

Faculté des bioingénieurs

Effets de la sécheresse sur le ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire du maïs (*Zea mays*) et du tournesol (*Helianthus annuus*), en conditions contrôlées

Auteur : Emmanuel Lezaack

Promoteur : Mathieu Javaux

Copromotrice : Andrea Cecere

Lecteurs : Xavier Draye

Valentin Couvreur

Année académique : 2022-2023

Remerciements

Je tiens à remercier Mathieu Javaux, mon promoteur, pour ses conseils et sa disponibilité tout au long de mon mémoire.

Un grand merci à Andrea Cecere, ma co-promotrice, avec qui j'ai mené les expériences présentées dans ce mémoire. J'espère qu'elle appréciera l'analyse des données que nous avons obtenues ensemble.

Je remercie Xavier Draye et Valentin Couvreur d'avoir accepté d'être lecteurs pour ce mémoire. J'espère que son contenu les intéressera.

Mes remerciements vont également aux autres personnes qui m'ont aidé pour la réalisation des expériences, notamment : Olivier Lebbe pour son aide pour le montage des pots et le nettoyage des racines, Louis Delval pour son aide pour les manipulations et plus particulièrement pour les mesures du potentiel foliaire, Thomas Dagbert pour m'avoir mis à disposition le matériel et donner les explications pour scanner et prendre en photos les feuilles, Adrien Heymans pour m'avoir montré comment nettoyer les systèmes racinaires et comment les scanner, Tianjiao Wei pour m'avoir expliqué comment utiliser l'HPFM, Adrien Luycks pour m'avoir prêté et expliqué le fonctionnement du poromètre, ainsi que toutes les autres personnes qui m'ont aidé.

L'expérience principale de mon mémoire a été réalisée en collaboration avec l'ULiège. Un grand merci à Pierre Toquin et Gabriel Berger pour leur grande aide pour les manipulations de l'expérience, la mise à disposition du matériel et leurs conseils. Merci aussi à Pierre Lejeune et Roxane pour leur contribution.

Table des matières

1	Introduction.....	1
2	Synthèse bibliographique	4
2.1	Développement des plantes	4
2.1.1	Plasticité du développement	4
2.1.2	Allocation	5
2.1.3	Degré jour de croissance	5
2.2	Réponses face à la sécheresse.....	5
2.2.1	Surface foliaire	6
2.2.2	Systèmes racinaires.....	9
2.2.3	Régulation des stomates.....	9
2.2.4	Comportements stomatiques : anisohydrie et isohydrie.....	11
2.2.5	Allocation	12
2.2.6	Ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire	13
2.3	Maïs.....	13
2.4	Tournesol.....	14
3	Objectifs	16
4	Développement du protocole expérimental	17
4.1	Expérience test.....	17
4.1.1	Matériels et méthodes.....	17
4.1.2	Conclusion	24
5	Expérience principale	24
5.1	Matériels et méthodes	24
5.1.1	Analyse des substrats	25
5.1.2	Montage.....	27
5.1.3	Conditions expérimentales.....	29
5.1.4	Mesures sur les plantes	37
5.2	Résultats.....	39
5.2.1	Validation et calcul des conditions réellement appliquées.....	39
5.2.2	Estimation des variables affectées.....	47
5.2.3	Étude statistique de l'impact des conditions sur le RS.....	53

5.2.4	Comparaison des stratégies de réponse au stress hydrique du maïs et du tournesol.....	56
5.3	Discussion	59
5.3.1	Incertitudes des mesures de la surface racinaire.....	59
5.3.2	Taille et forme des pots	59
5.3.3	Perspective d'améliorations de la correction de la masse des plantes pour la planification de l'irrigation	60
6	Conclusion.....	61
7	Perspectives.....	62
8	Bibliographie.....	64
9	Annexes	73

Liste des figures

Figure 1 - Changement du cycle de l'eau (projection pour 2081-2100 vs 1995-2014) (Chapter 8: Water Cycle Changes, s. d.).....	2
Figure 2 - Sensibilité de divers processus physiologiques aux changements du potentiel hydrique de la plante. L'épaisseur des flèches correspond à l'ampleur du processus. (Taiz Lincoln et al., 2018).....	6
Figure 3 - Dépendance de la croissance foliaire à la turgescence. Des tournesols (<i>Helianthus annuus</i>) ont été cultivés, une partie était suffisamment irriguée alors que l'autre faisait face à un stress hydrique léger. Après avoir irrigué les plantes des deux traitements, la croissance foliaire, la pression de turgescence, l'extensibilité de la paroi cellulaire et le seuil de pression de la déformabilité de la paroi ont été mesurés périodiquement. (Taiz Lincoln et al., 2018).....	7
Figure 4 – Effets du stress hydrique sur la photosynthèse et la croissance foliaire du tournesol (<i>Helianthus annuus</i>).....	8
Figure 5 - Régulation de la transpiration en fonction de la succion du sol, l'heure des mesures est indiquée entre parenthèses directement sur le graphique (Katerji et al., 1986).....	10
Figure 6 – Comparaison de la croissance de la tige (A) et des racines (B) d'un maïs déficient en ABA et d'un maïs non déficient. Ils ont été cultivés dans de la vermiculite maintenue soit à une succion intense (-0,03 MPa), soit à ou basse (-0,3 MPa pour (A) et -2,6 MPa pour (B)). Le ratio entre la longueur des racines par la longueur de la tige (C) a également été calculé pour les plantes les moins irriguées.....	11
Figure 7 -Taux de transpiration du 28 juillet au 10 août, en fonction du nombre d'heures d'éclairement cumulées depuis l'émergence, des colonnes sans traitement, numérotées avec des nombres impairs.....	19
Figure 8 - Impact de l'ajout de la couche de graviers sur la moyenne des taux d'évapotranspiration.....	21
Figure 9 -Teneur en eau volumique avant irrigation en fonction des jours de traitement, les droites horizontales en pointillés correspondent à la teneur en eau volumique du traitement.....	21
Figure 10 - Taux d'évapotranspiration standardisé par la surface foliaire en fonction de la teneur en eau volumique et de l'âge des maïs (l'âge correspond au temps d'éclairement cumulé depuis l'émergence, le taux d'évaporation est la masse d'eau transpirée par heure d'éclairement divisé par la surface foliaire).....	23
Figure 11 - VPD, VPD cible, moyenne journalière du VPD et taux de transpiration total lors de l'expérience.....	24
Figure 12 -Photo des plantes dans la chambre du phytotron prise le dernier jour de l'expérience.....	25

Figure 13 - Teneur en eau volumique du sable et du limon en fonction de la succion	27
Figure 14 - Logarithme en base 10 de la conductivité hydraulique du sable et du limon en fonction de la teneur en eau volumique	27
Figure 15 - Photo du dispositif d'irrigation.....	33
Figure 16 – Schéma de la temporalité deux irrigations.....	36
Figure 17 - Photo des feuilles d'un tournesol convertie en masque sur ImageJ	38
Figure 18 – Scan du système racinaire d'un tournesol converti en masque sur ImageJ	39
Figure 19 – Mesures de la température de la chambre du phytotron au cours de l'expérience.....	40
Figure 20 – Mesures de l'humidité relative de la chambre du phytotron au cours de l'expérience.....	40
Figure 21 – Mesures du déficit pression vapeur de la chambre du phytotron au cours de l'expérience.....	41
Figure 22 – Mesures de l'intensité du rayonnement photosynthétiquement actif de la chambre du phytotron au cours de l'expérience	42
Figure 23 - Comparaison de la moyenne depuis le début de la teneur en eau volumique avec la valeur à chaque irrigation et avec les cibles du traitement tournesol-sable-irrigation +.....	43
Figure 24 - Différence entre l'interpolation linéaire entre les mesures de la masse totale des plantes des trois collectes et la correction de la masse du 1 ^{er} avril et 8 avril, convertie en teneur en eau volumique, au cours de l'expérience, pour le traitement tournesol-sable-irrigation +	44
Figure 25 - Comparaison des cibles utilisées à partir du 1 ^{er} avril jusqu'au 5 avril non compris, en termes de teneur en eau volumique et de conductivité hydraulique, avec les valeurs maximales et minimales atteintes lors de la même période.....	45
Figure 26 - Comparaison des cibles utilisées à partir du 5 avril jusqu'à la fin de l'expérience, en termes de teneur en eau volumique et de conductivité hydraulique, avec les valeurs maximales et minimales atteintes lors de la même période.....	46
Figure 27 – Moyennes de la masse fraîche totale par traitement et par collecte en fonction des degrés jours de croissance.....	48
Figure 28 – Moyenne par traitement et par collecte de la surface foliaire en fonction des degrés jour de croissance, simulation effectuée avec le modèle PlaNet-Maize.	49
Figure 29 – Moyennes par traitements et par collecte de la surface racinaire en fonction des degrés jours	51
Figure 30 – Moyenne par traitement de la transpiration entre chaque irrigation.....	52
Figure 31 - Potentiel foliaire, mesures réalisées à l'obscurité	53
Figure 32 - Surface foliaire en fonction du type de sol et du type d'irrigation pour le maïs et le tournesol, les lettres correspondent aux groupes significativement différents à un seuil de 0,05	54

Figure 33 – Surface racinaire en fonction du type de sol et du type d'irrigation pour le maïs et le tournesol, les lettres correspondent aux groupes significativement différents à un seuil de 0,05	55
Figure 34 – Ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire en fonction du type de sol et du type d'irrigation pour le maïs et le tournesol, les lettres correspondent aux groupes significativement différents à un seuil de 0,05	56
Figure 35 – Étude de l'impact de $\langle \theta_{traitement} \rangle$, $\langle K_{traitement} \rangle$, pF($\langle \theta_{traitement} \rangle$) et la transpiration cumulée sur la surface foliaire, la surface racinaire et le RS en termes de surface pour le maïs et le tournesol	57
Figure 36 - Scan effectué avec un scanner Epson V850 Pro d'une partie des racines d'un maïs, coupées à leur base pour les séparées du reste du système racinaire, immergées dans une lamelle d'eau contenue dans un récipient transparent, image d'une longueur réelle de 20,5 cm	59

Liste des Tableaux

Tableau 1 - Paramètres principaux de la première expérience.....	17
Tableau 2 - Paramètres climatiques du phytotron de l'expérience test.....	18
Tableau 3 - Significativité de l'effet du traitement.....	24
Tableau 4 - Paramètres de van Genuchten	26
Tableau 5 - Paramètres du phytotron.....	29
Tableau 6 - Intervalles de teneur en eau volumique, conductivité hydraulique et de succion cible pour les différents traitements du 1er avril au 4 avril compris	30
Tableau 7 - Intervalles de teneur en eau volumique, conductivité hydraulique et de succion cibles pour les différents traitements du 5 avril à la fin de l'expérience	31
Tableau 8 - Paramètres de la simulation de la croissance du maïs avec le modèle PlaNet-Maize	50
Tableau A.1 – Composition de la solution d'Hoegland	73
Tableau A.2 - Nombre de répliques prélevés par collecte	74
Tableau A.3 – Mesures de la masse et de la surface foliaire et racinaire	74

1 Introduction

La sécheresse est un extrême climatique qui a un impact majeur sur les écosystèmes. Elle se définit comme une période de conditions anormalement sèches, c'est-à-dire, comme un déficit hydrique par rapport à la disponibilité moyenne de l'eau à un endroit et à une saison donnée. Selon le domaine d'étude, ce phénomène est perçu de trois points de vue différents. Dans l'optique météorologique, la sécheresse est caractérisée par des précipitations insuffisantes par rapport aux normales climatiques. Du point de vue hydrologique, elle se reflète dans la diminution du débit des cours d'eau et la baisse de niveau des réservoirs d'eau. Enfin, la sécheresse agricole ou écologique, dont il sera question dans ce travail, se traduit par un stress subi par les plantes en raison d'une insuffisance de la disponibilité en eau par rapport à la demande évaporative (IPCC, 2023).

Les sécheresses menacent la santé d'un tiers de la population mondiale (FAO, 2021). Il s'agit du second type d'évènement météorologique le plus coûteux, après les cyclones tropicaux. De 1970 à 2019, elles ont causé 680 millions de morts, dont 90 % dans les pays en voie de développement (WMO, 2021). Elles y comptent pour 34 % des pertes agricoles. À l'échelle globale, l'agriculture est le secteur le plus touché par les sécheresses qui en sont la principale cause de pertes (Sheoran et al., 2022). Trois quarts des terres cultivées ont subi des pertes de rendement à cause de sécheresses entre 1983 et 2009 engendrant une perte de 166 milliards de dollars américains (Kim et al., 2019). En fonction de l'intensité et de la durée de la sécheresse ainsi que du stade de développement, les récoltes de maïs diminuent de 30 à 90 %. La floraison et le remplissage des grains sont les stades les plus sensibles (Sah et al., 2020). En moyenne, un évènement de sécheresse réduit la production intérieure brute agricole de 0,8 pour cent.

Les activités humaines, principalement par le biais des émissions de gaz à effet de serre, ont sans équivoque provoqué le réchauffement de la planète de 1,1°C entre la période de 1850 à 1900 et celle de 2011 à 2020 (IPCC, 2023). Il existe des preuves solides que le changement climatique induit par l'homme a conduit à un risque accru de sécheresse (Hoegh-Guldberg et al, 2018). Le réchauffement climatique rend les sécheresses d'autant plus préoccupantes qu'il accroît la fréquence et l'intensité des évènements extrêmes. La surface des zones touchées par les sécheresses a plus que doublé les 40 dernières années (FAO, 2022). Il est estimé qu'une augmentation de 1°C augmente la teneur en eau de l'atmosphère à basse altitude de 7% (IPCC, 2023). Des températures plus hautes augmentent l'évapotranspiration causant à un assèchement du sol et une augmentation du stress des plantes et donc des impacts négatifs sur l'agriculture. L'augmentation des précipitations à l'échelle globale ne contrebalance pas l'augmentation de l'évapotranspiration pour la plupart de la surface terrestre du globe, comme montré à la Figure 1.

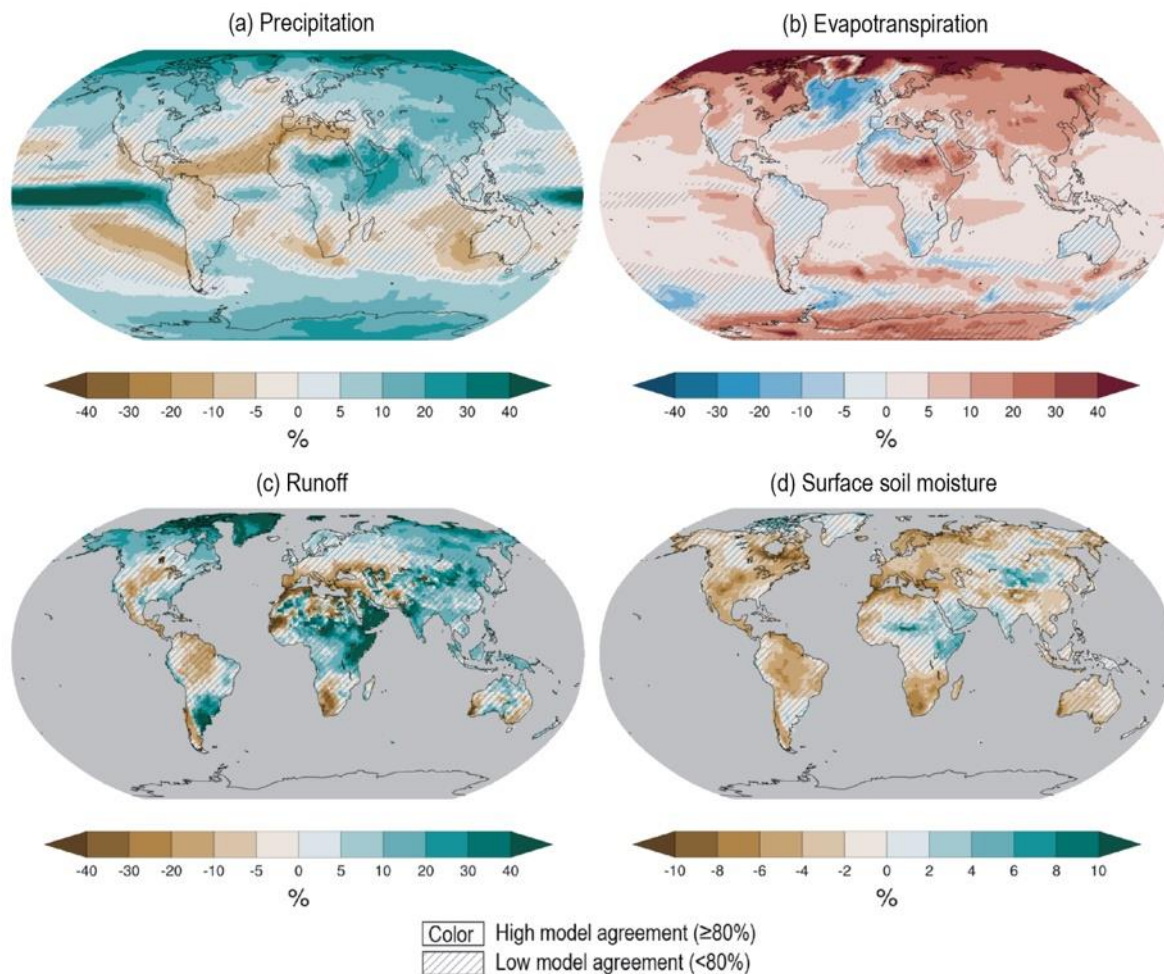


Figure 1 - Changement du cycle de l'eau (projection pour 2081-2100 vs 1995-2014) (Chapter 8: Water Cycle Changes, s. d.)

Cette figure représente les changements de précipitation, d'évaporation, du ruissèlement et de la teneur en eau du sol en surface entre 1995-2014 et 2081-2100 pour un scénario qui prévoit un réchauffement de 2.1–3.5°C d'ici la fin du siècle.

L'Organisation mondiale de la santé a estimé que 700 millions de personnes seraient menacées d'être déplacées d'ici 2030 (WMO, 2021). Le changement climatique a réduit la sécurité alimentaire et affecte la sécurité de l'eau en raison du réchauffement, de la modification des régimes de précipitations, de la réduction de l'eau sous forme solide et de l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des extrêmes climatiques. Cela entrave les efforts déployés pour atteindre les objectifs de développement durable. Bien que la productivité agricole globale ait augmenté, le changement climatique a ralenti cette croissance au cours des 50 dernières années à l'échelle mondiale, avec des effets négatifs principalement dans les régions de latitudes moyennes et basses, mais des effets positifs dans certaines régions de latitudes élevées. À la suite d'un réchauffement global de 2 °C ou plus, ces changements s'étendront à un plus grand nombre de régions. Des sécheresses plus fréquentes et/ou plus intenses sont à prévoir.

Pour la Belgique, un réchauffement de 2,1 °C et une augmentation de la moyenne annuelle de la pluviométrie de 9% ont été observés entre le milieu de 19^e siècle et les trois dernières décennies (IRM, 2020). L'augmentation du cumul de pluie n'est pas significative à l'échelle annuelle. En revanche, un changement significatif a été observé au printemps. En effet, la durée des sécheresses augmente à cette saison (+1,5 jour par décennie) depuis 1981 alors que la pluviométrie de la même saison a diminué (-9 mm par décennie). Un jour de sécheresse se définit comme un jour dont la pluviométrie est inférieure à 1 mm. Le type de sécheresse observée est la sécheresse météorologique qui se caractérise simplement par un déficit de précipitations.

Les stratégies d'adaptation à la sécheresse permettent de réduire des impacts négatifs conséquents. Au niveau de l'agriculture, il est possible de limiter les impacts en employant des cultures plus tolérantes aux sécheresses, en installant des systèmes d'irrigation, en suivant une gestion des cultures qui optimisent l'utilisation de l'eau (Olesen et al., 2011)... Un approfondissement des connaissances des mécanismes liés à la réponse des plantes au stress hydrique permettrait de mieux cerner l'impact des sécheresses en fournissant plus de pistes pour les atténuer.

2 Synthèse bibliographique

2.1 Développement des plantes

L'archétype de la plante vasculaire est constitué de feuilles qui fixent le carbone (C), de tiges qui fournissent un support mécanique et une voie de transport et de racines qui absorbent les nutriments et l'eau et assurent l'ancrage. La croissance peut être considérée comme la résultante de la combinaison des conditions environnementales et des facteurs génétiques (Hawkesford & Riche, 2020).

2.1.1 Plasticité du développement

La plasticité phénotypique est définie comme « la capacité d'un génotype à produire des phénotypes différents dans des environnements différents » (Pigliucci et al., 2006). Cela comprend la capacité d'adapter son développement en réponse à des variations des conditions environnementales (Garland & Kelly, 2006). Il a été montré que les génotypes sont exprimés différemment en fonction des conditions environnementales (Sultan, 2017). Face à des conditions spécifiques, les organismes peuvent développer des réponses plastiques qui incluent des modifications adaptatives des traits, permettant ainsi des ajustements au niveau individuel et au cours du développement. Un génotype peut donc être considéré comme un répertoire de résultats potentiels du développement. Étant donné que les phénotypes expriment influencent différemment en fonction de l'environnement auquel ils ont été confrontés, les réponses développementales plastiques façonnent en partie les pressions sélectives sous lesquelles ils évoluent (Laland et al., 2008). Cette pression sélective favorise la plasticité adaptative (van Kleunen & Fischer, 2001). La plasticité adaptative fait référence à une plasticité qui permet l'expression d'un phénotype optimal dans chaque environnement donné (T. Wang et al., 2016). Elle est un trait quantitatif pouvant fournir un avantage sur la vigueur de la plante et atténuer les effets négatifs dus aux perturbations environnementales. Cependant, les réponses plastiques des plantes à différents environnements sont susceptibles d'être neutres, voire contreproductives (Acasuso-Rivero et al., 2019 ; Caruso et al., 2006 ; Schmitt et al., 1999). Davantage d'études portant sur une plus grande variété de traits fonctionnels des plantes et de facteurs environnementaux sont encore nécessaires pour mieux comprendre la signification adaptative de la plasticité (M.-Z. Wang et al., 2022).

De plus, les caractères peuvent dépendre les uns des autres en raison de l'interconnexion de voies métaboliques (Laitinen & Nikoloski, 2019). Par conséquent, la plasticité d'un trait dépend souvent d'autres traits et est également déterminée par eux. Par exemple, il a été démontré que la plasticité de différents traits définissant l'architecture racinaire (Zhu et al., 2005 ; Ehdaie et al., 2012 ; Sandhu et al., 2016).

2.1.2 Allocation

Les systèmes racinaires peuvent présenter une plasticité considérable en termes de capacité d'absorption, de surface totale, de ratios masse/surface, de densité racinaire, de moment de croissance et de disposition, ainsi que d'architecture (Garland & Kelly, 2006). L'architecture du système racinaire est composée de plusieurs caractéristiques structurelles, notamment le nombre et la longueur des racines principales et latérales, ainsi que la densité et la longueur des poils absorbants. (Ranjan et al., 2022) L'allocation de la biomasse des racines peut être adaptée en développant un plus grand nombre des racines plus fines pour augmenter la densité racinaire. La distribution des ressources dans le sol n'est jamais uniforme, c'est pourquoi celle des racines non plus. Une augmentation de la densité racinaire dans les zones les plus riches en nutriments et en eau est observée (Fitter, A. H, 1994).

2.1.3 Degré jour de croissance

En absence de stress, le développement des plantes est fortement influencé par le cumul de l'apport de chaleur (Anandhi, 2016). Ce paramètre est estimé par un indicateur appelé "degré jours de croissance" (DJ), exprimé en degré Celsius, multiplié par le temps en jours. Plusieurs méthodes, plus ou moins complexes, existent pour calculer cette variable. Elles emploient une température de base au-dessus de laquelle la croissance est stimulée. Cette température dépend de l'espèce de plante (Jaramillo R. & Guzman M., 1984). Un apport de chaleur insuffisant pendant la période de croissance ou des températures inadaptées à une étape particulière du développement entravera la croissance et le développement d'une culture, réduira son rendement. Les degrés jours de croissance sont calculés par le cumul depuis le semis ou l'émergence des graines, de la différence entre la température ambiante et la température, multipliée par le temps entre la prise des mesures. Les degrés jours de croissance nécessaires pour achever le cycle de croissance d'une même espèce de plante demeurent relativement stables. C'est pourquoi la durée de la période de croissance d'une culture peut être exprimée en termes de GDD lorsque la température et d'autres facteurs environnementaux sont favorables (Stewart et al., 1998).

2.2 Réponses face à la sécheresse

Les plantes peuvent résister à un déficit grâce à leur capacité à rester hydratées et grâce à leur tolérance à la déshydratation (Taiz Lincoln et al., 2018). Elles peuvent aussi accélérer leur développement afin de maximiser leur réussite en matière de reproduction. La capacité à maintenir l'activité physiologique lorsque l'eau devient moins disponible entraîne généralement certains coûts. En effet, la plante doit investir des moyens pour, entre autres, accumuler des solutés pour de maintenir la pression de turgescence, investir dans la croissance d'organes non photosynthétiques tels que les racines pour augmenter

la capacité d'absorption d'eau ou renforcer le xylème pour le rendre résistant à de fortes tensions. Les réponses physiologiques à la disponibilité de l'eau reflètent un compromis entre les avantages de l'élargissement de la gamme de conditions environnementales pour effectuer des processus physiologiques et les coûts associés à cette capacité. La diminution du potentiel hydrique d'une plante lors d'un déficit hydrique affecte les processus repris à la Figure 2, ci-dessous.

