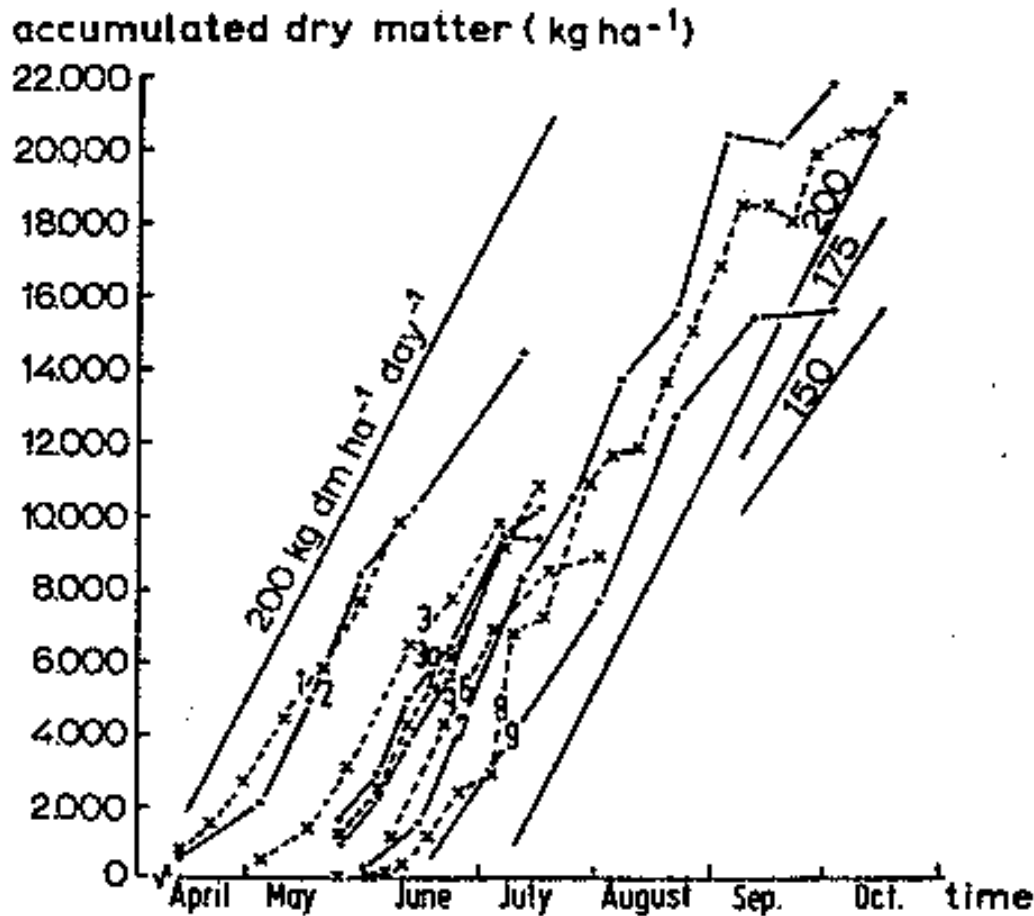


Figure 2.26. Vitesses de croissance des principales cultures des Pays-Bas sous des conditions proches de l'optimum comparées aux vitesses de croissance de 200, 175 et 150 kg de matière sèche ha⁻¹ j⁻¹.

1 : culture herbacée ; 2 : blé ; 3 : avoine et orge ; 3a : avoine et pois ; 4 : avoine ; 5 : pois ; 6 : orge ; 7 : pomme de terre ; 8 : canne à sucre ; 9 : maïs.

D'après : Sibma, 1968. Growth of closed green canopy surfaces in the Netherlands. Neth. J. Agric. Sci. 16 : 211-216.

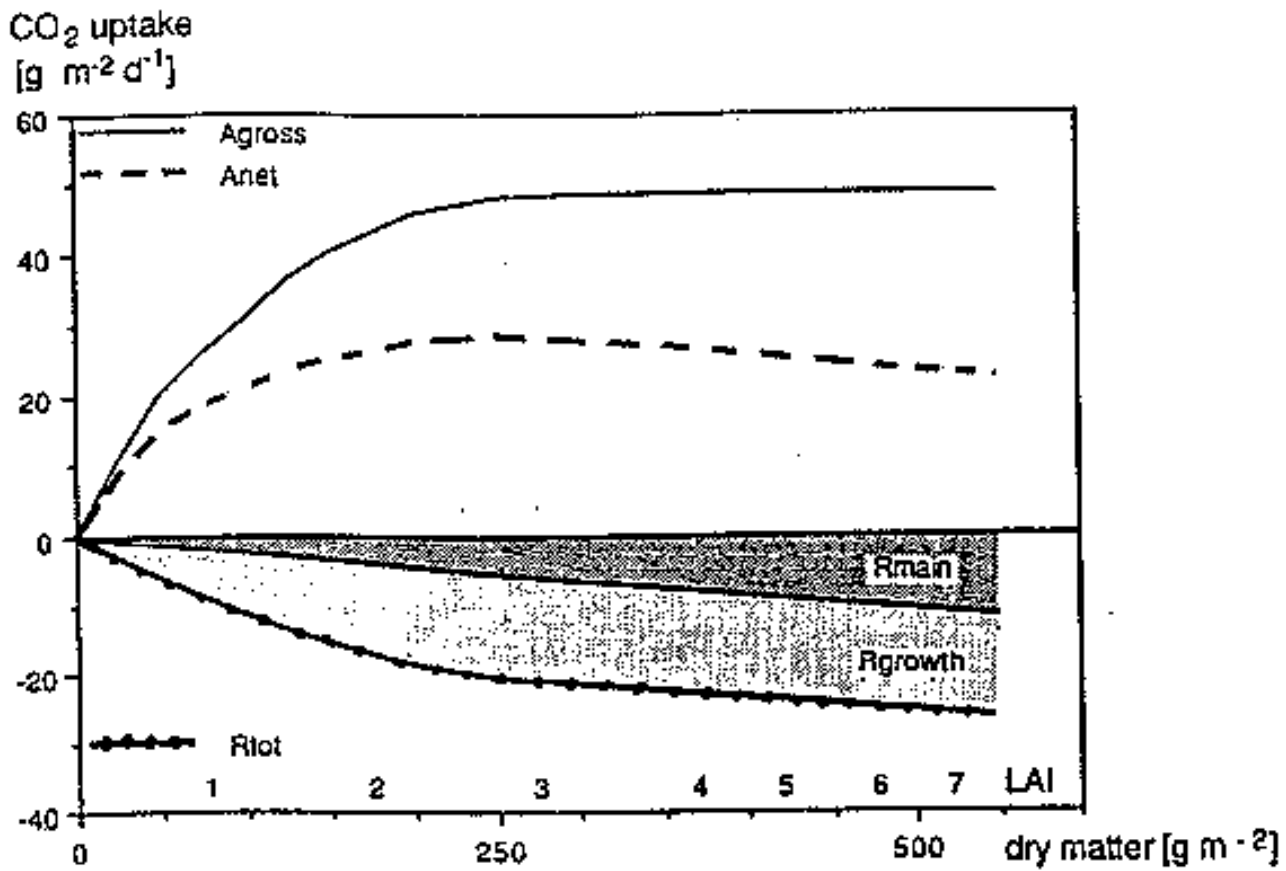


Figure 2.28. Augmentation des taux d'assimilation nette et brute et du taux de respiration en fonction de la LAI d'une culture de trèfle au stade juvénile ($k = 0,9$ à $1,0$) au cours de la période où la LAI et la quantité de biomasse sont corrélées.

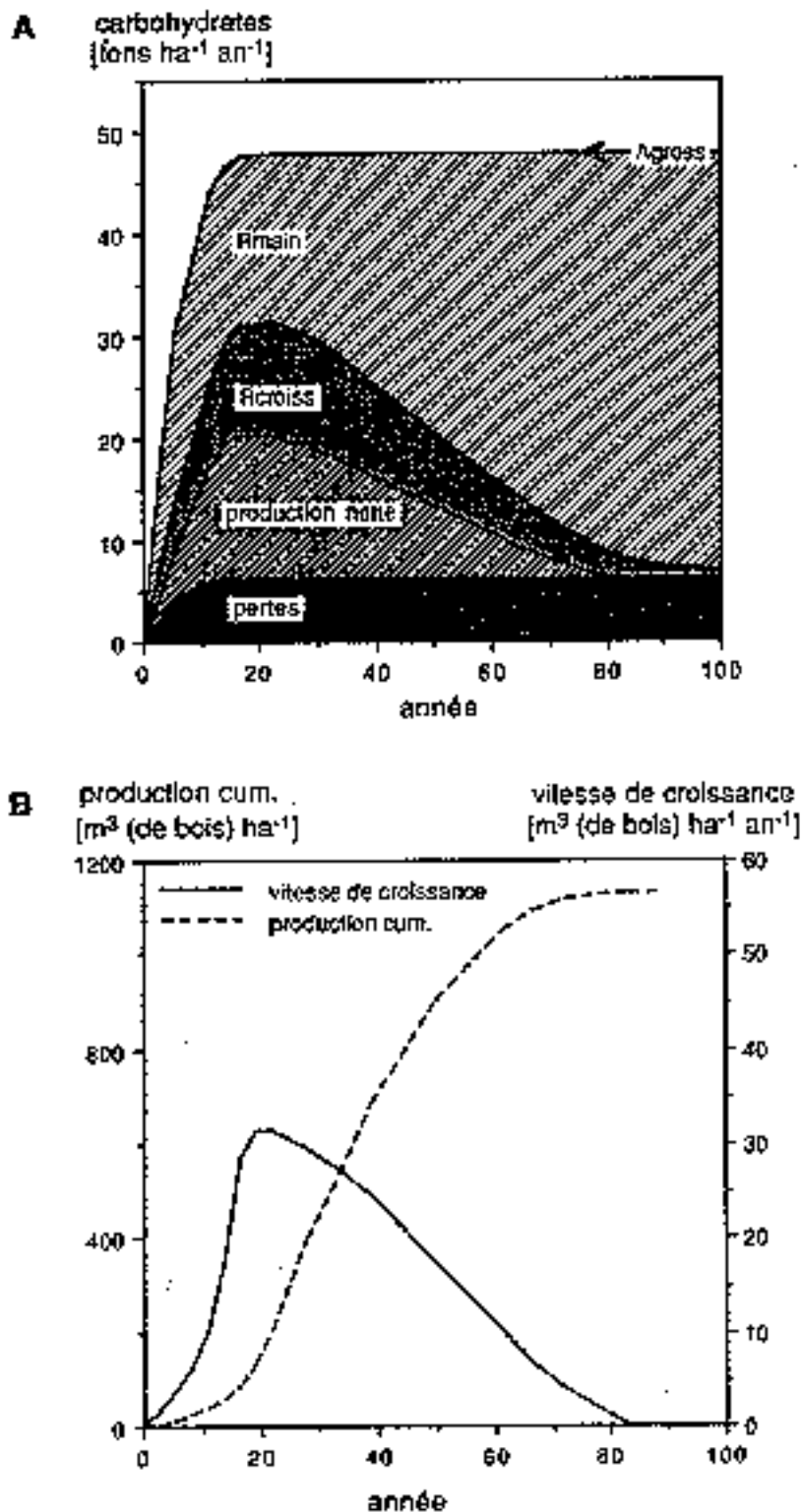


Figure 2.29. Répartition au cours du développement d'un conifère (pin Douglas) de l'assimilation brute de CO₂ (A_{brute}) entre les respirations de croissance et de maintien (R_{croiss} , R_{main}), la production nette et les pertes liées à la mortalité des aiguilles, des branches et des racines.

Dérivée du volume total du tronc et de la croissance annuelle cumulée du volume du tronc. Noter que ses calculs suppose une forêt sans élagage.

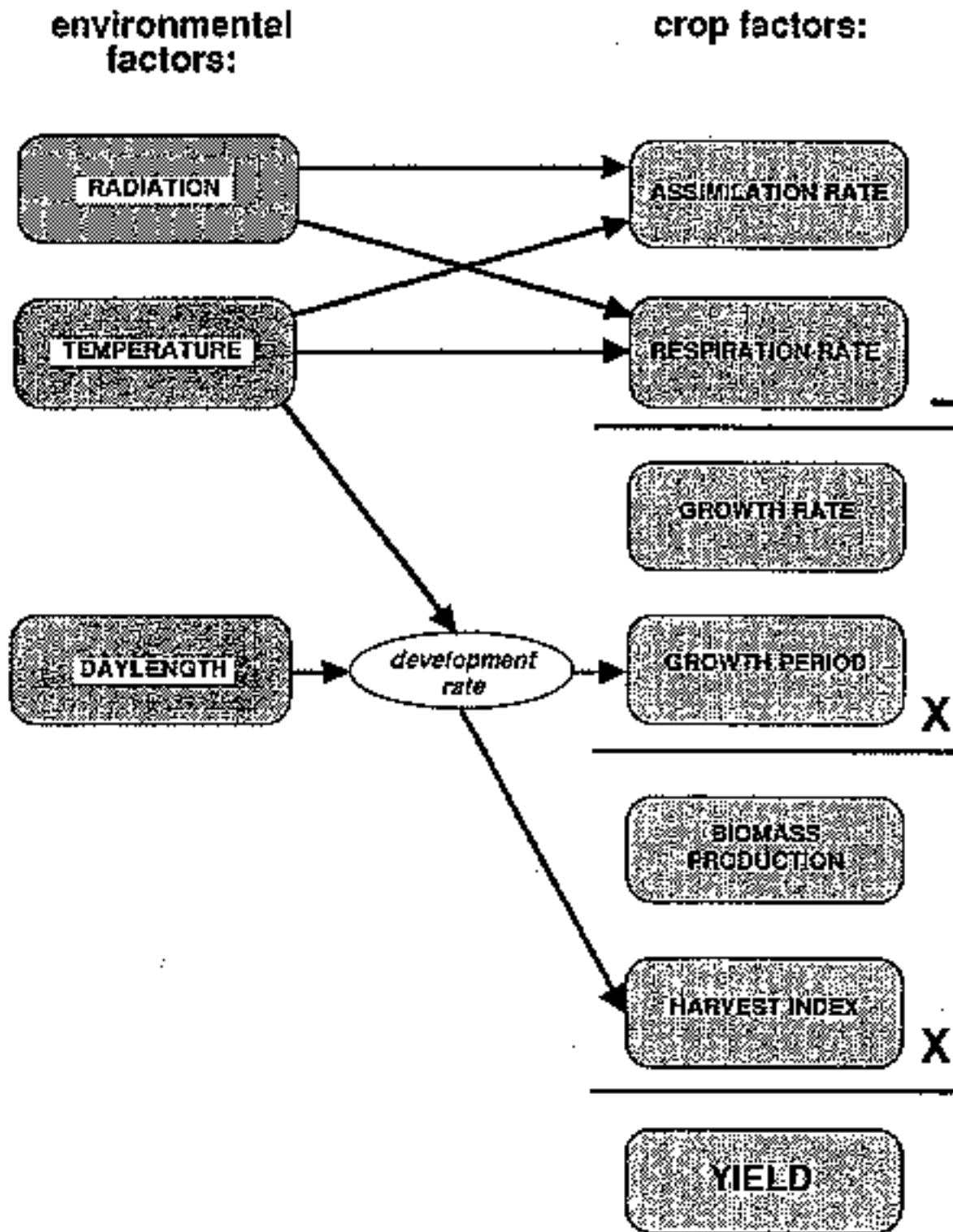


Figure 2.30. Représentation schématique de l'élaboration de la production potentielle d'une culture.

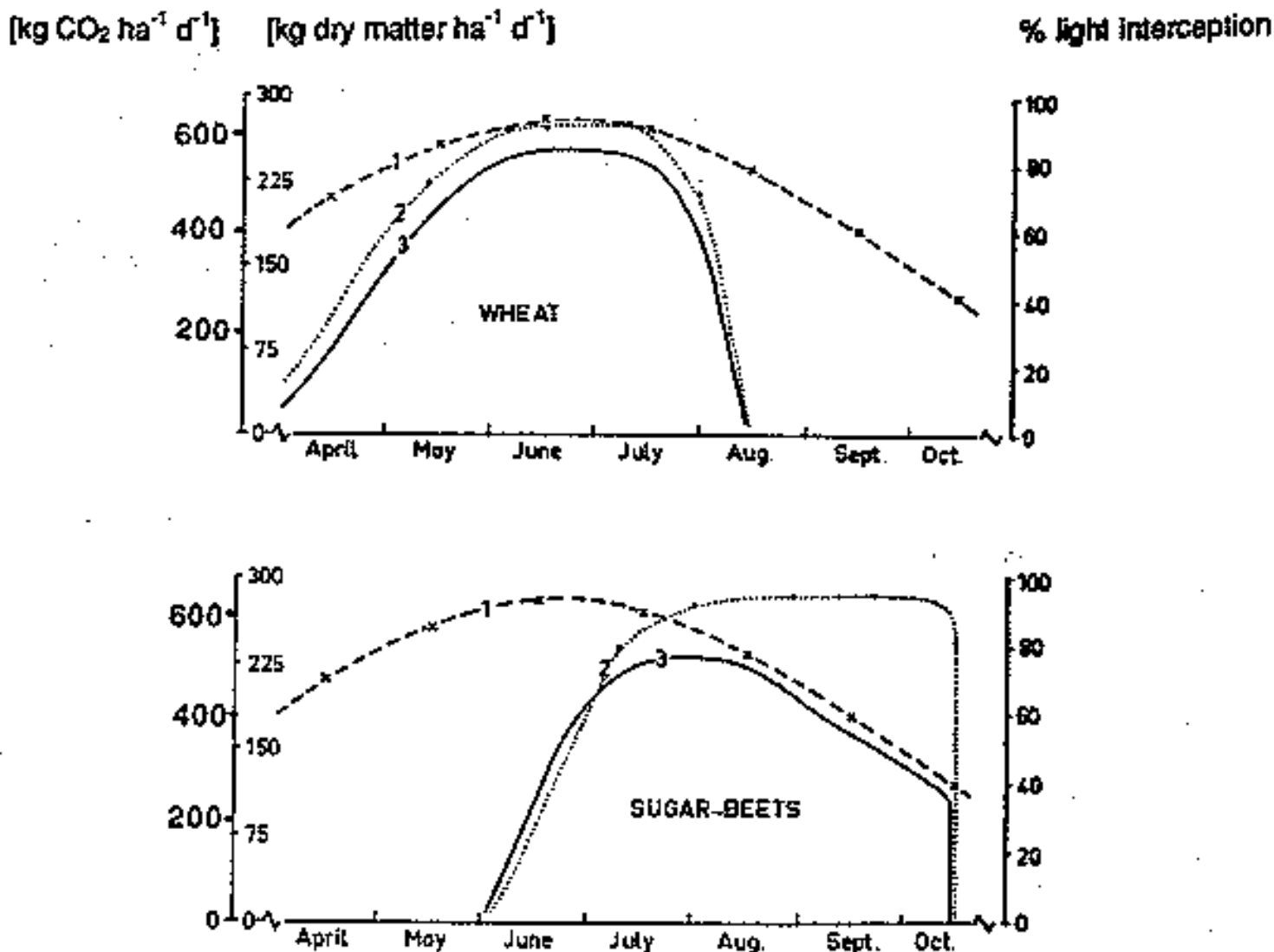


Figure 2.31. Evolution saisonnière de l'assimilation brute de CO_2 d'une culture verte et dense (courbe 1), du pourcentage d'interception de la lumière par la culture (courbe 2) et du taux de croissance potentiel (courbe 3 = courbe 1 * courbe 2) pour des cultures de blé d'hiver et de betterave sucrière.
D'après : Sibma, 1977. Neth. J. of Agric. Sci. 25 : 278-287.

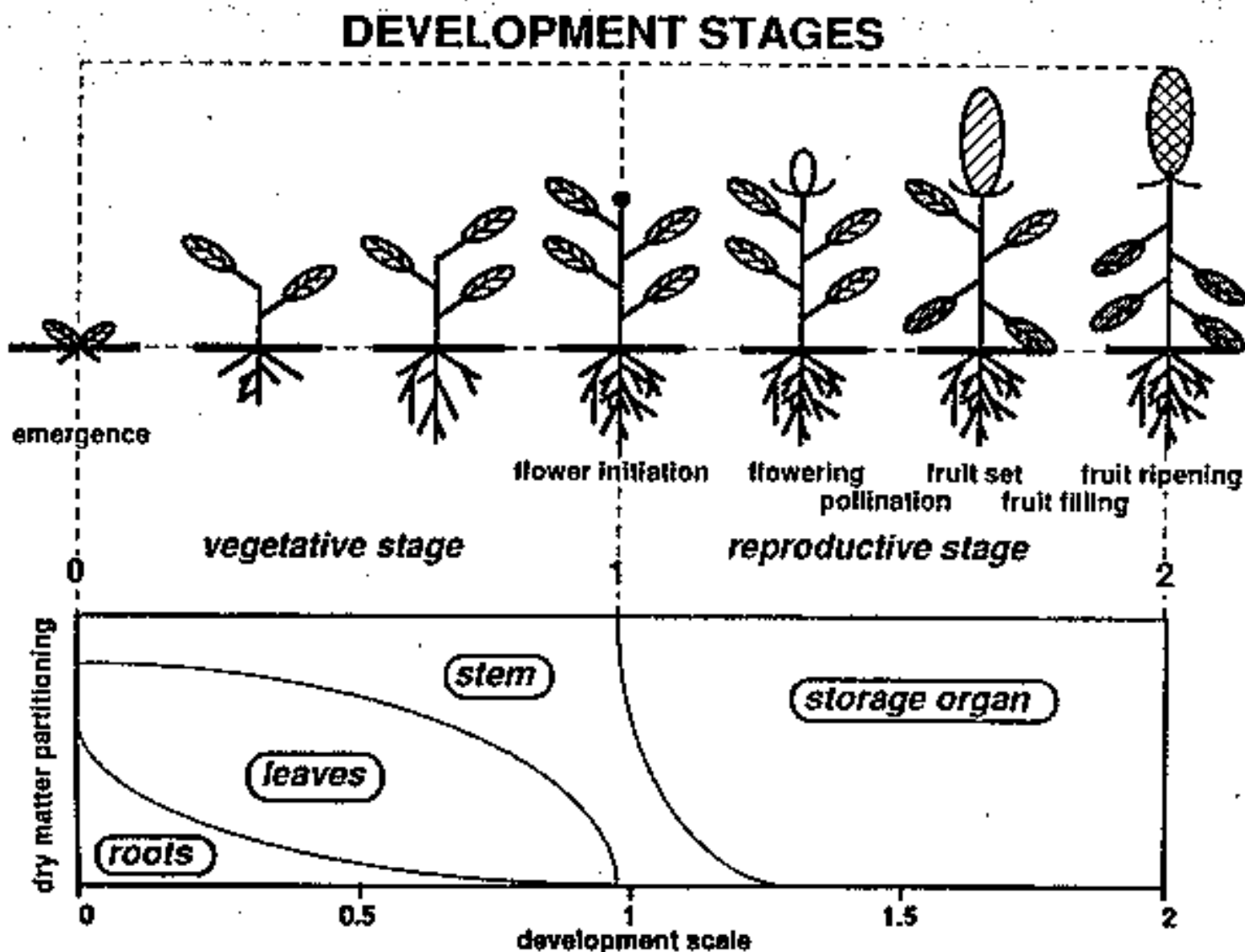


Figure 2.32. Stades de développement et évolution de la répartition de la matière sèche au cours du cycle d'une culture.

Ce schéma envisage la formation d'organes de stockage aériens (grains) mais une démarche similaire peut être suivie dans le cas d'organes de stockage souterrains (pommes de terre).

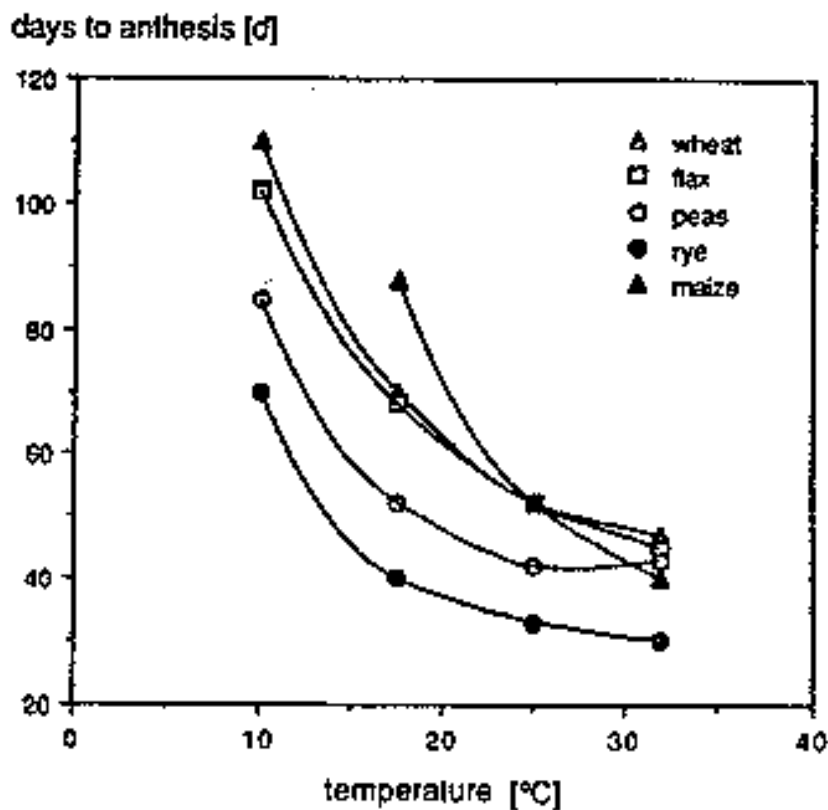


Figure 2.33. Effet de la température sur la durée de la phase émergence-anthèse pour différentes cultures. D'après van Dobben, 1979.

