

Les effets du déficit hydrique sur la plante : aspects physiologiques

J.-L. Durand

Unité d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères. INRA. BP 6, F-86600 Lusignan ; jldurand@lusignan.inra.fr

Résumé

La sécheresse se traduit pour la plante par une dégradation du bilan entre la perte d'eau par transpiration et l'absorption d'eau du sol par les racines. La transpiration détermine le mouvement ascensionnel de l'eau à travers la plante. Le dessèchement progressif du sol crée de fortes résistances au transport de l'eau dans le sol et entre le sol et les racines. De ce fait, la tension de l'eau dans les tissus végétaux se propage, de plus en plus intense, à travers tout le végétal. Les plantes fourragères, qui sont exploitées tout au long de l'année, ont des besoins en eau élevés. L'absence d'irrigation les contraint donc à subir régulièrement des déficits hydriques plus ou moins intenses et prolongés. Face à cette situation, les plantes sont plus ou moins bien armées en explorant des couches de sol de profondeurs variables, grâce à leurs capacités diverses de créer et d'entretenir un système racinaire dense et profond. Elles montrent également des capacités variables de régulation de leur transpiration par la régulation stomatique. Enfin, face aux mêmes pertes en eau, elles sont diversement capables de conserver la turgescence de leurs tissus grâce à la régulation osmotique. En réponse à la dégradation de leur état hydrique, les plantes subissent en premier lieu un ralentissement drastique de l'expansion de leurs feuilles, et à un moindre titre de leurs racines. Avec une sensibilité voisine, l'absorption de l'azote minéral ou la fixation symbiotique subissent de fortes réductions. Enfin, en cas d'aggravation de la sécheresse, les échanges gazeux sont tellement limités que la capacité photosynthétique des tissus eux-mêmes est affectée. L'ensemble de ces processus est susceptible de fortement réduire la productivité de la culture et d'altérer la valeur alimentaire du fourrage (ingestibilité, digestibilité de la matière organique, teneur en protéines).

1. Introduction

Les plantes fourragères pérennes ont des besoins en eau importants tout au long de l'année. En dehors des quelques semaines suivant la coupe où la surface foliaire est très réduite, leurs besoins en eau sont globalement égaux à la demande climatique. Pour le calcul de l'évapotranspiration potentielle selon l'équation de Penman (ETP), elles servent d'ailleurs de « couvert végétal étalon » et le couvert sur lequel doit être implantée une station météorologique « standard » est un gazon de fétuque élevée, autant que possible bien alimenté en eau. Irriguées à hauteur de leurs besoins, elles ont une productivité aussi élevée que les grandes cultures, sur une durée plus grande. Cependant, assez rarement irriguées, elles souffrent de façon systématique de déficit hydrique pendant la période estivale durant laquelle il est souvent fait appel à des stocks fourragers dont il est nécessaire de prévoir une quantité suffisante. Il est important de comprendre comment ces plantes répondent au déficit hydrique pour mieux prévoir l'offre fourragère, éventuellement la compléter par de l'irrigation ou calculer les manques à gagner approximatifs en période estivale et, enfin, contribuer à définir des critères de sélection pour des plantes adaptées aux étés secs (GHESQUIERE et BARRIERE, 2007).

Au plan physiologique, les plantes fourragères ne se distinguent pas des autres plantes cultivées en ce qui concerne les principes fondamentaux de la consommation en eau et des impacts d'un état hydrique limitant sur la croissance. Ces principes reposent, d'une part, sur des lois physiques de conversion d'énergie et de la mécanique des fluides et, d'autre part, sur des mécanismes de régulation biologique.

2. Qu'est ce que la sécheresse pour la plante ?

2.1. Bilan hydrique et état hydrique de la plante

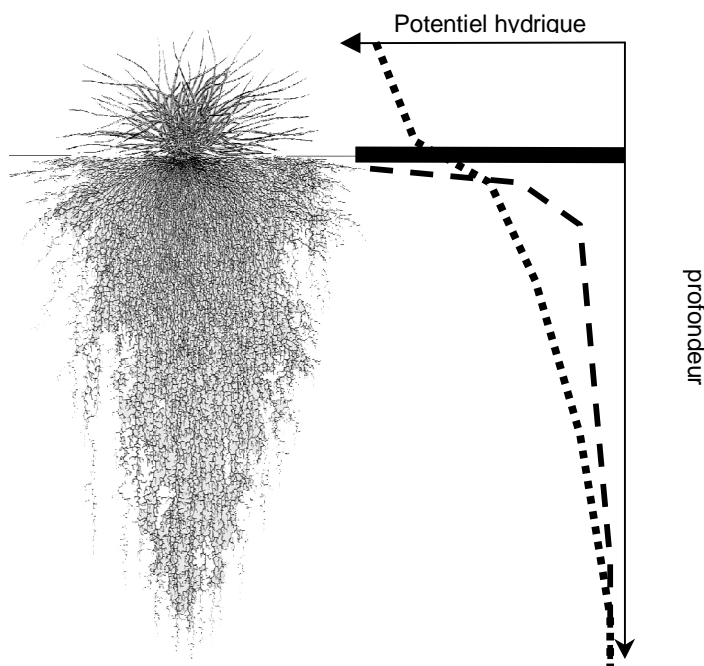
Une plante fourragère de bonne valeur alimentaire est non seulement constituée d'environ 70 à 85% d'eau mais elle doit renouveler plusieurs dizaines de fois le volume d'eau qu'elle contient chaque

jour. Ces besoins considérables sont liés à la transpiration qui est le moteur principal des mouvements d'eau pour la plante. La transpiration résulte de la conversion de l'énergie solaire captée par les feuilles en chaleur latente consommée dans l'évaporation de l'eau de leurs tissus (2,45 MJ/kg d'eau évaporée, à 20°C). La variable contrôlant principalement la demande en eau de la plante est donc la quantité d'énergie captée par son feuillage. Mais la demande climatique dépend aussi de l'humidité de l'atmosphère, et de la résistance à la diffusion de l'eau entre la feuille et l'atmosphère qui est déterminée par la forme et l'agencement des feuilles et par la vitesse du vent (GUYOT, 1999).