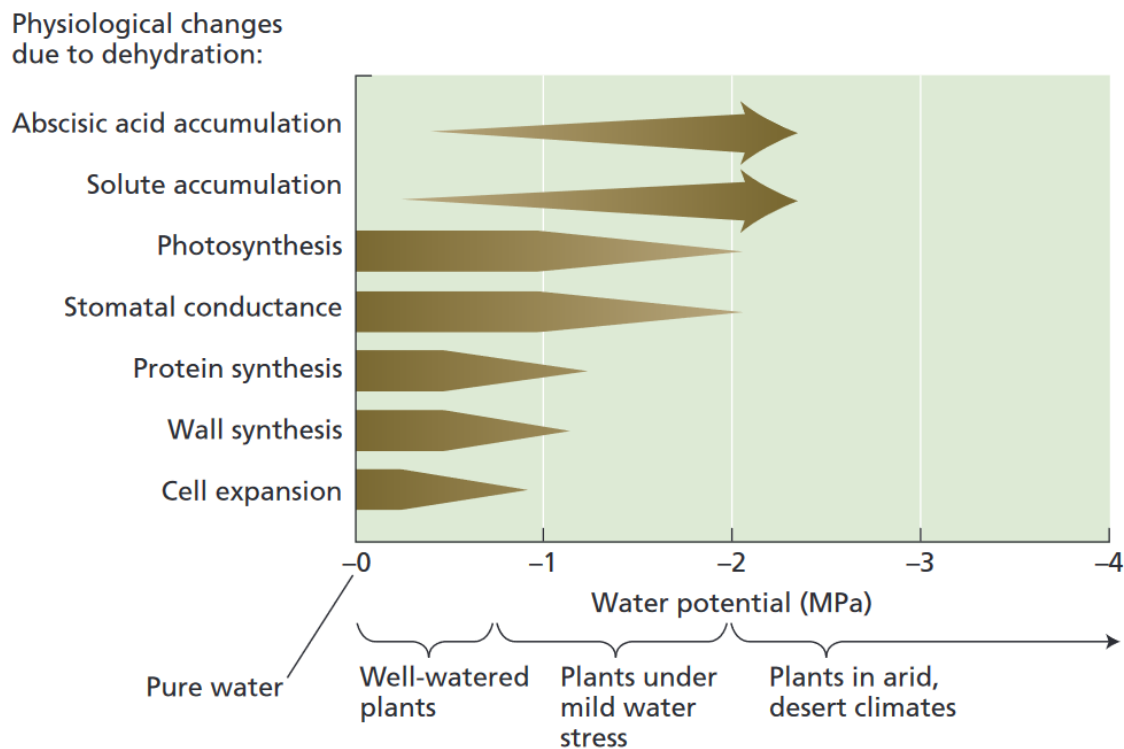


Figure 2 - Sensibilité de divers processus physiologiques aux changements du potentiel hydrique de la plante. L'épaisseur des flèches correspond à l'ampleur du processus. (Taiz Lincoln et al., 2018)

En cas de déficit hydrique, le contenu en eau de la plante diminue ainsi que la pression de turgescence. Elle diminue aussi le volume des cellules, tout en élevant la concentration des solutés qui amplifie la valeur absolue du potentiel hydrique osmotique. Comme il peut être constaté sur la Figure 1 Figure 2. L'expansion cellulaire est impactée avant la conductivité stomatique (Hsiao & Acevedo, 1975). L'impact de la diminution du potentiel hydrique de la plante, plus précisément sur le développement des feuilles, est détaillé dans la section suivante.

2.2.1 Surface foliaire

La croissance foliaire dépend de la pression de turgescence comme indiqué à l'équation (1), ci-dessous. Puisque la diminution de la turgescence est le premier effet biophysique, les processus qui y sont liés sont les premiers impactés (Boyer, 1970). La baisse de la pression de turgescence diminue le taux de croissance.

$$GR = m(\Psi_p - Y) \quad (1)$$

Avec :

- GR : Taux de croissance foliaire [mm/h]
- m : Extensibilité de la paroi cellulaire [mm/(MPa.h)]
- Ψ_p : Pression de turgescence [MPa]
- Y : Seuil de pression en dessous duquel la paroi résiste à la déformation [MPa]

Les stress hydriques ne diminuent pas uniquement Ψ_p mais aussi m et Y . Il a été montré que la croissance des feuilles s'acclimate à de faibles valeurs de de potentiel hydrique en ajustant les concentrations, et le maintien concomitant de la turgescence permet la croissance là où elle ne se produirait autrement pas. Cependant, les changements dans l'extensibilité des tissus et la turgescence nécessaire pour amorcer la croissance ont généralement entraîné une croissance lente dans les feuilles acclimatées (Matthews et al., 1984).

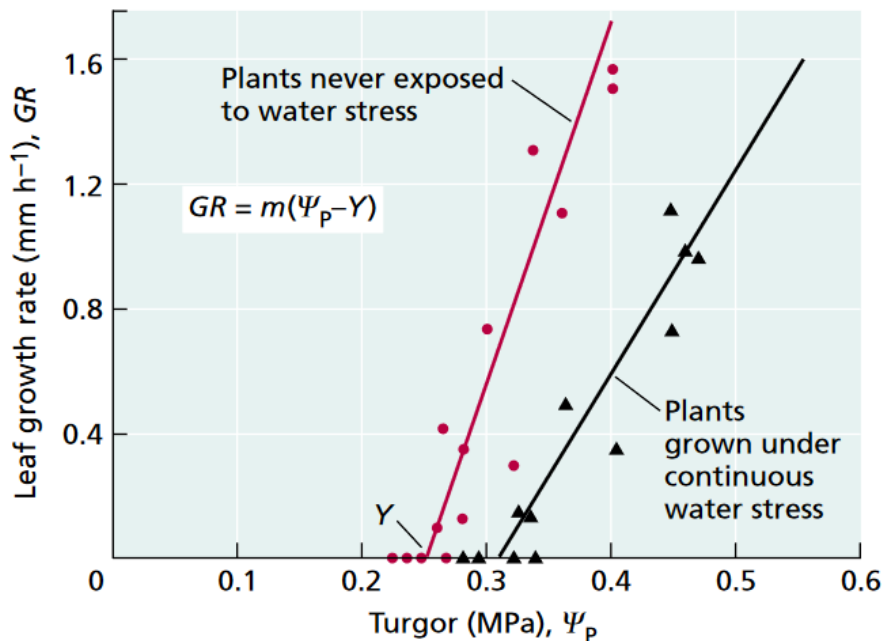


Figure 3 - Dépendance de la croissance foliaire à la turgescence. Des tournesols (*Helianthus annuus*) ont été cultivés, une partie était suffisamment irriguée alors que l'autre faisait face à un stress hydrique léger. Après avoir irrigué les plantes des deux traitements, la croissance foliaire, la pression de turgescence, l'extensibilité de la paroi cellulaire et le seuil de pression de la déformabilité de la paroi ont été mesurés périodiquement. (Taiz Lincoln et al., 2018)

En situation de stress, les feuilles présentent une réduction de leur taille. Étant donné que les feuilles jouent le rôle d'organes par lesquels la plante effectue la transpiration tout en réalisant la photosynthèse, cette diminution entraîne une moindre évaporation d'eau et une fixation réduite du carbone.

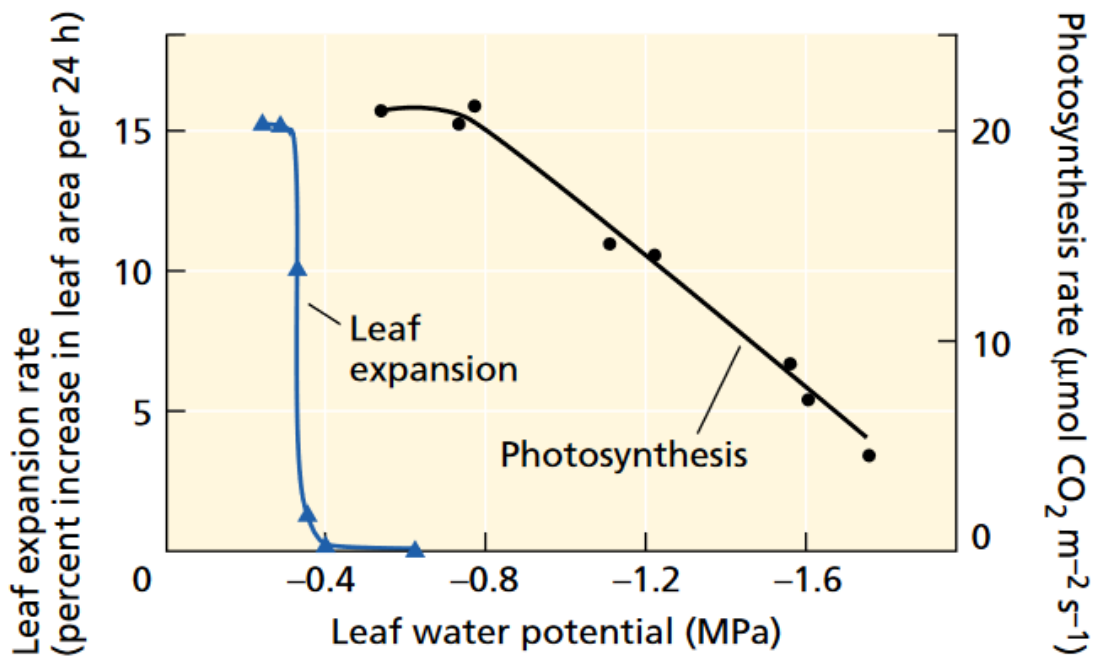


Figure 4 – Effets du stress hydrique sur la photosynthèse et la croissance foliaire du tournesol (*Helianthus annuus*).

Le stress hydrique diminue à la fois la photosynthèse et la consommation d'assimilats dans les feuilles en expansion. En conséquence, le stress hydrique diminue indirectement la quantité de photosynthétats exportés depuis les feuilles. Étant donné que le transport par le phloème dépend de la turgescence et que le potentiel hydrique diminue dans le phloème pendant le stress, cela peut inhiber le déplacement des assimilats. Cependant, des expériences ont montré que la translocation reste inchangée jusqu'à tard dans la période de stress, lorsque d'autres processus, tels que la photosynthèse, ont déjà été fortement inhibés. La sécheresse a accru l'efficacité car la fermeture stomatique inhibe la transpiration plus qu'elle ne diminue les concentrations de CO₂ intercellulaire (Taiz Lincoln et al., 2018).

Pour les plantes à croissance indéterminée, le stress hydrique ne limite pas seulement la taille, mais aussi le nombre de feuilles.

La surface totale des feuilles d'une plante (nombre de feuilles × surface de chaque feuille) ne reste pas constante une fois que toutes les feuilles ont atteint leur maturité. Si les plantes subissent un stress hydrique après qu'une surface foliaire importante s'est développée, les feuilles vont se dessécher et finalement tomber (Berlin et al., 1982).

L'inhibition de l'expansion des feuilles réduit la consommation de carbone et d'énergie, ce qui permet une plus grande proportion des solutés de la plante d'être distribuée vers le système racinaire, où ils peuvent soutenir une croissance racinaire supplémentaire (Taiz Lincoln et al., 2018).

2.2.2 Systèmes racinaires

À mesure que les déficits hydriques progressent, les couches supérieures du sol s'assèchent généralement en premier. Ainsi, les plantes montrent couramment un système racinaire principalement superficiel lorsque toutes les couches de sol sont humidifiées, puis une perte de racines superficielles et une prolifération de racines profondes lorsque l'eau dans les couches supérieures du sol est épuisée. La croissance des racines plus profondément dans le sol humide peut être considérée comme une deuxième ligne de défense contre la sécheresse. Une croissance accrue des racines dans les zones de sol humide pendant le stress nécessite l'allocation de solutés vers les extrémités racinaires en croissance. Pendant les périodes de déficit hydrique, les solutés sont dirigés vers les fruits et éloignés des racines. C'est pourquoi l'absorption d'eau accrue résultant de la croissance racinaire est moins prononcée chez les plantes en phase reproductive que chez les plantes en phase végétative. La compétition pour les solutés entre les racines et les fruits explique en partie pourquoi les plantes sont généralement plus sensibles au stress hydrique pendant la reproduction (Taiz Lincoln et al., 2018).

2.2.3 Régulation des stomates

Les sections précédentes ont porté sur les changements dans le développement des plantes lors d'une déshydratation lente à long terme. Lorsque le début du stress est plus rapide ou que la plante a atteint sa pleine surface foliaire avant le déclenchement du stress, d'autres réponses protègent la plante contre une dessiccation immédiate. Dans ces conditions, la fermeture des stomates réduit l'évaporation de la surface foliaire existante. Ainsi, la fermeture stomatique peut être considérée comme une troisième ligne de défense contre la sécheresse, après la réduction de la surface foliaire puis le développement de racines plus profondes. Les cellules de gardes des stomates sont situées sur l'épiderme et sont sujettes à une évaporation directe de leur contenu en eau et donc à une perte de leur turgescence. Cette diminution de la turgescence induit la fermeture des stomates. Il s'agit de la fermeture passive. Ce mécanisme davantage observé quand l'air est sec et que les pertes en eau des cellules de gardes ne peuvent pas être compensées par les cellules adjacentes. La fermeture des stomates peut aussi être induite par la réduction de la concentration en solutés des cellules de gardes et donc à une diminution de la turgescence de ces cellules. Ce processus actif de fermeture est réversible. La perte de soluté des cellules de garde peut être déclenchée par une diminution de la teneur en eau de la feuille et par l'acide abscissique (Taiz Lincoln et al., 2018).

La cuticule cireuse recouvre et imperméabilise les feuilles si bien que 95% des pertes en eau ont lieu au niveau des stomates par la diffusion de vapeur d'eau. Les stomates sont pores présents sur l'épiderme des feuilles. Ils sont constitués de cellules de garde. Ils

contrôlent les échanges gazeux entre la plante et son environnement. l'eau s'évapore et diffuse selon un gradient de concentration de vapeur d'eau VPD (Huang et al., 2018).

La conductance stomatique est liée au potentiel hydrique du sol (Turner, 1985). La Figure 5 montre le taux de transpiration en fonction de la succion du sol au cours du temps. Lorsque le potentiel atteint un seuil, la conductance stomatique diminue ce qui permet de diminuer la valeur absolue du potentiel hydrique de la feuille.

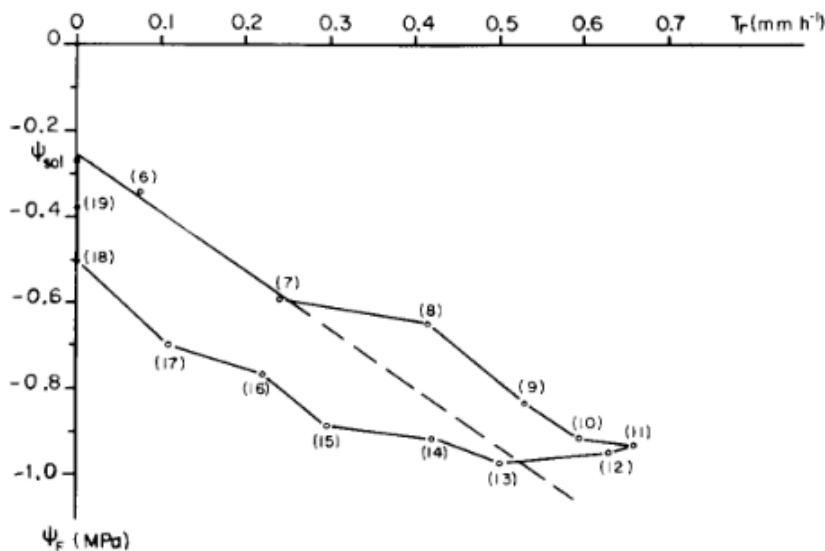


Figure 5 - Régulation de la transpiration en fonction de la succion du sol, l'heure des mesures est indiquée entre parenthèses directement sur le graphique (Katerji et al., 1986)

La conductance stomatique est souvent plus étroitement liée à l'état hydrique du sol qu'à l'état hydrique des feuilles. La partie de la plante directement influencée par l'état hydrique du sol est le système racinaire. La déshydratation d'une partie seulement du système racinaire peut entraîner une fermeture stomatique, même si la partie du système racinaire bien arrosée continue de fournir suffisamment d'eau aux parties aériennes.

Toutefois, il semble qu'il existe une corrélation significative entre la régulation stomatique et le potentiel hydrique de la feuille. (Anderegg et al., 2017). Cette réaction des stomates se déclencherait à partir d'un seuil de potentiel foliaire (Huber et al., 2019).

D'autres facteurs participent à la gestion des stomates. C'est le cas par exemple de l'acide abscissique (ABA). Cette hormone est produite à la pointe des racines et réduit la conductance stomatique au niveau des feuilles (Sauter et al., 2001). La régulation à longue distance est aussi influencée par le pH de la sève dans le xylème et par les ions inorganiques (Davies et al., 2002).

L'étude Saab et al. (1990), a montré en cultivant des maïs déficients ou non en ABA, dans un substrat maintenu à deux niveaux de succion, les résultats illustrés à la Figure 6. Cette étude confirme que l'ABA réduit la longueur de la tige et augmente la longueur des racines en cas de stress hydrique, de sorte à augmenter le ratio entre la longueur des racines par la longueur de la tige.

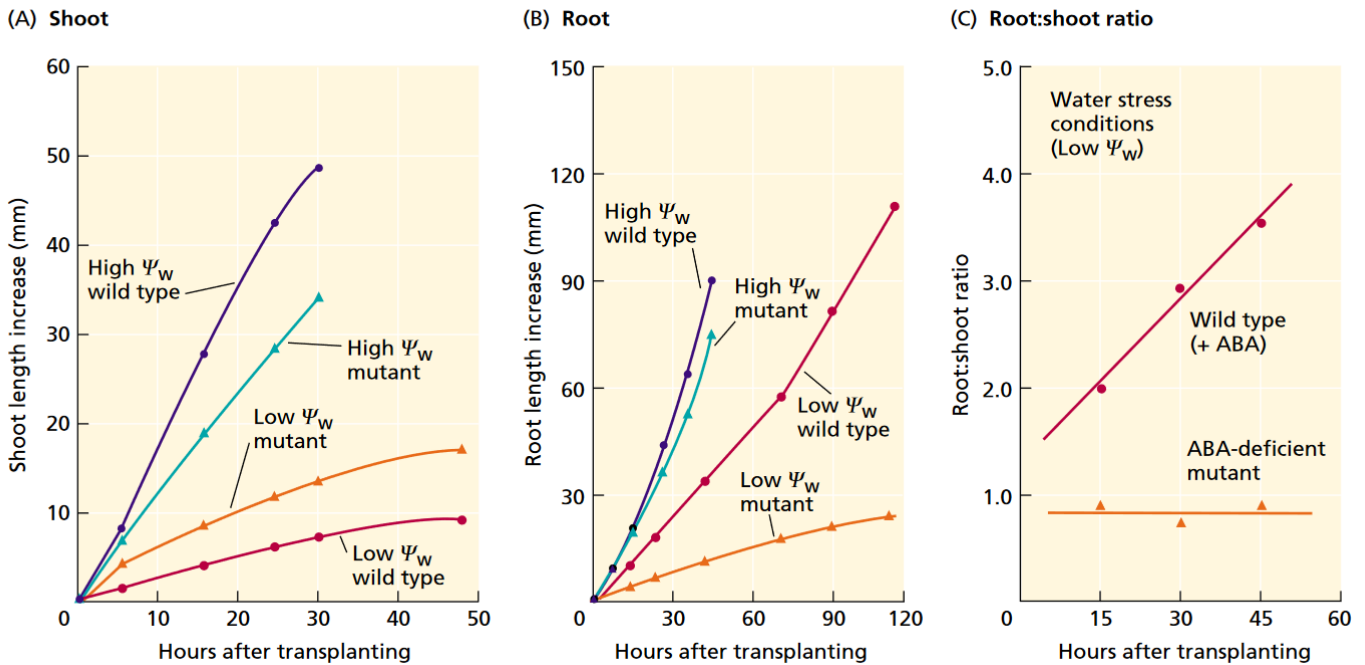


Figure 6 – Comparaison de la croissance de la tige (A) et des racines (B) d'un maïs déficient en ABA et d'un maïs non déficient. Ils ont été cultivés dans de la vermiculite maintenue soit à une succion intense (-0,03 MPa), soit à une succion basse (-0,3 MPa pour (A) et -2,6 MPa pour (B)). Le ratio entre la longueur des racines par la longueur de la tige (C) a également été calculé pour les plantes les moins irriguées.

La gestion des stomates varie en fonction des espèces.

2.2.4 Comportements stomatiques : anisohydrie et isohydrie

Il existe une classification groupant les plantes en deux catégories selon leur gestion de leur régime hydrique. Leur gestion peut être associée à deux comportements types dits soit isohydrique, soit anisohydrique. Les plantes isohydriques sont des plantes avec une régulation de leur régime hydrique plus stricte. Celles-ci réagiront plus rapidement et pour des seuils plus bas que leurs homologues anisohydriques. La définition la plus utilisée est celle de Tardieu & Simonneau (1998) qui considère que les plantes iso et anisohydriques se distinguent par leur capacité à dissocier leur potentiel hydrique foliaire de la demande évaporative (Hochberg et al., 2018). Les plantes anisohydriques voient leur potentiel hydrique foliaire diminuer directement avec la baisse du potentiel hydrique du sol. En revanche, une plante isohydrique maintient un potentiel foliaire constant le plus longtemps possible, indépendamment des conditions environnementales. Il existe d'autres définitions se basant sur d'autres propriétés comme la conductance stomatique, la concentration en acide abscissique, la différence entre le potentiel avant l'aurore et celui

mesuré en milieu de journée... Des comparaisons entre plusieurs espèces ont montré que les espèces s'étendent sur un continuum plutôt que d'être classées en deux cas opposés. Il s'avère que très peu d'espèces, voire aucune, ne correspondent strictement aux définitions d'isohydrique ou d'anisohydrique (Martínez-Vilalta et al., 2014). De plus, la gestion du régime hydrique ne dépend pas uniquement du génotype, mais également de l'environnement dans lequel une plante s'est développée (Hochberg et al., 2018). Une étude de (Charrier et al., 2018) a montré que des vignes effectuent une transition d'anisohydrique à isohydrique lorsque le stress hydrique augmente.

Deux espèces de plantes ont été employées pour les expériences réalisées dans le cadre de ce mémoire à savoir le maïs et le tournesol. Ces deux espèces ont été choisies en raison de leur différence de régulation de leur régime hydrique. Effectivement, le maïs et le tournesol sont typiquement considérés comme des plantes isohydrique et anisohydrique respectivement (Tardieu & Simonneau, 1998). Les notions d'iso et d'anisohydrie sont développées dans la section ci-dessous.

Le tournesol a un potentiel hydrique foliaire en journée qui diminue nettement à cause de la demande évaporative au cours de la journée et qui est plus faible chez les plantes desséchées que chez les plantes arrosées. En revanche, le maïs maintient un potentiel hydrique presque constant pendant la journée, à une valeur qui ne dépend pas de l'état hydrique du sol (Tardieu & Simonneau, 1998).

2.2.5 Allocation

La quantité relative de biomasses présente dans les différents organes n'est pas fixe et peut varier dans le temps, d'un environnement à l'autre et d'une espèce à l'autre (Poorter et al., 2012). Le taux de transport instantané et la répartition des sucres ne peuvent être mesurés qu'avec des méthodes avancées comme le marquage du carbone avec des isotopes et l'imagerie par résonance magnétique-tomographie par émission de positons (Minchin & Thorpe, 2003; Jahnke et al., 2010).

En outre, il est également nécessaire de savoir quelle quantité de C est allouée à la synthèse de composés riches et pauvres en C (Poorter & Villar, 1997), et quelle quantité est perdue par les différents organes, soit par la respiration de respiration (Lambers et al., 2002), soit par la retranslocation (Brüggemann et al., 2011), soit sous forme volatiles ou d'exsudats racinaires, soit à travers les associations mycorhiziennes, ou encore par la consommation par les animaux et sous forme de parties mortes dissociées (Reich, 2002). Aucun de ces flux n'est facilement mesurable. Néanmoins, le résultat final de tous ces processus peut être facilement estimé en termes de biomasse présente dans chacun des trois organes.

Les plantes peuvent compenser la diminution de carbone fixé en cas de stress hydrique en augmentant la surface des feuilles par quantité biomasse de la feuille. Ce paramètre est la surface spécifique (SLA) [cm^2/g].

2.2.6 Ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire

L'impact des conditions environnementales sur la morphologie des plantes peut être évalué grâce à des indicateurs comme le ratio entre le système racinaire et la partie aérienne. Ce ratio peut être calculé en termes de masses, longueurs ou surfaces. Les résultats peuvent varier en fonction du type de ratio utilisé. Un ratio calculé à partir de masses étudie l'allocation de la biomasse alors qu'un ratio obtenu avec des mesures de surfaces porte sur la capacité de la plante à échanger avec son environnement. Le ratio utilisé dans ce travail est le ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire. Il est noté RS, en référence au terme anglais "root to shoot ratio".

Cette mesure est une synthèse de l'effet de l'environnement sur la plante. Elle reflète l'abondance relative des ressources dans le sol et celles à sa surface. De fait, une plante avec une grande proportion de racines aura un avantage pour absorber l'eau et s'appropriier les nutriments du sol, alors qu'une plante avec une partie aérienne plus développée capte plus de lumière. Les taux de croissance des racines et de la partie aérienne s'adaptent continuellement à la disponibilité des ressources. Chez les plantes herbacées, le rapport entre le système racinaire et la partie aérienne diminue généralement avec l'âge en raison de l'investissement du carbone dans les structures aériennes. Le rapport entre le système racinaire et la partie aérienne n'est pas une mesure définitive.

Il n'y a pas de consensus sur l'effet du stress hydrique sur le RS. Une méta-analyse réalisée par Amos & Walters (2006) a conclu que le RS diminuait au plus les plantes étaient stressées alors que des autres études ont eu des résultats opposés (Benjamin et al., 2014) (Australian and New Zealand societies of plant sciences, 2018).

Ce ratio est également utile pour maximiser la taille des organes intéressants économiquement des récoltes. En effet, en générale, seule une partie de la plante est récoltée. Au moment de la récolte, un ratio entre le système racinaire et la partie aérienne élevé est souhaité pour les légumes racines comme les carottes par exemple alors que l'inverse est vrai quand la partie d'intérêt est à la surface comme pour les céréales.

Cet indicateur permet d'établir des modèles qui permettent d'estimer la taille des racines en se basant sur la partie aérienne. Une des difficultés de l'étude des racines est leur inaccessibilité.

2.3 Maïs

Le maïs (*Zea mays*) est originaire de la région andine d'Amérique centrale. Il s'agit d'une des céréales les plus importantes tant pour la consommation humaine (graines) que pour l'alimentation animale (fourrage). La culture de maïs occupe 205,9 millions d'hectares dans le monde. Il s'agit de la seconde plante la plus cultivée en termes de superficie, derrière le blé (FAOSTAT, 2023). Un peu plus de 1,2 milliard de tonnes de maïs sont

produites par an. Presque 80% du maïs de saison humide sont cultivés sans être irrigués alors que le maïs de saison sèche subit déjà un manque d'eau (Trachsel et al., 2016).