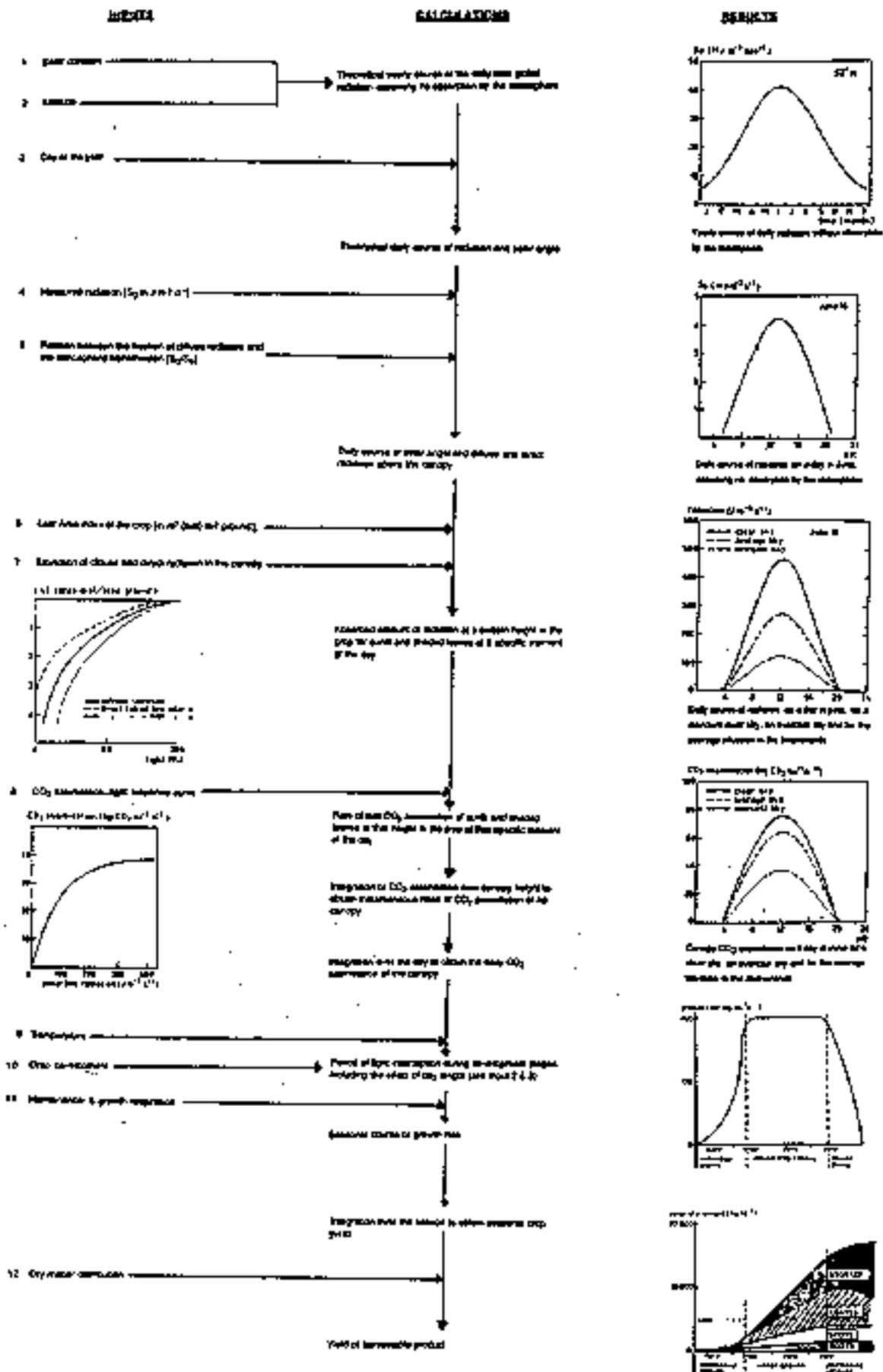


Figure 2.34. Représentation de la procédure informatique du calcul de l'assimilation journalière de CO_2 par un couvert végétal et de la production.

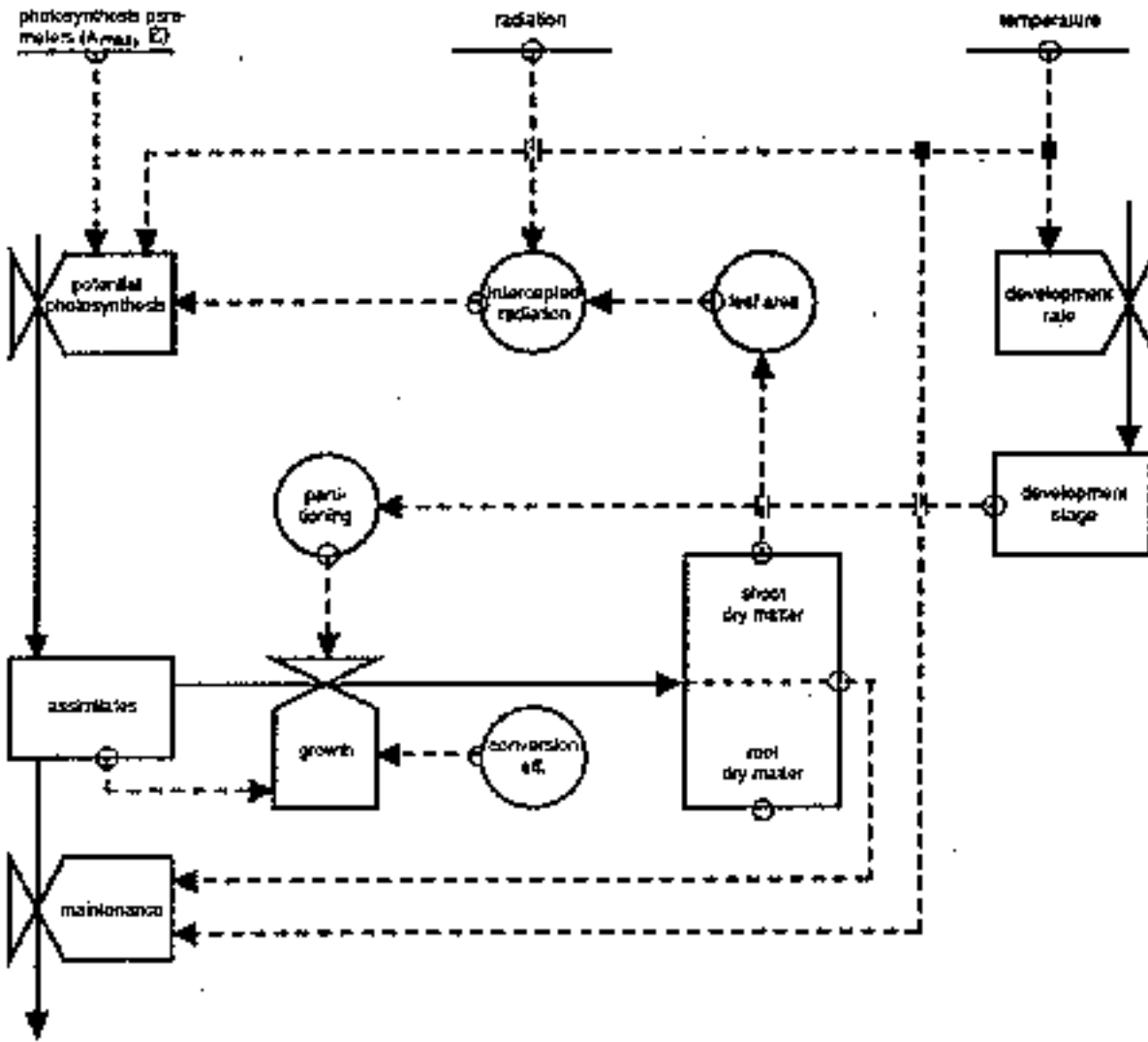


Figure 2.35. Diagramme relationnel de la production potentielle d'une culture. La lumière et la température sont les principales variables, les paramètres de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées (variables dirigeantes). Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961.

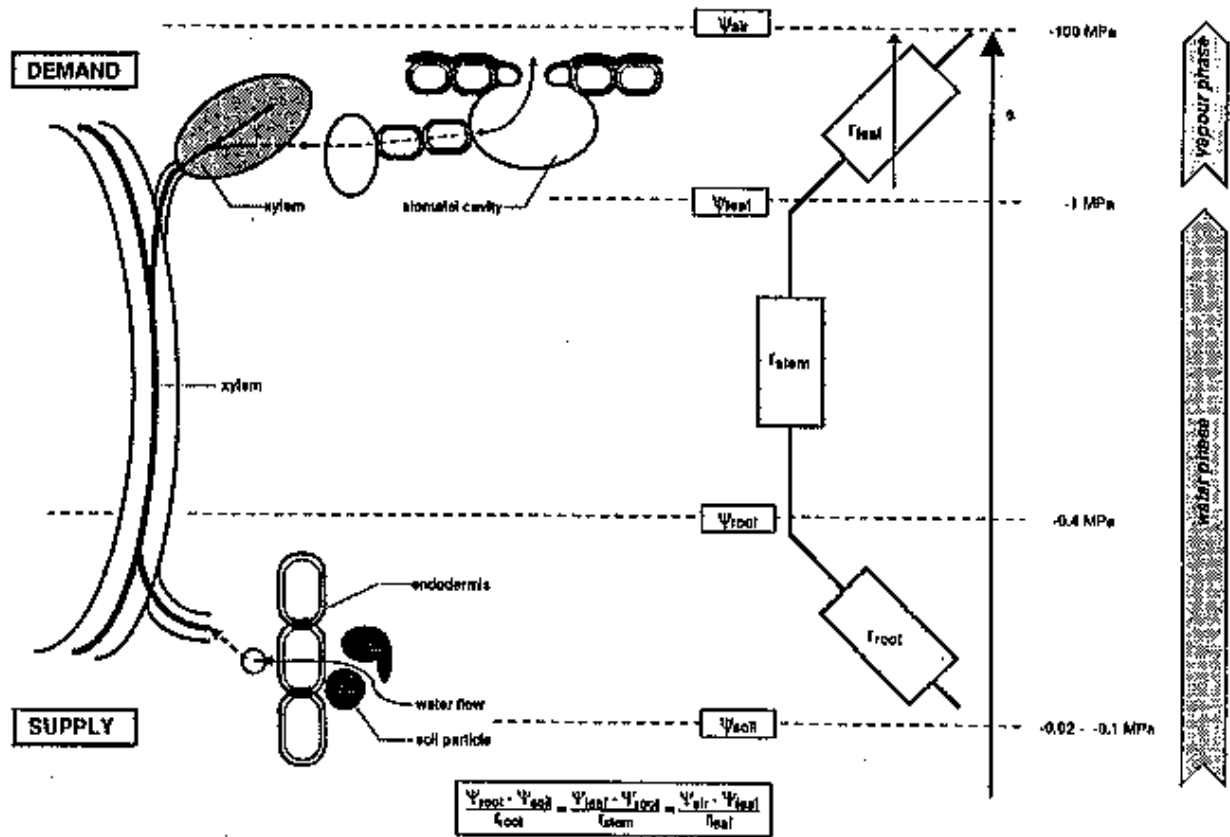


Figure 3.1. Ecoulement schématique de l'eau dans le continuum sol-plante-air avec un gradient de potentiel de l'eau décroissant selon une loi analogue à la loi d'Ohm.

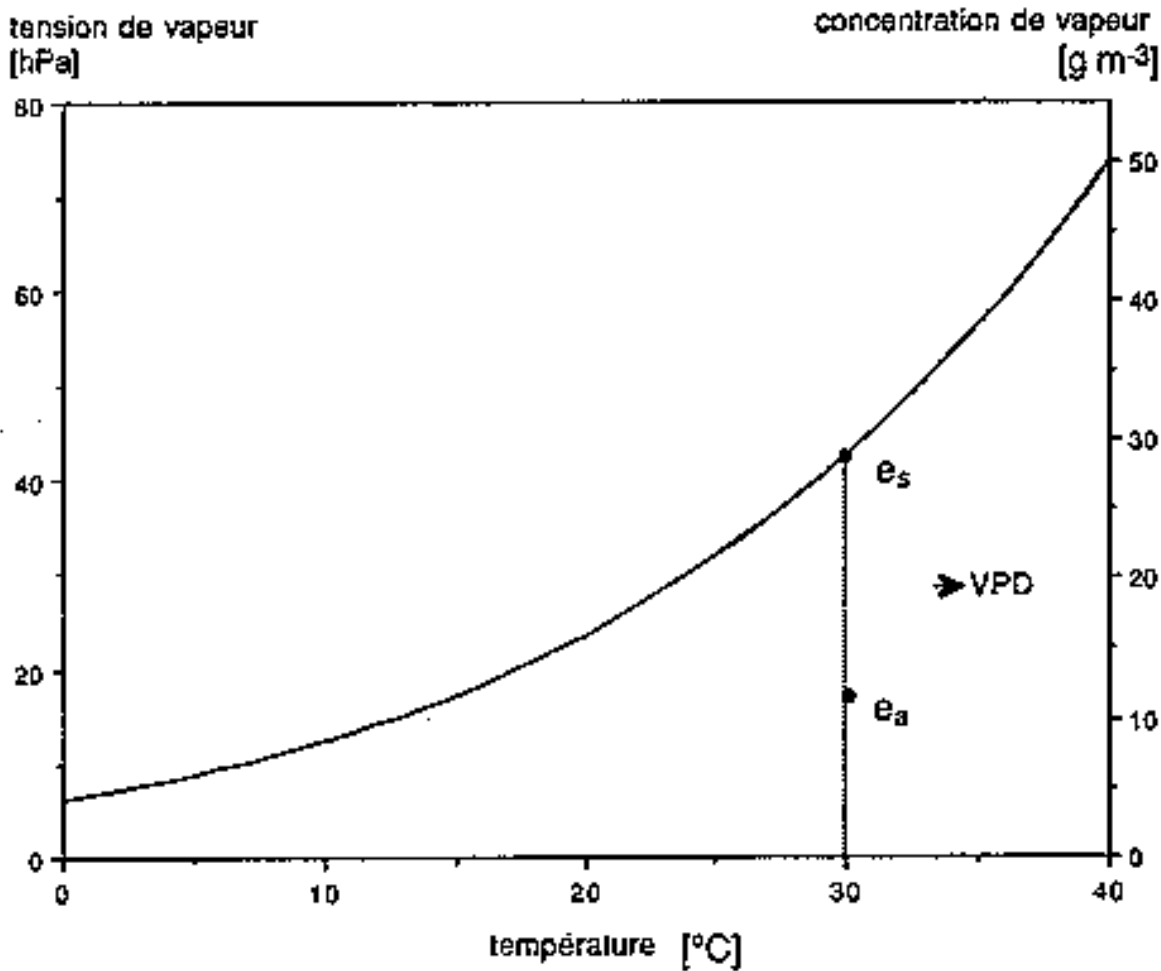


Figure 3.2. Relation entre la température et la tension de vapeur maximale dans l'air à saturation de l'air (e_s) avec la concentration de vapeur correspondante. Le rapport entre la tension de vapeur réelle (e_a) et e_s à une température donnée correspond à l'humidité relative de l'air alors que leur différence correspond au déficit de tension de vapeur (VPD = Vapour Pressure Deficit).

Noter que 1 hPa = 1 mbar. Exemples: A 15°C : $e_a/e_s = 1$ et VPD = 0 hPa.
A 30°C, $e_a/e_s = 18/42 = 0.43$ et VPD = 24 hPa.

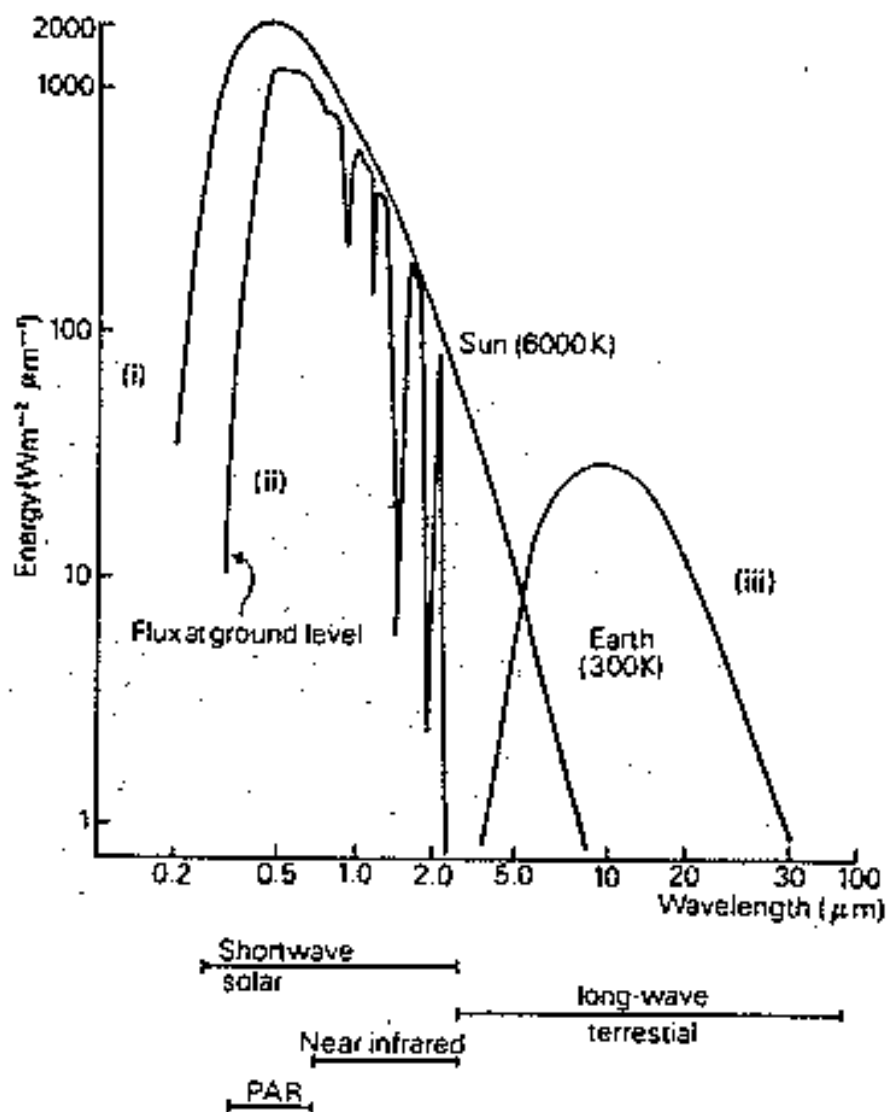


Figure 3.3a. Distribution spectrale de l'énergie du flux solaire hors de l'atmosphère terrestre (i), du flux solaire à la surface du sol une fois atténué par les gaz de l'atmosphère (ii) et du flux de radiation émis par la surface de la terre (iii, flux terrestre).

D'après : Jones M.B., 1985. Plant microclimate. In: J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long & J.M.O. Scurlock. Techniques in bioproductivity and photosynthesis (2nd edition). Pergamon Press, p. 28.

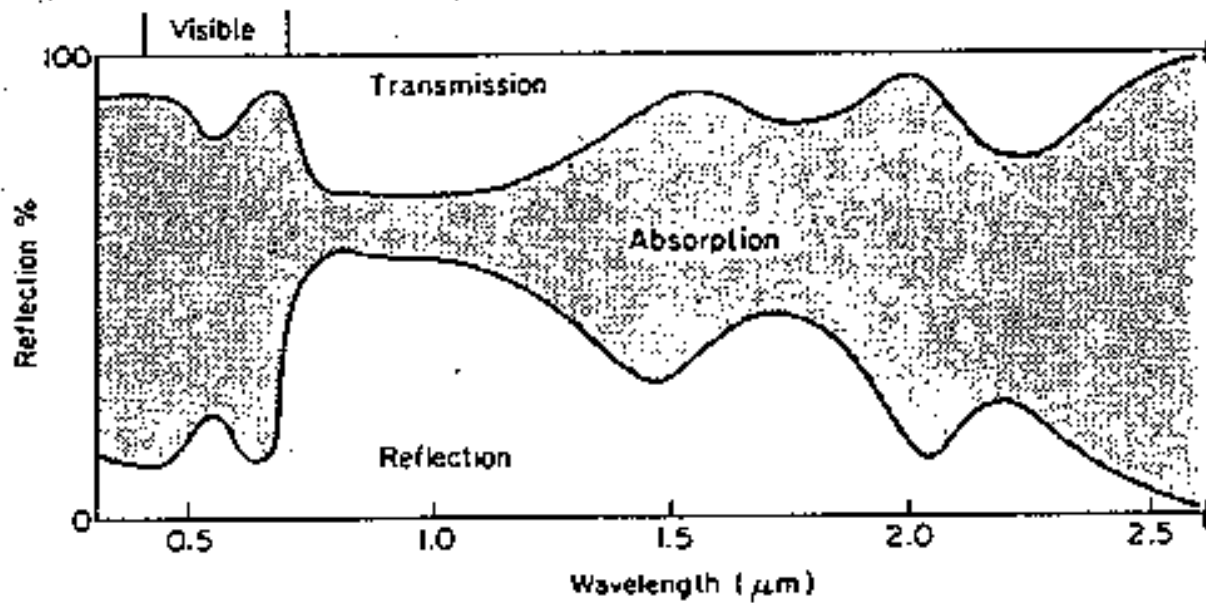


Figure 3.3b. Pourcentages de radiation réfléchi, absorbée et transmise par une feuille verte en fonction de la longueur d'onde.

D'après Monteith and Unsworth, 1990.

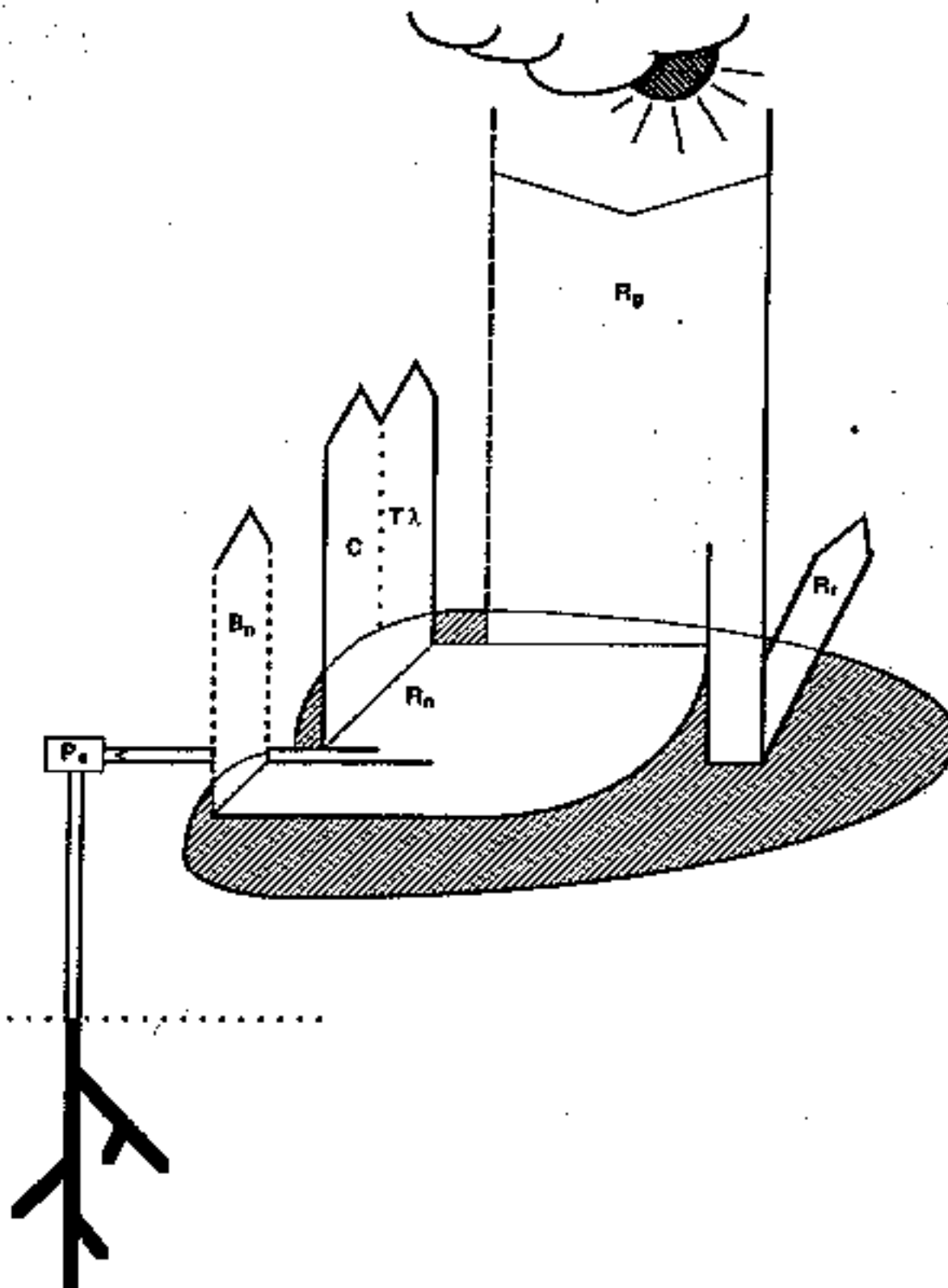


Figure 3.4. Représentation schématique du bilan d'énergie d'une feuille géante où la radiation transmise est absorbée par des niveaux inférieurs.

R_g : radiation globale, R_r : radiation réfléchi, R_n : radiation nette absorbée, $T\lambda$: perte de chaleur latente, C : perte de chaleur sensible, B_n : radiation nette réémise dans les grandes longueurs d'onde, P_e : énergie utilisée pendant la photosynthèse.