Du point de vue de l'évaporation, la transpiration d'une feuille est proportionnelle à la différence entre la concentration en eau dans la feuille et la concentration en eau dans l'atmosphère (g/m³). La feuille étant saturée en eau, c'est-à-dire à 100% d'humidité relative, la température est la seule variable qui détermine la concentration en eau de l'air dans les espaces intercellulaires internes. De la même façon, la concentration en eau de l'atmosphère dépend de la température de l'air et de son humidité relative. Si la feuille reçoit un rayonnement, sa température tend à s'élever, ce qui augmente sa teneur en eau. Cela accroît ainsi la différence de concentration avec l'atmosphère et donc, proportionnellement, la transpiration (JONES, 1990). Les deux approches sont couplées par le bilan d'énergie qui doit être équilibré, l'énergie radiative absorbée par la feuille étant égale à la quantité de chaleur qui s'en échappe soit par évaporation, soit par convection et conduction.

La transpiration des feuilles entraîne une chute de pression de l'eau dans les parois pecto-cellulosiques de leurs cellules. Cette chute de pression attire vers le feuillage l'eau de la plante qui circule dans les vaisseaux et de proche en proche, les racines se trouvant elles-mêmes en dépression par rapport à l'eau du sol (CRUIZIAT et TYREE, 1990). Le potentiel de l'eau du sol dépend principalement de sa teneur en eau et de l'arrangement des particules, secondairement de la teneur en matière organique. La consommation de l'eau finit par réduire la teneur en eau du sol et, quand la tension de l'eau dans le sol est supérieure à celle que peut supporter la plante, le végétal se flétrit ; si la situation perdure, il finit par mourir.

FIGURE 1 – Variation schématique du potentiel hydrique du sol (tirets) et de la plante (pointillés) au milieu d'une journée. L'extraction d'eau n'est susceptible de se produire que dans les horizons où le potentiel racinaire est inférieur au potentiel du sol. En surface, la surface de contact entre le sol très sec et les racines se réduit. Le schéma de la plante (*Festuca arundinacea*) est adapté de KUTSCHERA et LICHTENEGGER (2002).



C'est ainsi que la plante se situe à un état hydrique intermédiaire entre la source en eau où puisent les racines et l'atmosphère généralement beaucoup plus sèche, et surtout où le rayonnement crée un besoin très considérable (Figure 1). Le long de ce *continuum* liquide, entre les films d'eau qui entourent les particules du sol et les parois des cellules foliaires, l'état hydrique se mesure par le potentiel hydrique (ψ) en unités de pression (MPa). Dans la plante, il est égal à la différence entre la pression hydraulique des cellules (P) et la pression osmotique de la solution des cellules (π).

$$\psi = P - \pi \quad (1)$$

L'eau circule spontanément des potentiels les plus élevés vers les plus faibles, la plus grande partie du flux empruntant le chemin de moindre résistance hydraulique. Cette résistance varie selon la micro-structure du milieu (dans le sol ou dans le végétal) et son degré d'hydratation. Les structures de la plante modifient les résistances entre le sol et les feuilles.

2.2. Rôle de la plante sur son bilan

– L'étendue des surfaces d'échange aériennes et souterraines

La circulation de l'eau entre le sol et l'atmosphère se ralentirait bien vite, une fois épuisés les premiers centimètres de sol, si les feuilles n'étaient pas reliées aux couches profondes du sol par un réseau de racines très dense. Mais il faut noter que la surface de racines, aussi prodigieuse nous semble-t-elle, reste très inférieure (quelques %) à la surface entre les agrégats et à celle de la phase liquide du sol. Aussi, les résistances hydrauliques rencontrées par l'eau dans le sol sont l'objet de nombreux travaux. Elles sont reliées à l'humidité selon des lois empiriques qui font intervenir de nombreux paramètres physiques (VAN GENUCHTEN, 1980). Les racines se ramifient et s'allongent dans les fissures liées à la structure du sol (comme les fentes de retrait), l'activité des animaux (comme les galeries de vers de terre) et des plantes (comme les anciennes racines décomposées). Le diamètre des racines est d'autant plus fin que la densité du sol est élevée, ce qui permet aux plantes d'explorer des matériaux relativement compacts. Cette exploration, qui s'étend sur toute la période végétative de la plante, peut ainsi atteindre des profondeurs considérables. Contrairement à ce qui a été écrit au sujet des terres rouges à châtaignier par exemple (DUCLOUX et CHESSERON, 1989), on trouve des densités racinaires de l'ordre de $0,5 \text{ cm/cm}^3$ sous des couverts de fétuque ou de ray-grass à une profondeur de 1,70 m, soit à 70 cm de profondeur dans l'horizon d'argile rouge, réputé n'héberger aucune activité biologique. Il a été montré qu'en théorie une telle densité racinaire suffit à la plante pour prélever l'eau disponible en quelques jours. Chez les plantes fourragères, le diamètre des racines est en général très fin (HUMMEL *et al.*, 2006), variable justement en fonction de la densité locale du sol (PIERRET *et al.*, 2005).

Les flux d'eau dans la plante dépendent de la chute de pression entre le sol et les feuilles d'une part, et de la conductivité hydraulique des racines d'autre part. Cette dernière est liée au diamètre des vaisseaux (MARTRE *et al.*, 2000). Il y a une grande variabilité de la taille des vaisseaux dans les feuilles et les racines, mais ce sont les plus grands qui, offrant la moindre résistance, assurent l'essentiel du transfert. Dans les feuilles, les vaisseaux irriguent les cellules photosynthétiques qui perdent leur eau par transpiration à travers l'épiderme. Ainsi, une partie importante de l'eau de la feuille n'est pas directement échangée mais on ignore encore à ce jour comment l'eau est réellement compartimentée dans les tissus foliaires.