Le maïs est cultivé sous des climats allant de tempérés à tropicaux pendant la période où les températures moyennes journalières sont supérieures à 15°C. En ce qui concerne la longueur du jour, le maïs est considéré comme une plante à jours neutres ou à jours courts. En particulier les cinq ou six feuilles au-dessus de l'épi qui sont la source principale de carbone au remplissage des grains. Le maïs est cultivable sur la plupart des sols. Toutefois, les sols fortement argileux et denses ainsi que les sols très sablonneux sont moins favorables. Le sol doit de préférence être bien aéré et bien drainé, car la plante est sensible à la saturation en eau du sol. Il tolère des conditions atmosphériques chaudes et sèches, à condition que la plante dispose de suffisamment d'eau et que les températures soient inférieures à 45°C.

Le maïs est une plante monocotylédone de type C4. Cette dernière caractéristique fait du maïs un utilisateur efficient en eau. Le maïs présente un système racinaire fasciculé qui peut être divisé en deux parties. D'une part, le système embryonnaire est composé de la racine primaire et des racines séminales qui ont se sont toutes développées à partir de la graine. D'autre part, le système post-embryonnaire comprend les racines nodales ou adventives. Elles assurent l'absorption d'eau et de nutriments ainsi que la stabilité de la plante. La plupart des ramifications sont situées dans la partie supérieure de 0,8 à 1 m et environ 80 % de l'absorption d'eau du sol se fait à cette profondeur. Les racines peuvent atteindre une profondeur de deux mètres.

La gestion fine de la transpiration des plantes isohydrique comme le maïs suggérerait que leur RS est moins influencé par les stress hydriques alors que les plantes anisohydriques, comme le tournesol l'adapteraient en continu.

2.4 Tournesol

Le tournesol commun (*Helianthus annuus*) est originaire d'Amérique centrale et d'Amérique du Nord. En 2019, 10% de la production mondiale d'huile végétale provenaient des cultures de tournesol. En 2021, la production mondiale de graines de tournesol s'élevait à 58,2 millions de tonnes. Près de 30 millions d'hectares étaient dédiés à cette culture oléagineuse (FAOSTAT, 2023).

Le tournesol est adapté à des régions allant d'un climat aride avec irrigation, à un climat tempéré (FAO, s. d.). Les températures journalières moyennes pour une croissance optimale se situent entre 18 et 25°C. Le tournesol est une plante de jours courts qui réagit de manière variable à la longueur du jour, mais il existe des variétés neutres par rapport à la longueur du jour. La culture est principalement pratiquée dans des conditions pluviales sur une large gamme de sols. En cas de précipitations irrégulières et faibles, un sol assez profond avec une bonne capacité de rétention d'eau est nécessaire. Grâce à

son système racinaire profond (2 à 3 m), l'eau du sol peut être puisée à de grandes profondeurs.

Le tournesol est une plante dicotylédone qui effectue la fixation du carbone selon le processus en C3. Il est caractérisé par une inflorescence en capitule. Le tournesol peut atteindre une hauteur allant de 1 à 3 mètres.

Pendant le développement végétatif, le stress hydrique réduit la hauteur de la tige principale, le diamètre de la tige, le nombre de nœuds ou de feuilles et la surface foliaire (Turhan & Başer, 2014).

L'augmentation du déficit pression vapeur [kPa], VPD, diminue la conductance stomatique, la photosynthèse nette et le potentiel hydrique foliaire. Une étude Turner et al. (1985) a conclu que la gestion des stomates dépendait du potentiel hydrique du sol plutôt que le potentiel hydrique de la feuille.

3 Objectifs

L'objectif général de ce mémoire est d'améliorer notre compréhension de l'effet de la sécheresse (du sol et de l'air) sur le développement végétatif du maïs et du tournesol. Il se divise en trois objectifs secondaires :

O1. Conceptualiser et valider le protocole d'une expérience qui permet d'évaluer l'impact de trois facteurs sur le RS et la transpiration :

Ces trois facteurs sont :

- a. La texture du sol
- b. La teneur en eau du sol
- c. La régulation stomatique (iso vs anisohydrique), à travers l'espèce de plante (maïs vs. tournesol)

Dans le but d'élaborer une méthodologie rigoureuse, une première expérience à petite échelle a été menée. Celle-ci a joué le rôle de test préliminaire pour la seconde expérience : l'expérience principale. En apprenant des erreurs commises, la première expérience a permis d'acquérir des connaissances précieuses qui ont permis d'améliorer l'expérience principale.

Cet objectif sera couvert dans la description du protocole initial, ainsi que dans une section spécifiquement dédiée à l'identification des erreurs découlant de ce protocole. De plus, la section Matériels et méthodes de l'expérience principale fournira une description complète du protocole final mis en place après avoir pris en compte les erreurs identifiées dans le protocole initial.

O2. Investiguer l'impact de ces trois variables sur le RS

Cet objectif implique trois étapes :

- a. La validation et le calcul des conditions réellement appliquées
- b. L'estimation des variables affectées (partie aérienne, système racinaire, transpiration...)
- c. L'étude statistique de l'impact des conditions sur le RS

Les expériences ont été menées en conditions climatiques contrôlées (phytotron) et en pots régulièrement irrigués pour maintenir les conditions expérimentales constantes. Il s'agira de vérifier si les conditions souhaitées ont été maintenues au cours de l'expérience.

O3. Comparer les stratégies de réponse du maïs et du tournesol au stress hydrique

Le maïs a une régulation stricte de la conductance stomatique, lui permettant de maintenir un potentiel hydrique relativement constant. En revanche, le tournesol régule moins sa transpiration. Il atteint donc des potentiels hydriques plus négatifs en conditions de déficit hydrique. L'hypothèse de ce travail est que ces deux espèces végétales régulent de différentes façons la répartition de leur biomasse entre le système racinaire et la partie

aérienne : le maïs qui a une régulation plus stricte de ses stomates aura une régulation moindre de son RS, à l'inverse du tournesol.

Par ailleurs, une seconde hypothèse est que cette régulation du RS sera d'autant plus forte que les conditions en eau sont contraignantes. Ainsi, un sol sableux sec devrait générer une variation du RS plus marquée qu'un sol sableux humide.

4 Développement du protocole expérimental

4.1 Expérience test

Une expérience test a eu lieu en du 22 juillet au 12 août 2022. Cette section décrit brièvement l'expérience test et se concentre sur l'identification des erreurs clés, ainsi que sur les ajustements qui en ont découlé.

4.1.1 Matériels et méthodes

Le Tableau 1 ci-dessous résume les paramètres principaux de la première expérience

Tableau 1 - Paramètres principaux de la première expérience

Paramètres	Valeurs
Lieu	Phytotron 5, UCLouvain
Date	Du 22/07/2022 au 12/08/2022
Durée de l'expérience	22 jours
Durée de l'application du traitement	14 jours
Traitements	$\theta_v = 0,20 \text{ m}^3/\text{m}^3$ ou $\theta_v = 0,10 \text{ m}^3/\text{m}^3$
Réplicas	6
Espèce de plante	Maïs (B104-UCLouvain)
Substrat	Sable

Cette expérience a été réalisée sur 12 maïs cultivés dans des colonnes en PVC individuelles. Le substrat sableux est le même qui a été employé pour l'expérience principale. Ses caractéristiques seront détaillées dans le protocole de cette dernière. Les maïs ont été cultivés dans le phytotron 5 des serres de l'UCLouvain, du 22 juillet et 12 août 2022. Tous les maïs étaient irrigués avec une solution d'Hoegland. Sa composition est détaillée au Tableau A.1, en annexe, jusqu'à une teneur en eau volumétrique de 0,20

m^3/m^3 , tous les deux jours. C'est à partir du 30 juillet, soit six jours après l'émergence de la majorité des maïs, que la moitié des maïs ont subi un traitement différent des conditions initiales. À partir de ce jour, la moitié des maïs étaient irrigués avec une teneur en eau volumique (θ_v) de $0,10 m^3/m^3$. Le régime hydrique de l'autre moitié n'a pas été modifié. Puisque deux traitements ont été appliqués sur 12 maïs, il y a eu six répétitions expérimentales. Les paramètres climatiques réglés dans le phytotron sont repris dans le tableau suivant :

Tableau 2 - Paramètres climatiques du phytotron de l'expérience test

Paramètres climatiques	Valeurs
Intensité du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR)	350 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2.\text{s})$
Température	22 °C durant le jour et 18 °C durant la nuit
Humidité relative	60 %
VPD	1 kPa
Photopériode	De 7 h 00 à 19 h 00

Voici un bref résumé de la chronologie de l'expérience :

- Jour 1 : Semis
- Jour 4 : Émergence de la majorité des maïs
- Jour 9 : Application du traitement hydrique sur les colonnes paires
- Jour 22 : Récolte

4.1.1.1 Erreurs clés

4.1.1.1.1 Émergence différée

Tous les maïs n'ont pas émergé au même moment. En effet, la moitié des graines ont émergé deux jours après le semis alors que les dernières ont émergé cinq jours après le semis. Deux pousses externes ont été transplantées dans les colonnes dans lesquelles aucune graine n'avait émergé.

↪ Solution : Prévoir des pots supplémentaires qui permettraient de compenser les pots dans lesquels l'émergence de certaines pousses a été trop décalée par rapport aux autres, soit totalement absente.

4.1.1.1.2 Variation de l'horaire des irrigations

La masse de chaque colonne est mesurée avant et après chaque irrigation. La quantité d'eau transpirée peut être déduite en soustrayant la masse de la colonne après une première irrigation par la masse de la colonne avant l'irrigation suivant cette première irrigation. Le taux de transpiration est calculé en divisant la masse d'eau évapotranspirée par le temps d'éclairement qui s'est écoulé entre deux irrigations, suivant l'équation (2) :

$$E = \frac{\Delta M}{\Delta t} \quad (2)$$

Avec :

- E : Taux de transpiration [g/h]
- ΔM : Différence entre la masse d'une colonne après irrigation et sa masse avant l'irrigation suivante [g]
- Δt : Temps d'éclairement entre deux irrigations [h]

Lors de l'expérience, les colonnes étaient irriguées à des heures différentes. C'est pourquoi les taux d'évaporation ont été calculés sur base des heures d'éclairement (heures de photopériode : PP). Toutefois, une heure d'irrigation fixe est plus souhaitable, car elles dépendent des heures auxquelles elles ont été prises. En effet, l'évapotranspiration n'est pas constante lors du jour et n'est pas nulle pendant que les lampes sont éteintes. La Figure 7 permet de visualiser les taux de transpiration en fonction du nombre d'heures de photopériode cumulées depuis l'émergence (PPCE) des colonnes sans traitement.

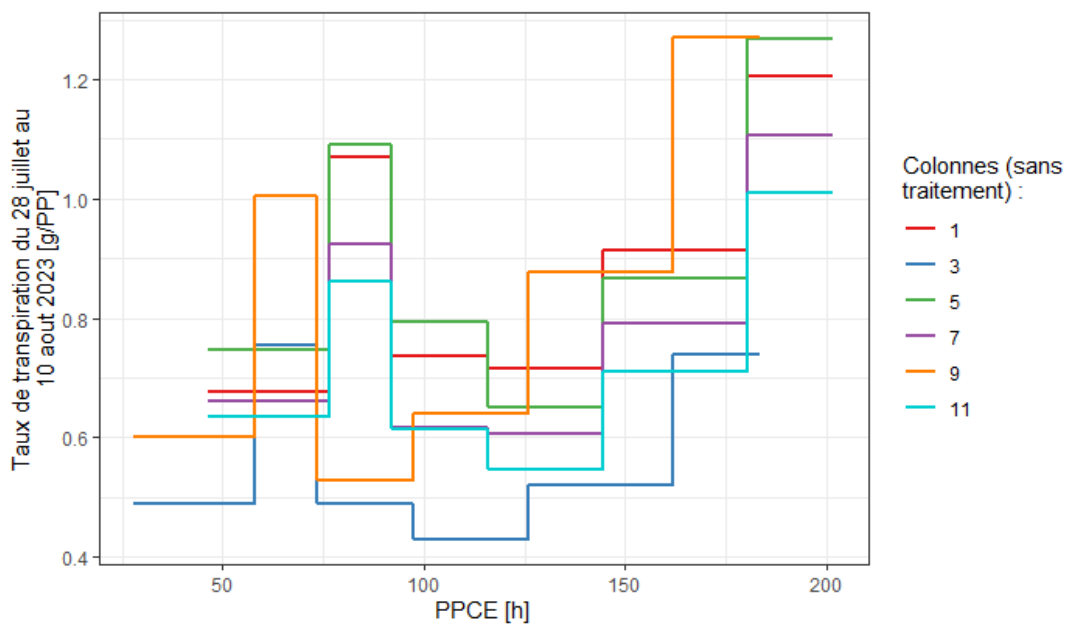


Figure 7 - Taux de transpiration du 28 juillet au 10 août, en fonction du nombre d'heures d'éclairement cumulées depuis l'émergence, des colonnes sans traitement, numérotées avec des nombres impairs

La variation entre le temps entre deux irrigations a un impact dominant sur l'estimation des taux de transpiration. En effet, des taux de transpiration particulièrement hauts sont visibles pour les colonnes 3 et 9 à un âge légèrement inférieur à 50 heures et pour les quatre autres colonnes à un âge légèrement inférieur à 100 heures. Ces pics correspondent aux mesures prises lors de l'irrigation du 30 juillet à 20 h et de celle le 1^{er} juillet à 11 h 30. Entre ces deux irrigations, la chambre du phytotron n'a été illuminée que pendant 3,5 h alors que 15,5 h séparent les deux mesures.

↳ Solution : Définir des heures d'irrigation fixes.

4.1.1.1.3 Ajout des graviers après l'émergence

Pour mesurer la transpiration des plantes, il était nécessaire de réduire l'évaporation du substrat ou du moins de la rendre la plus stable possible. Les graviers constituent une barrière qui rompt la continuité capillaire, empêchant ainsi les mouvements d'eau dans les macro-pores du gravier (Yuan et al., 2009). De plus, les graviers protègent la surface du sol des rayons du soleil directs. La faible diffusion dans les macropores et la diminution de l'absorption de chaleur réduisent l'évaporation à la surface du sol.

Des graviers ont donc été ajoutés de sorte à recouvrir le substrat nu au sommet des colonnes. Cependant, ils ont été ajoutés après l'émergence des maïs, soit le 7^e jour d'expérience pour les dernières colonnes. Ce choix a été effectué par précaution afin d'éviter toute entrave à l'émergence des pousses. Il s'est toutefois avéré que cette précaution n'était pas nécessaire, car l'émergence n'est pas bloquée par présence d'une couche de cailloux et qu'au contraire, elle réduisait l'homogénéité des mesures d'évapotranspiration. En effet, l'ajout de graviers avait un impact évident sur l'évaporation. Une chute du taux d'évapotranspiration peut être observée juste après chaque ajout des graviers (Figure 8). C'est pourquoi les données de transpirations datant d'avant l'ajout des graviers à toutes les colonnes ont été rejetées.

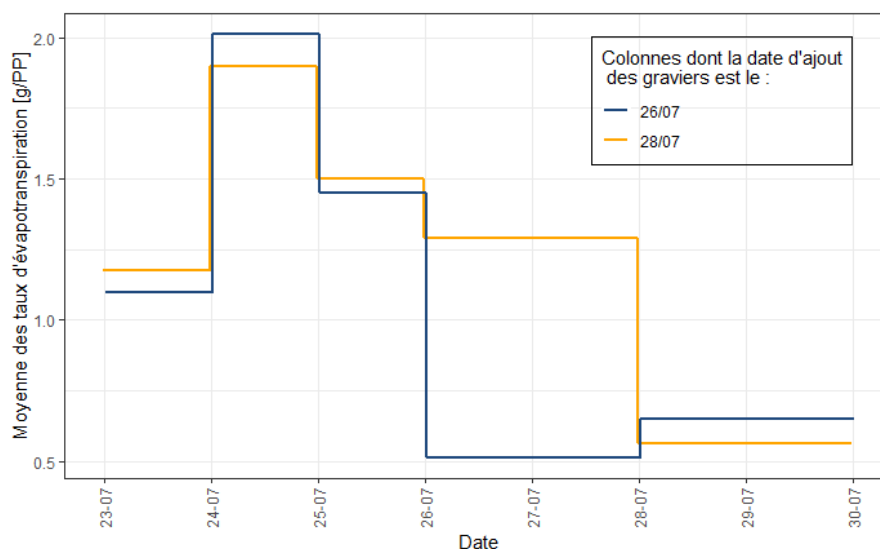


Figure 8 - Impact de l'ajout de la couche de graviers sur la moyenne des taux d'évapotranspiration

↳ Solution : Ajouter les graviers pour la totalité des pots directement après le semis.

4.1.1.1.4 Non-monitoring de l'évaporation

L'hypothèse que les graviers réduisent l'évaporation à zéro a été émise pour la première expérience. Dès lors, les taux de transpiration sont considérés comme égaux aux taux d'évapotranspiration. Aucune colonne sans plante n'a été monitorée lors de l'expérience. Il n'est donc pas possible d'évaluer la proportion d'eau évaporée de la quantité d'eau évapotranspirée.

↳ Solution : Ajouter des pots non semés, montés de la manière que les pots semés.

4.1.1.1.5 Conditions de traitement atteintes à la fin de l'expérience

Le traitement a été appliqué à partir de l'irrigation du 30 juillet sur la moitié des colonnes. Cependant, la phase de transition entre les conditions initiales et l'atteinte de la teneur en eau du traitement a duré presque l'entièreté de la phase de traitement. La cible a été atteinte par trois colonnes le 8 août (10^e jour de traitement sur 14). Deux colonnes supplémentaires ont atteint les conditions deux jours plus tard (12^e jour de traitement). Une colonne n'a pas atteint la cible. Cela apparait sur la Figure 9 qui représente la teneur en eau volumique avant chaque irrigation des colonnes sans traitement ($\theta_{v_0,20}$) et avec traitement ($\theta_{v_0,10}$). Lorsque la teneur en eau était inférieure à la cible (lignes horizontales en tirets), le pot était irrigué (cercle noir).

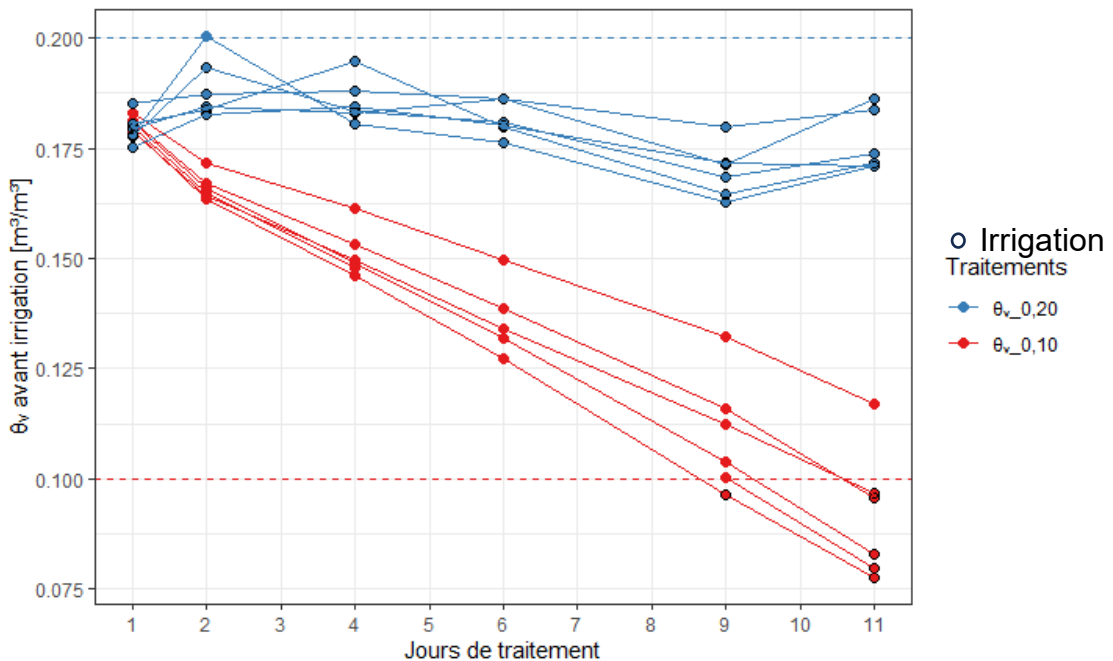


Figure 9 - Teneur en eau volumique avant irrigation en fonction des jours de traitement, les droites horizontales en pointillés correspondent à la teneur en eau volumique du traitement

Dans le cas des colonnes $\theta_v_{0,20}$, les faibles taux d'évapotranspiration ont eu comme effet positif de garder leur teneur en eau volumique au-dessus de $0,16 \text{ m}^3/\text{m}^3$.

↪ Solution : Appliquer le traitement quand les plantes sont plus grandes, augmenter le VPD, réduire la taille des pots.

4.1.1.1.6 Masses des maïs non prises en compte

Les masses cibles ne prennent pas en compte le poids croissant des maïs. La teneur en eau est alors surestimée, la masse des maïs correspondant à la quantité d'eau en moins que la plante reçoit. Cette erreur augmente au cours de l'expérience. En fin d'expérience, la plante avec la plus grande masse fraîche pesait 9,80 g. Cette erreur correspondait donc, au plus, à une surestimation de la teneur en eau volumique de $0,011 \text{ m}^3/\text{m}^3$.

↪ Solution : Collecter des plantes au cours de l'expérience et se servir de la mesure de leur masse pour corriger les masses cibles.

4.1.1.1.7 Les plantes les plus irriguées étaient plus stressées que prévu

La surface foliaire (cm^2) a été mesurée à chaque irrigation, pour chaque maïs, en mesurant la largeur et la longueur de chaque feuille. Le produit de la longueur et de la largeur est multiplié par un coefficient de 0,75 pour mieux correspondre à la forme d'une feuille de maïs (Shi et al., 2019).

La Figure 10 montre que le facteur qui a le plus d'influence sur le taux de transpiration standardisé par la surface foliaire et par le VPD est l'âge de la plante. Les feuilles des jeunes plantes transpirent plus pour une même surface. La teneur en eau du substrat ne semble pas avoir d'influence sur le taux d'évaporation, ce qu'il laisse supposer que les plantes dont le substrat était irrigué de sorte que leur teneur en eau volumique soit égale à $0,20 \text{ m}^3/\text{m}^3$ subissaient déjà un stress hydrique.

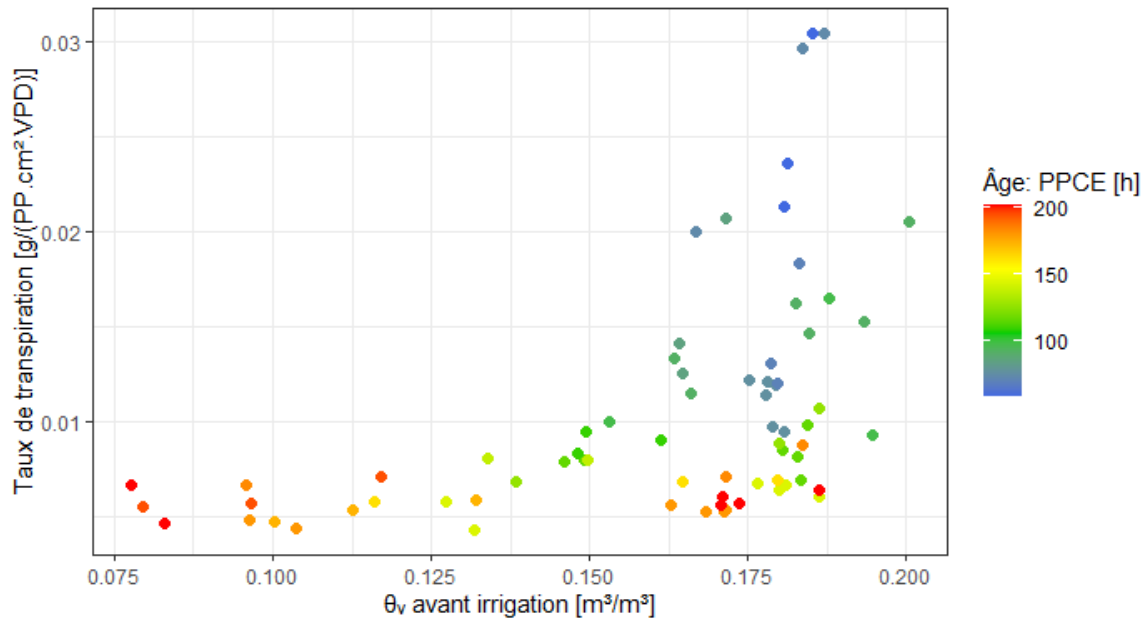
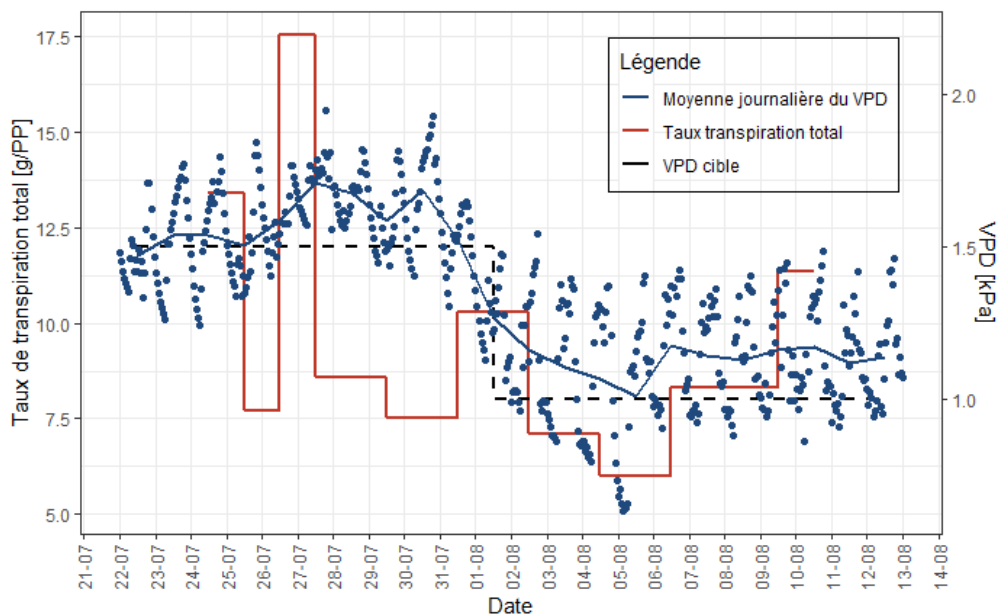


Figure 10 - Taux d'évapotranspiration standardisé par la surface foliaire en fonction de la teneur en eau volumique et de l'âge des maïs (l'âge correspond au temps d'éclaircissement cumulé depuis l'émergence, le taux d'évaporation est la masse d'eau transpirée par heure d'éclaircissement divisé par la surface foliaire)

↳ Solution : Enquêter sur la raison qui explique pourquoi des plantes du même âge ont des taux de transpiration semblables pour des teneurs en eau différentes.