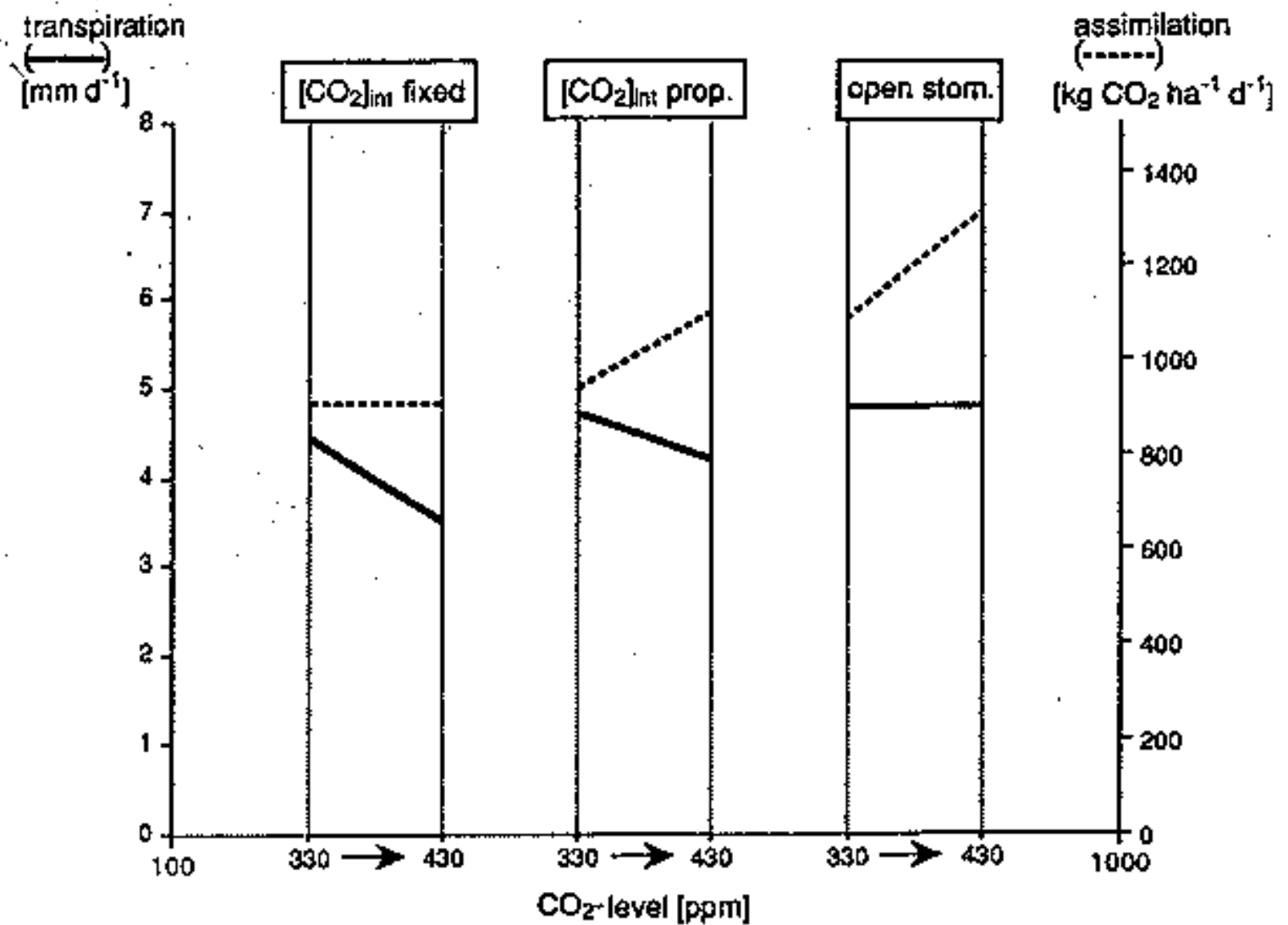


Figure 3.5. Assimilation et transpiration d'une culture en C_3 en fonction de la concentration externe en CO_2 , $[CO_2]_{ext}$ et des différents mécanismes de régulation de l'ouverture des stomates pendant un jour clair.

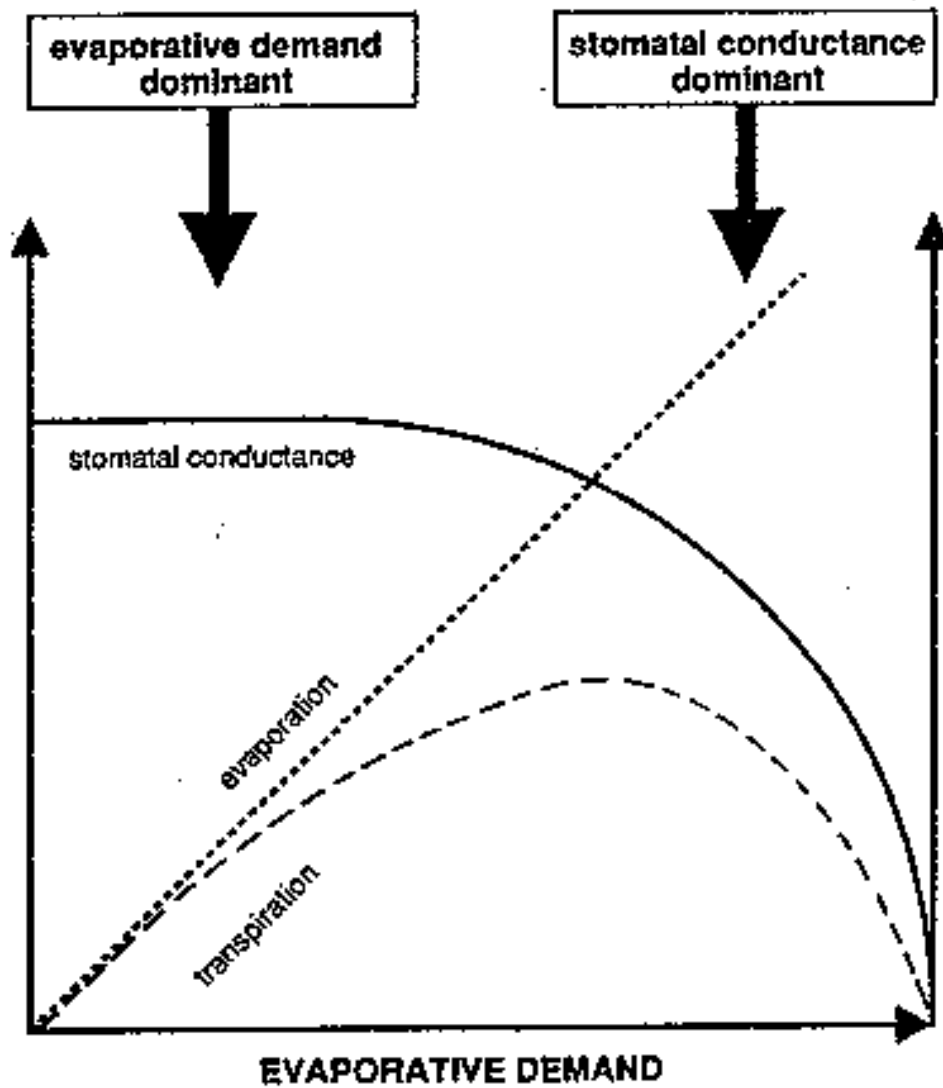


Figure 3.6. Evaporation, transpiration et conductance des stomates en fonction de la demande évaporative.

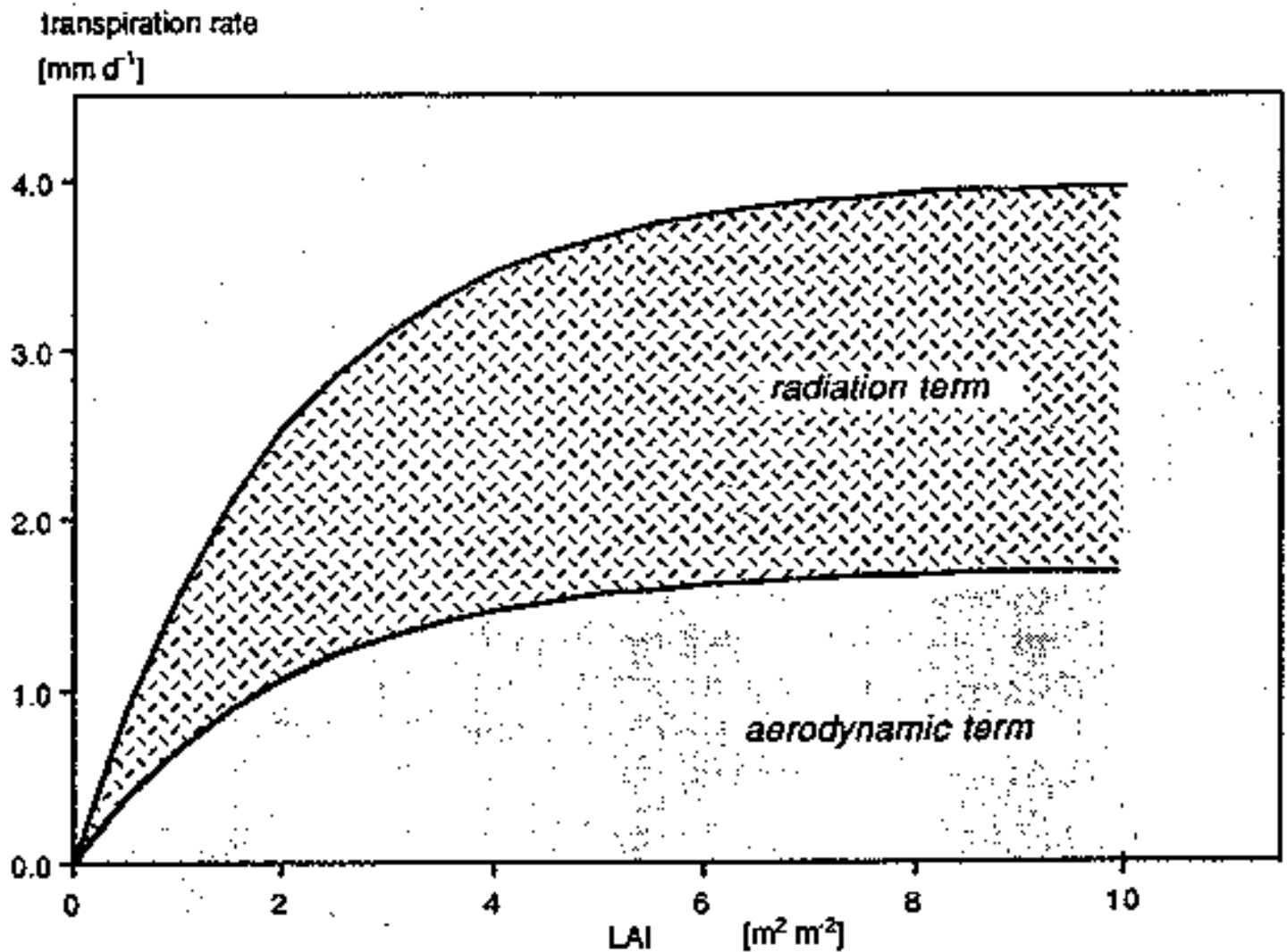


Figure 3.7. Taux de transpiration d'une culture de haricot Faba en fonction de la surface foliaire en distinguant les termes de radiation et d'aérodynamisme au cours d'une journée claire et chaude aux Pays-Bas.

D'après Penning de Vries *et al.*, 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Simulation Monographs 29. Pudoc, Wageningen, 271 p.

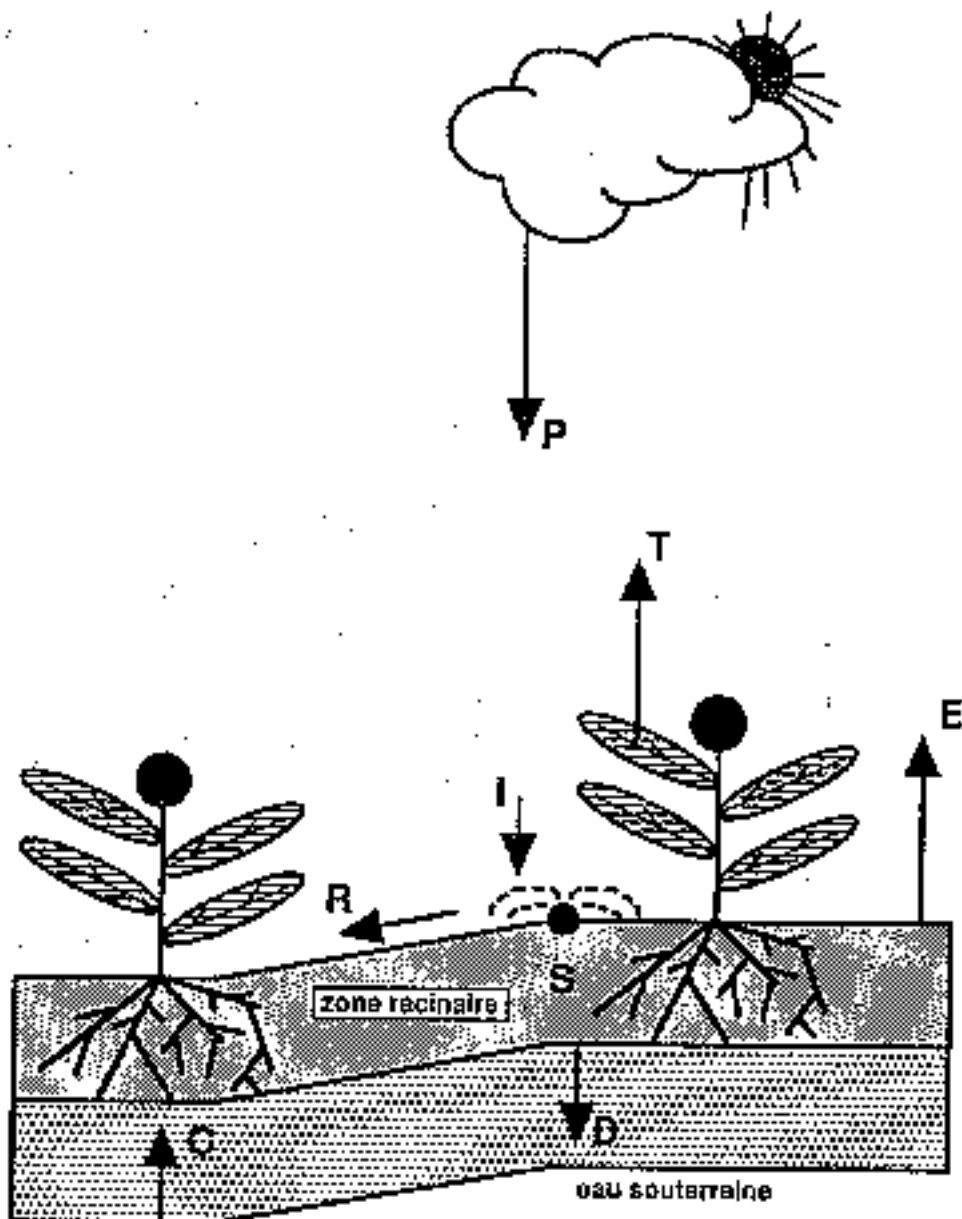


Figure 3.8. Représentation schématique des termes du bilan hydrique montrant le stockage et le flux de l'eau dans le système plante-sol-air.

E : évaporation ; T : température ; P : pluie ; I : irrigation ; R : ruissellement ; D : drainage ; C : remontées capillaires ; S : stock d'eau dans la zone racinaire.

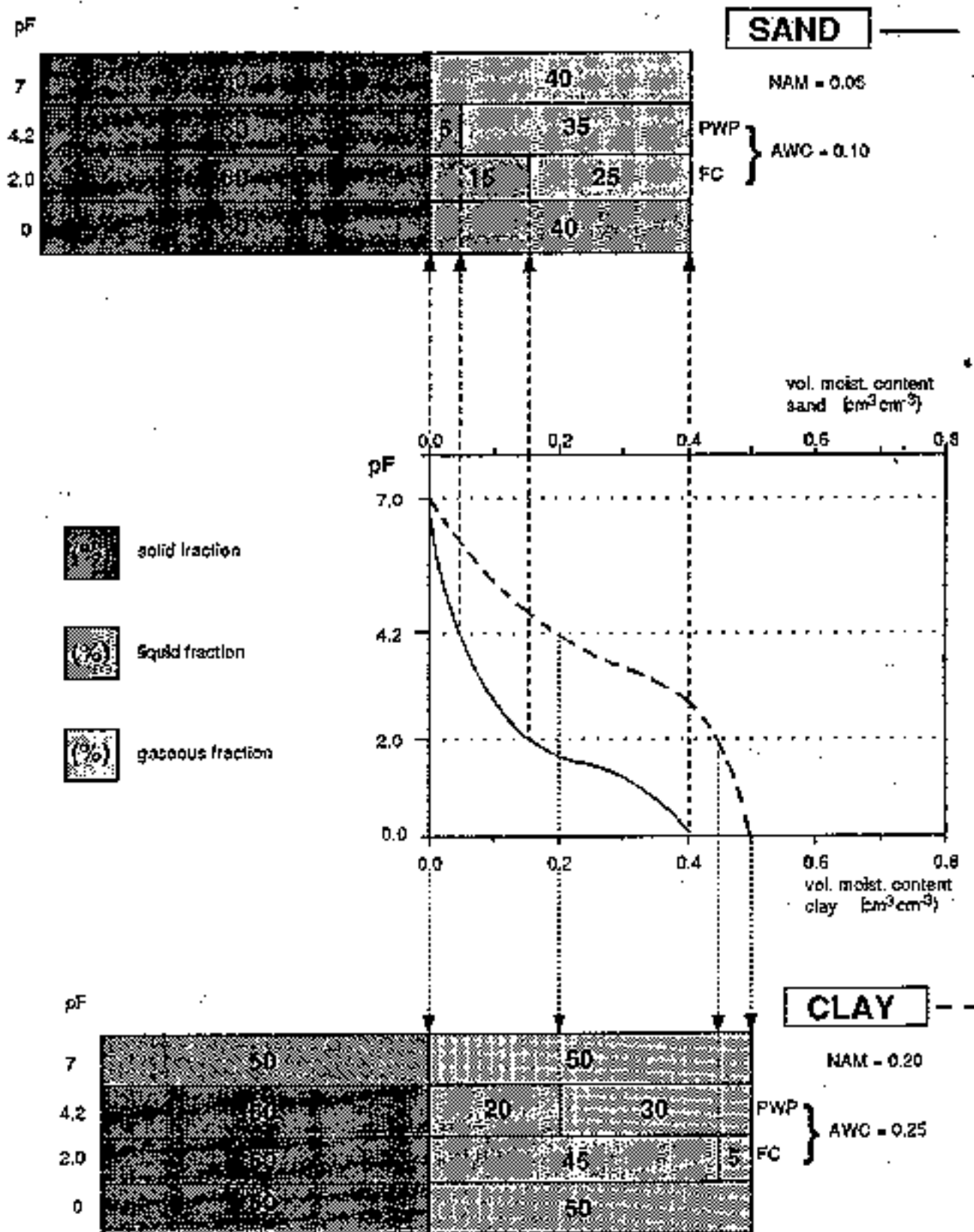
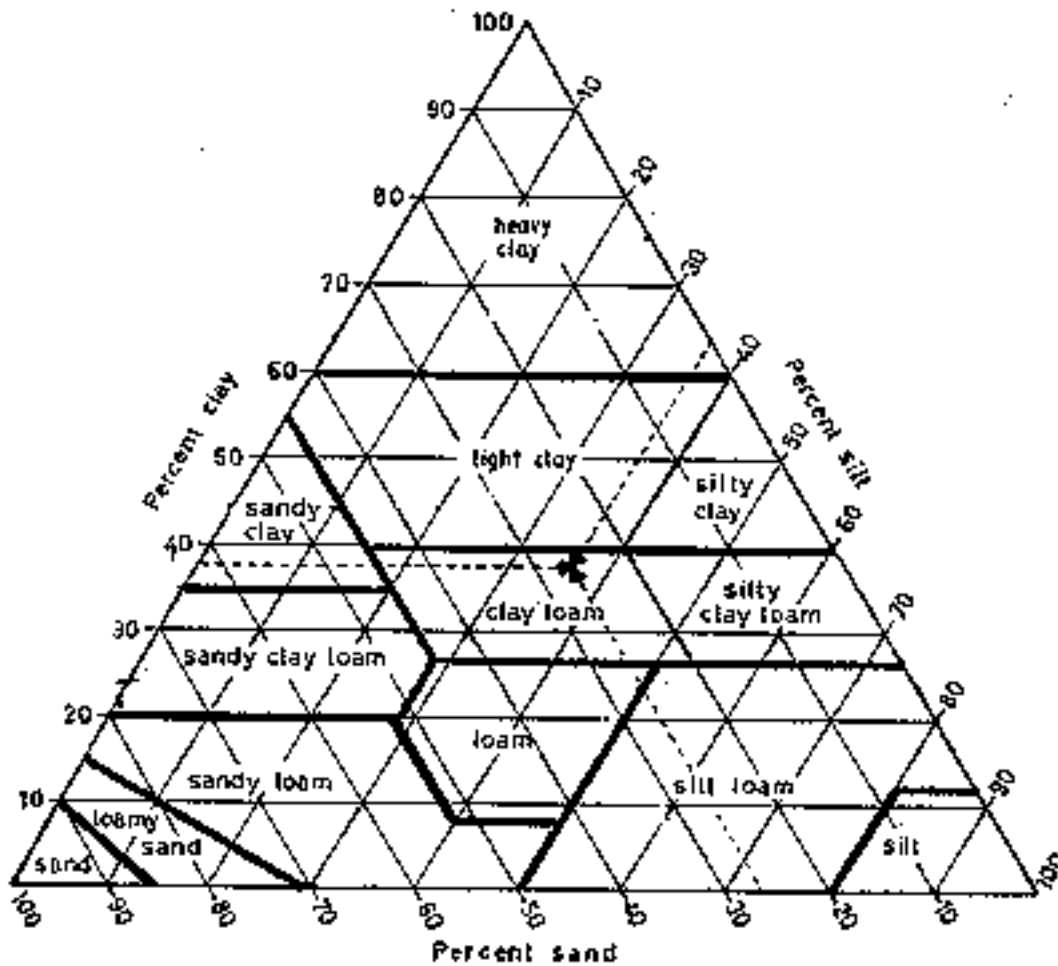


Figure 3.10. Relation entre l'humidité volumétrique du sol et le potentiel de l'eau du sol exprimé en pF pour un sol sableux et un sol argileux. Les valeurs sont indicatives.

FC : capacité au champ ; PWP : point de flétrissement permanent ; HD : stock d'eau disponible pour la plante ; HND : stock d'eau non disponible pour la plante.



SOIL CLASS	PARTICLE SIZE CLASS (mm)
sand	0.05 - 2.0
silt	0.002 - 0.05
clay	< 0.002

example: a soil consisting of 26% sand, 36% silt and 38% clay is classified as 'clay loam' (see arrows).

Figure 3.9. Triangle des textures du sol.

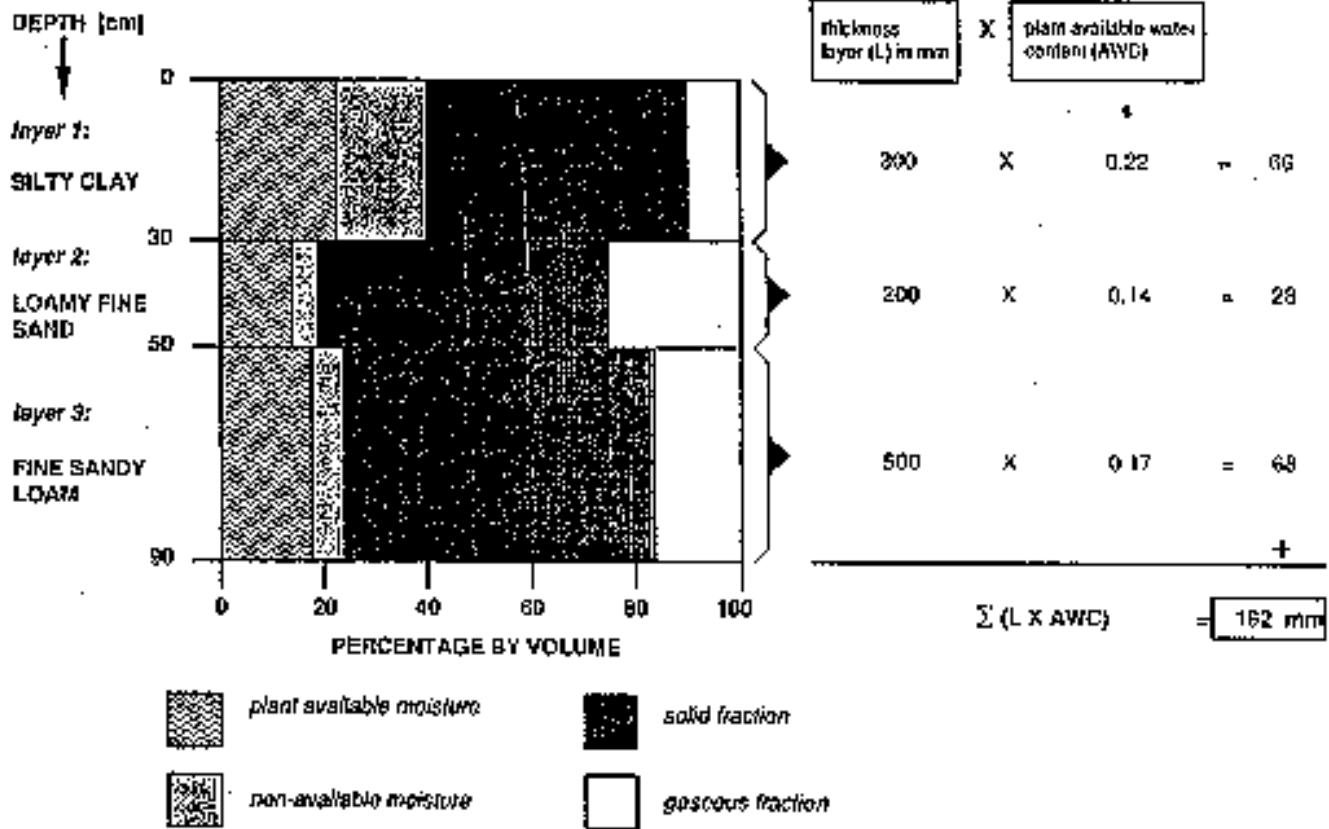


Figure 3.11. Représentation schématique du calcul du stock d'eau disponible pour la plante dans un sol constitué d'horizons de différentes textures.