Comme la demande en eau de la plante résulte en premier lieu de l'énergie solaire absorbée par les feuilles, la plante ne peut guère modifier cette demande sauf à réduire fortement sa surface d'échange. C'est ce qui se produit toutefois en quelques cas avec la sénescence accélérée du feuillage ou la modification de la géométrie des feuilles (enroulement, modification de l'angle d'inclinaison moyen...). La façon dont la plante agit sur l'offre est déterminée au premier ordre par son enracinement. Là encore, sauf en cas de sécheresse très lente, étant donnée la vitesse de croissance des tissus végétaux, sa variation (stimulation) en réponse à la sécheresse ne serait pas un moyen efficace de réguler l'état hydrique du végétal quand survient le déficit hydrique. Les variations rapides et anticipantes de l'état hydrique, autrement dit les régulations de la transpiration, relèvent de processus ayant lieu dans les structures en place. Ces régulations interviennent aux niveaux des tissus, des cellules ou de la molécule

– Régulation rapide des capacités d'échange d'eau

Les stomates. L'épiderme est, sur sa face externe, entièrement couvert de cire imperméable. Il est tapissé de pores, les stomates, qui assurent les échanges avec l'atmosphère. C'est l'ouverture plus ou moins importante des stomates qui permet à la plante de faire varier dans une certaine mesure la quantité d'eau transpirée. Certaines cires végétales (comme chez les cactus) sont si imperméables que, si les stomates sont fermés, les pertes par rapport à la quantité d'eau contenue dans le végétal sont minuscules. Cependant, l'entrée du gaz carbonique est alors interdite et la productivité est également infime. Dans le cas des plantes cultivées en général, la résistance stomatique est globalement plus faible. Les stomates ont fait l'objet de travaux extrêmement nombreux au cours du XX^{ème} siècle mais les mécanismes de leur fonctionnement restent largement mystérieux. Ils sont constitués de deux cellules affrontées qui peuvent ainsi se déformer sous l'effet de variations de leur pression hydraulique interne et ouvrir plus ou moins l'ostiole à travers lequel s'échappe l'eau transpirée. A ce jour, on ne sait pas encore exactement prévoir l'ouverture des stomates en fonction des conditions pédoclimatiques dans lesquelles se trouve la plante. On sait que le rayonnement (sa qualité autant que

sa quantité), l'humidité de l'air, la teneur en CO₂, la température, l'humidité du sol, influencent plus ou moins fortement l'ouverture des stomates. Cette régulation et les valeurs de conductances stomatiques sont très variables entre espèces. Par exemple, la luzerne ou la févigue élevée ne montrent que de faibles variations de conductance, avec de fortes chutes de potentiel hydrique foliaire en milieu de journée, tandis que le ray-grass d'Italie ou le dactyle peuvent réduire leur conductance et limiter les variations de potentiel hydrique de leurs organes aériens. Au sein des espèces, il existe aussi une certaine variabilité génétique utilisable pour sélectionner des génotypes plus résistants. Mais la plupart des relations entre les facteurs du milieu et la conductance stomatique sont indirectes (comme dans la chaîne causale : éclaircissement à photosynthèse à teneur en CO₂ dans la chambre sous stomatique à ouverture stomatique). Aucune théorie ne permet actuellement de dépasser l'empirisme des modèles de réponse de la conductance stomatique à l'environnement. Cela rend l'étude des déterminants génétiques moléculaires de la régulation stomatique très difficile.

Il a été démontré par exemple que les stomates pouvaient réagir à l'humidité du sol, sans que l'état hydrique des feuilles ne change (ZHANG et DAVIES, 1989). Parmi les mécanismes les plus souvent évoqués, la production d'acide abscissique - voire d'autres métabolites - par les racines situées dans les zones sèches du sol serait le moyen par lequel la plante « sentirait » le déficit hydrique avant d'en subir des conséquences trop pénalisantes. La plante réduirait donc sa consommation en anticipant les conditions de sécheresse. Ce phénomène, démontré à l'échelle de la plante et en conditions naturelles, semble un phénomène assez général dont l'impact sur le bilan hydrique n'est cependant pas encore très bien cerné.

Les aquaporines : Découvertes dans le règne végétal il y a seulement une quinzaine d'années (MAUREL, 1997), les aquaporines sont des protéines de transport qu'on trouve dans les membranes des cellules. Elles permettent de faire varier la perméabilité hydraulique de ces membranes de 1 à 1 000, orientant de vastes quantités d'eau d'un tissu à l'autre selon des mécanismes de régulation que l'on ne fait qu'explorer à l'heure actuelle. Elles sont sans aucun doute importantes dans la régulation des flux dans les organes entre les tissus comme dans la croissance volumique des organes par exemple. Pour ce qui est du transport d'eau au sein du *continuum* sol - plante - atmosphère, elles pourraient jouer un rôle particulier dans les cas de flux faibles comme la réhydratation nocturne et l'absorption d'eau par de fines racines (MARTRE *et al.*, 2002).

La régulation osmotique. Si la chute de teneur en eau et de potentiel hydrique découlant de la raréfaction de l'eau du sol sous une demande climatique élevée est la règle, les plantes peuvent compenser la chute de turgescence (équation 1) induite par ces pertes en chargeant les solutions tissulaires en différentes substances dissoutes (sels, sucres, acides...). Le chargement peut correspondre par exemple à la dépolymérisation de chaînes de sucres complexes (fructosanes ou amidon.) Ce mécanisme appelé régulation osmotique (HISAO *et al.*, 1976) permet aux cellules de maintenir leur pression hydraulique, laquelle conditionne leur fonctionnement. La forme des cellules détermine en effet l'étendue de leurs membranes, certainement une grande partie des fonctions de ces membranes, et la forme du végétal lui-même. De sorte que les plantes qui savent maintenir leur pression hydraulique interne peuvent continuer de fonctionner (échanges gazeux, transferts d'assimilats, croissance...) dans des conditions sèches. Une variabilité interspécifique de l'efficacité de l'ajustement osmotique existe chez les plantes fourragères. La luzerne par exemple, comme beaucoup de légumineuses d'ailleurs, montre une impressionnante capacité de régulation osmotique. Ainsi, en milieu de journée, une luzerne qui subit un début de déficit hydrique peut accumuler suffisamment de solutés dans ses cellules pour atteindre des pressions osmotiques de plus de 40 bars, permettant ainsi aux stomates de rester ouverts et à l'assimilation du CO₂ de se poursuivre. Inversement, la févigue élevée ne modifie que très peu la quantité de molécules osmo-actives et la pression des tissus chute rapidement en milieu de journée. Cela se manifeste par l'enroulement des feuilles qui résulte de la contraction de leurs cellules. On note dans ces deux cas une interaction immédiate avec les échanges d'eau. Chez la luzerne, le maintien de la turgescence prolonge la consommation d'eau du fait du maintien de l'ouverture des stomates. Mais cette dernière autorise l'assimilation chlorophyllienne qui offre les sucres nécessaires à l'ajustement osmotique et à la maintenance de racines profondes. Chez la févigue, la perte de turgescence et l'enroulement des feuilles réduit la surface exposée au rayonnement, et confine les stomates dans l'atmosphère humide des spires enroulées des limbes des feuilles. Ces deux exemples indiquent clairement que les solutions de compromis adaptatif des espèces (en l'occurrence deux espèces réputées pour leur adaptation aux conditions sèches) sont variées et plus ou moins compatibles.