4.1.1.1.8 Performance du phytotron

Le VPD moyen a dépassé la cible pour la majorité des jours comme cela peut être observé sur la Figure 11. Le phytotron dans lequel l'expérience a été menée n'est pas équipé d'un déshumidificateur et gère donc mal l'accès d'humidité. La fluctuation du VPD a une amplitude d'environ 0,5 kPa alors que la différence de VPD entre le jour et la nuit n'est que de 0,232 kPa.



↳ Solution : Mener l'expérience dans un phytotron plus performant.

4.1.1.1.9 Significativité de l'effet du traitement

Seul l'effet du traitement sur le taux de transpiration est significatif. Les différences entre les moyennes des RS calculés sur base du poids frais, du poids sec et de la surface ne sont pas significatives. Les p-valeurs sont reprises dans le tableau suivant :

Tableau 3 - Significativité de l'effet du traitement

Paramètres	p-valeur	Différence moyenne
Taux de transpiration	0,011	-18,29 %
RS poids frais	0,247	21,18 %
RS poids sec	0,872	-1,78 %
RS surface	0,132	17,97 %

Le manque de significativité s'explique par le faible nombre de réplicas et le temps de transition entre les conditions initiales et les conditions du traitement. Puisqu'aucune série n'est distribuée normalement, le test statistique des rangs signés de Wilcoxon a été employé.

L'écart type de ces paramètres au sein d'un même traitement est dans la majorité des cas inférieur à la valeur absolue de la différence entre les moyennes des valeurs d'un paramètre par traitement.

↳ Solution : Augmenter le nombre de répétitions expérimentales.

4.1.2 Conclusion

Une solution a été proposée pour corriger chacune des erreurs clés. En raison de ces erreurs de méthodologie, l'analyse des données de ce travail se focalise sur celles de la seconde expérience.

5 Expérience principale

5.1 Matériels et méthodes

Cette expérience a été réalisée du 13 mars au 11 avril 2023 dans le phytotron n°8 (Convion CMP5090) de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège. Les conditions de

la chambre ont pu être maintenues tout en faisant varier trois paramètres souhaités : l'espèce de plante (maïs (B104-UCLouvain) et tournesol (2603 – INRA), le type de sol (limon et sable) et le régime hydrique (deux niveaux d'irrigation différents). Chacune des huit combinaisons comptait dix répliques. En plus de ces 80 pots, huit pots supplémentaires ont été semés afin de pouvoir remplacer des pots dont la graine n'aurait pas germé à temps. Les cinq derniers pots ne contenaient pas de plante, car ils servaient à évaluer l'évaporation. La Figure 12 est une photo de l'intérieur de la chambre du phytotron prise le dernier jour de l'expérience.



Figure 12 -Photo des plantes dans la chambre du phytotron prise le dernier jour de l'expérience

5.1.1 Analyse des substrats

5.1.1.1 Textures des substrats

Le substrat sableux est constitué de 88,6 % de sable, 8,1 % de limon et de 3,3 % d'argile. Le substrat limoneux est constitué de 33,2 % de sable, 47,7 % de limon et 19,1 % d'argile. Les deux substrats ont été préparés à l'université de Bayreuth.

5.1.1.2 Masse volumique apparente

Les masses volumiques apparentes des deux substrats ont été déterminées en les incorporant dans un récipient dont le volume était connu. L'objectif de ce test était de déterminer les masses volumiques apparentes des substrats lorsqu'ils étaient ajoutés suivant une méthode définie : les substrats secs étaient versés d'une main dans les pots, tout en faisant passer l'écoulement par un tamis de 4 mm agité en faisant des cercles par l'autre main. Le tamis permet de favoriser une homogénéité au niveau de la texture. La hauteur depuis laquelle le substrat était versé et la vivacité de l'agitation permet une faible marge de manœuvre pour ajuster légèrement la masse volumique apparente. En général, l'augmentation de l'agitation du tamis réduisait la masse volumique apparente. La surface

de l'amas de sable ou de limon ainsi formée était aplanie une première fois à mi-parcours dans le remplissage du pot et une seconde fois lorsque suffisamment de substrat avait été versé pour remplir le contenant. La surface était aplanie en saisissant le pot et en tapotant sa base. Éventuellement, du substrat était directement versé pour arriver plus proche du niveau de l'ouverture du contenant. Les pots remplis étaient pesés pour calculer la masse volumique apparente. Le test a été répété dix fois par substrat et les moyennes des résultats ont été gardées. Les résultats du test ont révélé des valeurs de masse volumique différentes de celles obtenues lors du même test réalisé pour la première expérience. L'estimation de la masse volumique du sable est passée de 1,47 à 1,62 g/cm³, tandis que celle du limon est passée de 1,26 à 1,28 g/cm³, malgré l'utilisation des mêmes substrats. Les nouvelles masses volumiques apparentes étaient celles obtenues lors du montage de l'expérience.

5.1.1.3 Caractérisation hydraulique des sols

Les courbes de rétention et de conductivité ont été estimées à l'aide de dispositifs Hyprop. L'analyse a été réalisée sur trois échantillons de limon et quatre échantillons de sable. Les valeurs obtenues à partir du point d'entrée d'air des tensiomètres ont été incluses dans l'analyse. Les courbes caractéristiques ont été ajustées en utilisant le modèle bimodal de van Genuchten, avec le paramètre m restreint ($m = 1 - 1/n$), en prenant en compte l'ensemble des valeurs du même type de sol (Yeh et al., 2021). Des mesures de WP4C ont été prises. L'ajout de ces valeurs à celles des dispositifs Hyprop avait un effet presque nul sur l'estimation des courbes, car les mesures de teneur en eau qui étaient, pour la plupart, nulles. La cause la plus probable est une trop longue attente entre la mesure de la masse de l'échantillon avant de l'insérer dans le WP4C et son prélèvement. En effet, il est possible que l'échantillon se soit quasiment entièrement asséché avant d'en prendre des mesures de potentiels et de masses. Des valeurs de la teneur en eau à pF4,2 ont été mesurées après l'expérience. Elles n'ont pas été utilisées pour l'estimation de la courbe de rétention et de conductivité. La conductivité hydraulique à saturation n'a pas été mesurée. La teneur en eau la plus grande pour laquelle une mesure de la conductivité hydraulique a été prise est 0,0762 m³/m³ pour le sable et 26,96 m³/m³ pour le limon. Les valeurs de teneur de K pour des θ_v qui sont supérieures à ces valeurs, sont des extrapolations qui auraient pu être affinées avec une mesure de la conductivité hydraulique à saturation.

Les paramètres estimés sont repris dans le tableau suivant :

Tableau 4 - Paramètres de van Genuchten

	θ_r	θ_s	α_1	α_2	n_1	n_2	w_2	K_s	τ
Sable	0	0,428	0,022	0,035	1,452	10,558	-0,102	190	0,533
Limon	0,073	0,482	0,051	0,010	4,144	1,534	0,7	142.6	0,855

Les courbes de rétention ainsi que les courbes de conductivité en fonction de la teneur en eau volumique sont représentées respectivement à la Figure 13 et Figure 14.

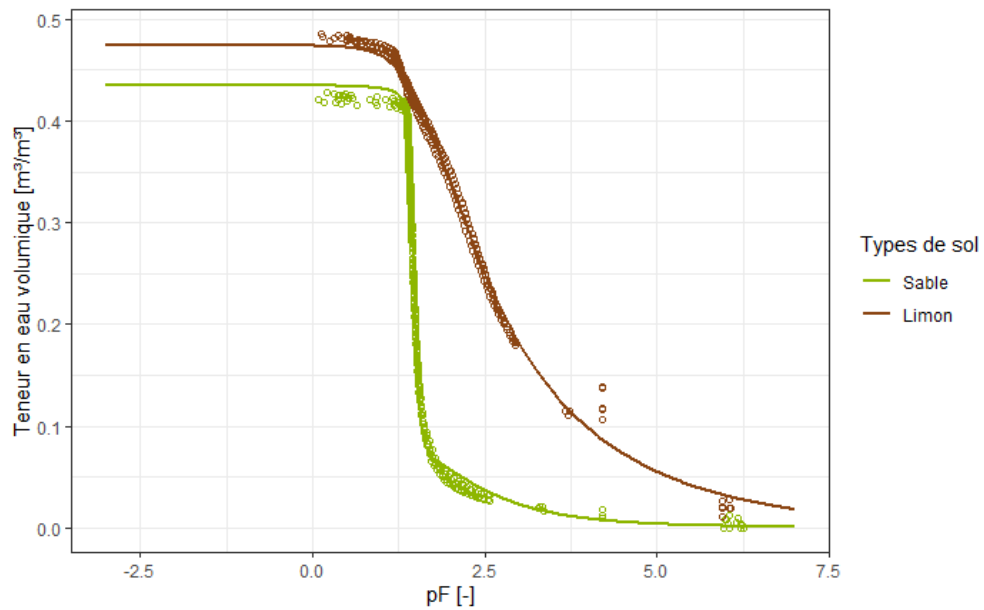


Figure 13 - Teneur en eau volumique du sable et du limon en fonction de la succion

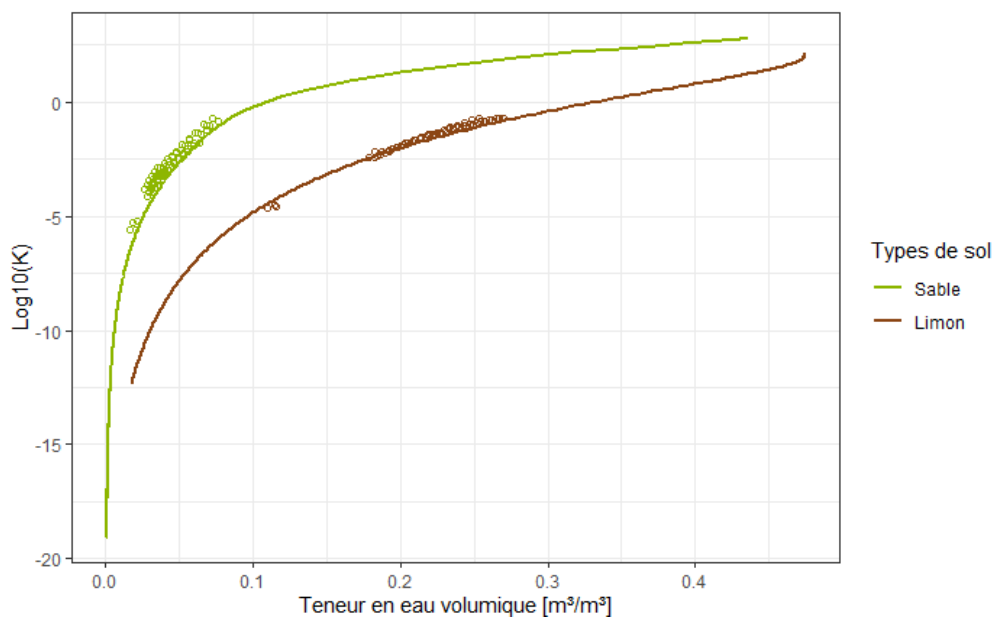


Figure 14 - Logarithme en base 10 de la conductivité hydraulique du sable et du limon en fonction de la teneur en eau volumique

5.1.2 Montage

Contrairement à la première expérience, les plantes étaient cultivées dans des pots en plastique de jardinage de 800 cm³.

Les pots étaient percés à leur base. Il n'est donc pas possible de les remplir avec un substrat sec. Les pots ont été étanchéifiés avec de la toile de fond de sorte à laisser passer l'eau, mais pas les particules de sol. Des ronds de la même taille que le fond des pots ont été découpés puis placés à l'intérieur des pots, posés sur le fond. Les pots ont été remplis en suivant la même méthode que pour le test qui a permis de déterminer la masse volumique apparente. Les masses des pots et leur contenu sec ainsi que de leur coupelle sur laquelle ils reposaient ont été mesurées.

La surface des graines de maïs a été stérilisée en les immergeant pendant cinq minutes, cinq fois, dans une solution de 30 % de peroxyde d'hydrogène (H₂O₂). Après le dernier lavage, les graines ont été rincées avec de l'eau distillée.

Les graines de tournesol ont été stérilisées en les plongeant dans une solution d'eau de Javel de 2,5 % en volume durant cinq minutes. Après, elles ont été trempées à trois reprises pendant cinq minutes dans de l'eau stérile. Ensuite, elles ont été rincées avec de l'eau distillée puis placées sur un tissu humide dans des boîtes de Petri et gardées dans l'obscurité, à 25 °C, durant 24 h.

Trois graines ont été semées par pot, à une profondeur d'un centimètre. Ensuite, 100 g de graviers d'aquarium d'un diamètre autour de 2 mm ont été étalés à la surface de sorte à couvrir le sol entièrement. La première semaine de l'expérience, il s'est avéré que les graviers étaient trop fins ainsi que la couche qu'ils forment. En effet, l'évapotranspiration avait une grande variabilité (la variance de l'évapotranspiration entre le 15 et 20 mars est égale à 121,19 g) et pouvait atteindre 30 g d'eau en 24 h. Une seconde couche de graviers plus épais a été ajoutée par-dessus la première pour limiter plus efficacement l'évaporation du sol. 270 g de graviers dont le diamètre était autour de 5 mm ont ainsi été ajoutés.

Une étiquette avec un QR code unique a été ensuite collée sur chaque pot. Les QR codes étaient reliés à une base de données qui contenait, pour chaque pot, le label et la masse cible de l'irrigation, notamment. Cette base de données a été mise à jour pour chaque changement des masses cibles.

Les pots étaient placés sur dix gouttières. Les pots ont été rassemblés en fonction de l'espèce de plante de manière à maintenir une certaine homogénéité du couvert végétal. Au sein d'un même groupe d'espèces de plante, les pots étaient mélangés de façon aléatoire afin de contrer l'hétérogénéité des conditions dans la chambre. De plus, les gouttières étaient décalées d'un rang chaque jour.

5.1.3 Conditions expérimentales

Tableau 5 - Paramètres du phytotron

	Jour	Nuit (Différenciation jour-nuit à partir du 23 mars)
Durée	16 h	8 h
Température	28 °C	20 °C
Humidité relative	45 %	55 %
VPD	2 kPa	1 kPa
Intensité du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR)	500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2.\text{s})$	0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2.\text{s})$

La cible du jour souhaitée est deux kPa. Toutefois, des tests préliminaires du réglage du phytotron ont montré qu'il était recommandé que le paramètre de la régulation du VPD excède légèrement la cible souhaitée. En effet, ajuster la valeur de ce paramètre à 2,2 kPa permet de garder un VPD moyen lors du jour plus proche de deux kPa, en pratique.

5.1.3.1 Éclaircissement

L'intégralité des pousses a émergé au cours d'une fenêtre de 24 heures, entre le 5^e et 6^e jour d'expérience. Au moins une pousse a émergé dans chaque pot sauf un qui a alors été ajouté aux quatre pots avec un sol nu.

Cinq jours après l'émergence, un éclaircissement des pots a été effectué afin de ne garder qu'une pousse dans chacun d'entre eux. Les pousses ont été sélectionnées pour homogénéiser les plantes restantes au niveau du nombre de feuilles et de la taille. Les critères pour le maïs étaient la présence de deux feuilles ligulées et une hauteur le plus proche de la moyenne possible. Ceux pour les tournesols étaient la présence de deux feuilles développées et l'émergence d'une seconde paire.

5.1.3.2 Collectes des plantes

Deux plantes par traitement ont été prélevées lors des deux collectes intermédiaires 14 et 21 DAE, soit le 31 mars et le 7 avril. Le reste des plantes a été collecté à la fin de l'expérience 25 DAE, soit le 11 avril. Un récapitulatif du nombre de répliques prélevés par collecte est disponible en annexe, voir Tableau A.2. La partie aérienne de chaque plante

a été récoltée en les coupant à la base de leur collet. La tige et les feuilles ont été pesées séparément. Les pots contenant les systèmes racinaires ont été stockés dans une chambre froide à 5 °C jusqu'à l'extraction de l'ensemble des systèmes racinaires. Les collectes intermédiaires ont permis d'obtenir des mesures de la masse, de la surface foliaire et de la surface racinaire en cours d'expérience pour un échantillon des répliques.

5.1.3.3 Traitements

Un intervalle de teneur en eau volumique a été associé à chaque traitement. Initialement, tous les pots irrigués de sorte à garder la teneur en eau dans un intervalle allant de 0,17 à 0,21 m³/m³.

Après 15 DAE, les traitements hydriques ont commencé à être appliqués. Les tournesols avaient alors deux paires de feuilles entièrement développées et deux autres paires en développement. Quant aux maïs, ils avaient cinq feuilles ligulées. Deux régimes hydriques ont été employés. Le traitement pour lequel le substrat est plus humide est noté *irrigation +* et celui pour lequel le substrat est moins irrigué est noté *irrigation -*. La teneur en eau des substrats devait rester dans un intervalle défini de teneur en eau. Un intervalle par type d'irrigation a été déterminé, indépendamment du type de sol. Cependant, la conductivité hydraulique et la succion diffèrent entre les deux types de sol. Les intervalles sont présentés dans le tableau ci-dessous.

Tableau 6 - Intervalles de teneur en eau volumique, conductivité hydraulique et de succion cible pour les différents traitements du 1er avril au 4 avril compris

Sable Irrigation +

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,21	17,78	1,48
Min	0,17	9,75	1,51

Sable Irrigation -

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,1	2,21	1,57
Min	0,08	1,19	1,62

Limons Irrigation +

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,21	0,48	2,73
Min	0,17	0,13	3,02

Limons irrigation -

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,1	0,001	4,07
Min	0,08	1,15 e ⁻⁴	5,16

À partir de 19 DAE, de nouvelles cibles ont été employées. En effet, il a été constaté moins d'une semaine avant le début de l'expérience que la masse volumique apparente n'était pas celle renseignée pour les substrats. Il a donc fallu refaire une analyse du sol dès que possible. Pour la phase finale de l'expérience, quatre intervalles ont été utilisés en fonction du type de sol et d'irrigation, repris dans le tableau ci-dessous.

Tableau 7 - Intervalles de teneur en eau volumique, conductivité hydraulique et de succion cibles pour les différents traitements du 5 avril à la fin de l'expérience

Sable Irrigation +

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,2082	17,35	1,48
Min	0,1505	6,92	1,52

Sable Irrigation -

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,1505	6,92	1,52
Min	0,1222	3,86	1,54

Limons Irrigation +

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,2304	0,82	2,60
Min	0,1843	0,22	2,90

Limons irrigation –

	θ_v [m ³ /m ³]	K [cm/j]	pF [-]
Max	0,1843	0,22	2,90
Min	0,1591	0,08	3,11

Les valeurs maximales des intervalles de teneurs en eau cibles des pots *irrigation –* correspondaient aux valeurs minimales des intervalles des pots *irrigation +*. L'écart entre les deux régimes hydriques était plus faible qu'initialement souhaité, car une erreur a été commise pour l'automatisation de l'irrigation des pots avec le traitement *irrigation –*. En effet, la valeur supérieure de l'intervalle des pots *irrigation –* correspondait à une teneur en eau 0,0248 m³/m³ plus petite pour le limon et 0,0802 m³/m³ trop petite pour le sable par rapport aux valeurs du protocole initial.

5.1.3.4 Méthode d'irrigation

Les pots étaient irrigués à l'aide d'un dispositif semi-automatique (Figure 15). Celui-ci était composé d'une balance (Kern PCD 2500-2) d'une précision de $\pm 0,05$ g, de trois pompes péristaltiques qui fonctionnent en parallèle (Atlas Scientific EZO-PMP), d'un lecteur de QR code et d'une webcam connectée à un ordinateur. Chaque pot était d'abord placé sur la balance. Ensuite, l'expérimentateur scannait l'étiquette afin d'identifier le pot. Dès que la mesure de la masse se stabilisait, celle-ci était enregistrée et la pompe s'actionnait pour irriguer le pot avec la solution d'Hoegland. Lorsque la masse cible était atteinte, la pompe s'arrêtait et la nouvelle masse du pot était à son tour enregistrée ainsi que la date et l'heure de la fin de l'irrigation.

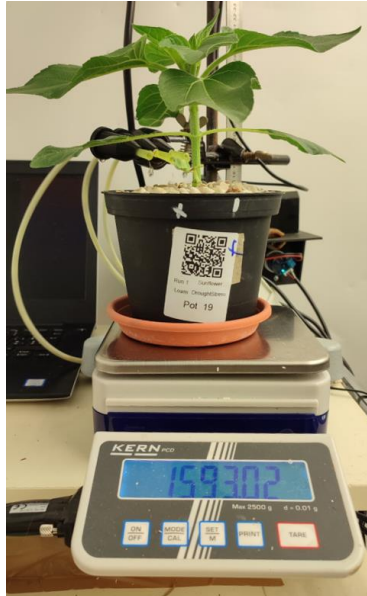


Figure 15 - Photo du dispositif d'irrigation

Durant les 16 premiers jours, une seule irrigation était nécessaire pour garder les teneurs en eau dans les intervalles cibles. À partir du 29 mars (17^e jours d'expérience), les pots devaient être irrigués une deuxième fois par jour pour s'assurer que les conditions expérimentales étaient respectées. Une troisième irrigation était nécessaire à partir du 1^{er} avril (19^e jours d'expérience). Les irrigations étaient réparties sur la journée de sorte qu'elles aient lieu après le même temps d'éclairement.

Lors de l'expérience, l'évapotranspiration était monitorée pour s'assurer que les teneurs en eau n'étaient inférieures à la limite de l'intervalle. La quantité d'eau évapotranspirée en passant du maximum au minimum de l'intervalle est calculée en soustrayant la teneur en eau maximale par la teneur en eau minimale et en la multipliant par le volume de substrat. Le monitoring se basait sur les cibles initialement prévues.

5.1.3.5 Estimation de la teneur en eau volumique sur base de la masse des pots

Les mesures de la masse des pots sont des mesures clés, car elles permettent d'estimer la teneur en eau volumique. La teneur en eau sert à son tour à déterminer la conductivité hydraulique et le potentiel hydraulique du substrat. L'équation (3) lie la teneur en eau et la masse du pot :

$$\theta_v = \frac{m_{hum} - m_{sec} - interpolation_m_{plante}}{V} d \quad (3)$$

Avec :

- θ_v : Teneur en eau volumique du pot [cm^3/cm^3]
- m_{hum} : Masse du pot humide [g]

- m_{sec} : Masse du pot sec[g]
- $interpolation_m_{plante}$: interpolation linéaire entre les moyennes de mesures de la masse fraîche totale des plantes par traitement [g]
- V : Volume du substrat [800 cm³]
- d : Masse volumique de l'eau [1 g/cm³]

m_{sec} a été mesurée pour chaque pot au moment du montage, m_{hum} avant et après chaque irrigation.

Au cours de l'expérience, les plantes ont accumulé de la biomasse grâce à la photosynthèse et les nutriments apportés par la fertirrigation. La masse des plantes doit être prise en compte pour ne pas surestimer la teneur en eau du substrat. C'est pourquoi une interpolation linéaire des moyennes par traitement des mesures des masses des plantes a été utilisée pour estimer le poids de plantes au cours de l'expérience. Avant l'application du traitement pour le régime hydrique, les pots *irrigation +* et *irrigation -* ont été moyennés ensemble. Cette estimation a plusieurs défauts. Premièrement, elle se base sur une moyenne et ne s'adapte donc pas à la taille des individus d'un même traitement. Deuxièmement, une interpolation linéaire ne correspond pas à la croissance d'une plante dont la courbe de croissance a une allure plus sigmoïdale (Damgaard et al., 2002). De plus, l'estimation serait plus fine avec que trois prises des mesures. Les estimations de la teneur en eau ont été corrigées en soustrayant l'estimation de la masse des plantes à la masse du pot mesurée avant et après chaque irrigation.

Les masses cibles des irrigations utilisées pour l'automatisation de l'irrigation ont été changées à deux reprises. Ces ajustements ont été appliqués le lendemain des deux collectes intermédiaires lors de l'expérience. Une moyenne par traitement des mesures de la masse fraîche de la partie aérienne uniquement a été utilisée pour déterminer la correction. Contrairement à la correction de la teneur en eau à postériori, l'ajustement des poids cibles pour l'irrigation ne pouvait pas se baser sur les mesures de la troisième collecte, car elle a été effectuée le dernier jour de l'expérience.

5.1.3.6 Estimation de la conductivité hydraulique et de la succion du substrat

L'estimation de la conductivité hydraulique et de la succion est calculée à partir de l'estimation de la teneur en eau, suivant le modèle bimodal de van Genuchten et ses paramètres déterminés lors de l'analyse du substrat.

5.1.3.7 Moyennes des conditions expérimentales et leur notation

Le bilan de la teneur en eau volumique, de la conductivité hydraulique et de la succion du substrat se base sur leur moyenne. Différents types de moyenne ont été employés et sont décrits dans cette section. La teneur en eau volumique (θ) est prise comme exemple.