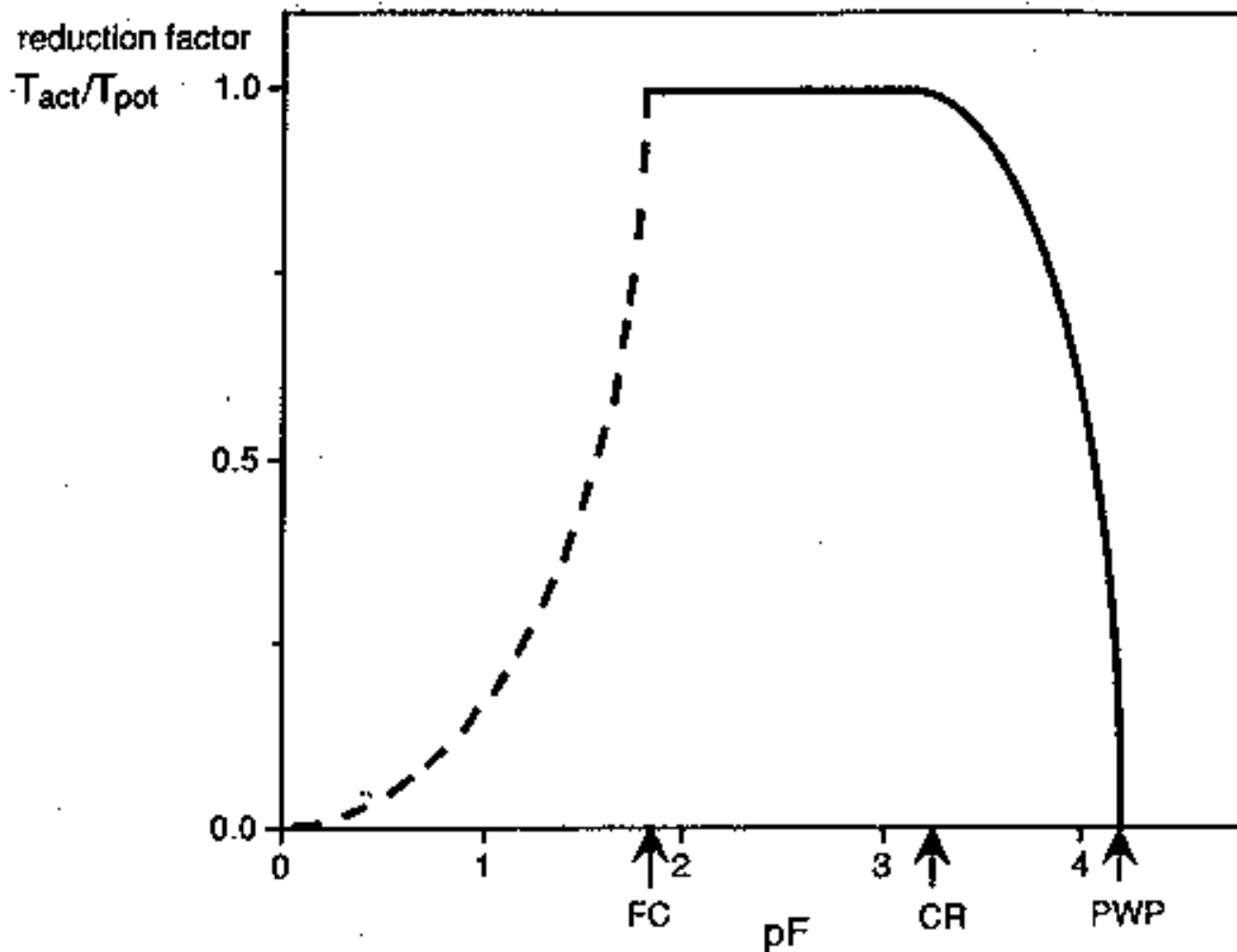


Figure 3.12. Relation entre le rapport $T_{réelle}/T_{potentiel}$ et le potentiel de l'eau dans le sol exprimé en pF . Cette relation dépend des caractéristiques culturales et elle montre de grandes variations pour les valeurs de $pF < 2$ (ligne discontinue).

FC : capacité au champ, SWP_{cr} : potentiel critique de l'eau du sol au-dessous duquel $T_{réelle}/T_{potentiel} < 1$,
PWP : point de flétrissement permanent.

dry matter
production
[kg pot⁻¹]

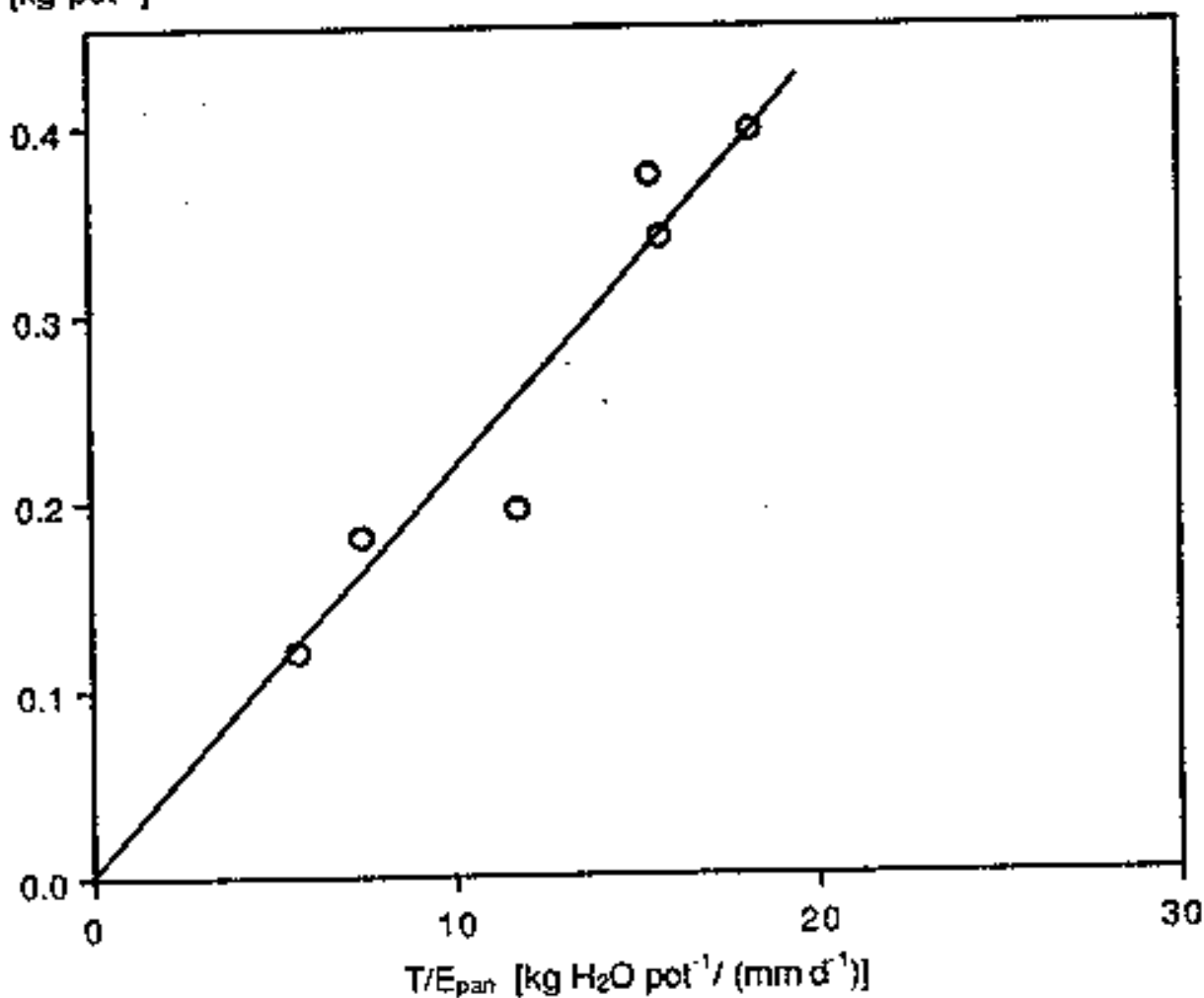


Figure 3.13. Relation entre la production de matière sèche et le rapport transpiration d'une surface libre dans un bac / évaporation d'un maïs (variété Northwestern Dent) cultivé en pot. D'après Briggs & Schantz, 1914.

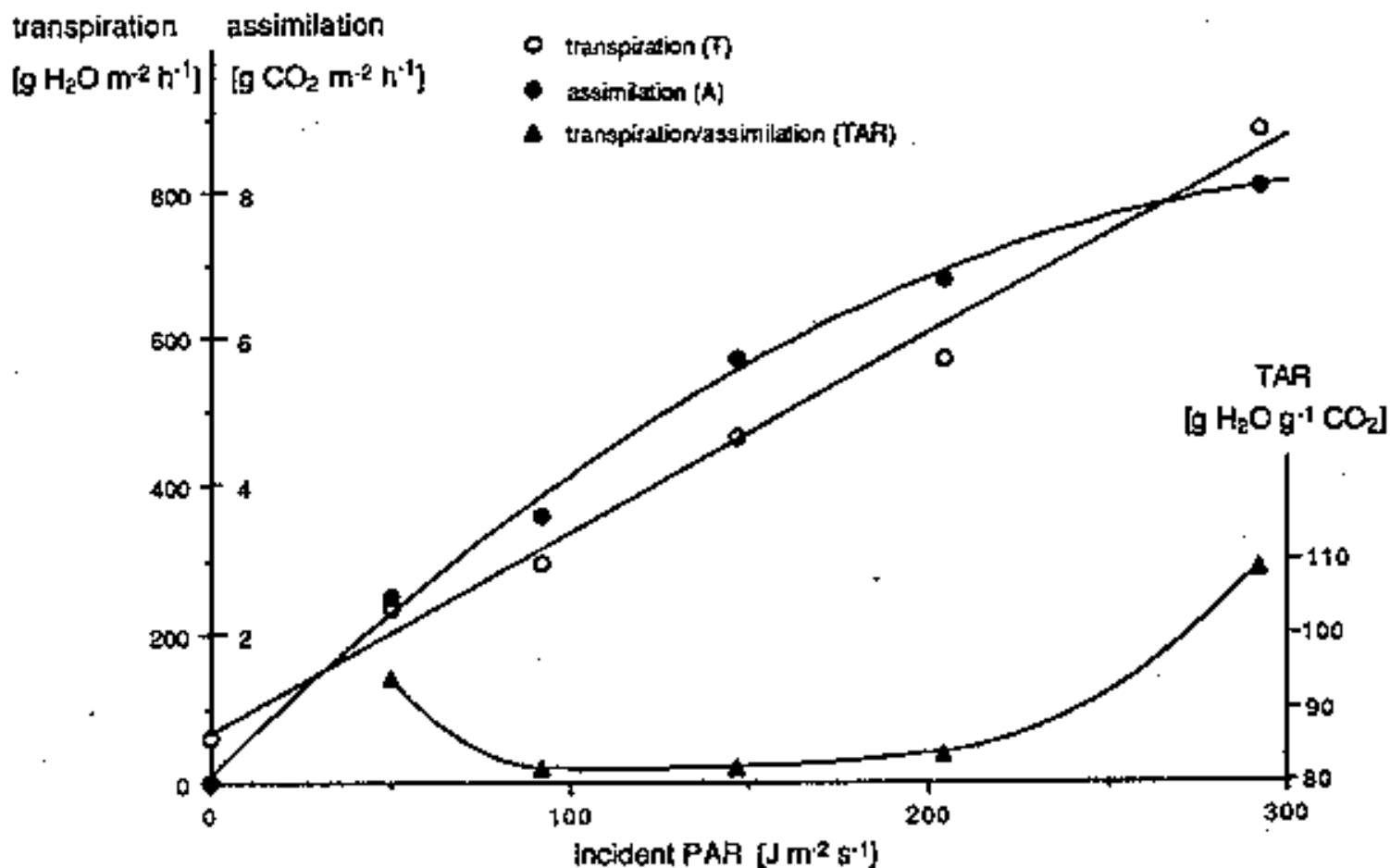


Figure 3.14. Transpiration, assimilation brute de CO₂ et leur rapport, TAR, en fonction de la radiation incidente pour une culture herbacée (Wageningen, août 1981).

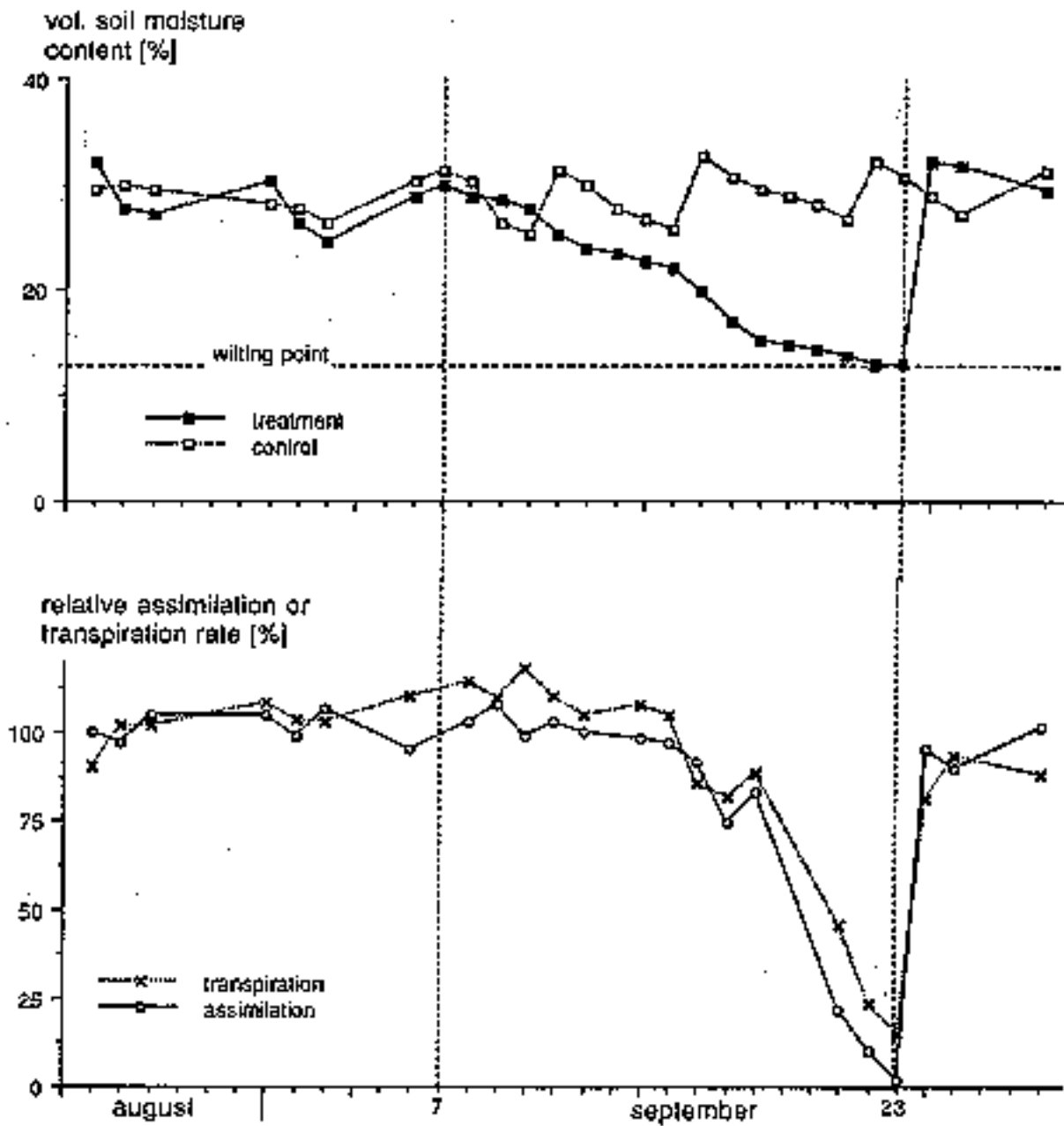


Figure 3.15. Influence de l'assèchement du sol sur la transpiration et sur l'assimilation de jeunes plants de noyer (*Carya illinoensis*) exprimées en pourcentage de celles des plants témoins évoluant en condition optimale d'humidité.

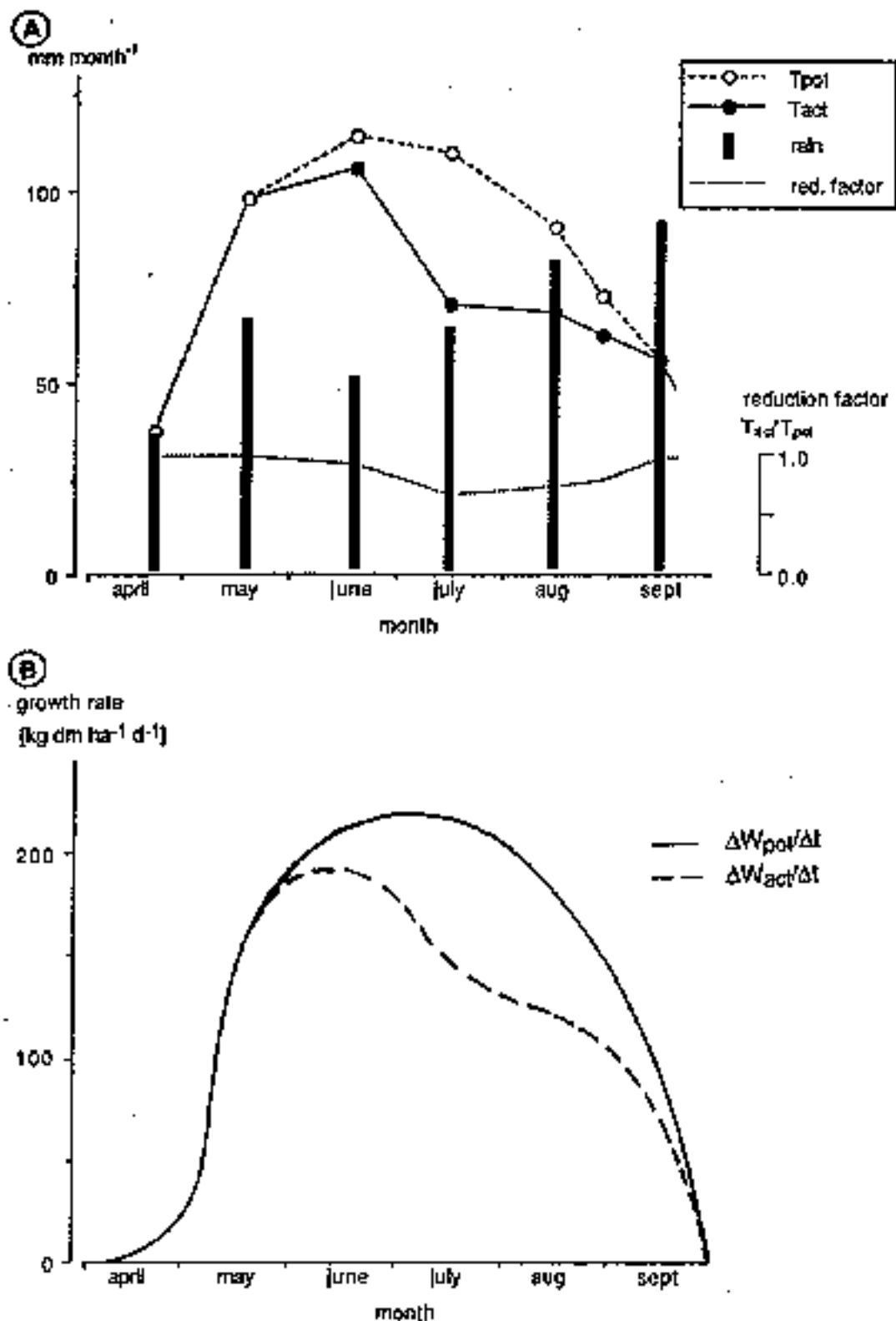


Figure 3.16. Courbe A : Evolution de la transpiration réelle ($T_{réel}$), de la transpiration potentielle (T_{pot}), du rapport $T_{réel}/T_{pot}$ (facteur de réduction) et de la pluie pour une culture de pomme de terre sur un sol sableux au cours d'une année sèche.
 Courbe B : Evolution au cours du temps et dans les mêmes conditions des taux de croissance réelle et potentielle ($\Delta W_{réel}/\Delta t$ et $\Delta W_{pot}/\Delta t$) montrant la diminution du taux de croissance.

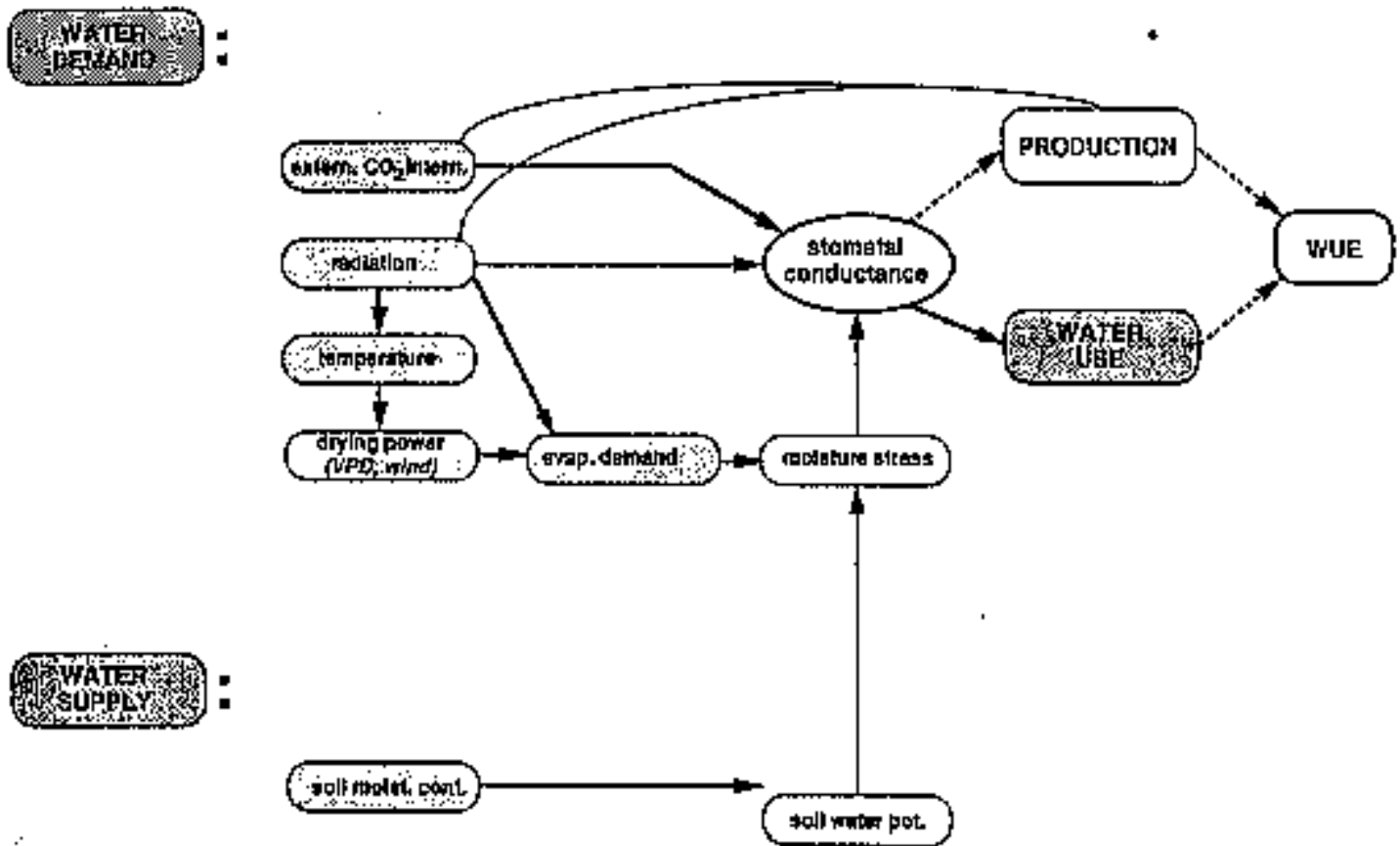


Figure 3.17. Représentation schématique des facteurs impliqués dans des conditions de production où l'eau est le facteur limitant.

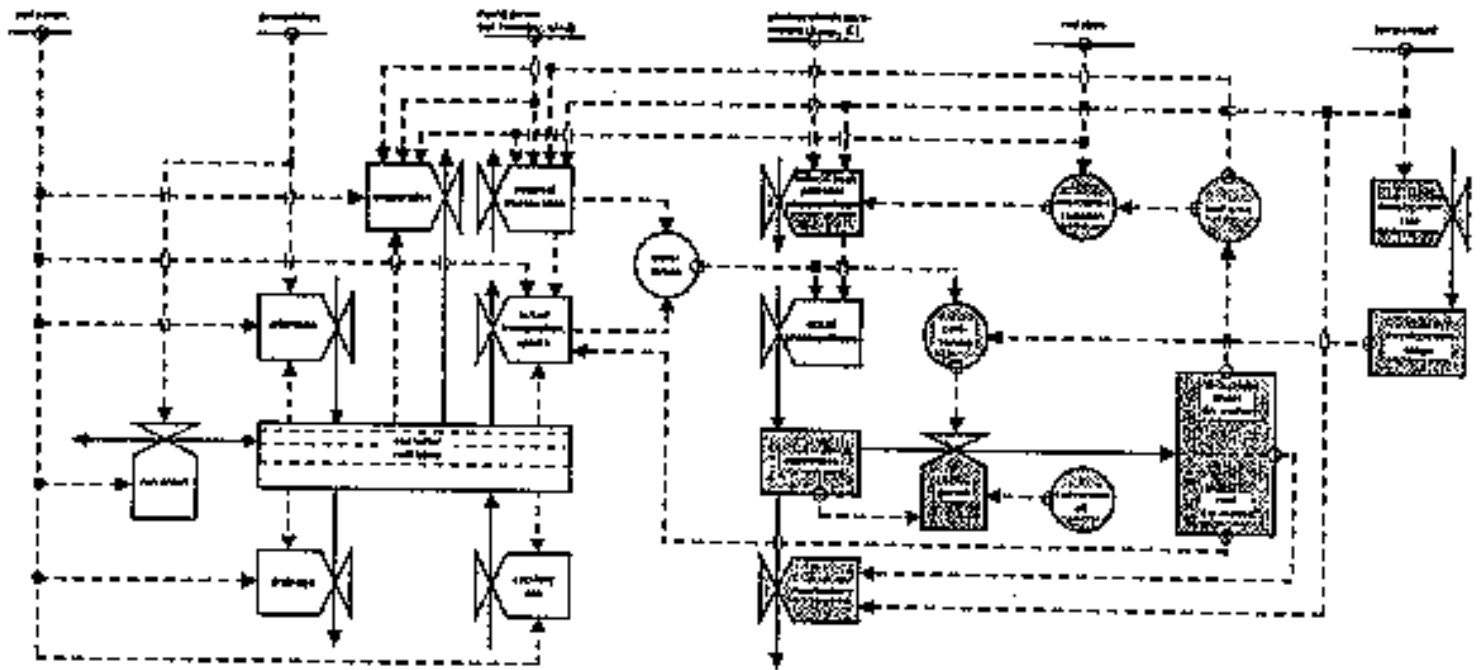


Figure 3.18. Diagramme relationnel de la production quand l'eau est le facteur limitant. Les symboles utilisés ont les mêmes significations que dans la Fig. 2.35.

La radiation, le pouvoir évaporant de l'air et la pluie sont les principales variables (variables dirigeantes), les paramètres du sol et de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées. Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961.