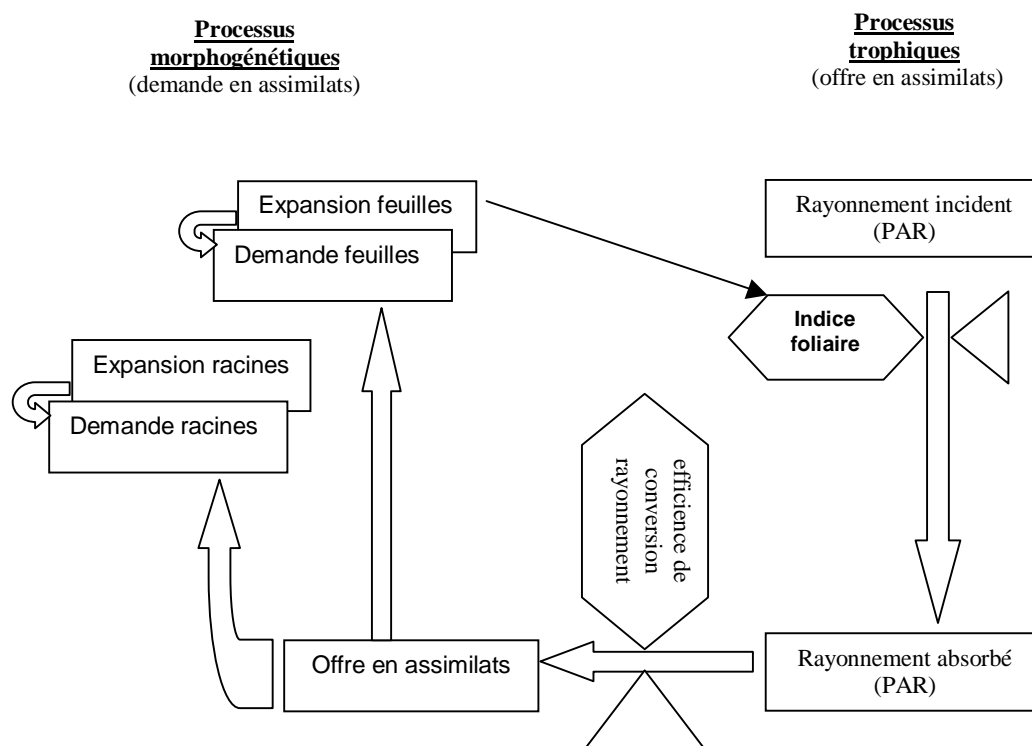
Les variations d'état hydrique du végétal induites par le déficit hydrique entraînent des modifications de l'ensemble du fonctionnement de la plante. Pour ce qui concerne la production de fourrage, les mécanismes affectés par la sécheresse sont très sensibles.

3. Réponses de la plante

3.1. Le schéma de fonctionnement d'une plante fourragère

Quand elle est exploitée en mode de pâturage, la plante fourragère doit produire continuellement afin de fournir un minimum d'herbe quotidiennement. Récoltée en fauche, elle doit, le plus rapidement possible, produire une quantité de fourrage, avant que la sénescence des tissus et leur vieillissement ne dégrade sa qualité. On attend aussi de ces plantes qu'elles poursuivent leur production après la récolte (ou la défoliation par l'animal) et donc que la croissance des structures végétatives soit continue et relativement peu affectée par la récolte. Enfin, la pérennité de la prairie, en tout cas pour les prairies temporaires, repose essentiellement sur le tallage. Les fonctions concernées sont donc essentiellement les fonctions végétatives.

FIGURE 2 – Schéma représentant les relations entre les fonctions de croissance d'une plante. Le déficit hydrique intervient sur l'expansion des organes et l'efficacité de conversion du rayonnement.



Pour interpréter l'effet de la sécheresse sur la plante, il est nécessaire de hiérarchiser ses différentes fonctions impliquées dans la production (DURAND *et al.*, 1991). On se référera pour cela à un schéma de fonctionnement de la plante (Figure 2) qui distingue l'acquisition de la forme d'une part, de l'interception de l'énergie solaire et sa conversion puis son utilisation sous dans la croissance des différents compartiments morphologiques de la plante d'autre part. La proportion de rayonnement solaire absorbé dépend principalement de la surface foliaire et de l'architecture aérienne de la plante. La photosynthèse convertit cette énergie en énergie chimique sous forme de sucres. La somme de ces assimilats constitue ainsi une offre dont l'utilisation dans la croissance dépend de la demande des différents organes (en mg de sucres équivalents par unité de temps).

Tant la demande en énergie (expansion en volume multipliée par la quantité d'énergie requise par unité de volume et de temps) que l'offre en énergie limitent la production végétale. Les variations du bilan entre l'offre et la demande se reflètent dans les fluctuations de la quantité de sucres non structuraux (souvent désignés pour cette raison comme « réserves » quand ils sont sous forme polymérisée de fructosanes, chez beaucoup de graminées, ou d'amidon). Dès qu'une contrainte de l'environnement affecte davantage la demande que l'offre, leur concentration augmente.