La moyenne de θ cumulée depuis le début de l'application du traitement jusqu'à $n^{\text{ième}}$ irrigation après le début de l'application du traitement et pondérée par le temps d'éclairement entre chaque irrigation est symbolisée par : $\overline{\theta}_n$. Elle est calculée comme suit :

$$\overline{\theta}_n = \frac{\sum_i^n (\theta_i * (t_i - t_{i-1}))}{\sum_i^n (t_i - t_{i-1})} \quad (4)$$

Avec :

- θ_i : Valeur de θ à $i^{\text{ième}}$ irrigation
- t_i : Temps d'éclairement entre le début de l'application du traitement et la $i^{\text{ième}}$ irrigation
- n : Nombre d'irrigations depuis le début du traitement

Lorsque cette moyenne est calculée à partir des valeurs de l'entièreté de la période de traitement, elle est notée $\overline{\theta}_{\text{traitement}}$

La moyenne des valeurs de θ des réplicas d'un même traitement, par irrigation, est symbolisée par : $\langle \theta \rangle$. Voici l'équation permettant de la calculer :

$$\langle \theta \rangle = \frac{\sum_j^k \theta_j}{k} \quad (5)$$

Avec :

- θ_j : Valeur de θ du $j^{\text{ième}}$ réplicas
- k : Nombre de réplicas

En combinant les équations (4) et (5) :

Nous obtenons la moyenne cumulée depuis le début de l'application du traitement, pondérée par le temps d'éclairement entre les irrigations, des valeurs de θ des réplicas d'un même traitement. Cette moyenne combine les deux notations. Elle est donc notée : $\overline{\langle \theta_n \rangle}$.

$$\overline{\langle \theta_n \rangle} = \frac{\sum_i^n (\langle \theta \rangle_i (t_i - t_{i-1}))}{\sum_i^n (t_i - t_{i-1})} \quad (6)$$

Avec :

- n : Nombre d'irrigations depuis le début du traitement

La valeur de θ avant irrigation et après irrigation ont été mesurées. Sa moyenne peut être calculée à partir de chacune d'entre elles. Les mesures de θ avant et après irrigation sont notées respectivement θ_{avant} et $\theta_{après}$. Cela donne par exemple $\overline{\theta_{avant}}$. Cette notation s'applique également pour les autres variables, notamment la conductivité et le potentiel hydrauliques du substrat.

θ_{avant} surestime la teneur en eau volumique alors que $\theta_{après}$ la sous-estime. C'est pourquoi il est intéressant de prendre la moyenne entre $\theta_{après}$ d'une première irrigation et θ_{avant} d'une seconde.

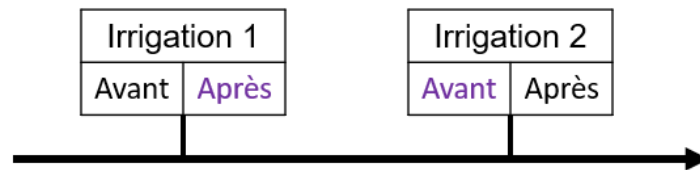


Figure 16 – Schéma de la temporalité deux irrigations

Cette nouvelle moyenne est notée θ_{inter} . La valeur de $\theta_{après}$ de l'irrigation précédant le début de l'application du traitement est employée pour calculer la première valeur de θ_{inter} .

Les diverses moyennes de la succion du substrat en été ont été calculées à partir de valeurs exprimées en termes de hauteur de colonne d'eau. Ensuite, ces valeurs ont été converties en unités de pF afin de faciliter la visualisation des résultats. La succion est symbolisée par h et la conductivité hydraulique K . Les notations des moyennes s'appliquent à ces variables comme elles s'appliquent à θ . Lorsque $\overline{\theta}$ est exprimée en termes de succion ou de conductivité hydraulique (en convertissant les valeurs à postériori), ces valeurs sont notées $pF(\overline{\theta})$, $K(\overline{\theta})$.

5.1.3.8 Degrés jours de croissances

Les degrés jours de croissance sont une mesure d'accumulation de chaleur au cours de la croissance des plantes. Elle est utilisée pour estimer le développement des cultures. Cette variable peut être calculée suivant l'équation suivante :

$$DJ = \sum ((T(t) - T_{base}) \Delta t) \quad (7)$$

Avec :

- DJ : Degré jour de croissance [°C.jour]
- T : Moyenne horaire de la température [°C]
- T_{base} : Température de base [°C]
- Δt : Temps entre les valeurs de T , soit une heure, soit 1/24 jour [jour]

La température de base dépend de l'espèce de plante. Celles du tournesol et maïs sont respectivement huit °C et dix °C (Jaramillo R. & Guzman M., 1984).

Les degrés jours de croissances ont commencé à être comptabilisés à partir du semis.

5.1.4 Mesures sur les plantes

5.1.4.1 Taux d'évapotranspiration et de transpiration

Les masses des pots avant et après irrigation étaient automatiquement mesurées et enregistrées lors des irrigations. Les taux d'évapotranspiration sont calculés comme lors de l'expérience test, c'est-à-dire, en calculant la différence entre la masse du pot après une première irrigation et la masse du pot avant l'irrigation suivante (équation (2)). Des pots avec un sol nu ont été utilisés pour évaluer l'évapotranspiration. Il a été mesuré, qu'en moyenne, dix g d'eau s'évaporait de chacun de ces pots par jour. Cependant, les données d'évaporation de ces pots ne prenaient pas en compte l'effet de l'ombre projetée par la partie aérienne des plantes sur la surface des pots ni la réduction de la circulation de l'air. Pour ces raisons, l'hypothèse que la transpiration est égale à l'évapotranspiration a été faite

5.1.4.2 Masses fraîches et masses sèches

La partie aérienne de chaque plante a été pesée à la récolte. Les dimensions des plantes en fin d'expérience empêchaient de mesurer leur masse avec une balance de précision sans toucher les vitres de l'appareil. C'est pourquoi, une balance d'une précision 0.05 g a été employée.

Concernant les systèmes racinaires, ils ont été extraits du sol en commençant par dissocier le substrat du pot en appuyant sur les bords du pot tout en le retournant. Les systèmes racinaires contenus dans le substrat ont été passés sous un filet d'eau et trempés à répétitions dans un seau rempli d'eau. Ils ont été pesés après avoir été séchés avec du papier Tork. Ils ont été ensuite placés dans un sachet de congélation en plastique avec une solution d'éthanol à 50 % en volume pour les conserver jusqu'à la mesure de leur surface.

Les masses sèches ont été mesurées après avoir placé la partie aérienne et les systèmes racinaires de chaque plante à l'étuve à végétaux à 60 °C séparément, pendant quatre jours.

5.1.4.1 Surface foliaire

Les surfaces des feuilles des plantes récoltées ont été mesurées en les prenant en photo sur un fond uni puis en les analysant sur le logiciel ImageJ. Un appareil photo était installé sur un trépied pour garder le même point de vue pour toutes les photos. Les feuilles ont été séparées de la tige et ont été posées à plat sur le poster de couleur bleue unie. La longueur du poster qui a été utilisé comme fond a servi d'échelle pour l'analyse d'images. Une macro ImageJ créée par l'expérimentateur a été utilisée pour automatiser une partie de l'analyse. Les images étaient d'abord rognées pour que le fond soit constitué uniquement du poster bleu. Les canaux RGB étaient séparés pour ne garder que le bleu. Ensuite, un seuil d'intensité des pixels a permis d'extraire les surfaces foliaires en les convertissant en masque. La surface totale des masques de chaque photo a été mesurée sur le logiciel.



Figure 17 - Photo des feuilles d'un tournesol convertie en masque sur ImageJ

5.1.4.2 Surface racinaire

Les systèmes racinaires ont ensuite été scannés à l'aide d'un scanner Epson V850 Pro. Ils étaient placés dans un contenant en plastique transparent en écartant les racines pour minimiser les superpositions. Les systèmes racinaires étaient trop denses pour être scannés en une fois. Les racines ont dû être découpées à leur base pour être posées à plat dans le scanner. L'analyse des scans sur ImageJ pour mesurer la surface racinaire était semblable la mesure de la surface foliaire. Le scanner permettait de régler le DPI des images. Cette valeur a été reprise comme échelle pour l'analyse d'image. Les scans des racines étaient des images binaires. La surface de tous les pixels de la couleur opposée au fond a été mesurée et considérée comme la surface des racines en 2D. Cette surface a ensuite été multipliée par π pour la convertir en surface 3D (Tagliavini et al., 1993).

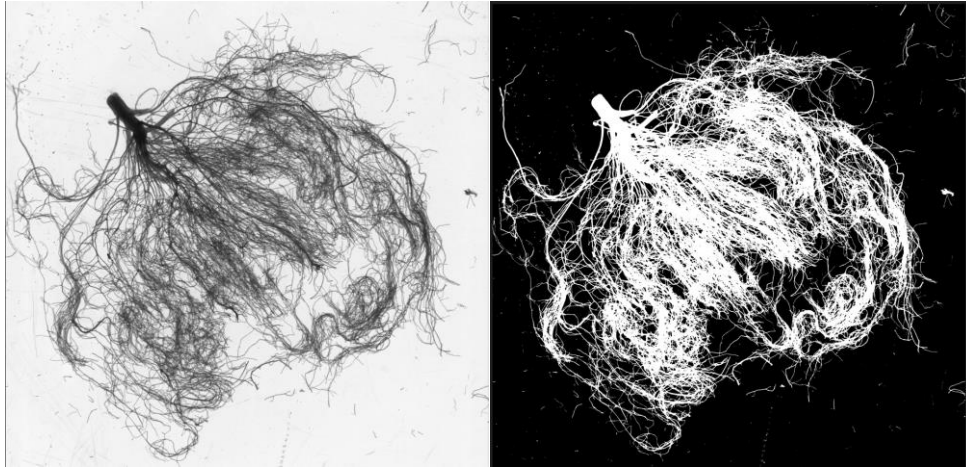


Figure 18 – Scan du système racinaire d'un tournesol converti en masque sur ImageJ

5.1.4.3 Potentiel foliaire

Des mesures des potentiels foliaires ont été prises avec une bombe de Scholander (PMS Instrument Company 670). Les mesures ont été prises dans l'obscurité entre 20 h 52 et 21 h 38, le 10 avril, soit la veille de la collecte finale.

5.2 Résultats

5.2.1 Validation et calcul des conditions réellement appliquées

5.2.1.1 Paramètres climatiques du phytotron

L'analyse des paramètres climatiques de la chambre du phytotron est présentée en premier. Ensuite, celle des paramètres physiques du substrat, liés à son humidité, sera discutée.

Avant le 22 mars, il n'y avait pas de différence de paramétrage du phytotron entre le jour et la nuit. À partir de cette date, la température et l'humidité étaient réduites, pendant la nuit, pour minimiser l'évapotranspiration. La première irrigation de la journée est celle qui intervient après la plus longue période. La diminution du VPD durant cette période contribue à atténuer les disparités avec les autres irrigations de la journée. De plus, une diminution de l'évaporation permet, jusqu'à un certain point, de réduire le nombre d'irrigations requis par jour.

Des mesures des paramètres climatiques ont été prises chaque minute. Une moyenne par heure de celles-ci a été calculée et employée pour les graphes de cette section.

La Figure 19 reprend les mesures de température dans la chambre au cours de l'expérience.

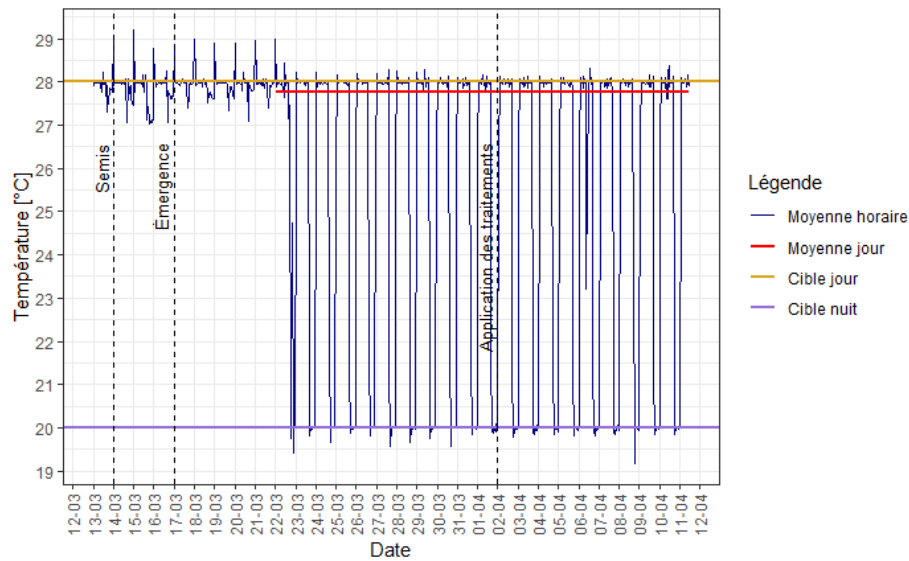


Figure 19 – Mesures de la température de la chambre du phytotron au cours de l'expérience

La moyenne de la température depuis l'ajout cycle jour/nuit est 27,76 °C le jour et 20 °C la nuit. Elle est proche de la cible du jour, à savoir 28 °C et correspond exactement à la cible de la nuit. Une à deux heures étaient requises pour assurer le changement de température jour/nuit, que ce soit pour chauffer ou refroidir la chambre. Des variations d'environ 1 °C ont été mesurées avant le 22 mars. Lors du reste de l'expérience, la température variait moins autour des cibles.

Le suivi de l'humidité relative est repris à la Figure 20.

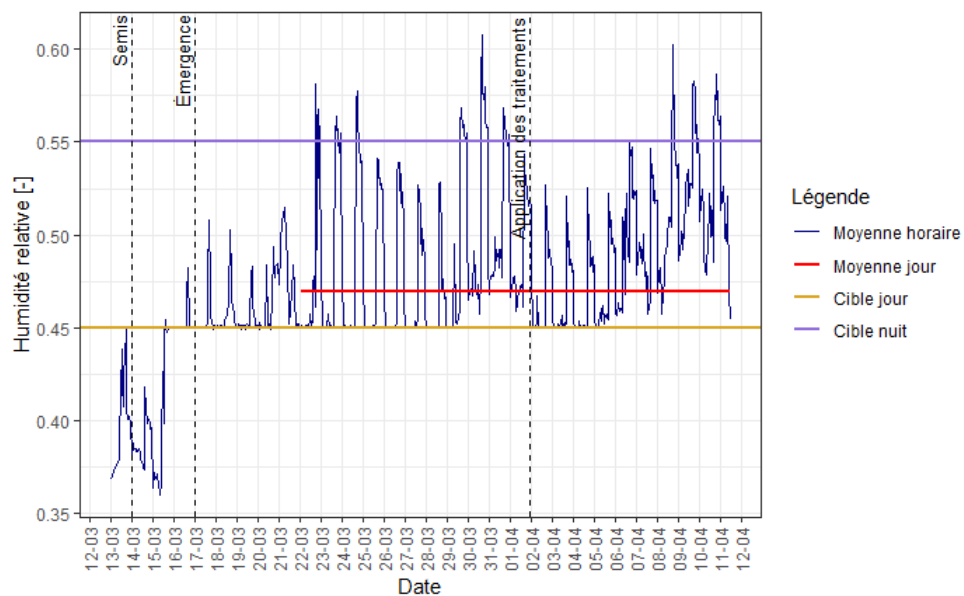


Figure 20 – Mesures de l'humidité relative de la chambre du phytotron au cours de l'expérience

La cible de la nuit était rarement atteinte. La moyenne de l'humidité relative le jour est 46,98 %. Sa cible était fixée à 45 %. Cependant, cette dernière n'a pas été atteinte du 30 mars au 1er avril, ainsi qu'à partir du 6 avril jusqu'à la fin de l'expérience. La transpiration augmente parallèlement à la croissance des plantes. Il semble que la limite du

déshumidificateur ait été atteinte une première fois le 30 mars. Le 1er avril marque le début de l'application du traitement et donc d'une diminution de la quantité d'eau irriguée et par conséquent évapotranspirée. La limite des performances de déshumidification paraît à nouveau avoir été dépassée malgré le traitement le 6 avril, jusqu'à la fin de l'expérience.

La température et l'humidité relative permettent de calculer le déficit de pression vapeur. Cette variable est reprise à la Figure 21.

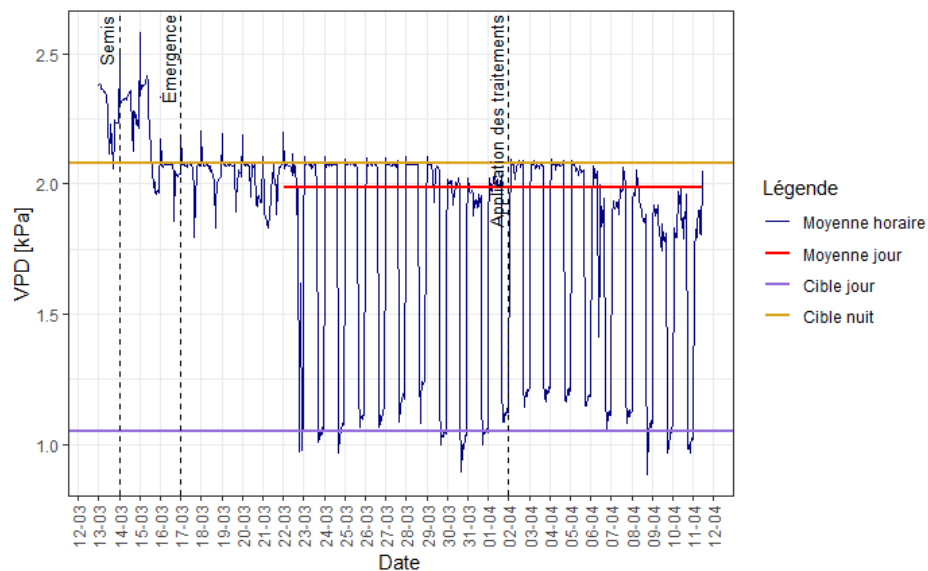


Figure 21 – Mesures du déficit pression vapeur de la chambre du phytotron au cours de l'expérience

L'humidité relative et le VPD n'atteignaient pas la cible du jour en même temps. La moyenne du VPD entre le 22 mars et la fin de l'expérience est 1,98 kPa. L'ajustement du paramètre du VPD pour l'automatisation du phytotron a porté ses fruits puisque la moyenne de jour est proche de la valeur souhaitée, à savoir deux kPa. La valeur 2,2 kPa n'était qu'un ajustement de l'automatisation du phytotron pour se rapprocher de 2 kPa en pratique. Le VPD correspondant à la température et à l'humidité relative cibles, respectivement 28 °C et 45 %, est bien deux kPa.

La Figure 22, ci-dessous, montre le dernier paramètre climatique mesuré : l'intensité du rayonnement photosynthétiquement actif.

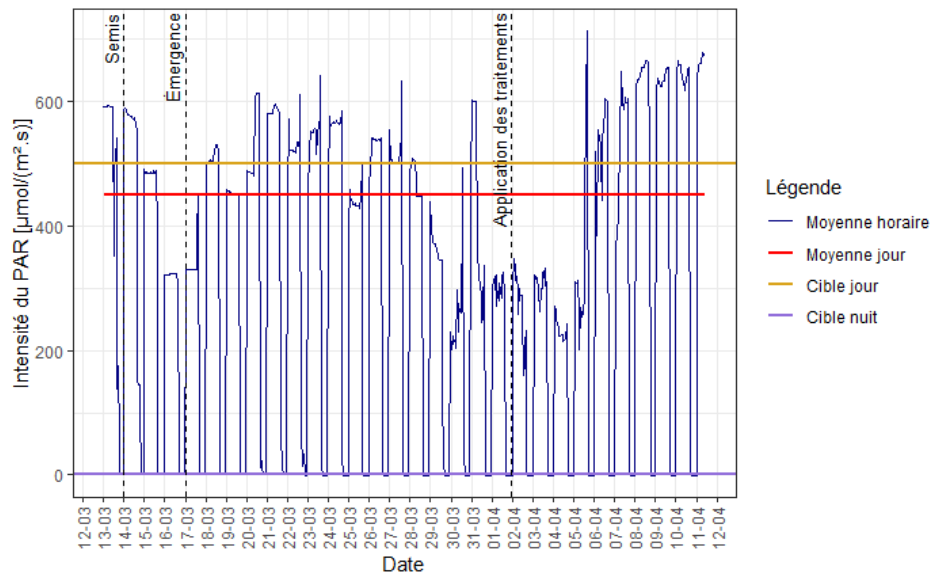


Figure 22 – Mesures de l'intensité du rayonnement photosynthétiquement actif de la chambre du phytotron au cours de l'expérience

L'intensité du rayonnement photosynthétiquement actif était mesurée par une sonde posée sur les gouttières au même niveau que les pots. Celle-ci a été déplacée à de multiples reprises. Il y a donc une variation spatiale en plus de la variation temporelle. La variation de l'intensité lumineuse ne peut pas être entièrement justifiée par le changement d'emplacement de la sonde, car il a été remarqué le 4 avril que les ampoules dans la chambre du phytotron n'étaient pas allumées alors que les néons oui. L'extinction des ampoules n'était pas souhaitée et elles ont été rallumées le 5 avril.

5.2.1.2 Teneur en eau volumique

L'intervalle de teneurs en eau cibles est comparé à $\langle \theta_{avant} \rangle$, $\langle \theta_{après} \rangle$ et $\langle \theta_{inter} \rangle$ ainsi qu'aux moyennes cumulées depuis le début du traitement $\overline{\langle \theta_{avant} \rangle}$, $\overline{\langle \theta_{après} \rangle}$, $\overline{\langle \theta_{inter} \rangle}$. Ces moyennes ont été compilées en un graphe pour le traitement tournesol-*irrigation* + à la Figure 23.

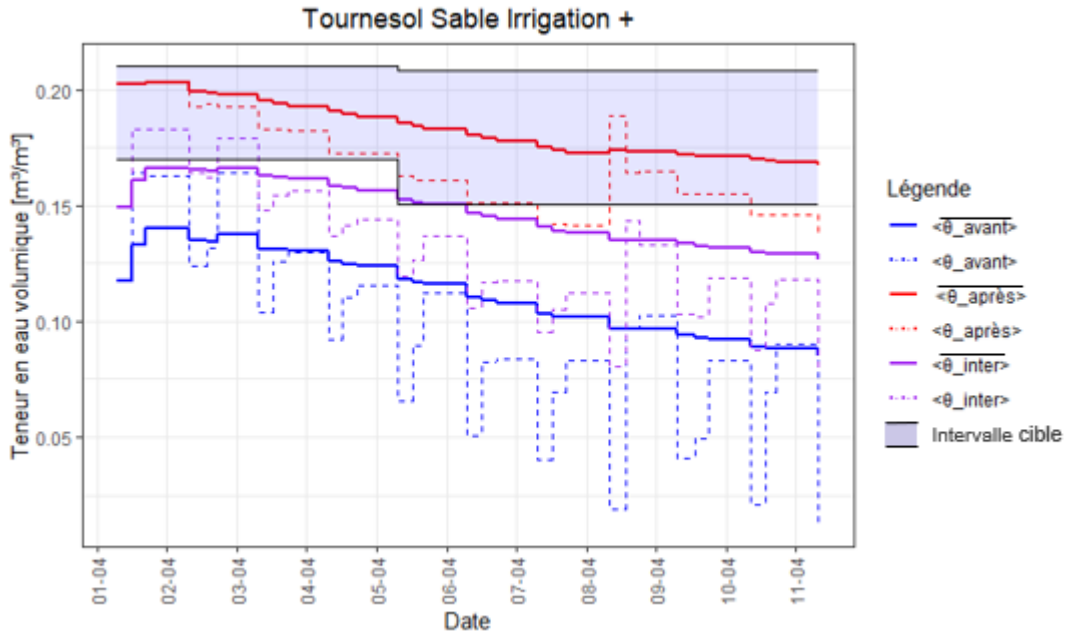


Figure 23 - Comparaison de la moyenne depuis le début de la teneur en eau volumique avec la valeur à chaque irrigation et avec les cibles du traitement tournesol-sable-irrigation +

Toutes les moyennes sont systématiquement trop basses. Les valeurs de $\langle \theta_{\text{avant}} \rangle$ et $\langle \theta_{\text{inter}} \rangle$ devraient être comprises dans l'intervalle des teneurs en eau cibles pour respecter les conditions expérimentales du protocole. Il était attendu que $\langle \theta_{\text{après}} \rangle$ soit au même niveau que la valeur supérieure de l'intervalle. Or, ce n'est pas le cas en pratique. Le décalage des valeurs vers des valeurs plus basses est dû à une insuffisance de la correction du poids des plantes. En effet, les masses cibles des pots ont été corrigées deux fois pour prendre en compte la masse des plantes, le 1^{er} avril et le 8 avril. Ces deux corrections ponctuelles n'étaient pas suffisantes pour prendre en compte la croissance continue des plantes. L'erreur liée à la masse des plantes augmente au plus la dernière correction est ancienne et au plus le taux de croissance augmente. De plus, seule la masse de la partie aérienne a été mesurée pour déterminer la correction. C'est pour cette raison que $\langle \theta_{\text{après}} \rangle$ n'atteint pas la valeur supérieure de l'intervalle le 8 avril, même si la correction de la masse des plantes venait d'être appliquée. Enfin, les valeurs de la troisième collecte ont été utilisées pour l'analyse des données à posteriori pour estimer la teneur en eau. Cependant, ces valeurs ont été prises après une possible correction supplémentaire. L'erreur sur la teneur en eau volumique liée aux masses des plantes qui réside après les corrections après les deux premières collectes pour le traitement tournesol sable irrigation est reprise à la Figure 24. Il s'agissait du traitement pour lequel l'erreur liée aux poids des plantes était la plus grande.