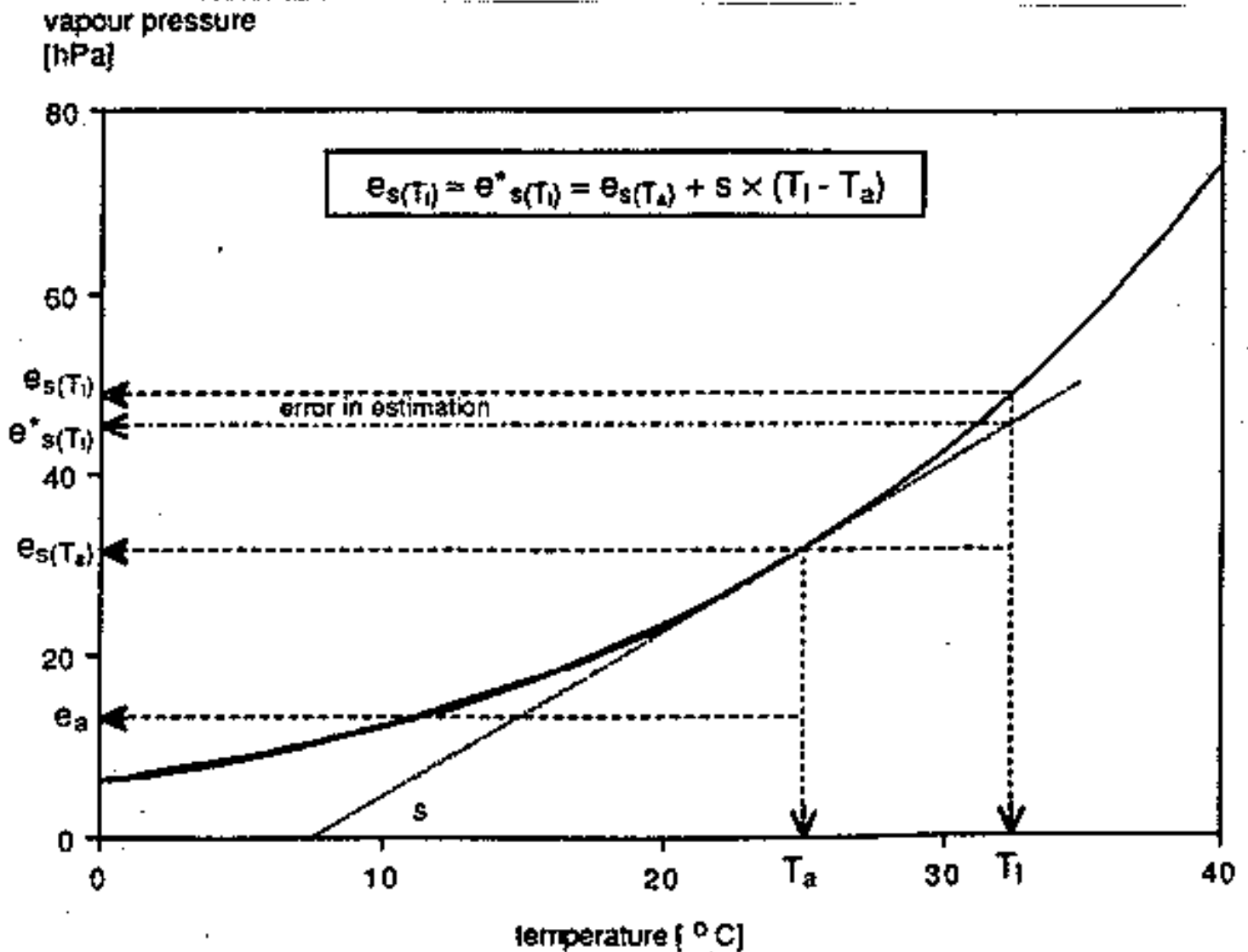


Figure 3.19. Estimation de la tension de vapeur d'eau saturante à la température de la feuille, $e_s(T_l)$, grâce à une relation linéaire avec S , dérivée de l'Equation 3.2. à la température de l'air T_a et $e_s(T_a)$, la tension de vapeur d'eau saturante à la température de l'air donnant la source d'erreur. Pour des raisons de clarté, la différence de température entre la feuille et l'air ($T_l - T_a$) est exagérée.

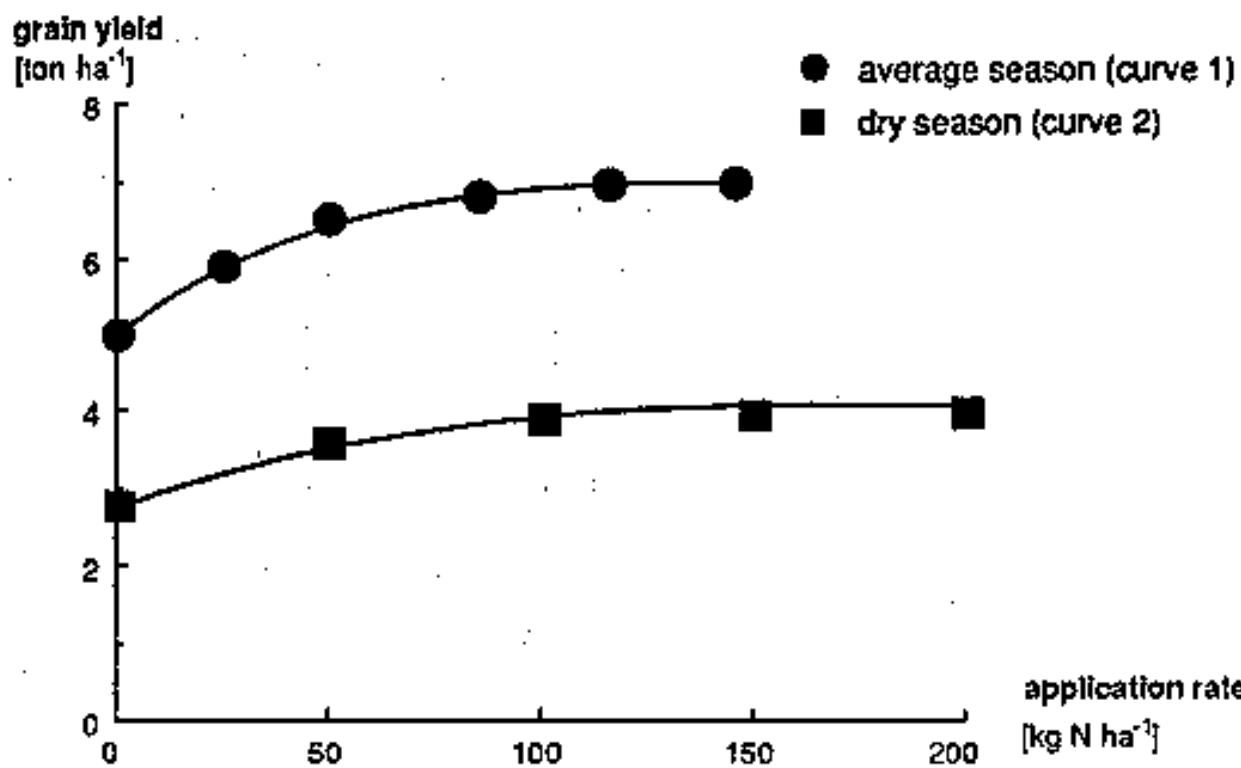
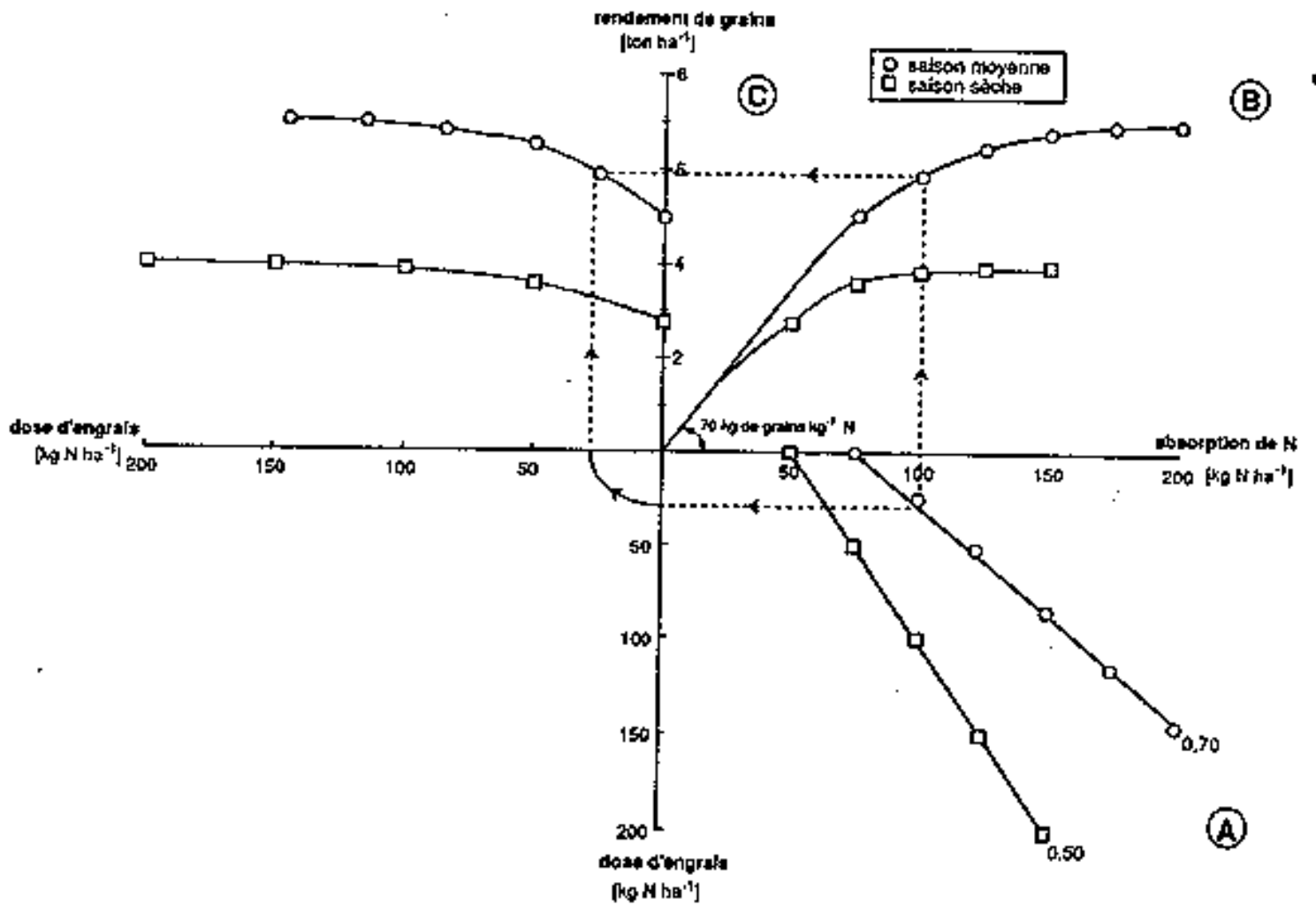


Figure 4.1. Rendement grains d'une culture de blé aux Pays-Bas en fonction des doses d'azote apporté.



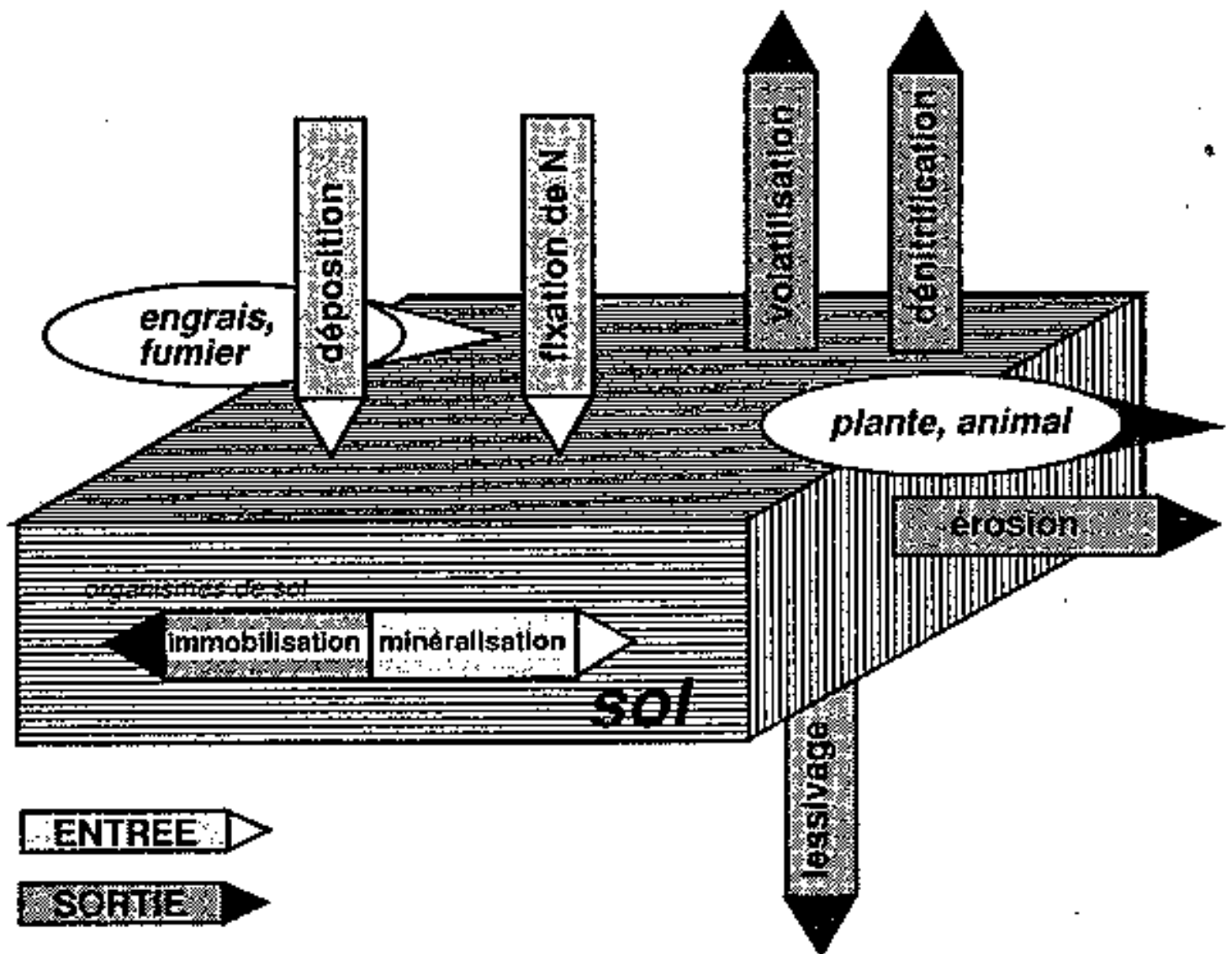


Figure 4.3. Représentation schématique des processus augmentant (ENTREE) ou diminuant (SORTIE) la quantité d'azote disponible pour les plantes.

organic N content [%]

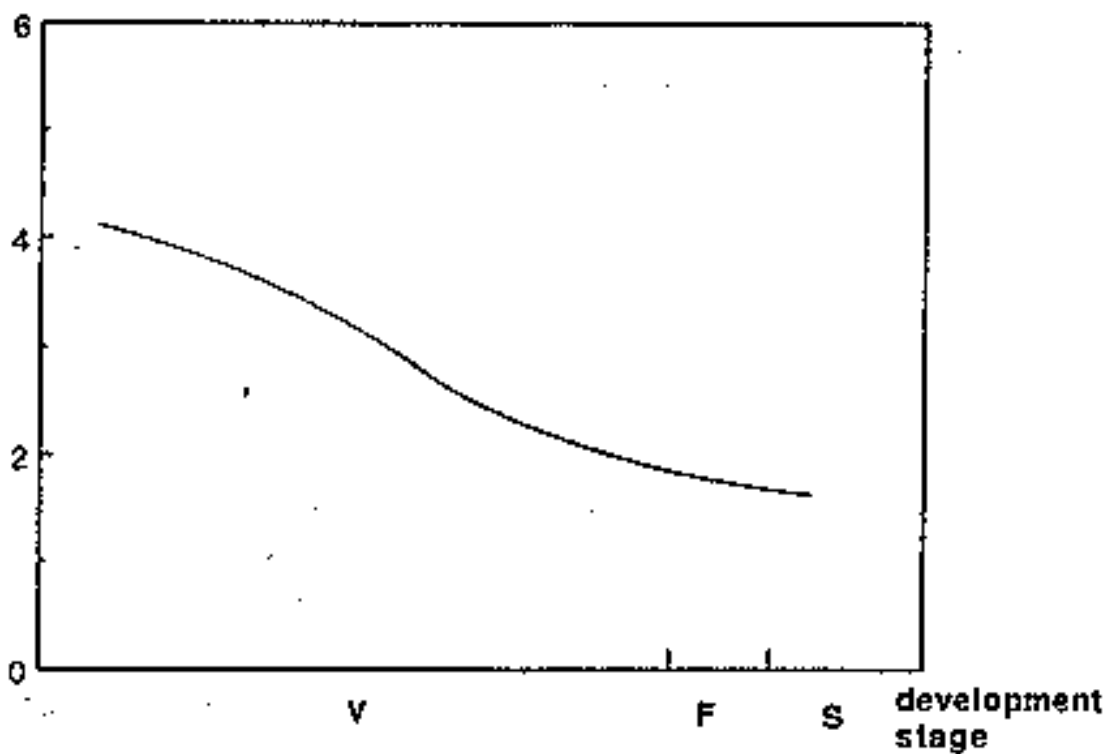


Figure 4.4. Teneur en azote organique de la plante en fonction du stade de développement de la plante en supposant une disponibilité optimale de l'azote.

V : stade végétatif, F : floraison, G : remplissage des grains.

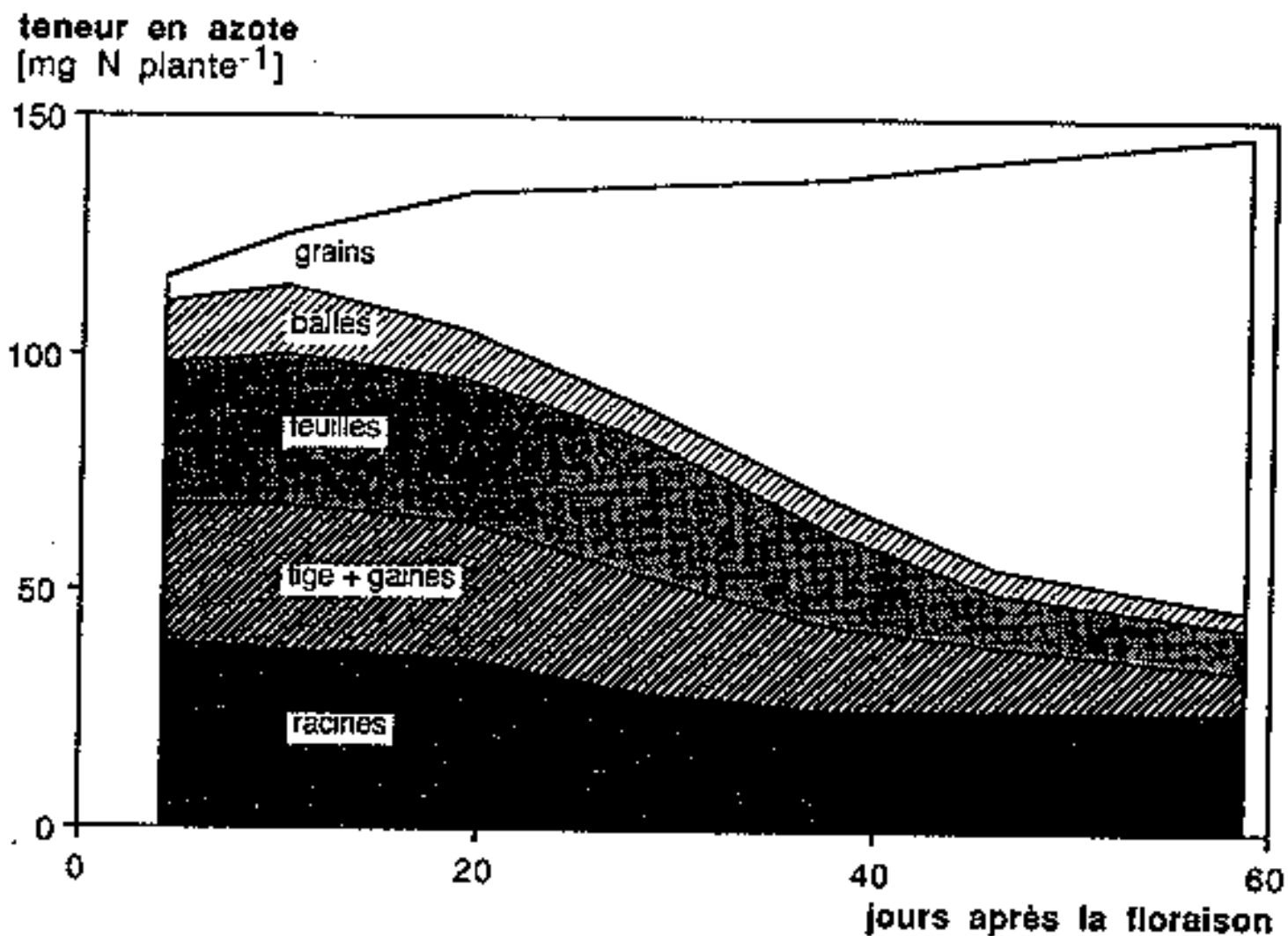
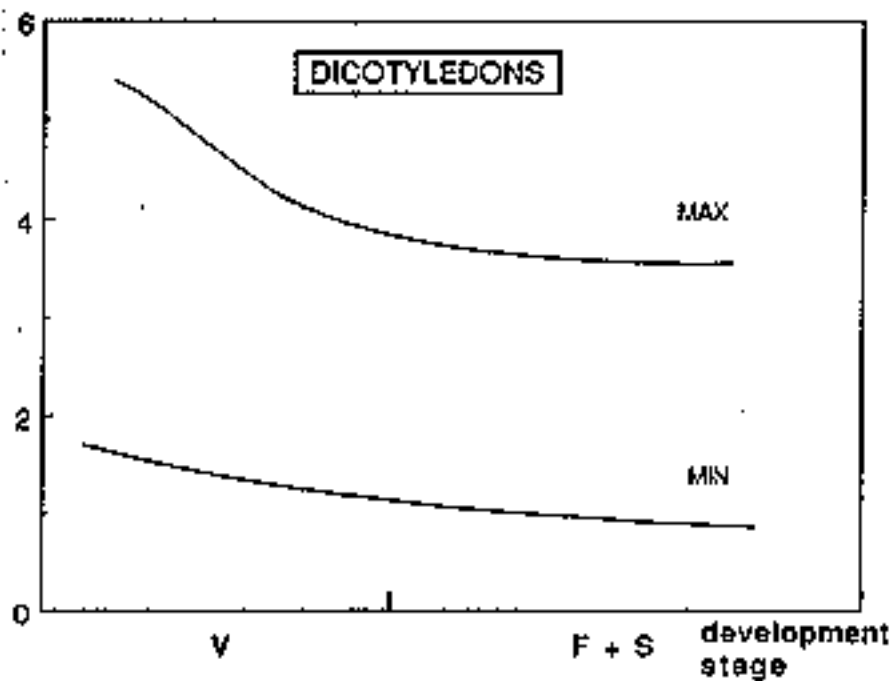


Figure 4.5. Evolution de la teneur en azote de chaque partie d'un plant de blé au cours du remplissage des grains.

a) organic N content [%]



b) organic N content [%]

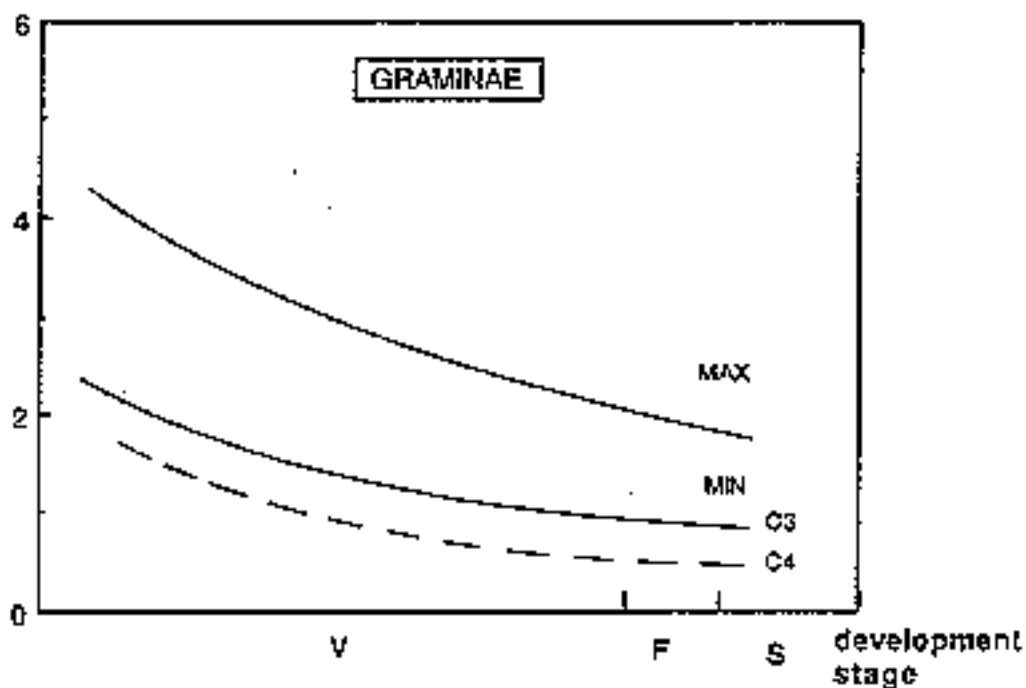


Figure 4.6. Evolution de la teneur en azote organique de la biomasse aérienne d'une dicotylédone (a) et d'une graminée (b) sous des conditions sahéliennes et en fonction du stade de développement de la plante en supposant une disponibilité optimale ou minimale de l'azote (respectivement MAX et MIN).

V : stade végétatif, F : floraison, G : remplissage des grains.