Il a été établi, en particulier chez de nombreuses plantes cultivées (BOYER, 1970), que la photosynthèse est moins sensible à une variation de l'état hydrique que la morphogénèse, premier déterminant de la demande en énergie pour la croissance.

3.2. La réponse de la morphogénèse

La croissance en volume des parties aériennes est le processus le plus sensible aux conditions du milieu. Ce phénomène résulte de la production et de l'expansion des cellules des zones de croissance. C'est l'expansion qui est la plus sensible, car elle est directement couplée à un flux d'eau égal à la variation de volume cellulaire.

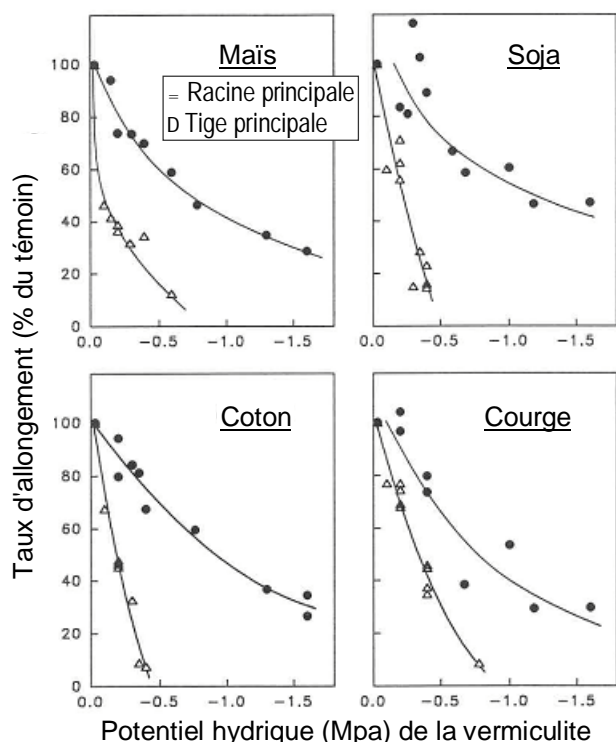


FIGURE 3 – Réponses de l'allongement des feuilles et des racines chez 4 espèces cultivées (maïs, soja, coton et courge) à l'état hydrique (potentiel hydrique) du milieu de culture (vermiculite). D'après SPOLLEN *et al.* (1993).

Et comme la division cellulaire dépend de l'expansion des cellules méristématiques qui doivent, entre deux mitoses, atteindre un volume minimal, la sécheresse affecte les deux mécanismes (DURAND *et al.*, 1995). Les effets sur la division ont un impact immédiat plus faible mais conditionnent fortement les performances à long terme.

Chez toutes les plantes, y compris celles qui sont censées être les plus résistantes (luzerne, fétuque, sorgho...), il a donc été démontré que l'expansion des organes aériens diminue immédiatement et fortement quand débute la sécheresse. Il existe cependant des variations interspécifiques (Figure 3). Ainsi, pour des états hydriques relativement limitants, le ray-grass anglais montre une expansion foliaire nettement supérieure à celle de la fétuque ou du ray-grass d'Italie (DURAND *et al.*, 1997).

Cette variabilité pourrait exister également au niveau intraspécifique et fait d'ailleurs l'objet de recherches en amélioration des plantes chez le maïs par exemple (GHESQUIERE et BARRIERE, 2007).

Les feuilles ne sont pas les seuls organes à restreindre leur expansion en cas de sécheresse. En réalité, tous les organes d'une plante réduisent leur vitesse de croissance mais avec des sensibilités différentes (SPOLLEN *et al.*, 1993). De façon très générale, chez la plupart des plantes cultivées, les racines sont moins sensibles (Figure 3). C'est ainsi que, même si en conditions sèches les racines poussent moins (en longueur en tout cas), les organes souterrains accumulent une proportion plus grande de matière sèche que les parties aériennes au volume plus réduit. Cette accumulation dans les racines est d'autant plus forte que ces organes présentent des structures capables de stocker les sucres non structuraux. C'est le cas des dicotylédones comme la luzerne dont le pivot présente une croissance secondaire importante. Chez les graminées, les sucres non structuraux sont préférentiellement accumulés pendant la sécheresse dans la base des chaumes (ONILLON *et al.*, 1995).

3.3. La réponse de la photosynthèse

Même chez des espèces résistantes comme la luzerne, la photosynthèse peut également être affectée si le déficit se fait plus sévère et se prolonge (DURAND, 1987). Là encore, il existe certainement une certaine variabilité interspécifique. La principale cause de réduction de la photosynthèse est la fermeture des stomates. C'est donc le prix énergétique à payer pour l'économie de l'eau. Les processus photosynthétiques internes à la feuille sont moins sensibles que la conductance stomatique qui, du fait de son rôle dans la régulation de la transpiration, intervient en premier dans la dégradation de l'assimilation chlorophyllienne. Avant même que les structures cellulaires ne soient endommagées, une part de la réponse « non stomatique » de la photosynthèse est liée aux perturbations qu'enregistre le métabolisme azoté.

3.4. La réponse de la fixation symbiotique

Le processus de fixation de l'azote atmosphérique que permettent les bactéries symbiotiques hébergées par les légumineuses dans leurs racines ne résiste pas à des sécheresses modérées (DURAND *et al.*, 1987). Dès que les plantes montrent des états hydriques limitants pour la croissance aérienne, le flux d'azote fixé par la plante s'effondre. Il est vrai que de toutes façons, la quantité d'azote fixé par la plante dépend beaucoup de la demande pour la croissance des parties aériennes, laquelle est très sensible comme on l'a vu plus haut. Cependant, même au regard de cette demande réduite, l'offre assurée par la fixation symbiotique se réduit encore plus fortement. De sorte que la luzerne par exemple montre systématiquement un déficit de nutrition azotée en cas de déficit hydrique (LEMAIRE *et al.*, 1989). Les mécanismes de cette sensibilité n'ont pas été entièrement découverts. Il semble que la baisse de la pression hydraulique des cellules dans les nodosités entraîne une augmentation de la résistance à la diffusion de l'oxygène dans leurs tissus et réduise ainsi l'activité fixatrice de bactéries symbiotiques.