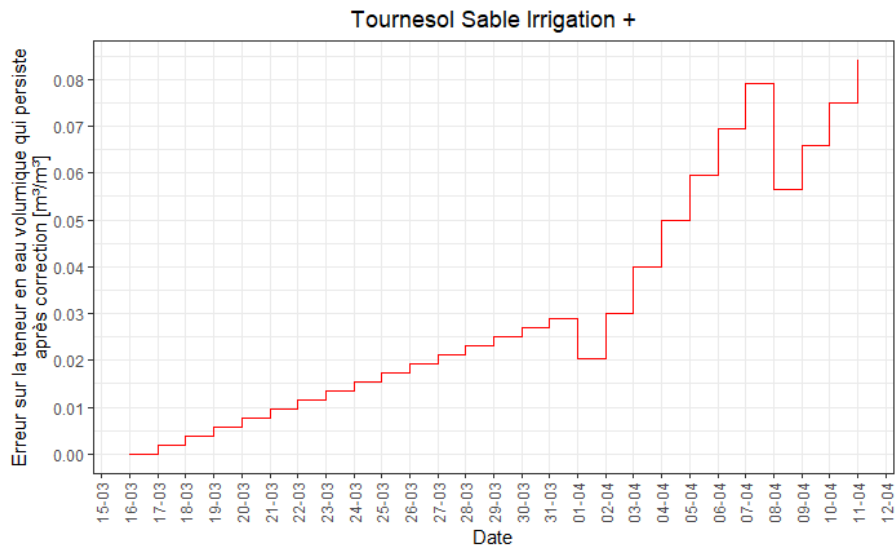


Figure 24 - Différence entre l'interpolation linéaire entre les mesures de la masse totale des plantes des trois collectes et la correction de la masse du 1^{er} avril et 8 avril, convertie en teneur en eau volumique, au cours de l'expérience, pour le traitement tournesol-sable-irrigation +

Les collectes ont été réalisées un jour avant la correction. Pour cette raison, la valeur de l'erreur juste après la correction ne correspond pas à l'erreur liée à non prise en compte de la masse du système racinaire. En effet, l'erreur se base sur la moyenne des masses des systèmes racinaires pour ce traitement auquel s'ajoute un jour de croissance estimé par l'interpolation. Pour la première collecte, la moyenne de la masse des systèmes racinaires de ce traitement était 16,25 g et celle de la partie aérienne 8,49 g. Un jour d'interpolation équivalait à 7,86 g. Pour la deuxième collecte, la moyenne de la masse des systèmes racinaires était de 71,89 g, tandis que celle de la partie aérienne était de 33,88 g. Chaque jour d'interpolation représentait 7,3 g.

La conductivité hydraulique du substrat et sa succion sont toutes les deux calculées à partir de la teneur en eau. Pour cette raison, ces deux variables sont aussi hors de l'intervalle quand la teneur en eau l'est aussi.

Les valeurs maximales de $\theta_{après}$ et $K_{après}$ et les valeurs minimales de θ_{avant} et K_{avant} sont comparés aux valeurs inférieures et supérieures des intervalles cibles. Ces intervalles sont représentés sur les deux figures suivantes par des rectangles dont les côtés correspondent aux valeurs extrêmes des intervalles. La comparaison est divisée en deux périodes en raison du changement de cibles du traitement. La Figure 25 correspond à la période qui s'étend du 1^{er} avril au 5 avril non compris alors que la Figure 26 présente les valeurs de la période comprise entre le 5 avril et la fin de l'expérience.

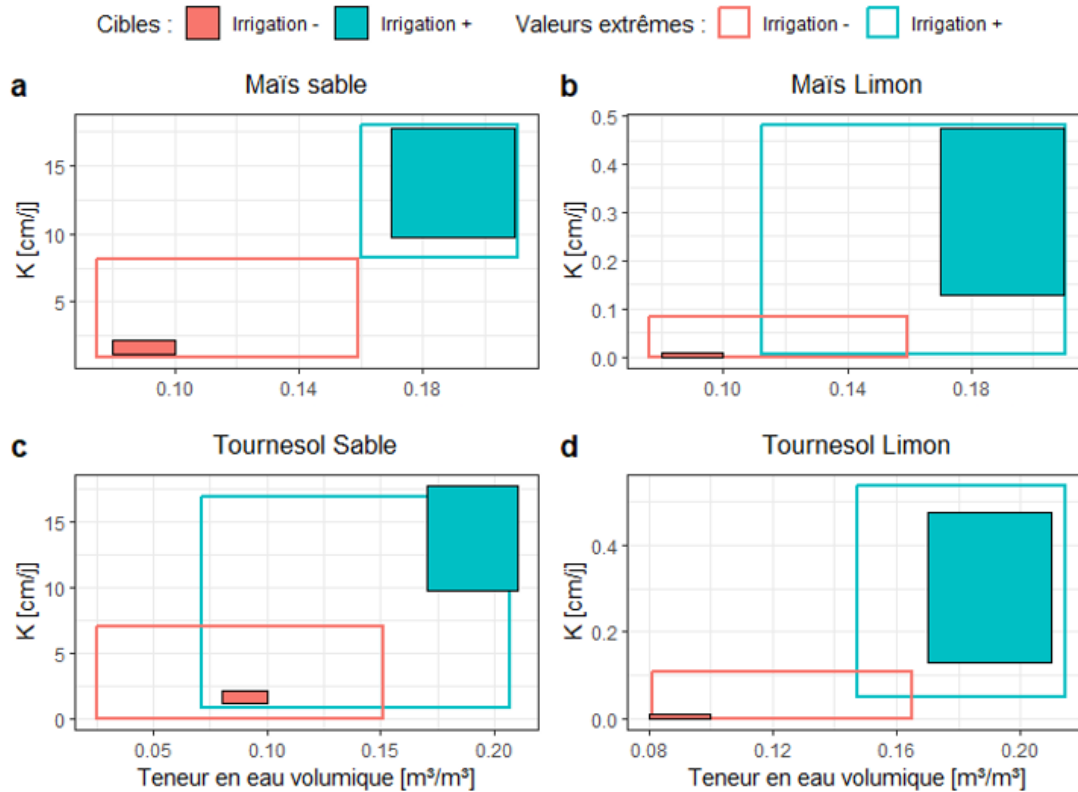


Figure 25 - Comparaison des cibles utilisées à partir du 1^{er} avril jusqu'au 5 avril non compris, en termes de teneur en eau volumique et de conductivité hydraulique, avec les valeurs maximales et minimales atteintes lors de la même période

Pour les pots correspondant au traitement *irrigation -*, la valeur maximale de $\theta_{\text{après}}$ dépasse systématiquement la limite supérieure de l'intervalle cible. Cela s'explique par la transition entre le régime hydrique initial et celui du traitement. En revanche, pour les pots subissant un traitement *irrigation +*, les valeurs maximales de $\theta_{\text{après}}$ sont comprises dans l'intervalle cible sauf dans le cas du traitement *tournesol limon* dont la valeur maximale excède légèrement l'intervalle cible.

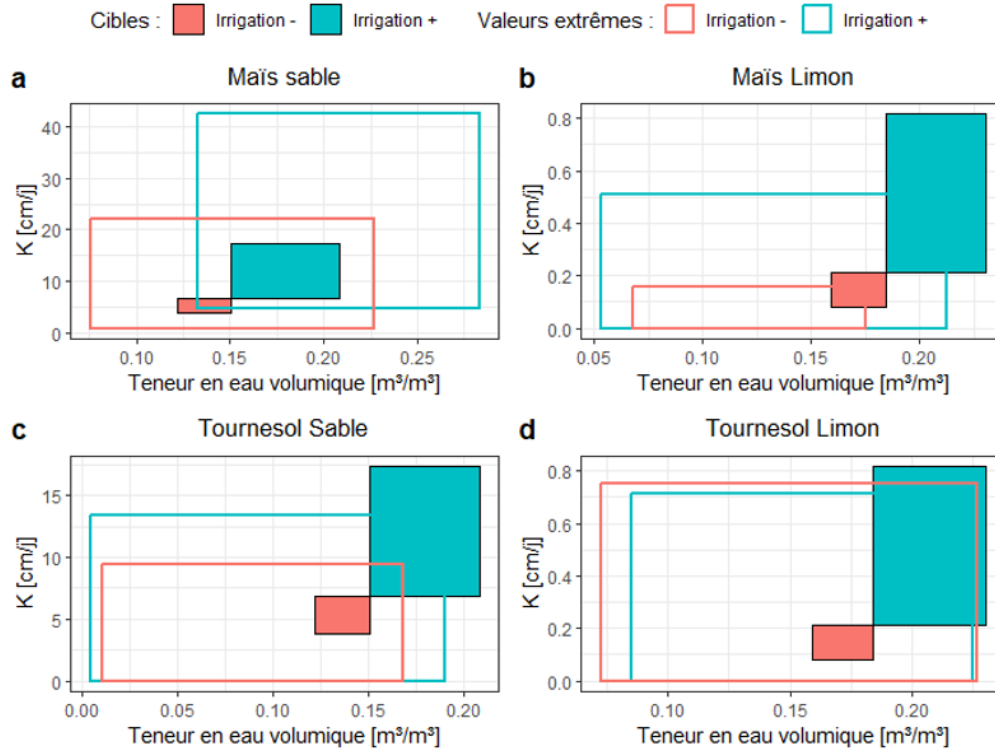


Figure 26 - Comparaison des cibles utilisées à partir du 5 avril jusqu'à la fin de l'expérience, en termes de teneur en eau volumique et de conductivité hydraulique, avec les valeurs maximales et minimales atteintes lors de la même période

Une erreur de détermination des masses cibles du 5 avril pour l'irrigation a été commise. Ces cibles erronées ont été utilisées que pour une irrigation à la suite de laquelle, les masses cibles ont été corrigées. Cette erreur explique pourquoi les valeurs maximales de $\theta_{après}$ dépassent les intervalles cibles dans les cas des pots des maïs sable irrigation + , maïs sable irrigation - , tournesol sable irrigation - et tournesol limon irrigation - . Concernant le sous-graphe "c", des valeurs de θ_{avant} inférieures à 0,02 ont été mesurées. La masse des plantes était déduite de la masse totale des pots sur base d'une interpolation entre les moyennes des masses des plantes qui ont subi le même traitement. Cependant, si cette moyenne est supérieure à la masse d'un individu, alors la teneur en eau est sous-estimée.

5.2.1.3 Conclusion

Pour conclure cette analyse des conditions expérimentales, il peut être conclu que les mesures des paramètres climatiques étaient suffisamment proches des cibles. En revanche, la teneur en eau du sol, la conductivité hydraulique et la succion du sol étaient presque entièrement hors des intervalles visés. En conséquence, les régimes hydriques des traitements n'ont pas été respectés. Afin de quantifier les conditions réellement appliquées, des moyennes de la teneur en eau et des différentes propriétés qui en dépendent ont été calculées. Il s'agit des moyennes dont la méthode de calcul a été

décrite précédemment à la Section 5.1.3.7 Moyennes des conditions expérimentales et leur notation. Néanmoins, malgré le non-respect des cibles prévues, les pots de chaque combinaison d'espèce de plante et de type de sol ont été irrigués avec deux régimes hydriques différents, ce qui correspond au concept initial du protocole.

5.2.2 Estimation des variables affectées

Les conditions expérimentales effectivement appliquées (variables explicatives) ont été discutées précédemment. Dans cette section, les mesures sur les plantes (variables affectées) sont étudiées. Les barres d'erreurs verticales dans les graphes suivants correspondent à l'écart type des valeurs d'un même traitement. Les mesures de la masse et de la surface foliaires et racinaires sont reprises en annexe au Tableau A.3 – Mesures de la masse et de la surface foliaire et

5.2.2.1 Masses fraîches totales

Les moyennes par traitement des masses fraîches totales en fonction des degrés jours de croissance sont reprises à la Figure 27.

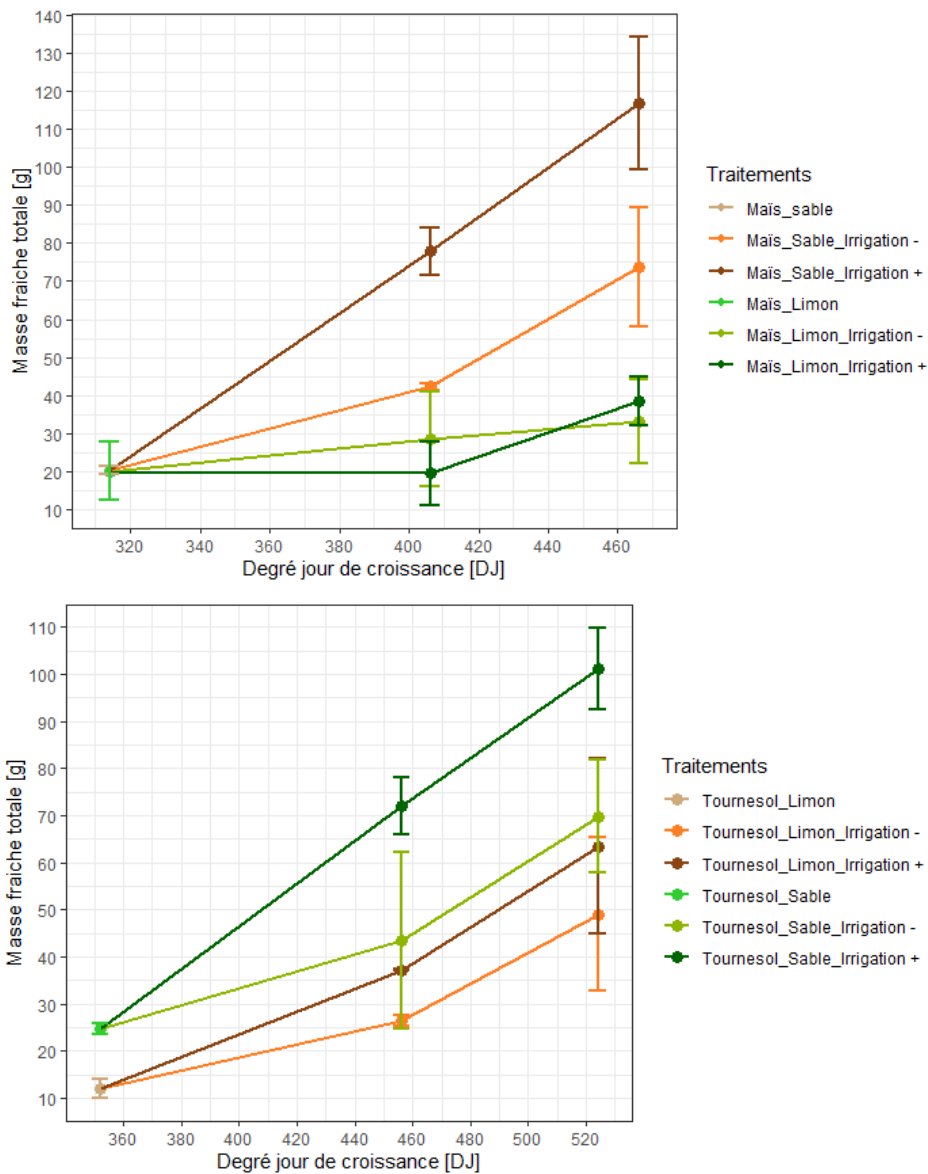


Figure 27 – Moyennes de la masse fraiche totale par traitement et par collecte en fonction des degrés jours de croissance

Les valeurs des mesures de la même espèce de plante, prises lors de la même collecte, ont la même valeur de degré jour de croissance. Une tendance opposée est observée entre le maïs et le tournesol concernant le type de sol. En effet, le type de sol dans lequel les maïs cultivés avaient une plus grande masse était le limon alors qu'il s'agissait du sable pour les tournesols. Les plantes les plus irriguées ont une masse fraiche totale plus grande.

5.2.2.2 Surface foliaire

Les données moyennes par traitement et par collecte, en fonction des degrés jours de croissance, sont présentées à la Figure 28.

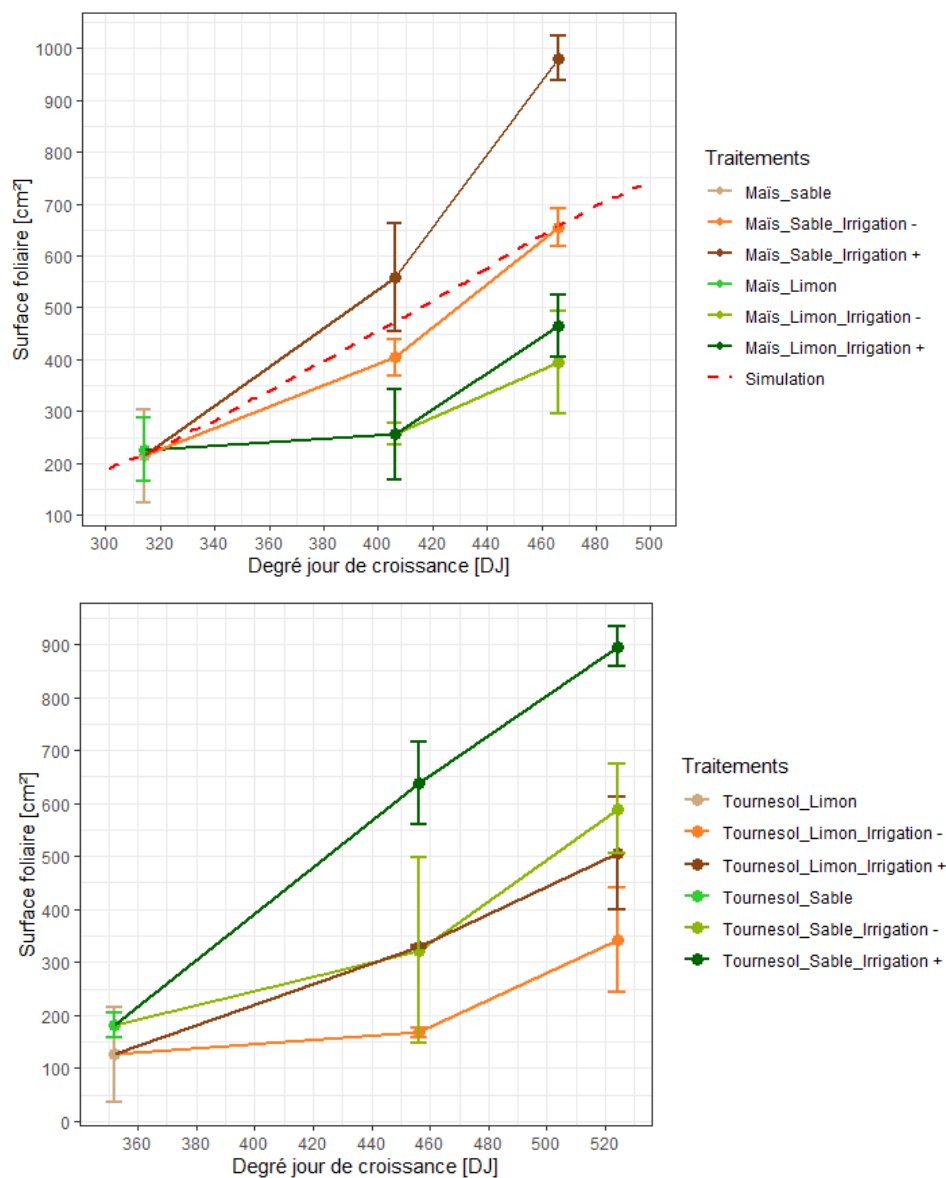


Figure 28 – Moyenne par traitement et par collecte de la surface foliaire en fonction des degrés jour de croissance, simulation effectuée avec le modèle PlaNet-Maize

La simulation a été réalisée à l'aide du modèle PlaNet-Maize avec les paramètres suivants du Tableau 8. Les valeurs par défaut des autres paramètres n'ont pas été modifiées.

Tableau 8 - Paramètres de la simulation de la croissance du maïs avec le modèle PlaNet-Maize

Paramètres	Valeurs
Intensité du rayonnement photosynthétiquement actif	500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2.\text{s})$
Température	26 °C
Potentiel matriciel du sol initial	-0,05 MPa

5.2.2.3 Surface racinaire

Les données moyennes par traitement et par collecte de la surface racinaire, en fonction des degrés jours de croissance, sont détaillées à la Figure 29.

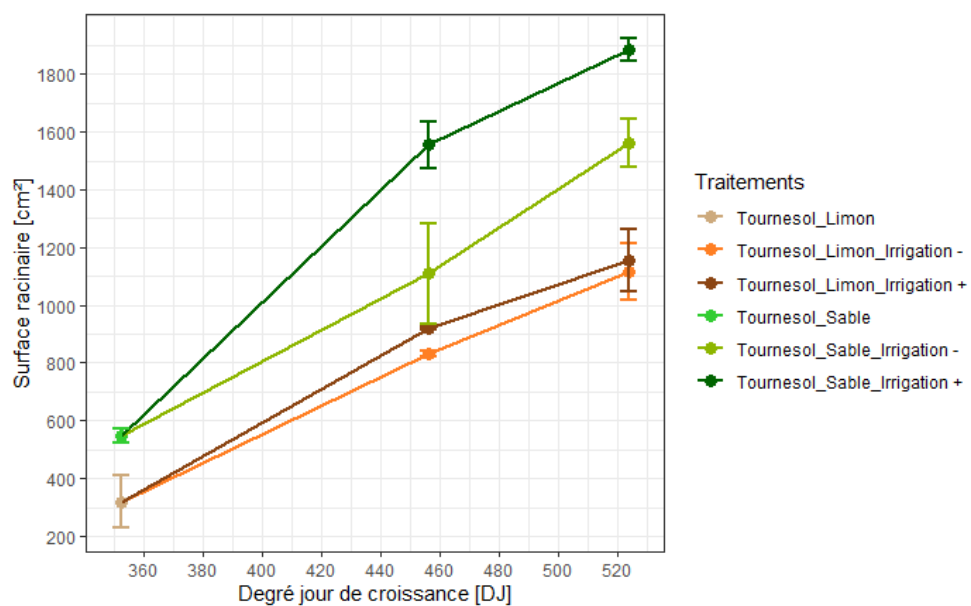
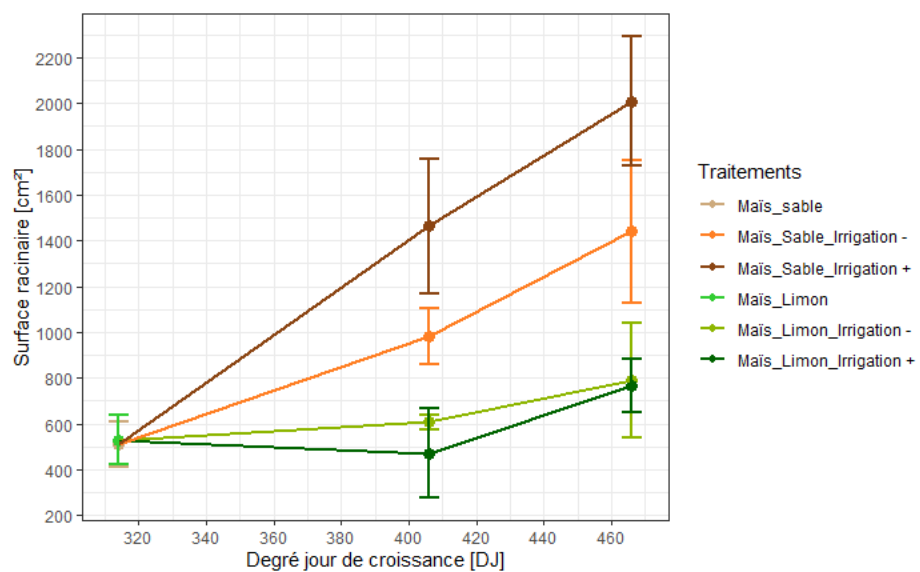


Figure 29 – Moyennes par traitements et par collecte de la surface racinaire en fonction des degrés jours

5.2.2.4 Transpiration

Les moyennes par traitement de la quantité d'eau transpirée entre chaque irrigation sont reprises à la Figure 30 – Moyenne par traitement de la transpiration entre chaque irrigation.

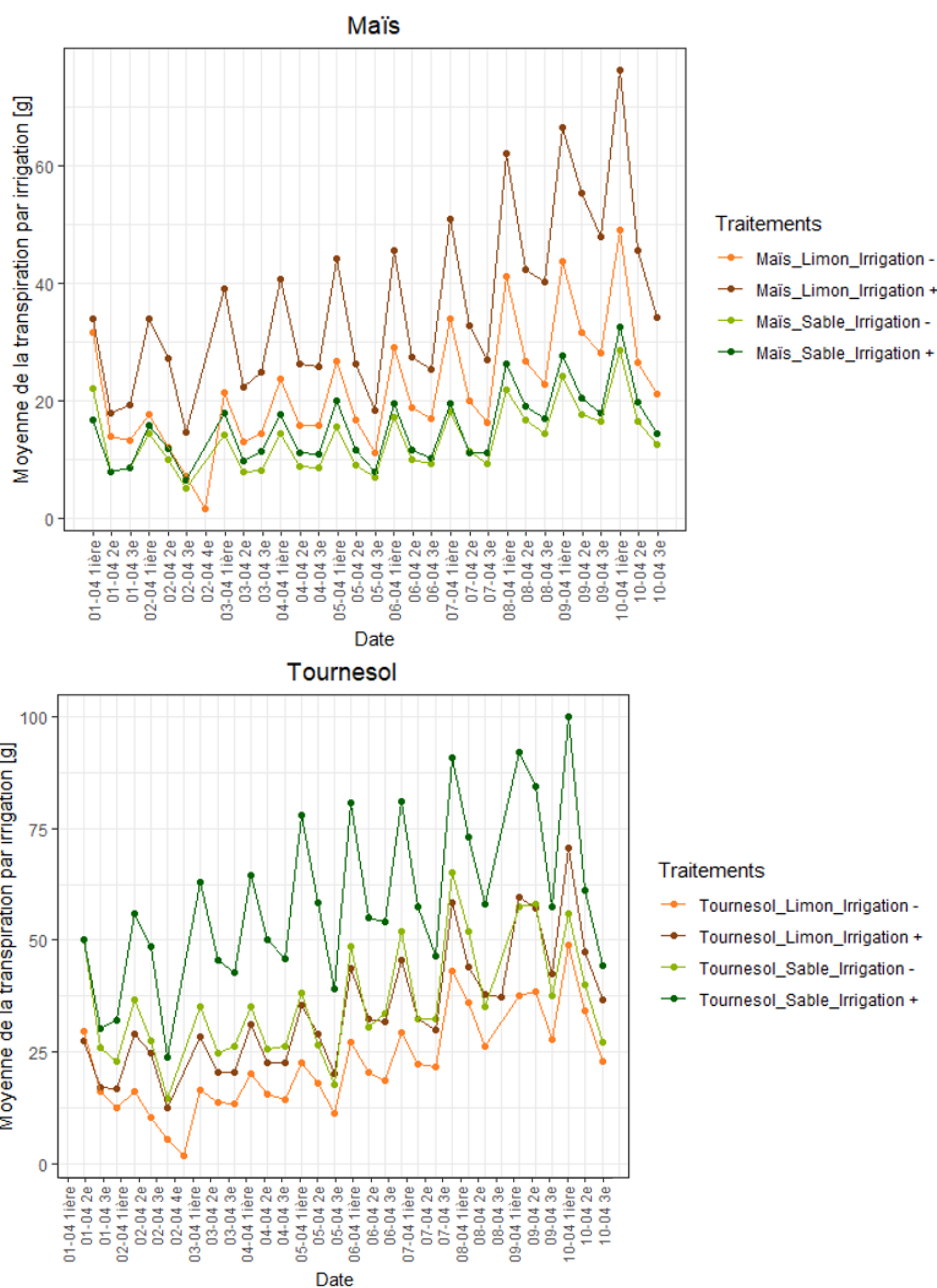


Figure 30 – Moyenne par traitement de la transpiration entre chaque irrigation

La première irrigation de chaque jour est systématiquement celle avant laquelle le plus d'eau a été transpirée. En effet, la durée de la nuit s'ajoute au temps d'éclairement qui était réparti équitablement entre les irrigations d'une même journée.