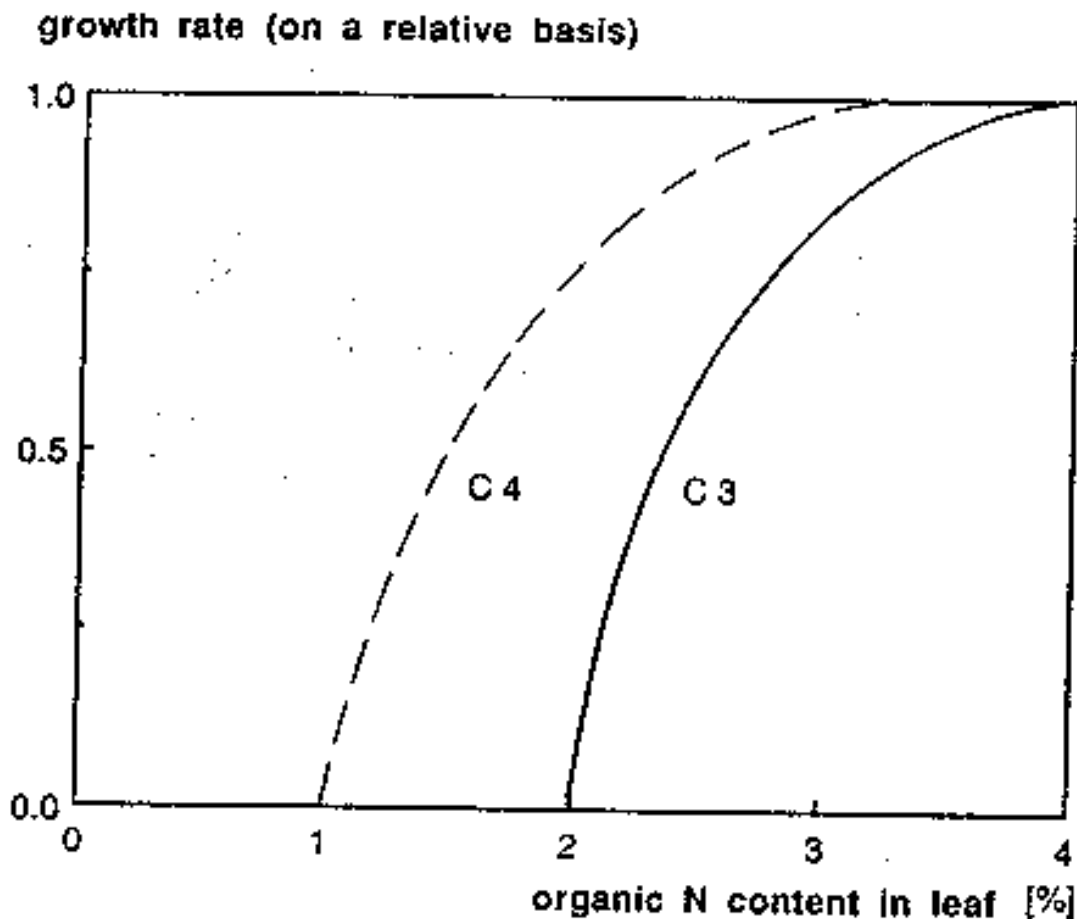


Figure 4.7. Vitesse relative de croissance (taux de croissance réelle / taux de croissance potentielle en supposant une disponibilité optimale de l'azote) en fonction de la teneur en azote des feuilles les plus jeunes complètement développées.

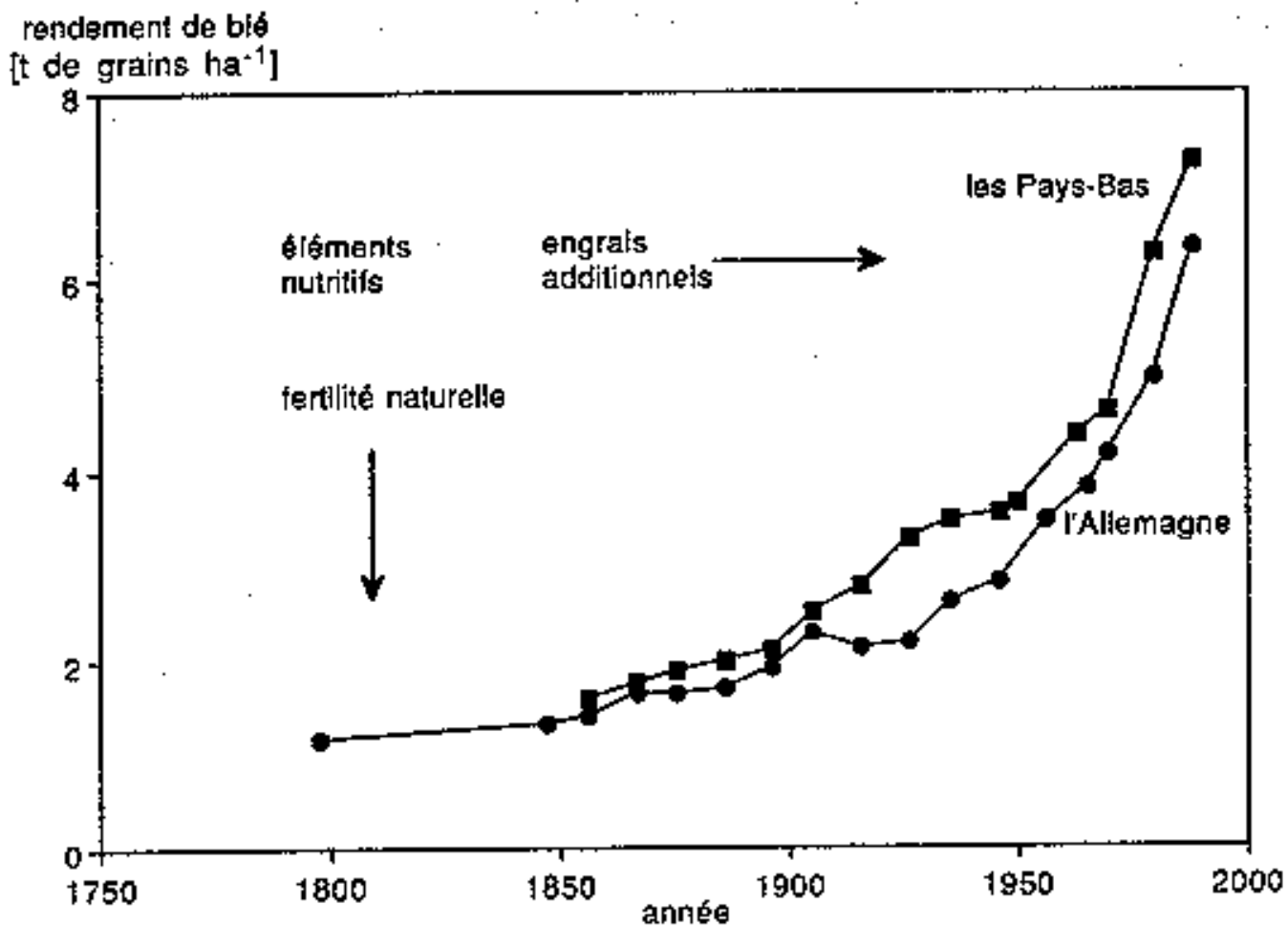


Figure 4.8. Evolution des rendements du blé en Allemagne et aux Pays-Bas depuis 1800.

rendement du riz paddy

[kg ha⁻¹]

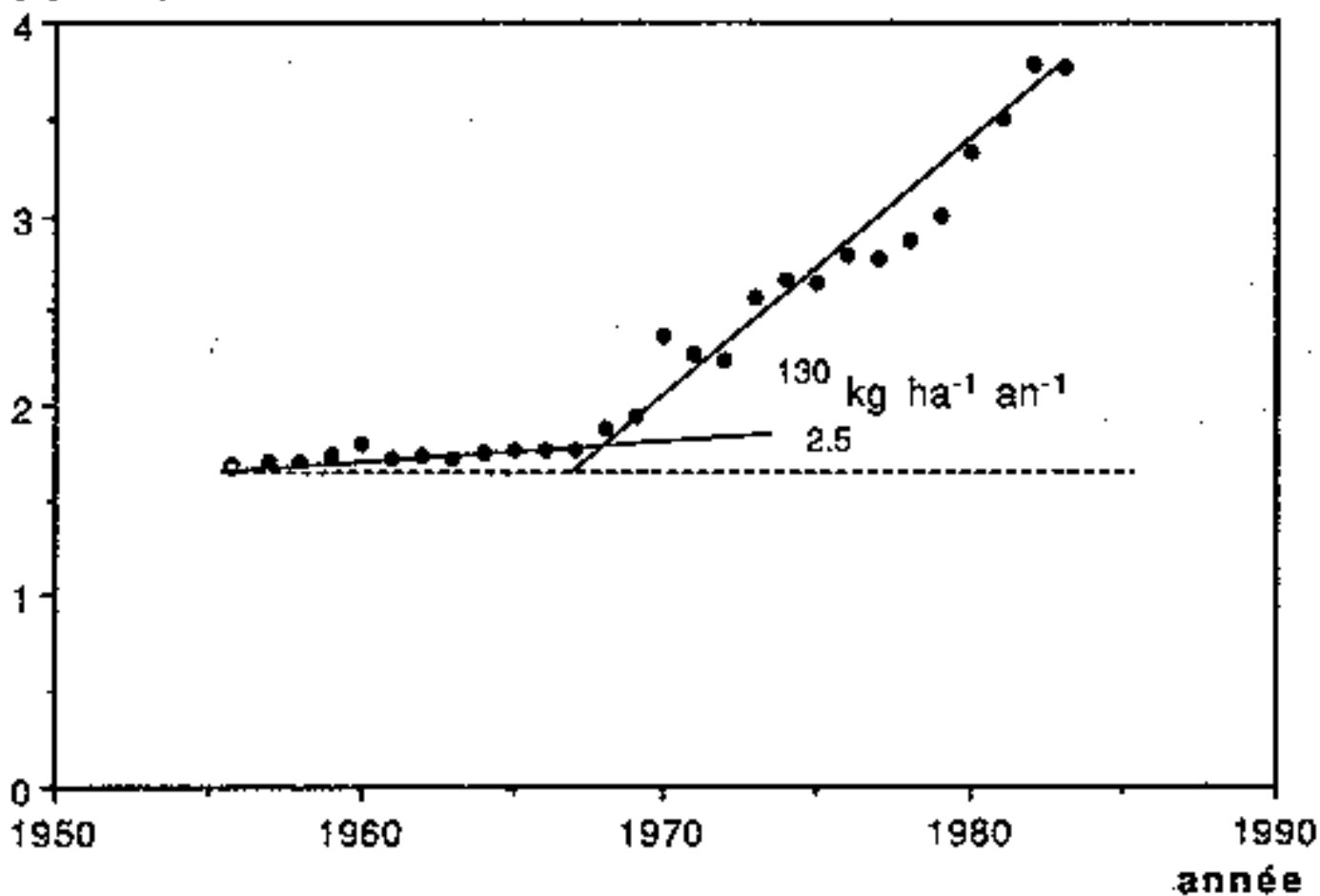


Figure 4.9. Evolution des rendements du riz paddy en Indonésie.
D'après de Wit, 1988.

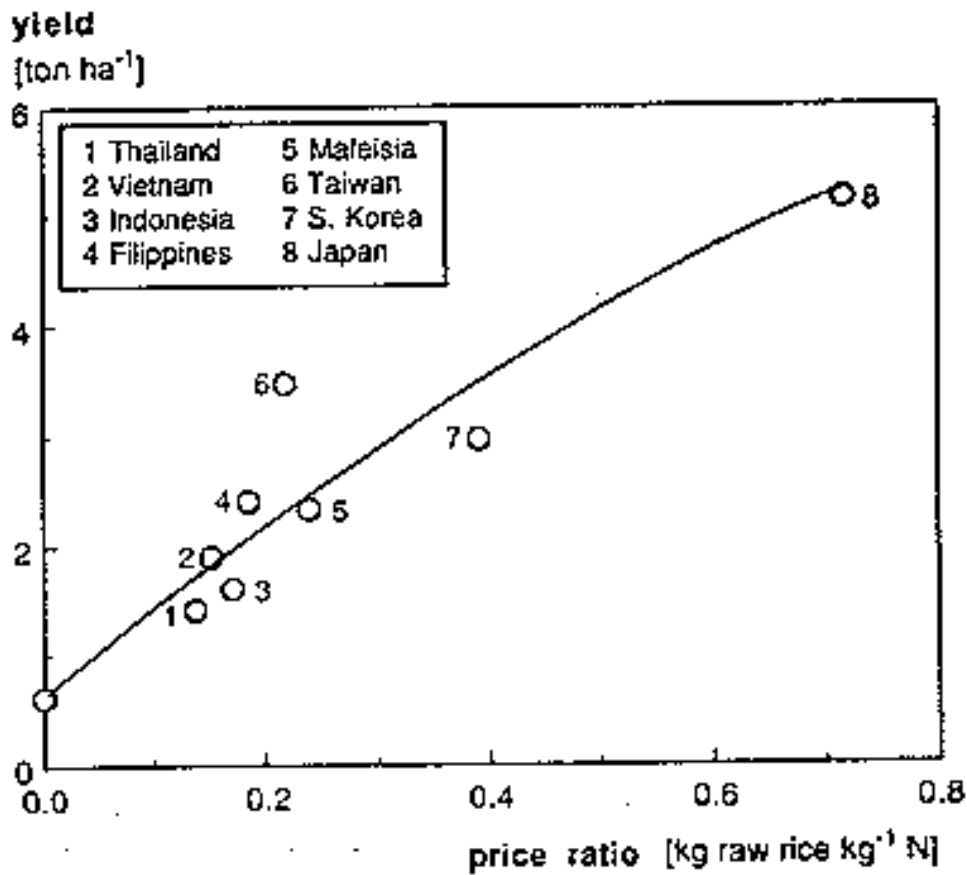


Figure 4.10. Rendements du riz en fonction du rapport prix du kg de riz paddy / prix du kg d'azote dans quelques pays à la fin des années soixante.

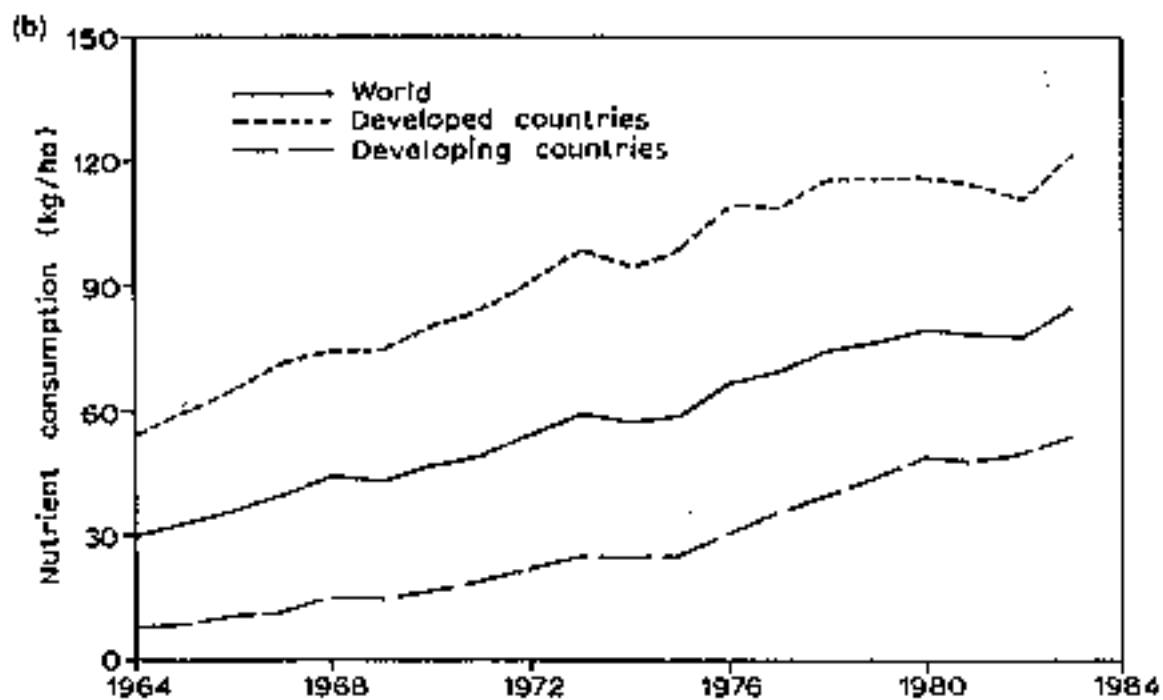
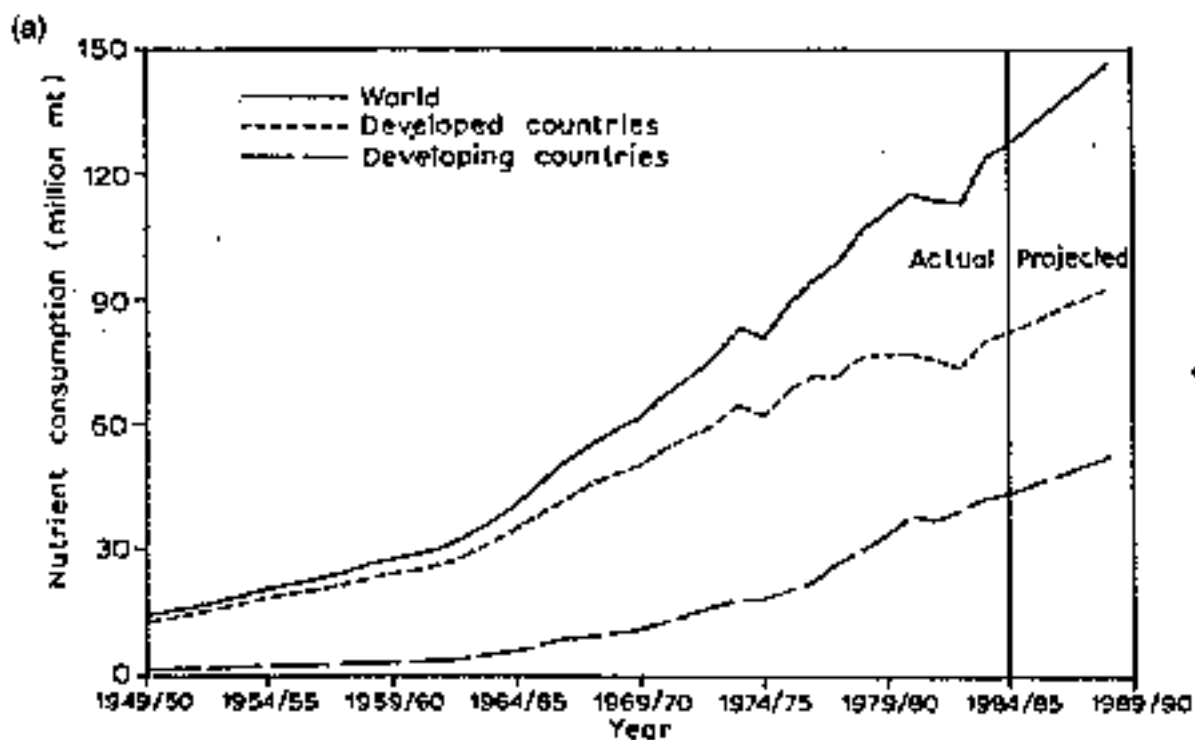


Figure 4.11. Évolution des quantités d'engrais utilisées (N , P_2O_5 , K_2O) de 1949 à 1990 par région (a) et par hectare dans ces régions (b).

D'après Helsel, 1987.

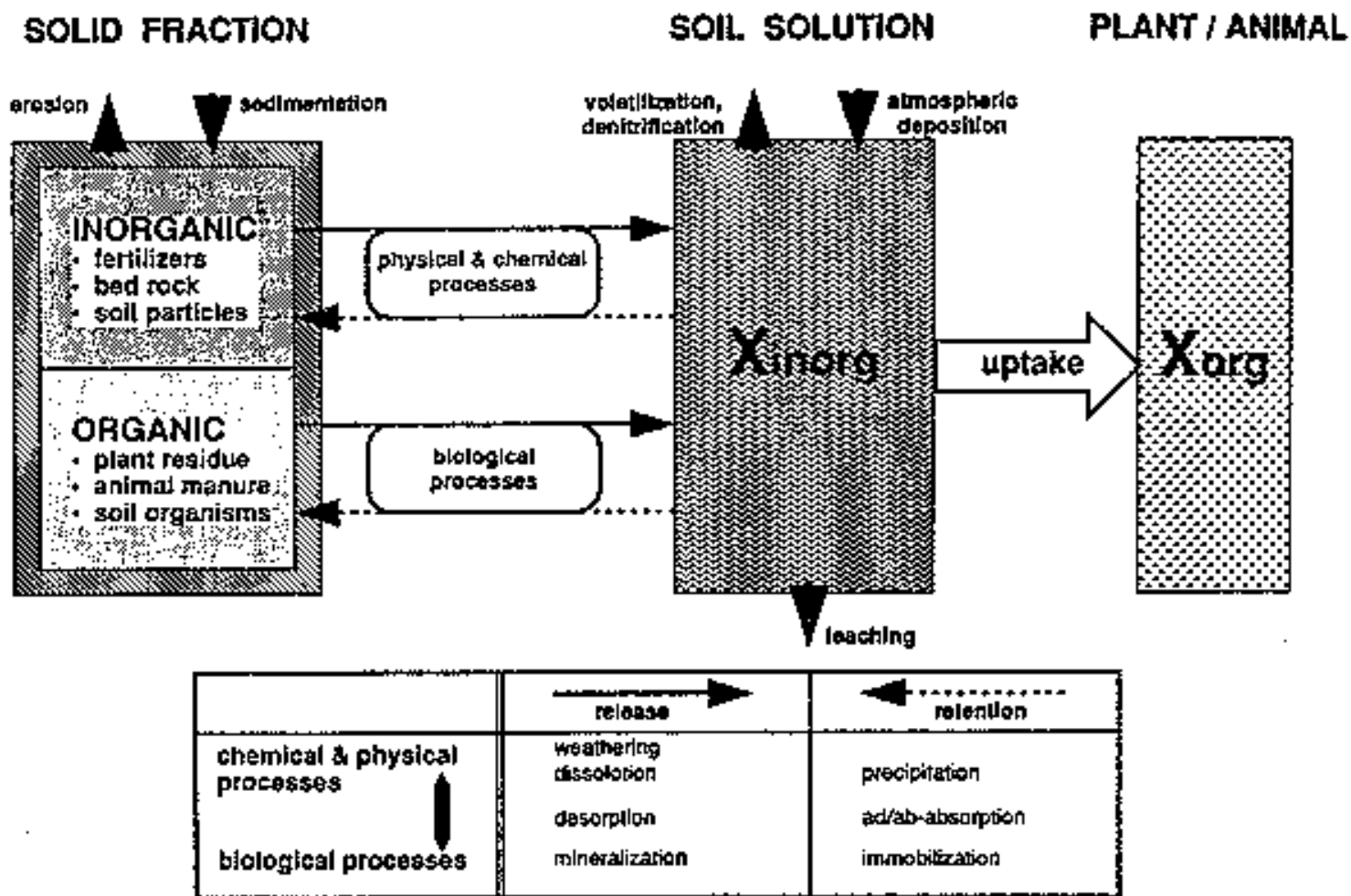


Figure 4.12. Représentation de la dynamique des éléments nutritifs dans le système sol/plante/animal.

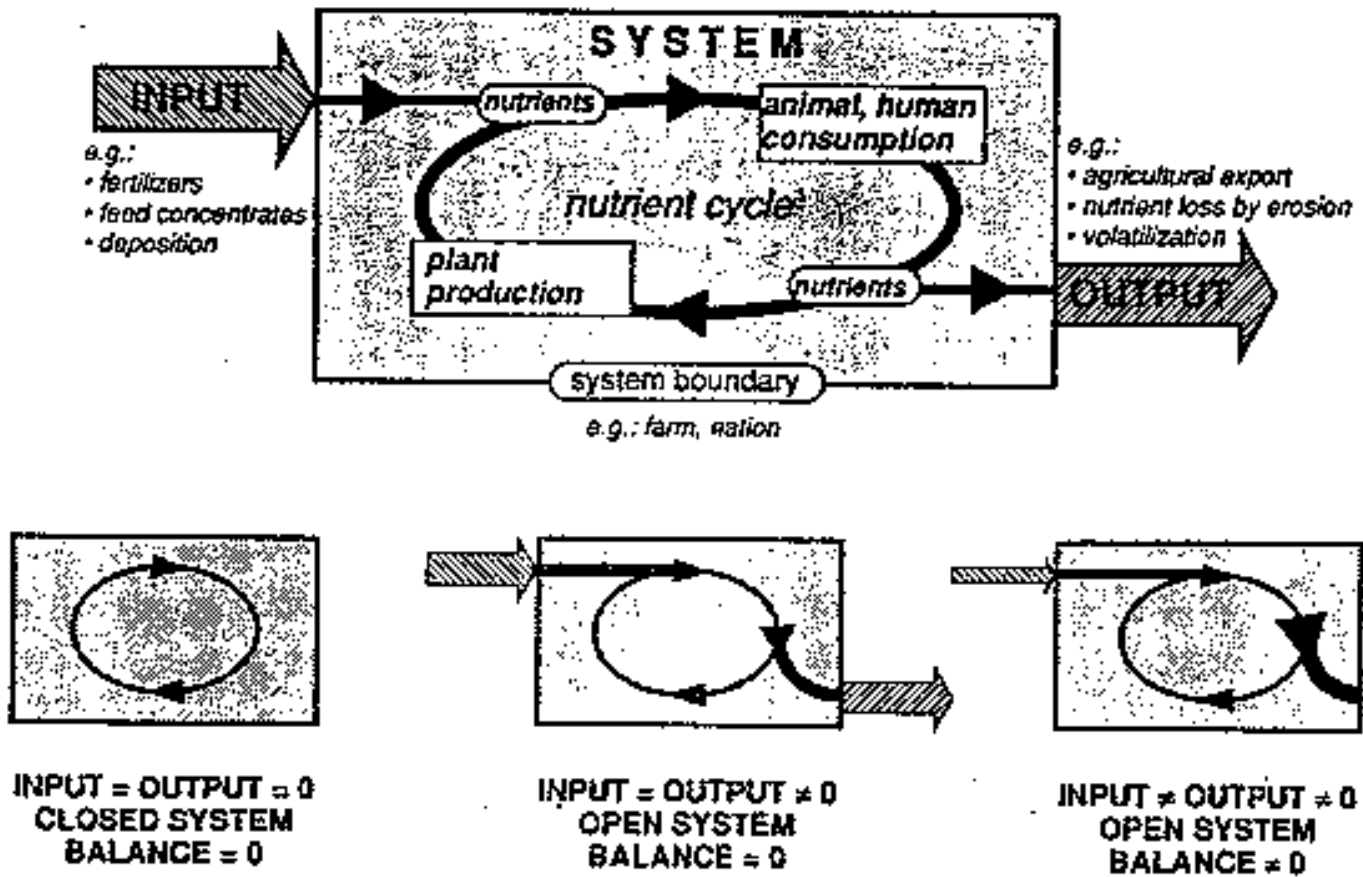


Figure 4.13. Représentation schématique de la dynamique des éléments nutritifs dans un système agricole et équilibre du système.