3.5. La réponse de l'absorption de l'azote minéral du sol

Dans le cas des plantes dépendant uniquement de l'azote minéral en solution dans le sol (nitrate ou ammonium) on observe aussi parfois des déficits de nutrition azotée (ONILLON *et al.*, 1995). Du fait que les fertilisants restent en surface, dès que s'assèchent les horizons superficiels où se trouvent ces ions, la transpiration sollicite des horizons profonds et plus pauvres en azote, tandis que le transport d'azote (par flux de masse et diffusion dans la phase liquide du sol) diminue fortement dans les horizons secs (GARWOOD et WILLIAMS, 1967). Ceci entraîne une diminution de l'absorption d'azote. Cette réduction peut entraîner un déficit par rapport à la demande de la croissance aérienne. Ces phénomènes dépendent donc en partie aussi de la distribution des racines dans le sol puisque l'on sait que la densité racinaire est un des paramètres de la capacité de la plante à capter l'eau et l'azote (GONZALEZ DUGO *et al.*, 2005). Enfin, certaines espèces répondent immédiatement en réduisant fortement le transfert d'azote entre les racines et les feuilles (peut-être simplement du fait de la réduction du flux de transpiration) ou même réduisent leur activité d'absorption membranaire. Ces caractères physiologiques conférant une plus ou moins grande résistance de l'alimentation azotée au déficit hydrique (LEMAIRE *et al.*, 1996) sont donc génétiquement variables. L'exploitation de cette variation en amélioration des plantes reste à engager.

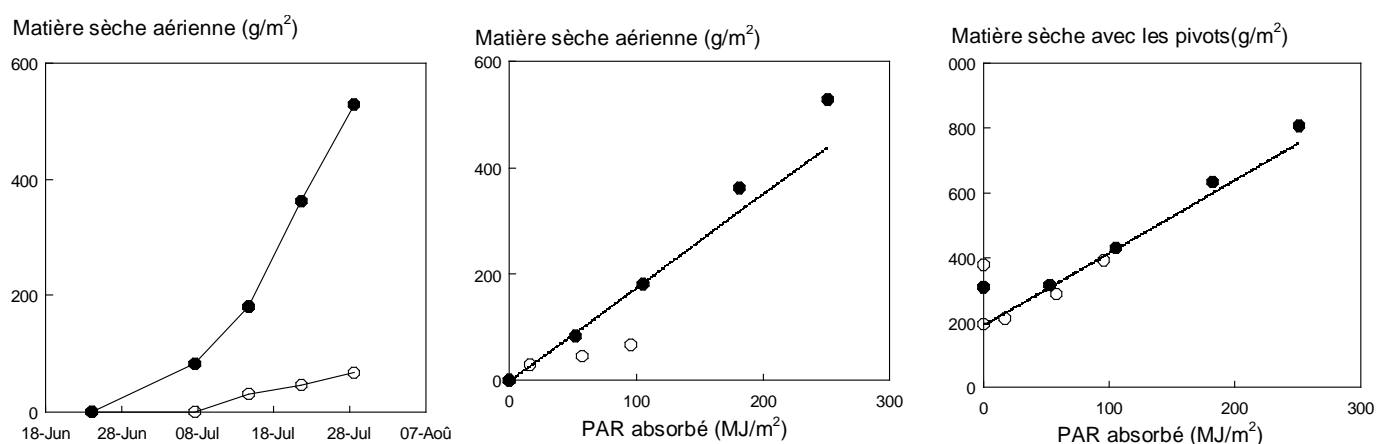
4. Réponse de la culture

4.1. Analyse de la production de matière sèche

L'ensemble de ces réponses se traduit à l'échelle du peuplement par des modifications de l'élaboration du rendement. La croissance végétative aérienne détermine la surface interceptrice du rayonnement, lequel détermine l'assimilation photosynthétique d'une part et la consommation d'eau d'autre part. Si dès le départ, à la suite d'une défoliation, la sécheresse limite la croissance de l'indice foliaire (Figure 4), la biomasse produite sera très limitée (DURAND *et al.*, 1989). A plus long terme, la sécheresse réduit aussi, bien que ce soit en moindre mesure, la production de racines, ce qui réduit encore la ressource en eau. A ce titre, les capacités d'adaptation d'une culture au cours du cycle sont limitées par l'enracinement initial, lequel dépend donc plutôt des capacités génétiques de croissance en conditions hydriques optimales. Toutefois, le rééquilibrage de l'allocation des assimilats vers les

racines, s'il ne permet pas de compenser la réduction de croissance, facilite au moins l'entretien du système racinaire existant, condition à l'accès aux ressources profondes du sol. Enfin, chez certaines espèces capables de stocker durablement les sucres non utilisés par la croissance, on a pu penser que la sécheresse conduisait à une accumulation de réserves, éventuellement disponibles à la repousse suivante ou bien lorsque les conditions hydriques redeviennent favorables.

FIGURE 4 – Analyse de la croissance de repousses de luzerne en irrigué (I) et en sec (i) à Lusignan sur sols de terre rouge à châtaigniers en 1982 et coupée à la même date (DURAND *et al.*, 1989). En haut, la représentation temporelle indique l'effet très fort d'une sécheresse précoce sur la productivité. Sur le graphique du milieu, on constate que la quantité d'énergie visible interceptée par la culture en sec (PAR absorbé) est beaucoup plus faible qu'en irrigué, induisant une chute de production. La répartition vers les parties aériennes est également affectée d'où une production fourragère rapportée à l'énergie absorbée plus faible en sec. Le dernier graphe indique que l'efficacité de conversion de l'énergie solaire en biomasse totale n'a pas été modifiée par la sécheresse.