5.2.2.5 Potentiel foliaire

Deux mesures de potentiel par traitement ont été prises, à l'obscurité, la veille du jour final de l'expérience. Une mesure supplémentaire a été réalisée pour les traitements *maïs limon irrigation -* et *ournesol sable irrigation +*. Les valeurs sont présentées dans la Figure 31.

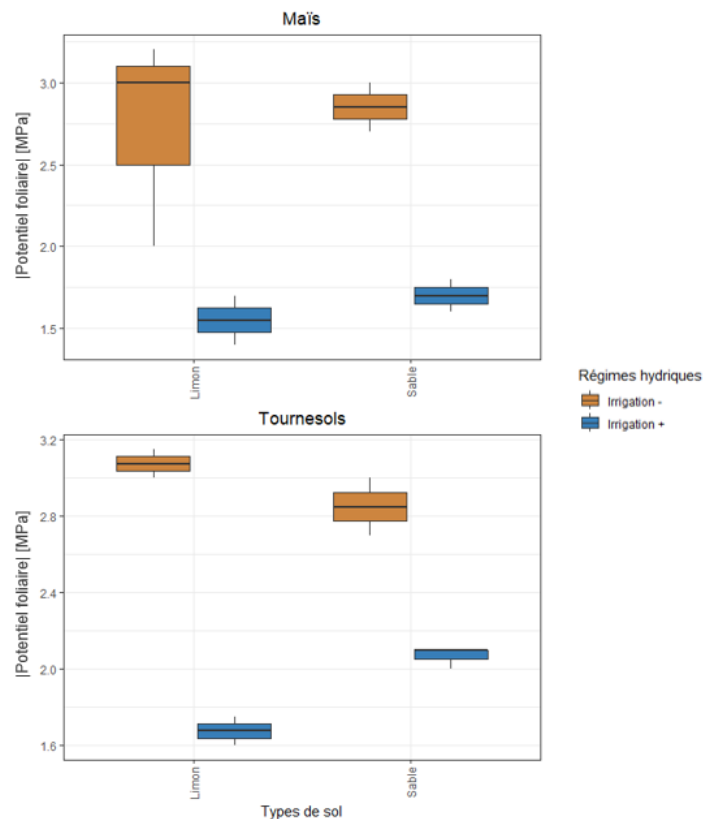


Figure 31 - Potentiel foliaire, mesures réalisées à l'obscurité

Il apparaît que la valeur absolue du potentiel foliaire des plantes les moins irriguées est plus élevée que celui des plantes les plus irriguées. Ces mesures prouvent que la différence de régime hydrique du traitement était suffisante pour impacter le potentiel hydrique foliaire. Les résultats entre le maïs et le tournesol sont semblables.

5.2.3 Étude statistique de l'impact des conditions sur le RS

L'étude statistique est réalisée sur les données de surface foliaire et racinaire de la troisième collecte. Dans un premier temps, la normalité de la distribution de ces séries de valeurs a été vérifiée avec le test de Shapiro-Wilk. La variation des moyennes par traitement est analysée avec une ANOVA en considérant les traitements comme des facteurs indépendants. Les variations des moyennes entre les différents traitements sont mutuellement comparées avec une analyse post hoc, avec un seuil de significativité de 0,05. La méthode de correction utilisée est la méthode de Bonferroni. Les résultats de l'analyse post hoc sont combinés à un boxplot pour permettre de visualiser la variabilité

et les écarts des moyennes, entre traitements. Les résultats des maïs et des tournesols sont présentés dans des graphes séparés. Une three-way ANOVA a également été effectuée pour déterminer la significativité du type de plante, du type de sol et du régime hydrique séparément, au lieu de considérer les traitements comme un facteur en tant que tel. La three-way ANOVA permet aussi de tester la significativité des combinaisons de ces facteurs.

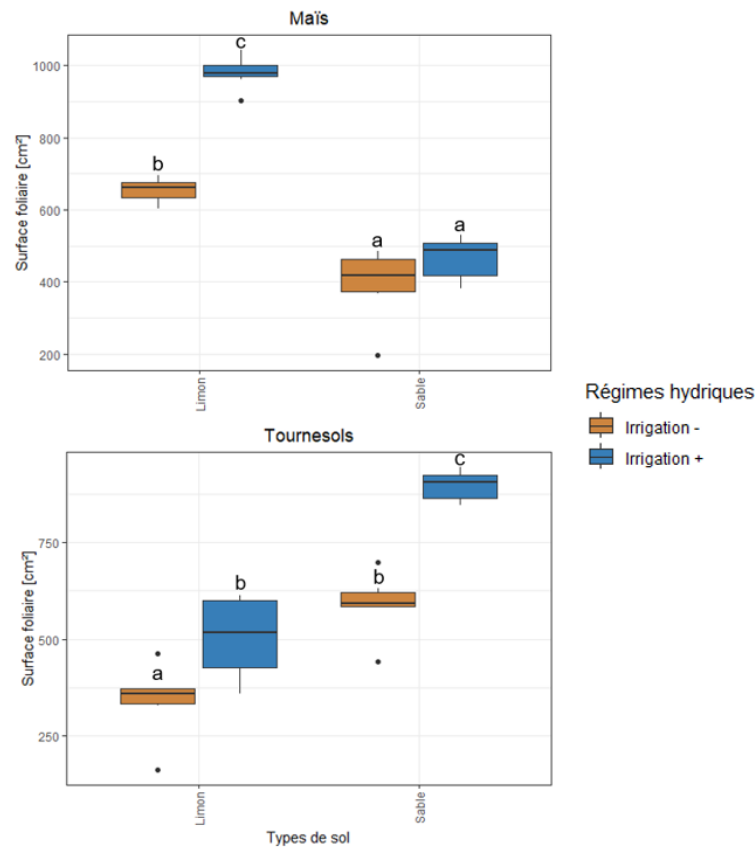


Figure 32 - Surface foliaire en fonction du type de sol et du type d'irrigation pour le maïs et le tournesol, les lettres correspondent aux groupes significativement différents à un seuil de 0,05

La moyenne des traitements *maïs sable irrigation +* et *maïs sable irrigation -* ne sont pas significativement différentes. C'est le même cas pour celles des traitements *tournesol limon irrigation +* et *tournesol sable irrigation -*. Le régime hydrique est un facteur significatif avec une p-valeur inférieure à 0,0001 tout comme sa combinaison avec le type de plante. En revanche, la combinaison du régime hydrique et du type de sol n'est pas significative.

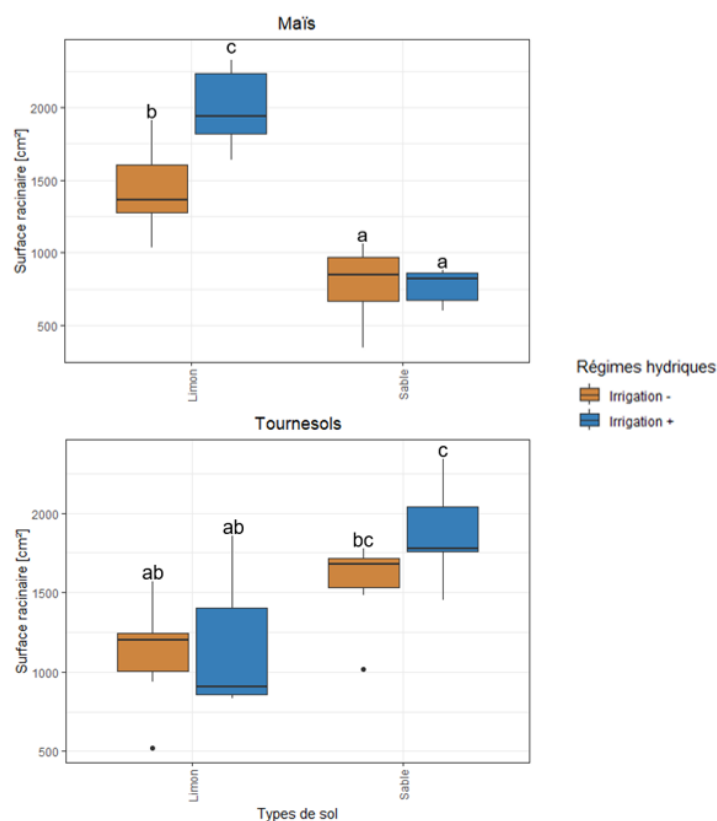


Figure 33 – Surface racinaire en fonction du type de sol et du type d'irrigation pour le maïs et le tournesol, les lettres correspondent aux groupes significativement différents à un seuil de 0,05

Les moyennes des traitements avec des types de sol différents sont plus souvent significativement différentes que celles de traitement avec des régimes hydriques différents. Pourtant le facteur type de sol et le facteur régime hydrique sont tous les deux significatifs avec respectivement une p-valeur inférieure à 0,01 et inférieure à 0,001.

À la fois pour la surface foliaire et racinaire, *maïs limon irrigation + tournesol sable irrigation +* se démarquent en étant les groupes avec les plus grandes surfaces.

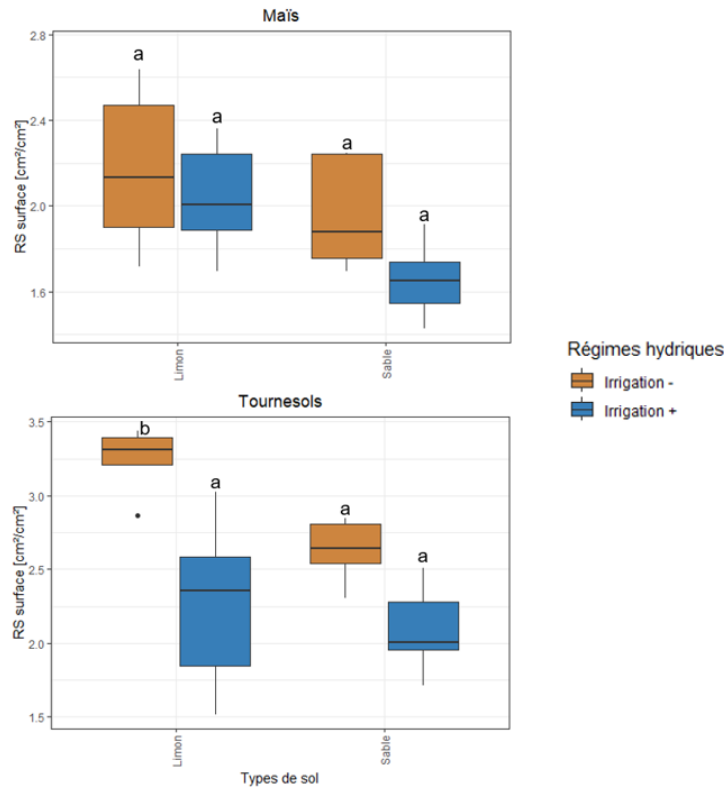


Figure 34 – Ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire en fonction du type de sol et du type d'irrigation pour le maïs et le tournesol, les lettres correspondent aux groupes significativement différents à un seuil de 0,05

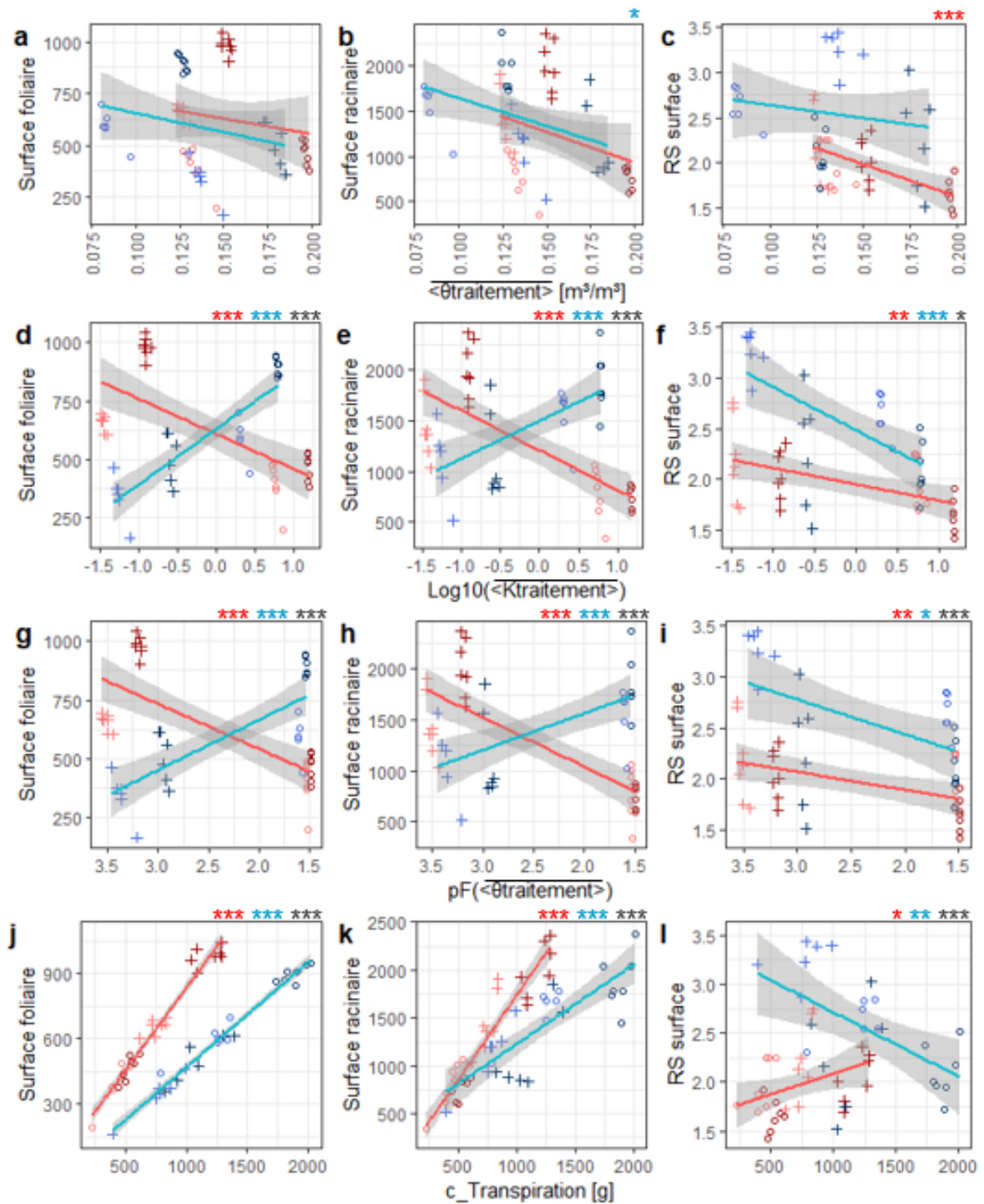
En ce qui concerne le maïs, il n'y a pas de différence significative entre les moyennes des différents traitements. Et dans le cas du tournesol, seul le traitement *tournesol limon irrigation -* est différent des autres. Cependant, malgré l'absence de significativité, il peut être observé que le RS diminue lorsque les plantes sont plus irriguées. Il s'agit du résultat attendu puisque les plantes les mieux irriguées sont moins limitées par la disponibilité en eau et peuvent donc allouer une plus grande part de leurs ressources à la partie aérienne.

5.2.4 Comparaison des stratégies de réponse au stress

hydrique du maïs et du tournesol

Dans cette section, les variables affectées (surface foliaire, surface racinaire et RS en termes de surface) sont mises en relation avec variables explicatives ($\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle}$, $\overline{\langle K_{\text{traitement}} \rangle}$, $pF(\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle})$ et la transpiration cumulée). L'objectif est de déterminer si des tendances différentes sont observées entre les données du maïs et du tournesol. Uniquement les données de la troisième collecte ont été employées. Elles sont représentées dans chacun des sous-graphes de la Figure 35. Une droite de régression (méthode des moindres carrés ordinaires) et un intervalle de confiance avec un niveau de fiabilité de 95 % ont été calculés par espèce de plante. Des tests de

Student ont permis de déterminer si la relation entre chaque variable affectée et chaque variable explicative était significative. Une nouvelle régression linéaire a été réalisée en incluant le facteur de l'espèce de plante pour déterminer si la combinaison de celle-ci et des variables explicatives avait un impact significatif.



— Maïs + Limon
— Tournesol o Sable

Couleurs foncées : Irrigation +
 Couleurs claires : Irrigation -

* : Significativité de la variable explicative pour le maïs
 * : Significativité de la variable explicative pour le tournesol
 * : Significativité de la combinaison de l'espèce de plante et de la variable explicative

Niveau de significativité :

" * " < 0,05 ; " ** " < 0,01 ; " *** " < 0,001

Figure 35 – Étude de l'impact de $\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle$, $\langle K_{\text{traitement}} \rangle$, $pF(\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle)$ et la transpiration cumulée sur la surface foliaire, la surface racinaire et le RS en termes de surface pour le maïs et le tournesol

La teneur en eau est la variable explicative dont l'effet sur les variables affectées est le moins significatif. Toutefois, il a un impact significatif sur la surface racinaire du tournesol et un impact très significatif sur RS du maïs. La droite de régression de la surface foliaire diminue avec $\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle}$. Cependant, lorsque les types de sols sont analysés séparément, il apparaît que la surface foliaire augmente lorsque les plantes étaient plus irriguées. Au moins la disponibilité en eau est un facteur limitant, au plus l'accroissement de la surface foliaire peut être envisagé. La surface racinaire diminue avec $\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle}$, comme attendu. La taille des plantes pourrait être un facteur confondant. En effet, RA des plantes *irrigation* – pourrait être plus petites que celles des plantes *irrigation* + car la taille globale des plantes les moins irriguées serait plus petite en raison d'un apport en eau moins optimal. L'utilisation du RS évite ce problème.

$\overline{\langle K_{\text{traitement}} \rangle}$ et $\text{pF}(\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle})$ sont des meilleures variables explicatives que $\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle}$. Deux mesures de la surface racinaire des tournesols *limon irrigation* – s'éloignent des autres. Cependant, elles n'ont pas été écartées en raison du faible nombre de réplicas total, à savoir six. Ces valeurs sont symbolisées par des symboles « + » bleus foncés. Il est observé, pour le maïs, que LA et RA diminuent lorsque K augmente et quand la succion diminue. L'inverse est observé pour le tournesol. Cette tendance s'explique par l'effet de du type de sol lors de l'expérience. Pour rappel, les tournesols étaient plus grands quand ils étaient cultivés dans le sable qui était le substrat avec des valeurs de K et de succion les plus petites, dans la gamme de teneur en eau de l'expérience. À l'opposé, les maïs cultivés dans le limon ont atteint une plus grande taille que ceux cultivés dans le sable. Toutefois, RS diminue lorsque K augmente et quand la succion diminue, à la fois pour le maïs et le tournesol. Les pentes des droites de régression de RS pour ces deux variables explicatives sont plus négatives pour le tournesol que pour le maïs.

Le cumul de transpiration est la variable explicative la plus corrélée avec la surface foliaire et la surface racinaire. Ce résultat était attendu puisque, d'un côté, les feuilles sont les organes à travers lesquels la plante transpire et effectue la photosynthèse. De l'autre, les racines permettent de prélever l'eau nécessaire pour la transpiration. Le RS du maïs augmente lorsque le cumul de transpiration augmente, alors que l'inverse est observé pour le tournesol. Le maïs est une plante isohydrique qui a donc une régulation plus fine de l'ouverture des stomates et par conséquent de son potentiel hydrique. En allouant proportionnellement plus de ressources aux racines, le maïs améliore sa capacité à prélever l'eau et réduit les contraintes du manque d'eau. Dès lors, son taux de transpiration augmente. En contraste, le tournesol est anisohydrique. Étant donné que sa conductivité stomatique est peu contrôlée et que la transpiration proportionnelle à la surface foliaire, alors la transpiration du tournesol augmente parallèlement à la surface foliaire. Le RS présente donc un moyen pour réguler la transpiration.

5.3 Discussion

5.3.1 Incertitudes des mesures de la surface racinaire

Plusieurs éléments augmentaient l'incertitude des mesures de la surface racinaire. Premièrement, une partie des racines est perdue lors du lavage des racines. Le lavage des racines des plantes cultivées dans le sable se déroulait sans complication. En revanche, celui des racines des plantes cultivées dans le limon demandait de devoir séparer des blocs de substrat en coupant une partie des racines. Deuxièmement, des racines se superposaient lors du scan ce qui mène à une sous-estimation de la surface foliaire. Troisièmement, les scans ne couvraient pas toujours l'entièreté du contenant dans lequel les racines ont été étendues. En effet, il arrivait que l'image soit coupée et que les bords du récipient ne soient pas scannés. Enfin, comme il peut être observé sur le scan de la Figure 36, des reflets apparaissaient lorsque les racines n'étaient pas complètement immergées.

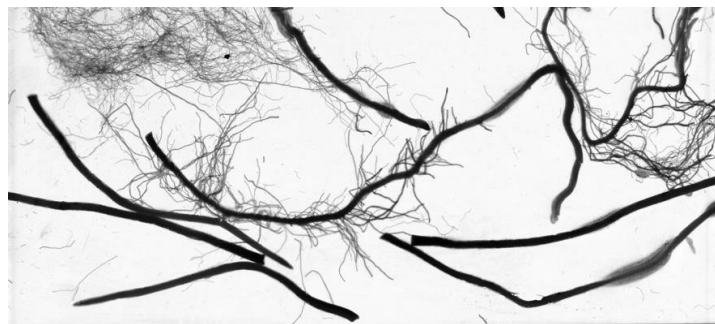


Figure 36 - Scan effectué avec un scanneur Epson V850 Pro d'une partie des racines d'un maïs, coupées à leur base pour les séparer du reste du système racinaire, immergées dans une lamelle d'eau contenue dans un récipient transparent, image d'une longueur réelle de 20,5 cm

Ces reflets étaient surtout créés par les racines les plus épaisses et rigides des maïs et la base des racines des tournesols. Ce problème affectait majoritairement les scans des racines des maïs. Afin d'éviter ces reflets, un film plastique, comme un transparent de rétroprojection, peut être utilisé pour garder les racines complètement immergées.

5.3.2 Taille et forme des pots

Un compromis a été trouvé pour sélectionner la taille des pots. Un pot de grande taille permet de réduire la variation de la teneur, car la plante prélèverait une plus petite quantité en proportion de la quantité d'eau totale dans le pot. L'inconvénient de la diminution de la variation de la teneur en eau qu'elle rallonge le temps de transition entre les teneurs en eau initiales et celles visées pour les traitements. De plus, la quantité de substrat est limitée. Il s'agit d'une limite de moyens. En outre, plus le volume de substrat augmente, plus la taille de la rhizosphère diminue de manière proportionnelle. Moins la rhizosphère est représentative, moins le substrat contenu dans le pot est homogène.

Non seulement la taille du pot a une influence sur l'expérience, mais aussi sa forme. Une forme de pot plus allongée pourrait être préférable pour éviter de limiter la croissance verticale des racines. En outre, une ouverture plus étroite du pot permettrait de réduire la surface de contact avec l'air et donc de diminuer l'évaporation, en plus d'augmenter la proportion de surface bénéficiant de l'ombre des plantes.

5.3.3 Perspective d'améliorations de la correction de la masse des plantes pour la planification de l'irrigation

L'estimation des masses des plantes pour corriger le volume irrigué se basait sur les moyennes des masses des plantes qui ont subi le même traitement. Puisque deux collectes ont été effectuées avant la collecte finale, les valeurs des masses cibles des pots ont été corrigées deux fois. Premièrement, les collectes de plantes en cours d'expérience permettent d'effectuer qu'un nombre limité de corrections. Deuxièmement, les collectes intermédiaires diminuent le nombre de répliques finaux alors que les mesures intermédiaires ne sont pas indispensables pour l'analyse de ce travail. En effet, seules les mesures de la troisième collecte ont été gardées pour l'analyse statistique. De plus, la correction s'appuie que sur une moyenne et ne prend pas en compte la différence de taille entre les individus d'un même traitement. C'est pourquoi il serait pertinent de créer un modèle qui permet d'estimer la masse d'un maïs ou d'un tournesol sur base de sa hauteur. Une expérience pourrait être menée au préalable dans ce seul but. Ce modèle permettrait de corriger les masses cibles plus régulièrement, d'augmenter le nombre de répliques collectés en fin d'expérience et de prendre en compte la taille de chaque individu.

Si la méthode de correction employée pendant l'expérience est réemployée pour une prochaine expérience, il devient essentiel de mesurer la masse non seulement de la partie aérienne, mais également du système racinaire. Il est préférable de potentiellement retarder la correction d'un jour en raison du temps nécessaire pour l'extraction des racines, plutôt que d'appliquer une rectification qui sous-estimerait le poids de ma plante de moitié. Il a été observé qu'un ajustement continu était nécessaire pour maintenir la teneur en eau dans la plage cible. Or, la méthode employée ne permettait que des corrections ponctuelles. De plus, elle permet de corriger les masses de l'irrigation qu'après avoir pris des mesures de masses, ce qui rend cette méthode non proactive. Une solution pour pallier ce problème serait d'augmenter le nombre de collectes ou d'employer un modèle pour estimer la croissance des plantes. Les valeurs du modèle PlanNet-Maize coïncidaient avec les mesures de masse des maïs de l'expérience principale.