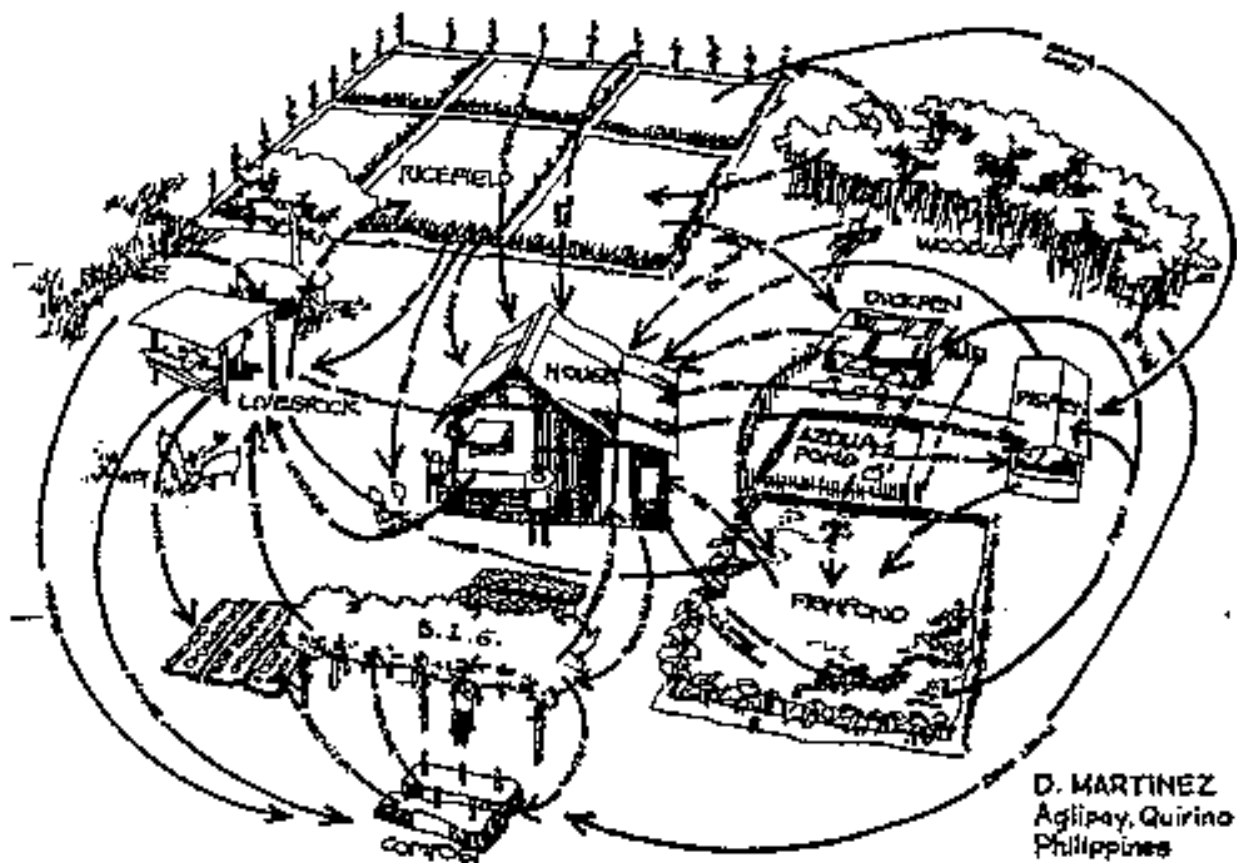


Figure 4.14. Cycle des éléments nutritifs dans un système fermé dont l'équilibre des balances approche zéro.

D'après D. Martinez, Aglipay, Quirino Philippines.

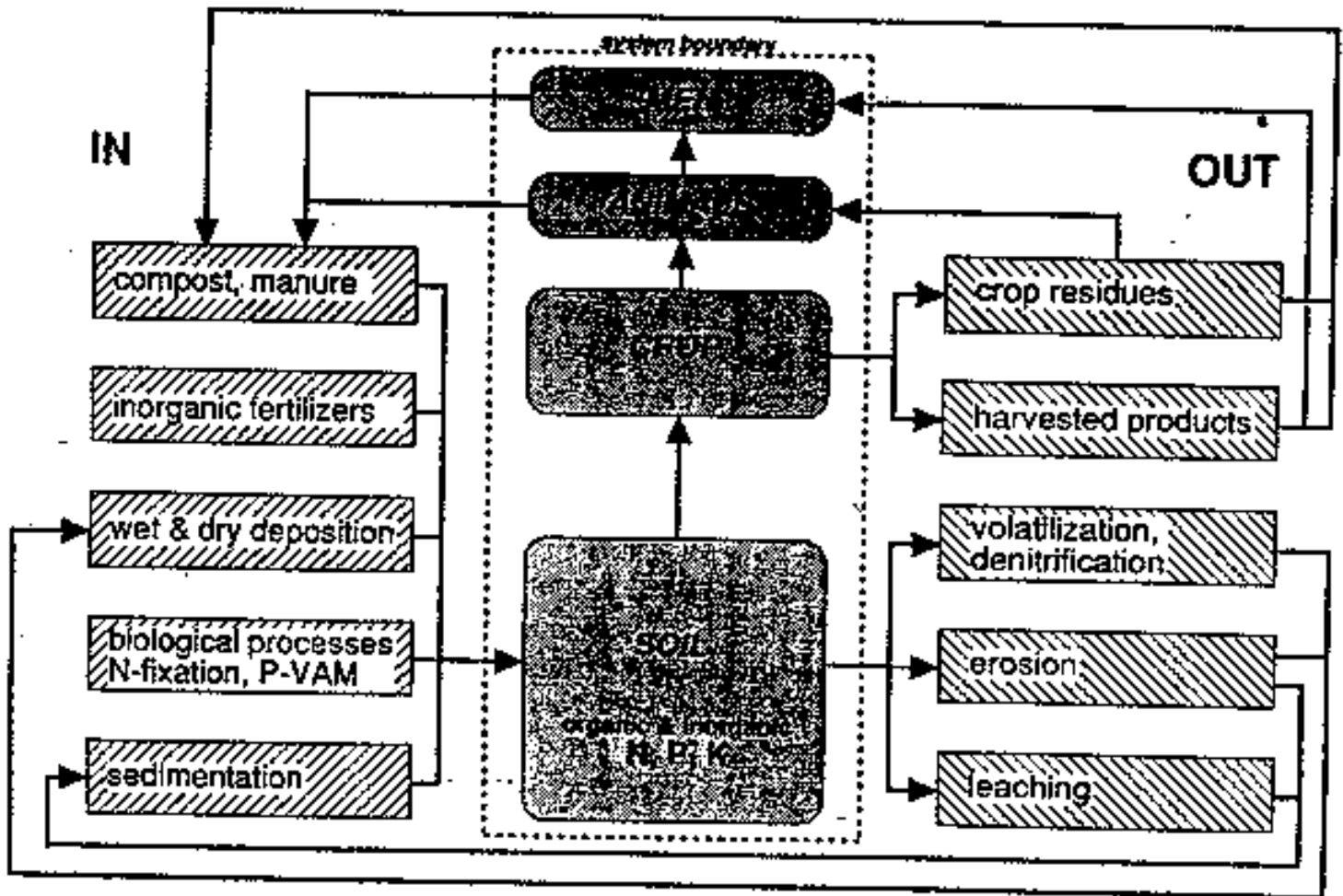
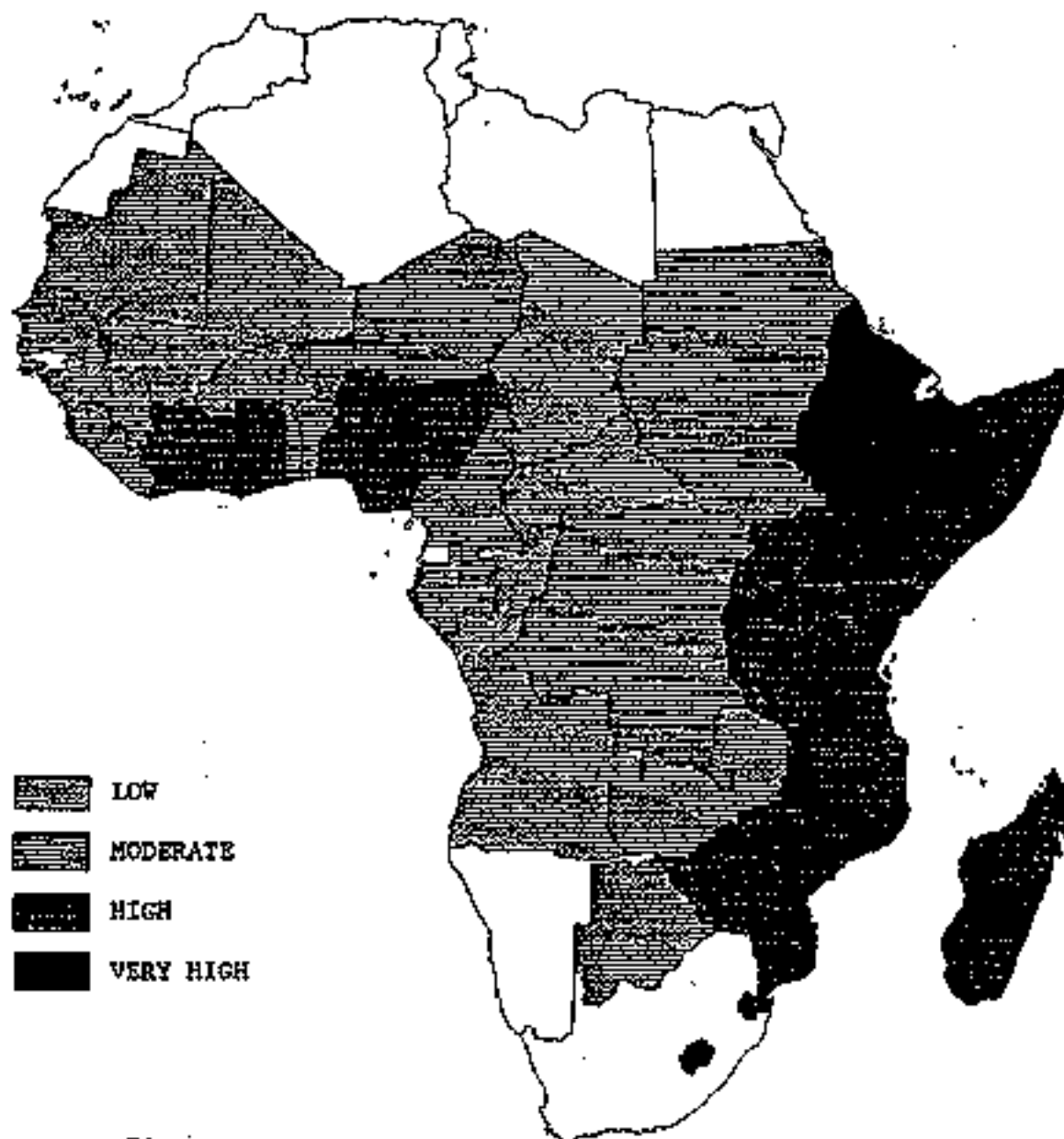


Figure 4.15. Diagramme de la dynamique des éléments nutritifs dans un système agricole.

D'après Stoorvogel and Smaling, 1990.



Classes of nutrient losses

Class	N	P	K
low	<10	<0.9	<4.1
moderate	10-20	0.9-1.5	4.1-8.3
high	21-40	1.5-3.3	8.3-16.6
very high	>40	>3.3	>16.6

Figure 4.16. Représentation géographique de la vitesse d'épuisement des éléments nutritifs au sud du Sahara en 1983.

D'après Stoorvogel and Smaling, 1990.

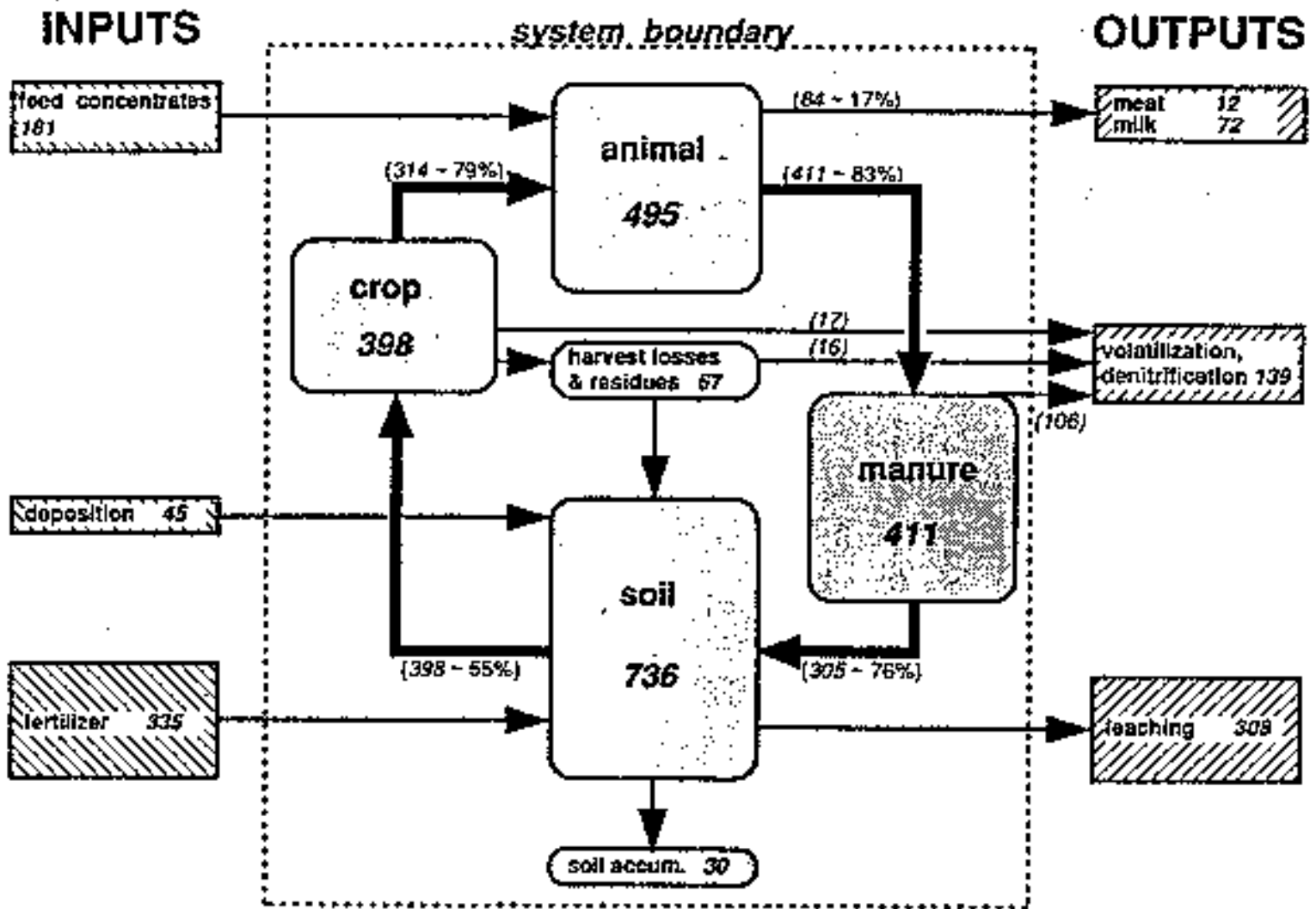


Figure 4.17. Dynamique de l'azote dans une exploitation agricole de type intensif sur sol sableux aux Pays-Bas. Les valeurs données sont des moyennes de 1983 à 1986 et sont exprimées en kg d'azote $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ (italique) ou en efficacité de l'utilisation de l'azote (entre parenthèse).

D'après Biewinga, 1991.

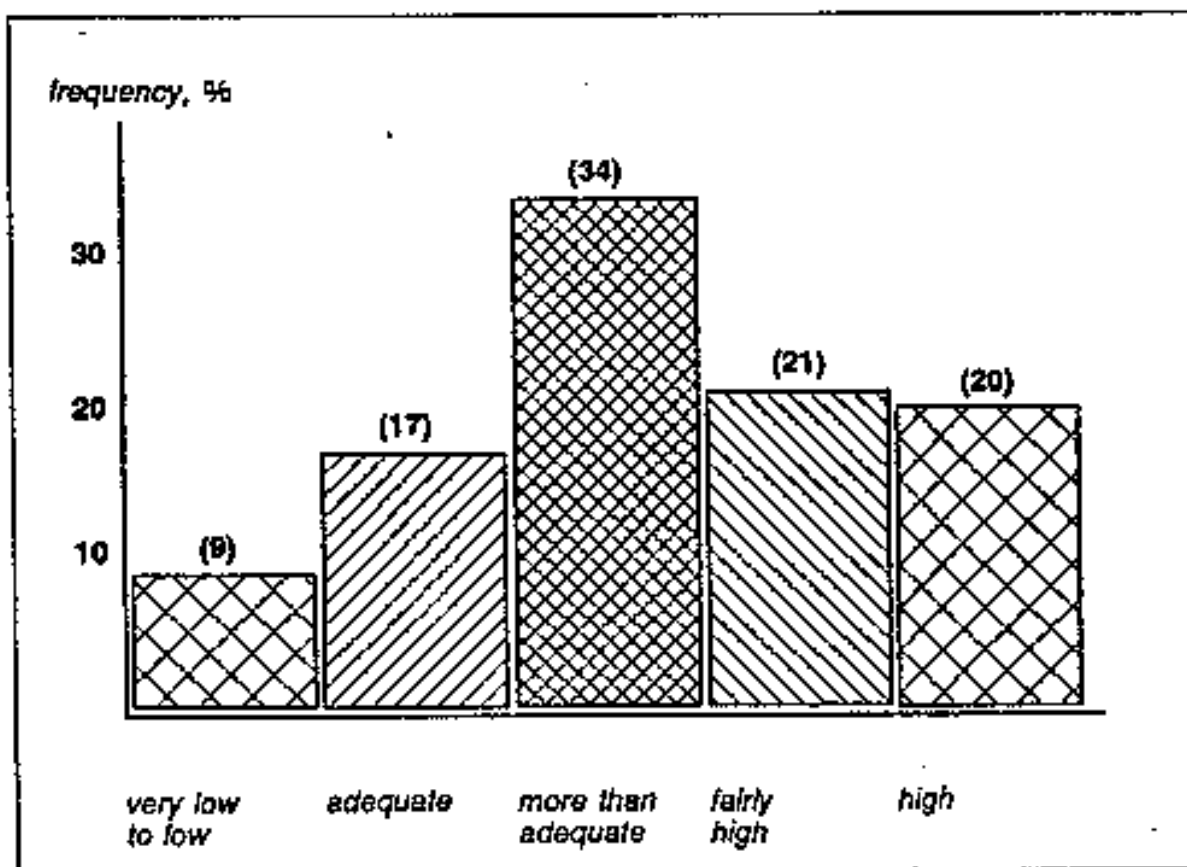


Figure 4.18. Distribution fréquentielle de la teneur en phosphore des terres agricoles aux Pays-Bas en 1988/89 à partir de l'analyse de 40.000 échantillons.
D'après Oenoma *et al.*, 1991.

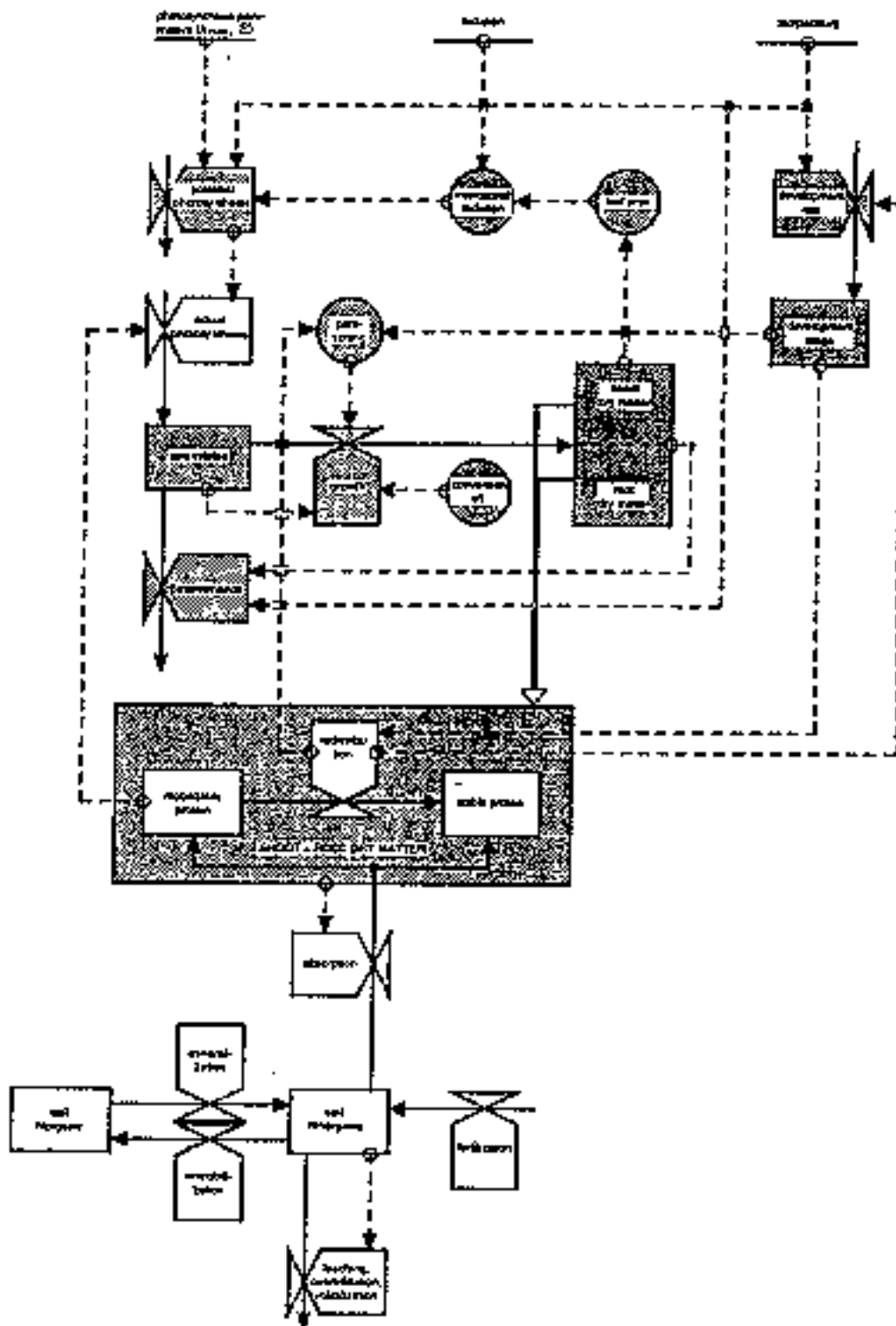


Figure 4.19. Diagramme relationnel de la production quand l'azote est le facteur limitant, indiquant d'une part la relation entre l'apport et l'absorption de l'azote (dans le sol) et d'autre part la relation entre l'absorption de l'azote et le rendement (biomasse totale).

Les symboles utilisés représentent les conditions de production potentielle (Fig. 2.35) en incluant les données sur le stock d'eau du sol (Fig.). Noter que les faibles doses d'azote favorisent la croissance racinaire afin d'assurer une absorption suffisante de l'azote. Par contre, des hauts niveaux d'azote favorisent la croissance de la biomasse aérienne et augmentent les taux de photosynthèse (A_{max}) grâce à de plus fortes teneurs en azote dans les feuilles. Des apports précoces d'azote accélèrent le développement et la fermeture du couvert végétal.

sugarbeet yield
[% of weed free]

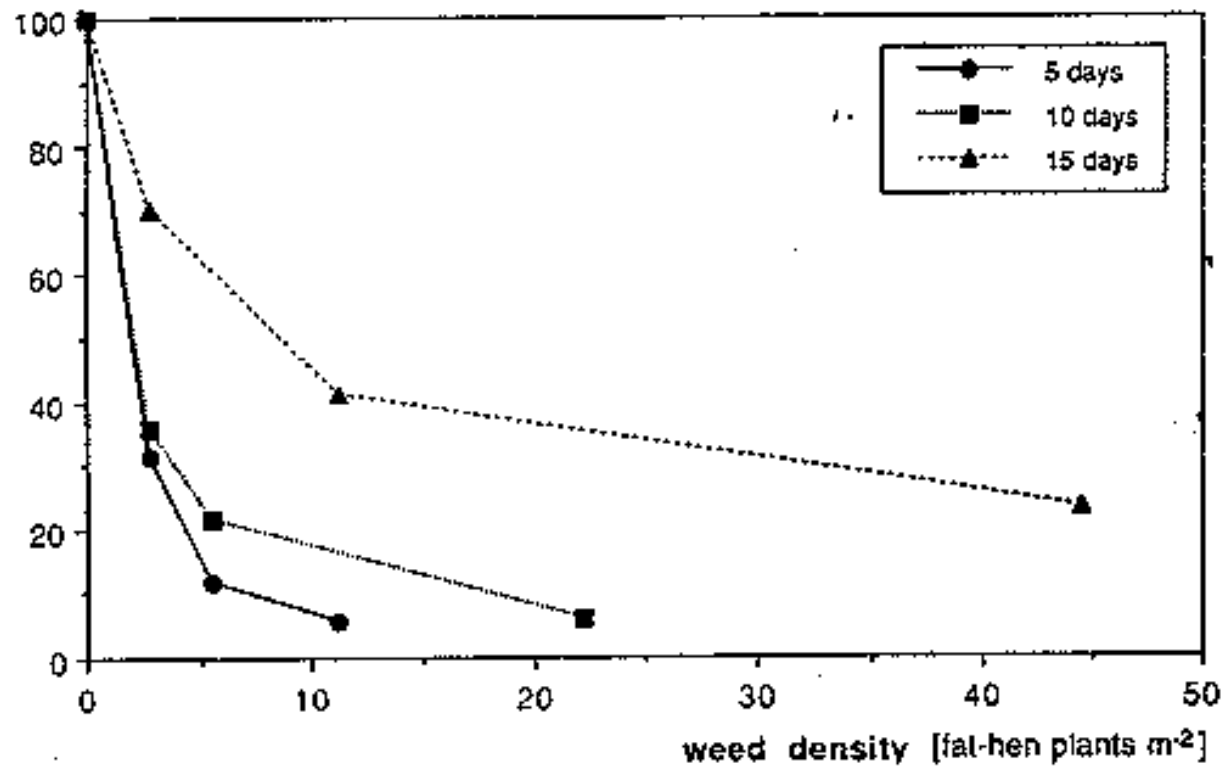


Figure 5.1. Rendement relatif d'une culture de betterave (rendement réel / rendement avec un désherbage total) en fonction de la densité de mauvaises herbes et du nombre de jours séparant l'émergence de la culture de l'émergence des mauvaises herbes (5, 10 ou 15 jours). D'après Bos et al., 1991.

maize biomass
[% of weed-free].