Un « bilan » global permet ainsi de prévoir l'efficacité de la conversion d'énergie incidente sur une culture en rapportant la quantité de biomasse produite durant une période donnée à la quantité d'énergie solaire utile à la photosynthèse (PAR) absorbée durant la même période.

Les plantes fourragères ont des efficacités de conversion de l'ordre de 2 g/MJ (GOSSE *et al.*, 1986). Comme une partie seulement de cette biomasse est récoltable, le « rendement énergétique » d'une culture fourragère est inférieur (de 1,8 à 1,9 g/MJ) en conditions hydriques ou minérales non limitantes. Les conditions sèches affectent cette efficacité en réduisant la part de matière sèche allouée aux tiges et aux feuilles et l'activité photosynthétique des feuilles.

4.2. Analyse de la réponse de la qualité des fourrages

Les propriétés chimiques des organes récoltés qui déterminent, au premier ordre, la valeur alimentaire du fourrage sont la teneur en sucres solubles, la teneur en sucres structuraux (contenus sous forme de cellulose dans les parois plus ou moins lignifiées), la teneur en protéines. Chaque organe récolté a des propriétés propres qui dépendent de sa nature, de son âge, de sa taille et secondairement des conditions dans lesquelles il a poussé. La morphogenèse détermine ainsi directement la composition du fourrage et donc sa qualité intrinsèque. La sécheresse, en modifiant la morphogenèse, l'équilibre entre utilisation et synthèse de sucres (au profit de cette dernière) et l'absorption (ou fixation symbiotique) d'azote, est susceptible d'altérer la qualité du fourrage produit. En connaissant les lois de variation de ces processus en fonction de l'état hydrique du végétal et en les intégrant à l'échelle de la culture sur le cycle de production, on est en principe capable de recomposer l'effet de la sécheresse sur la qualité du fourrage produit. Ce type de synthèse mécaniste reste pourtant peu fréquent et le plus souvent partiel. Chez la luzerne, on a pu montrer que le déficit hydrique réduit fortement la teneur en protéines, du fait de l'impact très fort sur la fixation symbiotique. En revanche, à biomasse égale, la sécheresse ne modifie pas la teneur en ADF (*Acid Detergent Fiber*, GOERING et VAN SOEST, 1970), indice de digestibilité qui, au premier ordre, dépend étroitement chez cette espèce de la proportion de feuilles dans le fourrage (LEMAIRE *et al.*, 1989). Or, l'allométrie entre les feuilles et les tiges est conservée en cas de déficit hydrique, les plantes de taille

réduite ayant les proportions de plantes jeunes, plus digestibles. Enfin, en réponse au déficit hydrique, la sensibilité relativement moins importante de la photosynthèse entraîne un enrichissement mesurable en sucres non structuraux, lesquels interviennent comme agents osmotiques mais donc aussi comme facteur de qualité.

5. Population et peuplement

On a peu de données sur l'évolution génétique et structurelle des peuplements fourragers pérennes, sous l'effet des contraintes du milieu ou de la compétition entre les espèces - ou entre les génotypes formant les peuplements mono spécifiques (ALARD, 2007). La sécheresse est *a priori* susceptible de sélectionner les individus les plus aptes à lui résister. On sait en particulier que, dans une prairie, les états hydriques peuvent varier fortement d'une espèce à l'autre, d'un génotype à l'autre (COLABELLI *et al.*, 2004). On sait aussi que les capacités de récupération après une sécheresse sont variables. L'impact de ces variations sur la qualité et la productivité à long terme est encore plus mal compris. En réalité, dès lors que l'on s'intéresse à des phénomènes mettant en jeu des séries de sécheresses, un vaste ensemble d'éléments de l'écosystème doivent être impliqués dans l'analyse. En particulier, il semble difficile d'ignorer les effets des facteurs biotiques dont la nature, l'intensité et l'impact varient également en réponse au déficit hydrique et en interaction avec leur effet éventuel sur la végétation. On a montré par exemple que les pucerons intervenaient sur la luzerne dans les périodes estivales (BADENHAUSSER *et al.*, 1994) et qu'ils pouvaient capter une importante part des assimilats, d'autant plus d'ailleurs que ces derniers sont appauvris en azote (GIROUSSE *et al.*, 2005). Ce seul exemple suggère comment une végétation attaquée par un ravageur peut s'ouvrir à d'autres espèces qui lui sont moins sensibles. A la longue, on pourrait imaginer des séries d'espèces et des oscillations sur plusieurs années.

Conclusion

La sécheresse estivale constitue une période de faible production du fait de la sensibilité générale de l'ensemble des processus biologiques fondamentaux qui déterminent la productivité végétale. La morphogenèse des feuilles et des tiges, l'absorption ainsi que la fixation symbiotique de l'azote sont les processus les plus sensibles identifiés chez les végétaux. Chez les plantes fourragères, les conséquences sur le niveau de production sont immédiates et d'autant plus drastiques que la sécheresse est précoce. La qualité du fourrage est également affectée mais de façon contradictoire selon les caractères (chute de la teneur en azote, maintien ou accroissement de la teneur en sucres solubles...). Du fait de la variabilité intrinsèque de la réponse de chaque fonction physiologique concernée, les espèces fourragères, tant du point de vue de la pérennité que de celui de la quantité et de la qualité de la production, offrent une gamme de variation assez considérable qui combine de façon plus ou moins indépendante les différents modes d'adaptation des végétaux aux conditions sèches. Le rôle des recherches en cours est d'exploiter cette variabilité pour une meilleure maîtrise des cultures sans recours à l'irrigation.