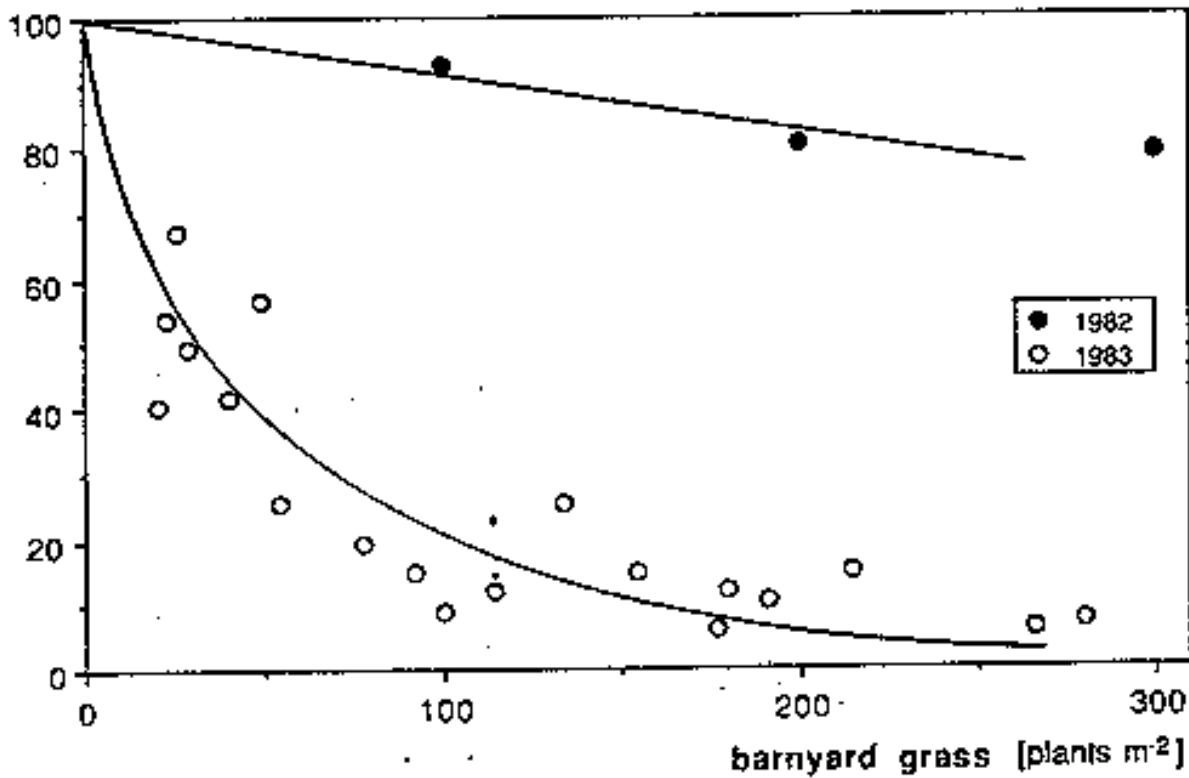


Figure 5.2. Biomasse relative d'une culture de maïs (biomasse obtenue / biomasse obtenue avec un désherbage total) en fonction de la densité de mauvaises herbes pour les années 1982 et 1983. D'après Kropff et al., 1984.

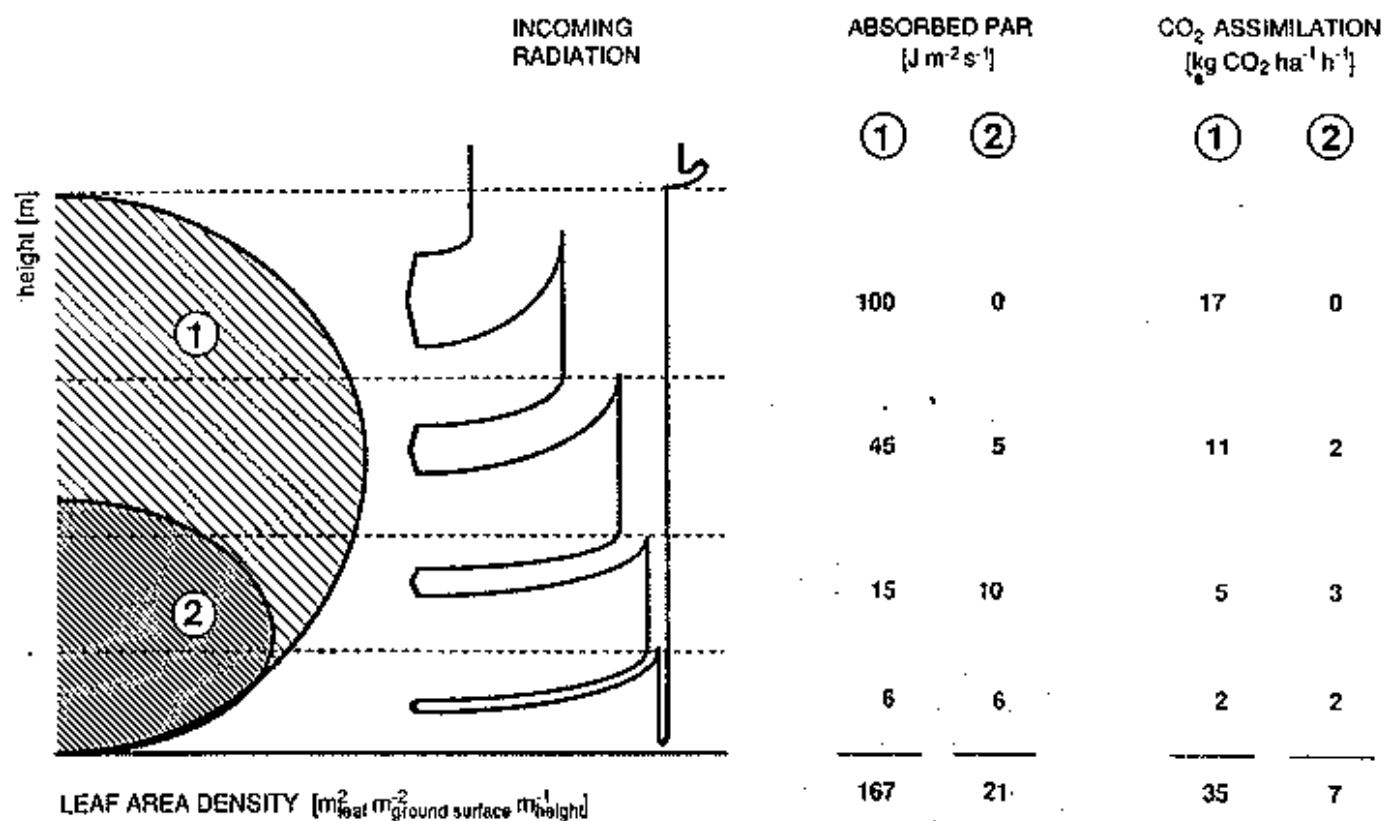


Figure 5.3. Représentation schématique du calcul des taux d'assimilation de CO₂ pour chaque niveau de feuilles d'une culture (1) et d'une mauvaise herbe (2) en compétition pour la lumière en se basant sur la radiation photosynthétiquement active absorbée (PAR absorbée).

D'après Kropff & Spitters, 1990 dans Hoogerkamp & Stryckers.

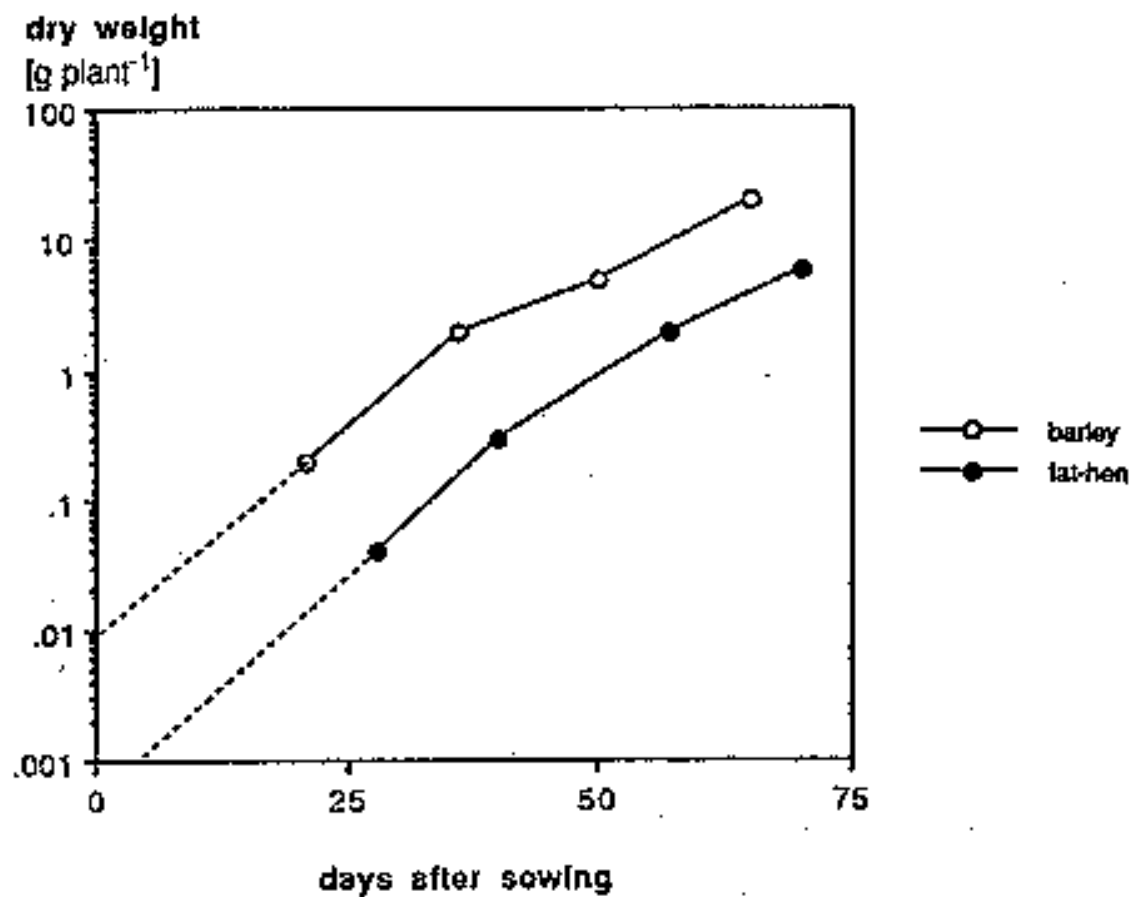


Figure 5.4. Augmentation du poids sec de plants individuels d'orge et de « fat-hen » au cours du temps (échelle logarithmique).

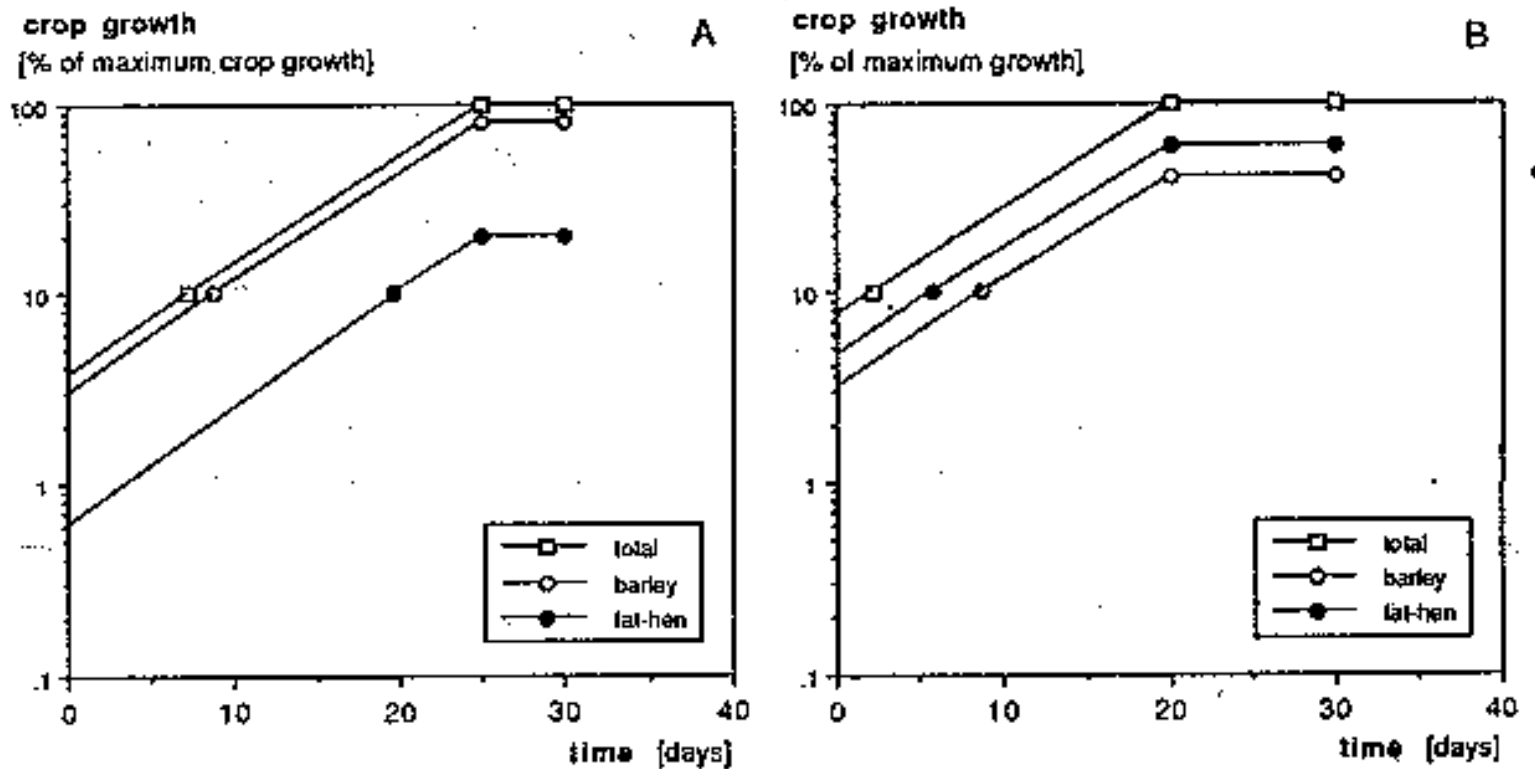


Figure 5.5. *Évolution des taux de croissance d'une culture d'orge et d'une culture de « fat-hen » montrant la concurrence si la culture de « fat-hen » lève 7 ou 21 jours avant la culture d'orge (courbes A et B respectivement). Le taux de croissance des cultures associées en proportion 1/1 est exprimé en pourcentage du taux de croissance maximum de la culture (échelle logarithmique).*

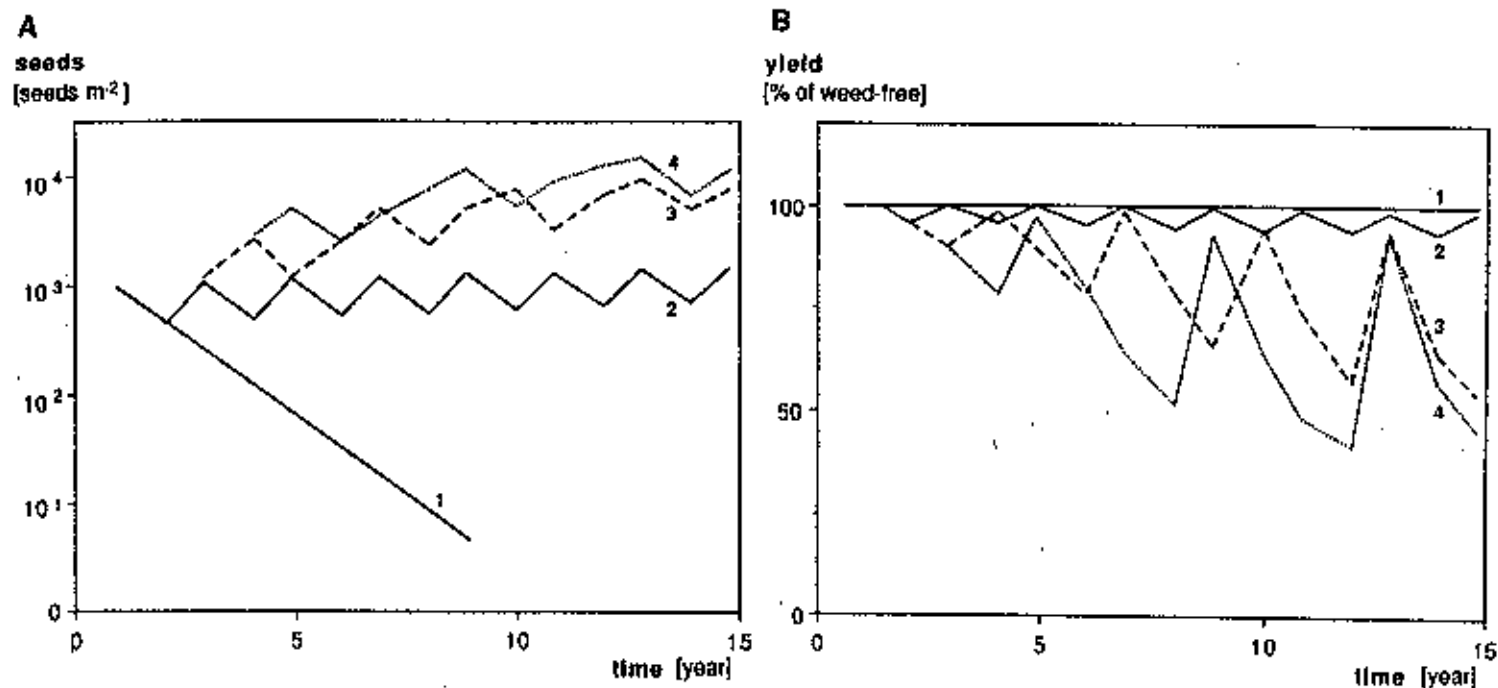


Figure 5.6. Simulation de l'évolution de la population de graines d'avoine sauvage (courbes A, échelle logarithmique) et des pertes de rendement associé d'une culture d'orge de printemps (courbes B). Les herbicides sont appliqués tous les ans ou tous les 2, 3 ou 4 ans (courbes 1, 2, 3, 4). D'après Rabbinge & Bastiaans, 1989, dans Rabbinge, Ward & Van Laar.

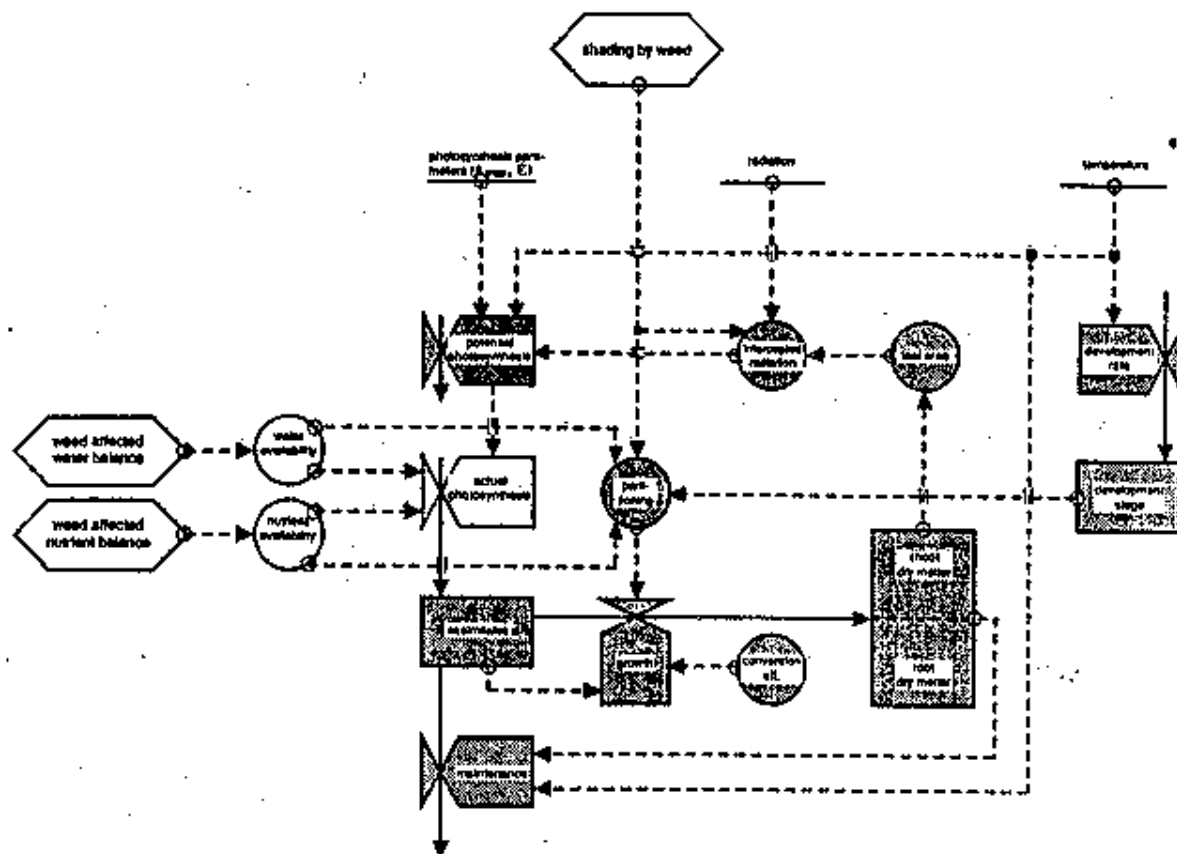


Figure 5.7. Diagramme relationnel de la production en présence de mauvaises herbes indiquant les interactions entre la culture et les adventices.

Les symboles utilisés représentent les conditions de production potentielle (Fig. 2.35). La radiation et la température sont les principales variables (variables dirigeantes), les paramètres du sol et de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées. Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961.

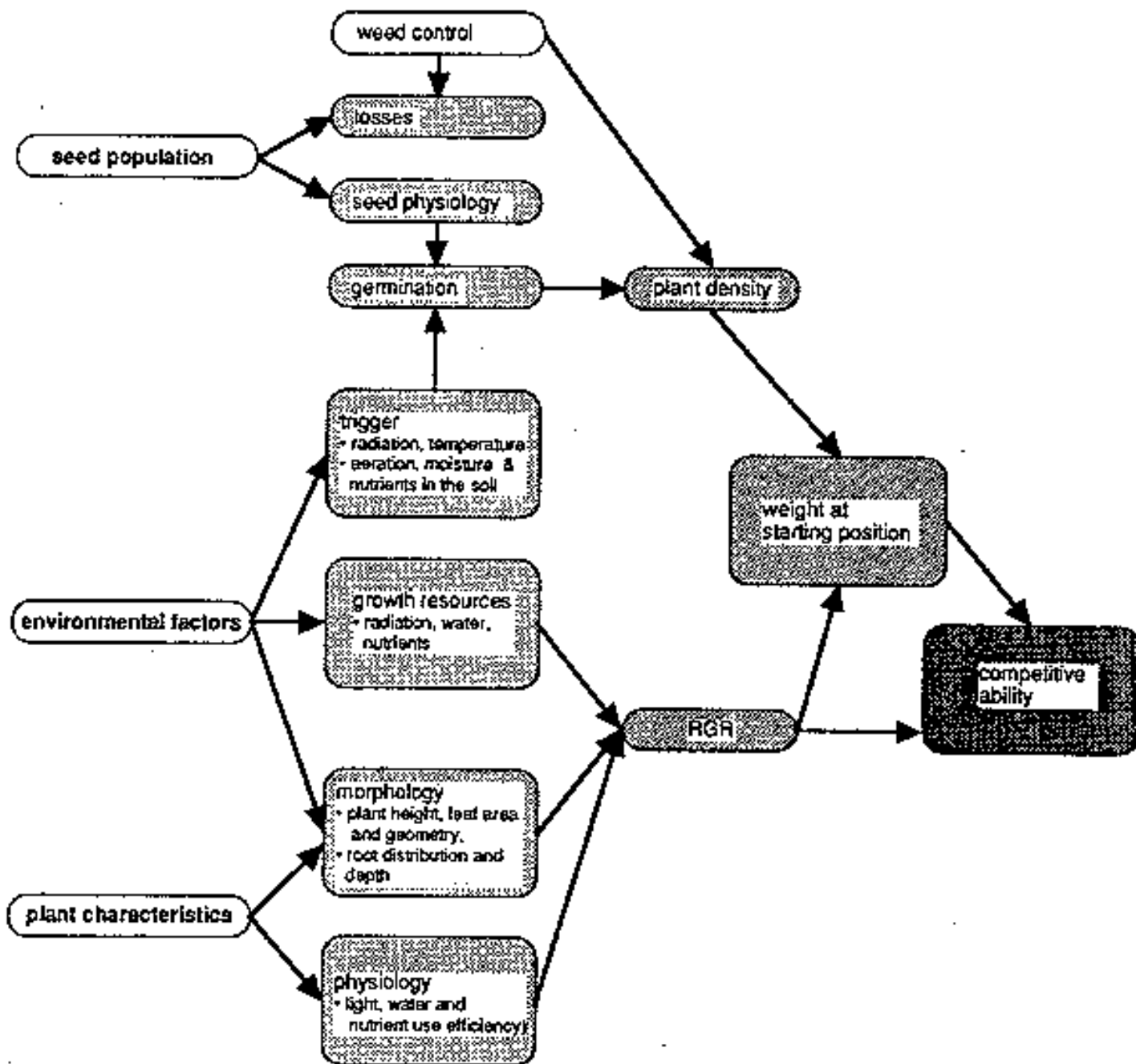
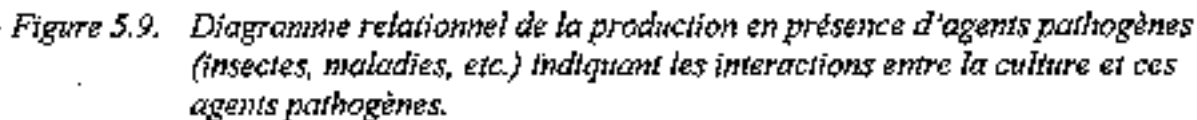


Figure 5.8. Diagramme des facteurs déterminant l'ampleur de la concurrence entre une culture et les mauvaises herbes.



Les symboles utilisés représentent les conditions de production potentielle (Fig. 2.35). La radiation et la température sont les principales variables (variables dirigeantes), les paramètres du sol et de la photosynthèse sont fixés. Les rectangles représentent des quantités (variables d'état), les symboles en valve représentent des vitesses (variables de vitesse ou taux). Les cercles correspondent à des variables auxiliaires. Les principales variables sont soulignées. Les lignes continues traduisent des flux (écoulements) de matériaux et les lignes discontinues des passages d'information. Les symboles sont d'après Forrester, 1961. D'après Rabbinge & Bastiaans, 1989, dans : Rabbinge, Ward & Van Laar,