Références bibliographiques

- ALARD D. (2007) : "Sécheresse : quels impacts pour la biodiversité en systèmes prairiaux et pastoraux ?", *Journées AFPP 2007* (cet ouvrage).
- BADENHAUSSER I., BOURNEVILLE R., DEVAL L., DURAND J.L., LERIN J. (1994) : "Pea aphid (Homoptera : Aphididae) and water deficit interaction on alfalfa stem growth", *J. Econ. Entomol.*, 87(6), 1689-1695.
- BOYER J.S. (1970) : "Leaf enlargement and metabolic rates in corn, bean and sunflower at various leaf water potential", *Plant Physiology*, 46, 233-235
- COLABELLI M., DURAND J.L., ASUERO S. (2004) : "Water status and leaf elongation of C3 and C4 grasses of the flooding pampa", *Journal of Vegetation Science*, 15, 817-822.
- CRUIZIAT P., TYREE M.T. (1990) : "La montée de la sève dans les arbres", *La Recherche*, vol. 21, n° 220, 406-414.
- DUCLoux J., CHESSERON C. (1989) : "Les terres rouges à châtaigniers de l'Ouest de la France", *Annales de la Société des Sciences Naturelles Charente-Maritime*, 7(7), 853-868.
- DURAND J.L. (1987) : *Modélisation de la production de luzerne et alimentation hydrique*, thèse de Docteur-Ingénieur, INA-PG, 109 p.

- DURAND J.L., SHEEHY J.E., MINCHIN F.R. (1987) : "Nitrogenase activity, photosynthesis and nodule water potential of soybean plants experiencing water deprivation", *J. Exp. Bot.*, 38, 311-321.
- DURAND J.L., LEMAIRE G., GOSSE G., CHARTIER M. (1989) : "Analyse de la conversion de l'énergie solaire en matière sèche par un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.) soumis à un déficit hydrique", *Agronomie*, 9(6), 599-607.
- DURAND J.L., VARLET-GRANCHER C., LEMAIRE G., GASTAL F., MOULIA B. (1991) : "Carbon partitioning in forage crops", *Acta Biotheoretica*, 39, 213-224.
- DURAND J.L., ONILLON B., SCNYDER H., RADEMACHER I. (1995) : "Drought effects on cellular and spatial parameters of leaf growth in tall fescue", *J. Exp. Bot.*, 46(290), 1147-1155.
- DURAND J.L., GASTAL F., ETCHEBEST S., BONNET A.C., GHESQUIÈRE M. (1997) : "Interspecific variability of plant water status and leaf morphogenesis in temperate forage grasses under summer water deficit", *Eur. J. Agronomy*, 7: 99-107.
- GARWOOD E.A., WILLIAMS T.E. (1967) : "Growth, water use and nutrient uptake from the subsoil by grass swards", *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 69: 125-130.
- GHESQUIÈRE M., BARRIÈRE Y. (2007) : "Amélioration génétique et tolérance à la sécheresse des productions fourragères", *Journées AFPP 2007 (cet ouvrage)*.
- GIROUSSE C. MOULIA B., SILK., BONNEMAIN JL. (2005) : "Aphid Infestation Causes Different Changes in Carbon and Nitrogen Allocation in Alfalfa Stems as Well as Different Inhibitions of Longitudinal and Radial Expansion", *Plant Physiology*, 137, 1474-1484.
- GOERING H. K., VAN SOEST P. J. (1970) : "Forage fiber analyses (apparatus, reagents, procedures, and some applications)", *Agric. Handbook*, n°. 379, ARS, USDA, Washington, DC.
- GONZALEZ DUGO V., DURAND J.L., GASTAL F., PICON COCHARD C. (2005) : "Short term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and italian ryegrass swards under water deficits", *Australian Journal of Agricultural research*, 56, 1269-1276.
- GOSSE G., VARLET GRANCHER C., BONHOMME R., CHARTIER M., ALLIRAND J.M., LEMAIRE G. (1986) : "Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal", *Agronomie*, 6(1), 47-56.
- GUYOT G. (1999) : *Climatologie de l'environnement : cours et exercices corrigés*, Dunod, Paris.
- HISAO TC, ACEVEDO E, FERERES E, HENDERSON DW. (1976) : "Water stress, growth and osmotic adjustment", *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B* 273, 479-500.
- HUMMEL I., VILE D., VIOLLE C., DEVAUX J., RICCI B., BLANCHARD A., GARNIER E., ROUMET C. (2006) : "Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species", *New Phytologist*, 173: 313-321.
- JONES H.G. (1990) : *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- KUTSCHERA L., LICHTENEGGER E. (2002) : *Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher (Gebundene Ausgabe)*, édition en un volume, Stocker.
- LEMAIRE G., DURAND J.L., LILA M. (1989) : "Effet de la sécheresse sur la valeur énergétique et azotée de la luzerne", *Agronomie*, 9(9), 841-848.
- LEMAIRE G., CHARRIER X., HÉBERT Y. (1996) : "Nitrogen uptake capacities of maize and sorghum crops in different nitrogen and water supply conditions", *Agronomie*, 16, 231-246.
- MARTRE P., COCHARD H., DURAND J.L. (2000) : "Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb.)", *Plant, Cell and Environment*, 24, 65-76.
- MARTRE P., MORILLON R., BARRIEU F., NORTH G.B., NOBEL P., CHRISPEELS M.J. (2002) : "Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit", *Plant Physiology*, 130, 2101-2110.
- MAUREL C. (1997) : "Aquaporins and water permeability of plant membranes", *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 48: 399-429.
- ONILLON B., DURAND J.L., GASTAL F., TOURNEBIZE R. (1995) : "Drought effects on growth and carbon partitioning in tall fescue swards grown at different rates of nitrogen fertilization", *Eur. J. Agron.*, 4(1), 91-99.
- PIERRET A., MORAN C.J., DOUSSAN C. (2005) : "Conventional detection methodology is limiting our ability to understand the roles and functions of fine roots", *New Phytologist*, 166, 967-980.
- SPOLEN SPOLEN W.G., SHARP R.E., SAAB I.N. AND WU Y. (1993) : "Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials", *Water Deficits. Plant Responses from Cell to Community*, J.A.C. Smith et H. Griffiths eds., pp 37-52 BIOS Scientific Publishers, Oxford.
- VAN GENUCHTEN M.T. (1980) : "A closed form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils", *Soil Science Society of America Journal*, 4, 892-898.
- ZHANG J, DAVIES WJ. (1989) : "Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status", *Plant, Cell and Environment*, 12, 73-81.