En outre, il serait pertinent de raccourcir l'expérience de plusieurs jours. Il est apparu que les systèmes racinaires avaient complètement colonisé le substrat des pots. La limitation de l'espace dans le pot était devenue un facteur d'influence du développement des racines de façon croissante. Il n'était plus justifié de calculer le ratio entre la longueur des racines et la longueur de la tige, car dans pratiquement tous les cas, les racines avaient

déjà atteint le fond du pot et s'étaient même introduites entre les mailles de la toile de fond. De plus, les racines plus jeunes sont plus faciles à nettoyer et à scanner.

Un système d'irrigation entièrement automatique permettrait d'irriguer les pots plus régulièrement et donc de garder les teneurs en eau dans des intervalles plus petits. Outre la fréquence des irrigations, le déplacement régulier des pots pour les irriguer augmente la chance de renverser leur contenu. Lorsque cela arrive, la mesure de la teneur en eau est définitivement faussée.

6 Conclusion

Deux expériences ont été réalisées dans le cadre de ce mémoire dans le but d'améliorer notre compréhension de l'impact de la sécheresse sur le développement du maïs et du tournesol. La première a servi de test préliminaire à plus petite échelle. Une série d'erreurs ont été identifiées ainsi que des solutions permettant de les corriger pour améliorer le protocole de la seconde. Elle a, notamment, permis de se rendre compte de l'importance de planifier les irrigations à des heures fixes pour éviter tout biais du calcul des taux de transpiration.

La seconde expérience visait à étudier l'effet de la variation de trois autres facteurs : l'espèce de plante (maïs et tournesol), le type de sol (sable ou limon) et le régime hydrique (deux types d'irrigations différents). Au moins neuf plantes ont été cultivées pour chacune des huit combinaisons de traitement, jusque 25 jours après leur émergence. Les traitements hydriques ont été appliqués 15 jours après l'émergence. Les plantes étaient cultivées en pots, dans des conditions de température, d'humidité et d'ensoleillement contrôlées.

Une première étape a consisté à vérifier que les conditions expérimentales étaient bien respectées. La température était stable et atteignait la cible programmée. Le VPD a été maintenu aux cibles souhaitées pour la moitié des jours de traitement. Le déficit de pression vapeur était inférieur à la cible de deux kPa en raison d'un manque de gestion de l'humidité de l'air. Toutefois, le VPD n'est pas descendu en dessous de 1,75 kPa en journée. Les mesures de l'intensité du rayonnement photosynthétiquement actif n'étaient pas fiables en raison du déplacement répété de la sonde.

La mesure de la masse des pots avant et après chaque irrigation a permis d'estimer la teneur en eau et donc de déduire les taux d'évapotranspiration. Une estimation de la courbe de rétention et de la courbe de conductivité a été réalisée à l'aide d'une analyse des propriétés hydriques des deux substrats. Les valeurs de teneur en eau ont été converties en valeurs de succion et de conductivité hydraulique à partir de ces courbes. Concernant les teneurs en eau des substrats, il a constaté que les cibles n'avaient pas été respectées en raison d'une sous-estimation de la masse des plantes au cours de

l'expérience. Une moyenne cumulée depuis le début de l'application du traitement et pondérée par le temps d'éclairement a été calculée pour prendre au mieux en considération la réalité des conditions subies par les plantes.

La surface foliaire, la surface racinaire, la masse fraîche et sèche du système racinaire et de la partie aérienne ont été calculées pour chaque plante. Il a été constaté que les maïs cultivés dans le limon ont atteint des tailles plus grandes alors que les tournesols les plus grands étaient ceux cultivés dans le sable.

La significativité de la différence entre les moyennes du RS de chacun des traitements a été calculée. L'analyse statistique qui traitait les maïs et les tournesols séparément a montré que là les moyennes des traitements n'étaient pas significativement différentes à l'exception de *tournesol limon irrigation* – qui était le traitement qui se distinguait des autres.

Puisque l'analyse des données en considérant les traitements comme des facteurs discrets et indépendants n'a pas été fructueuse, une approche plus quantitative a été suivie.

En effet, les données de surfaces foliaires, de surfaces racinaires et de leur ratio ont été mises en relation avec $\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle}$, $\overline{\langle K_{\text{traitement}} \rangle}$, $\text{pF}(\overline{\langle \theta_{\text{traitement}} \rangle})$ et le cumul de transpiration. Une régression linéaire a été calculée pour les données de chaque espèce de plante afin de comparer leur tendance. Cette approche a, notamment, mis en évidence que le RS du maïs était proportionnel au cumul de la transpiration alors que le RS tournesol suit la tendance opposée.

7 Perspectives

Une prochaine étape serait de déterminer la raison pour laquelle les tournesols cultivés dans le sable étaient plus grands que ceux cultivés dans le limon alors que l'inverse a été remarqué dans le maïs.

Il est recommandé d'estimer à nouveau les paramètres de la courbe de rétention et la courbe de conductivité avec les valeurs de teneurs en eau à pF 4,2 et la conductivité hydraulique. Il serait aussi suggéré de vérifier, une nouvelle fois, la masse volumique apparente après avoir séché les deux substrats. Les nouvelles valeurs de succion et de K pourraient être comparées à celles précédemment calculées.

Le scan des racines donne un résultat sur lequel une erreur commise. Il serait intéressant de la quantifier. De plus, il est suggéré d'adopter une autre méthode de mesure qui présenterait un meilleur équilibre entre la qualité des résultats et le temps requis pour la mesure.

Six ou sept réplicas ont été collectés pour chaque traitement à la fin de l'expérience. Afin d'améliorer la qualité de l'analyse statistique, soit un plus grand nombre de réplicas, soit un plus petit nombre de facteurs étudiés, tout en gardant le même nombre de plantes total serait souhaitable.

L'expérience s'inscrivait dans une étude qui cherchait à étudier l'impact du VPD en plus de l'espèce de plante, du type de sol et du régime hydrique. Cependant, la confusion au niveau des teneurs en eau cibles et le manque de correction de la masse des plantes présenteraient des biais trop importants pour comparer les résultats de l'expérience principale avec une nouvelle expérience utilisant une nouvelle valeur de VPD. Il est recommandé de recommencer l'expérience principale en évitant les erreurs qui ont été commise, comme cela avait été fait avec l'expérience test de ce mémoire. Ces nouvelles expériences pourraient se baser sur l'analyse de données à réaliser pendant et après l'expérience, déjà existante.

8 Bibliographie

- Acasuso-Rivero, C., Murren, C. J., Schlichting, C. D., & Steiner, U. K. (2019). Adaptive phenotypic plasticity for life-history and less fitness-related traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1904), 20190653. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0653>
- Amos, B., & Walters, D. T. (2006). Maize Root Biomass and Net Rhizodeposited Carbon. *Soil Science Society of America Journal*, 70(5), 1489-1503. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0216>
- Anandhi, A. (2016). Growing degree days – Ecosystem indicator for changing diurnal temperatures and their impact on corn growth stages in Kansas. *Ecological Indicators*, 61, 149-158. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.08.023>
- Anderegg, W. R. L., Wolf, A., Arango-Velez, A., Choat, B., Chmura, D. J., Jansen, S., Kolb, T., Li, S., Meinzer, F., Pita, P., Resco de Dios, V., Sperry, J. S., Wolfe, B. T., & Pacala, S. (2017). Plant water potential improves prediction of empirical stomatal models. *PloS One*, 12(10), e0185481-e0185481. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185481>
- Australian and New Zealand societies of plant sciences. (2018). *Plants in Action*. <https://www.rseco.org/content/632-rootshoot-ratios.html>
- Benjamin, J. G., Nielsen, D. C., Vigil, M., Mikha, M., & Calderon, F. (2014). Water Deficit Stress Effects on Corn (*Zea mays* , L.) Root:Shoot Ratio. *Open Journal of Soil Science*, 04, 151-160. <https://doi.org/10.4236/ojss.2014.44018>
- Berlin, J., Quisenberry, J. E., Bailey, F., Woodworth, M., & McMichael, B. L. (1982). Effect of water stress on cotton leaves. I. An electron microscopic stereological study of the palisade cells [*Gossypium hirsutum*]. *Plant Physiology (Bethesda)*, 70(1), 238-243. <https://doi.org/10.1104/pp.70.1.238>

Boyer, J. S. (1970). Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean, and Sunflower at Various Leaf Water Potentials 1. *Plant Physiology*, 46(2), 233-235. <https://doi.org/10.1104/pp.46.2.233>

Caruso, C. M., Maherali, H., & Sherrard, M. (2006). Plasticity of Physiology in *Lobelia*: Testing for Adaptation and Constraint. *Evolution*, 60(5), 980-990.

Casadebaig, P., Debaeke, P., & Lecoecur, J. (2008). Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *European Journal of Agronomy*, 28(4), 646-654. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.02.001>

Chapter 8: Water Cycle Changes. (s. d.).

Charrier, G., Delzon, S., Domec, J.-C., Zhang, L., Delmas, C. E. L., Merlin, I., Corso, D., King, A., Ojeda, H., Ollat, N., Prieto, J. A., Scholach, T., Skinner, P., van Leeuwen, C., & Gambetta, G. A. (2018). Drought will not leave your glass empty : Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions. *Science Advances*, 4(1), eaao6969. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao6969>

Damgaard, C., Weiner, J., & Nagashima, H. (2002). Modelling individual growth and competition in plant populations : Growth curves of *Chenopodium album* at two densities. *Journal of Ecology*, 90(4), 666-671. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00700.x>

da Silva, A. P., & Kay, B. D. (2004). Linking process capability analysis and least limiting water range for assessing soil physical quality. *Soil and Tillage Research*, 79(2), 167-174. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.07.005>

Davies, W. J., Wilkinson, S., & Loveys, B. (2002). Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in

agriculture. *New Phytologist*, 153(3), 449-460. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00345.x>

Drought and Agriculture | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations. (s. d.). Consulté 13 juin 2023, à l'adresse <https://www.fao.org/land-water/water/drought/droughtandag/en/>

Ehdaie, B., Layne, A. P., & Waines, J. G. (2012). Root system plasticity to drought influences grain yield in bread wheat. *Euphytica*, 186(1), 219-232. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0585-9>

FAO. (s. d.). Consulté 16 juin 2023, à l'adresse <https://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/sunflower/en/>

FAOSTAT. (s. d.). Consulté 16 juin 2023, à l'adresse <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>

Fitter, A. H. (1994). *Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root systems to soil heterogeneity*. Academic Press.

Garland, T., Jr, & Kelly, S. A. (2006). Phenotypic plasticity and experimental evolution. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2344-2361. <https://doi.org/10.1242/jeb.02244>

Germ, M., URBANC, O., & KOCJAN, D. (2005). *The response of sunflower to acute disturbance in water availability*. 85.

Hawkesford, M. J., & Riche, A. B. (2020). Impacts of G x E x M on Nitrogen Use Efficiency in Wheat and Future Prospects. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2020.01157>

- Hochberg, U., Rockwell, F. E., Holbrook, N. M., & Cochard, H. (2018). Iso/Anisohydry : A Plant–Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. *Trends in Plant Science*, 23(2), 112-120. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.002>
- HSIAO, T. C., & ACEVEDO, E. (1975). Plant Responses to Water Deficits, Water-Use Efficiency, and Drought Resistance. In *Developments in Agricultural and Managed-Forest Ecology* (Vol. 1, p. 59-84). <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-41273-7.50012-X>
- Huang, C.-W., Domec, J.-C., Palmroth, S., Pockman, W. T., Litvak, M. E., & Katul, G. G. (2018). Transport in a coordinated soil-root-xylem-phloem leaf system. *Advances in Water Resources*, 119, 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2018.06.002>
- Huber, A. E., Melcher, P. J., Piñeros, M. A., Setter, T. L., & Bauerle, T. L. (2019). Signal coordination before, during and after stomatal closure in response to drought stress. *New Phytologist*, 224(2), 675-688. <https://doi.org/10.1111/nph.16082>
- IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. A Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, (in press)
- Jaramillo R., A., & Guzman M., O. (1984). *Relación entre la temperatura y el crecimiento en coffea Arabica L variedad Caturra*. <https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/708>
- Keller, T., Silva, A., Tormena, C., Giarola, N., Cavalieri Polizeli, K., Stettler, M., & Arvidsson, J. (2015). SoilFlex-LLWR : Linking a soil compaction model with the least limiting water range concept. *Soil Use and Management*, 31. <https://doi.org/10.1111/sum.12175>

- Kim, W., Iizumi, T., & Nishimori, M. (2019). Global Patterns of Crop Production Losses Associated with Droughts from 1983 to 2009. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 58(6), 1233-1244. <https://doi.org/10.1175/JAMC-D-18-0174.1>
- Laitinen, R. A. E., & Nikoloski, Z. (2019). Genetic basis of plasticity in plants. *Journal of Experimental Botany*, 70(3), 739-745. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery404>
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., & Gilbert, S. F. (2008). EvoDevo and Niche Construction : Building Bridges. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY PART B- MOLECULAR AND DEVELOPMENTAL EVOLUTION*, 310B(7), 549-566. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21232>
- Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., & Mencuccini, M. (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*, 204(1), 105-115. <https://doi.org/10.1111/nph.12912>
- Matthews, M. A., Van Volkenburgh, E., & Boyer, J. S. (1984). Acclimation of leaf growth to low water potentials in sunflower. *Plant, Cell & Environment*, 7(3), 199-206. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11614641>
- Moraes, M. T. D., Debiasi, H., Carlesso, R., Franchini, J. C., & Silva, V. R. D. (2014). Critical limits of soil penetration resistance in a rhodic Eutrudox. *Revista Brasileira de Ciência Do Solo*, 38(1), 288-298. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832014000100029>
- Olesen, J. E., Trnka, M., Kersebaum, K. C., Skjelvåg, A. O., Seguin, B., Peltonen-Sainio, P., Rossi, F., Kozyra, J., & Micale, F. (2011). Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. *European Journal of Agronomy*, 34(2), 96-112. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.11.003>

- Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, *209*(12), 2362-2367. <https://doi.org/10.1242/jeb.02070>
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots : Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, *193*(1), 30-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Ranjan, A., Sinha, R., Singla-Pareek, S. L., Pareek, A., & Singh, A. K. (2022). Shaping the root system architecture in plants for adaptation to drought stress. *Physiologia Plantarum*, *174*(2), e13651. <https://doi.org/10.1111/ppl.13651>
- Saab, I. N., Sharp, R. E., Pritchard, J., & Voetberg, G. S. (1990). Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiology (Bethesda)*, *93*(4), 1329-1336. <https://doi.org/10.1104/pp.93.4.1329>
- Sah, R. P., Chakraborty, M., Prasad, K., Pandit, M., Tudu, V. K., Chakravarty, M. K., Narayan, S. C., Rana, M., & Moharana, D. (2020). Impact of water deficit stress in maize : Phenology and yield components. *Scientific Reports*, *10*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59689-7>
- Sandhu, N., Raman, K. A., Torres, R. O., Audebert, A., Dardou, A., Kumar, A., & Henry, A. (2016). Rice Root Architectural Plasticity Traits and Genetic Regions for Adaptability to Variable Cultivation and Stress Conditions. *Plant Physiology*, *171*(4), 2562-2576. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00705>
- Sauter, A., Davies, W. J., & Hartung, W. (2001). The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant : The fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal*

- of *Experimental Botany*, 52(363), 1991-1997.
<https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.1991>
- Schmitt, J., Dudley, S. A., & Pigliucci, M. (1999). Manipulative Approaches to Testing Adaptive Plasticity: Phytochrome-Mediated Shade-Avoidance Responses in Plants. *The American Naturalist*, 154(S1), S43-S54.
<https://doi.org/10.1086/303282>
- Sharp, R. E., & Davies, W. J. (1980). Solute Regulation and Growth by Roots and Shoots of Water-Stressed Maize Plants. *Planta*, 147(1), 43-49.
- Sheoran, S., Kaur, Y., Kumar, S., Shukla, S., Rakshit, S., & Kumar, R. (2022). Recent Advances for Drought Stress Tolerance in Maize (*Zea mays* L.): Present Status and Future Prospects. *Frontiers in Plant Science*, 13, 872566.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.872566>
- Shi, P., Liu, M., Yu, X., Gielis, J., & Ratkowsky, D. A. (2019). Proportional Relationship between Leaf Area and the Product of Leaf Length and Width of Four Types of Special Leaf Shapes. *Forests*, 10(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/f10020178>
- Sobrado, M., & Turner, N. (1986). Photosynthesis, Dry-Matter Accumulation and Distribution in the Wild Sunflower *Helianthus-Petiolaris* and the Cultivated Sunflower *Helianthus-Annuus* as Influenced by Water Deficits. *OECOLOGIA*, 69(2), 181-187. <https://doi.org/10.1007/BF00377619>
- Stewart, D. W., Dwyer, L. M., & Carrigan, L. L. (1998). Phenological temperature response of maize. *Agronomy Journal*, 90(1), 73-79. Scopus.
<https://doi.org/10.2134/agronj1998.00021962009000010014x>
- Sultan, S. E. (2017). Developmental plasticity: Re-conceiving the genotype. *Interface Focus*, 7(5), 20170009. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2017.0009>

- Tagliavini, M., Veto, L. J., & Looney, N. E. (1993). Measuring Root Surface Area and Mean Root Diameter of Peach Seedlings by Digital Image Analysis. *HortScience*, 28(11), 1129-1130. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.28.11.1129>
- Taiz Lincoln, Zeiger Eduardo, Møller Ian Max, & Murphy Angus. (2018). *Plant physiology and development* (International 6. edition.). Sinauer Associates is an imprint of Oxford University Press.
- Tardieu, F., & Simonneau, T. (2023). *Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours.*
- The impact of disasters and crises on agriculture and food security: 2021.* (2021). FAO. <https://doi.org/10.4060/cb3673en>
- Trachsel, S., Sun, D., SanVicente, F. M., Zheng, H., Atlin, G. N., Suarez, E. A., Babu, R., & Zhang, X. (2016). Identification of QTL for Early Vigor and Stay-Green Conferring Tolerance to Drought in Two Connected Advanced Backcross Populations in Tropical Maize (*Zea mays* L.). *PLOS ONE*, 11(3), e0149636. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149636>
- Turhan, H., & Başer, İ. (2014). In vitro and in vivo water stress in sunflower, *Helianthus annuus* L. *Helia*, 4085478, 227-236632. <https://doi.org/10.2298/HEL0440227T>
- Turner, N. C. (s. d.). *The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content.*
- Turner, N. C., Schulze, E.-D., & Gollan, T. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia*, 65(3), 348-355. <https://doi.org/10.1007/BF00378908>
- van Kleunen, M., & Fischer, M. (2001). Adaptive Evolution of Plastic Foraging Responses in a Clonal Plant. *Ecology*, 82(12), 3309-3319. <https://doi.org/10.2307/2680154>

- Wang, M.-Z., Li, H.-L., Liu, C.-X., Dong, B.-C., & Yu, F.-H. (2022). Adaptive plasticity in response to light and nutrient availability in the clonal plant *Duchesnea indica*. *Journal of Plant Ecology*, *15*(4), 795-807. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab116>
- Wang, T., Hu, J., Miao, L., Yu, D., & Liu, C. (2016). The invasive stoloniferous clonal plant *Alternanthera philoxeroides* outperforms its co-occurring non-invasive functional counterparts in heterogeneous soil environments – invasion implications. *Scientific Reports*, *6*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/srep38036>
- WMO. (2021). *Atlas of Mortality and Economic Losses from Weather, Climate and Water Extremes (1970–2019) (WMO-No. 1267)*. WMO.
- Yeh, H.-F., Huang, T.-T., & Lee, J.-W. (2021). Effect of Unimodal and Bimodal Soil Hydraulic Properties on Slope Stability Analysis. *Water*, *13*(12), Article 12. <https://doi.org/10.3390/w13121674>
- Yuan, C., Lei, T., Mao, L., Liu, H., & Wu, Y. (2009). Soil surface evaporation processes under mulches of different sized gravel. *CATENA*, *78*(2), 117-121. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2009.03.002>
- Zhu, J., Kaeppeler, S. M., & Lynch, J. P. (2005). Mapping of QTLs for lateral root branching and length in maize (*Zea mays* L.) under differential phosphorus supply. *TAG. Theoretical and Applied Genetics. Theoretische Und Angewandte Genetik*, *111*(4), 688-695. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2051-3>

9 Annexes

I. Solution d'Hoegland

Tableau A.1 – Composition de la solution d'Hoegland

Réactifs		Solution mère		Solution fille		
Composants	M.M (g/mol)	[C] (M)	[C] (g/L)	V/L (ml)	V/25L (ml)	[C] finale dans 25L
KNO ₃	101,103	2	202,206	2,5	62,5	0,005
Ca(NO ₃) _x 4H ₂ O	236,15	2	472,3	2,5	62,5	0,005
MgSO ₄ X 7H ₂ O	246,47	2	492,94	1	25	0,002
NH ₄ NO ₃	80,04	1	80,04	1	25	0,002
Minors :						
H ₃ BO ₃	61,83	0,0463	2,86			0,000046
MnCl ₂ X 4H ₂ O	197,91	0,0091	1,81			0,000091
ZnSO ₄ X 7H ₂ O	287,56	0,0008	0,22	1	25	0,00000076
CuSO ₄ X 5H ₂ O	249,69	0,0002	0,051			0,00000031
H ₃ MoO ₄ X H ₂ O or	180,97	0,0005	0,09			0,00000049
Na ₂ MoO ₄ x 2 H ₂ O	241,95	0,0005	0,12			0,00000049
KH ₂ PO ₄ (pH to 6 with 3M KOH)	136,08	1	136	0,5	12,5	0,0005
C ₁₀ H ₁₂ N ₂ FeNaO ₈	421,1	0,0356	15,0000178	3	75	0,0001068

Commentaires :

- 3/5 d'eau déminéralisée et 2/5 de solution mère
- pH corrigé avec une solution de HCl 1 M pour l'amener à un pH de 5

II. Horaire photopériode

La photopériode était initialement réglée pour durer de 1h à 17h. Pour la première partie de l'expérience, une irrigation par jour était suffisante pour maintenir la teneur en eau dans l'intervalle cible. Elle était faite à 15h. À partir du 29 mars, deux irrigations étaient nécessaires par jour. Elles avaient lieu à 8h et 15h.

L'horaire de la photopériode a été décalé d'une heure, le 1^{er} avril, dès lors que trois irrigations quotidiennes firent nécessaires pour maintenir les teneurs en eau dans les intervalles cibles. Ce changement a été fait pour permettre aux expérimentateurs de se rendre plus tard au phytotron tout en gardant un temps égal entre les irrigations. La première irrigation était faite à 7h, la seconde à 12h et la dernière à 17h. Les pots étaient donc irrigués après cinq heures d'éclairement, sur la même journée. La dernière irrigation par jour devait être faite au plus tard une heure avant l'extinction des feux pour pouvoir travailler à la lumière.

III. Nombre de répliques prélevés par collecte : récapitulatif

Tableau A.2 - Nombre de répliques prélevés par collecte

	Collecte 1	Collecte 2	Collecte 3	Somme des collectes
Maïs_Limon_Irrigation -	/	3	7	10
Maïs_Limon_Irrigation +	1	3	7	11
Maïs_Sable_Irrigation -	1	2	7	10
Maïs_Sable_Irrigation +	/	3	7	10
Maïs_Limon	2	/	/	2
Maïs_Sable	2	/	/	2
Tournesol_Limon_Irrigation -	3	2	6	11
Tournesol_Limon_Irrigation +	1	2	6	9
Tournesol_Sable_Irrigation -	1	3	6	10
Tournesol_Sable_Irrigation +	/	3	7	10
Tournesol_Sable	2	/	/	2
Total	13	21	53	87

IV. Mesures sur chaque plante de la surface foliaire et racinaire ainsi que de la masse fraîche et sèche de la partie aérienne et du système racinaire

Tableau A.3 – Mesures de la masse et de la surface foliaire et racinaire

Label	Espèce	Type de sol	Régime hydrique	n° collecte	Surface foliaire [cm ²]	Surface racinaire [cm ²]	Surface racinaire * pi [cm ²]
1	Tournesol	Limon	Irrigation +	3	409,08	280,97	882,69
2	Tournesol	Limon	Irrigation +	3	476,54	265,02	832,58
3	Tournesol	Limon	Irrigation +	2	332,17	284,81	894,76
5	Tournesol	Limon	Irrigation +	1	81,70	127,62	400,93
6	Tournesol	Limon	Irrigation +	3	560,57	270,58	850,05
7	Tournesol	Limon	Irrigation +	3	613,75	590,61	1855,46
8	Tournesol	Limon	Irrigation +	3	360,18	297,33	934,09
9	Tournesol	Limon	Irrigation +	2	328,41	300,73	944,77
10	Tournesol	Limon	Irrigation +	3	612,88	497,67	1563,48
11	Tournesol	Limon	Irrigation -	3	371,39	400,79	1259,12
12	Tournesol	Limon	Irrigation -	2	161,48	284,12	892,59
13	Tournesol	Limon	Irrigation -	2	173,57	245,41	770,98
14	Tournesol	Limon	Irrigation -	1	83,52	85,18	267,60
15	Tournesol	Limon	Irrigation -	1	78,33	91,22	286,58
16	Tournesol	Limon	Irrigation -	3	462,64	499,96	1570,67

17	Tournesol	Limon	Irrigation -	3	371,38	381,61	1198,86
18	Tournesol	Limon	Irrigation -	1	258,81	103,06	323,77
19	Tournesol	Limon	Irrigation -	3	349,69	382,67	1202,19
20	Tournesol	Limon	Irrigation -	3	327,41	298,92	939,08
21	Maïs	Limon	Irrigation +	2	673,97	547,38	1719,64
22	Maïs	Limon	Irrigation +	3	960,18	612,53	1924,32
23	Maïs	Limon	Irrigation +	3	903,43	521,08	1637,02
24	Maïs	Limon	Irrigation +	1	114,15	155,28	487,83
25	Maïs	Limon	Irrigation +	3	1011,22	545,10	1712,48
26	Maïs	Limon	Irrigation +	3	977,76	689,95	2167,54
27	Maïs	Limon	Irrigation +	2	525,32	485,32	1524,68
28	Maïs	Limon	Irrigation +	3	977,93	734,78	2308,38
29	Maïs	Limon	Irrigation +	3	990,84	618,65	1943,55
30	Maïs	Limon	Irrigation +	3	1042,10	753,73	2367,91
31	Maïs	Limon	Irrigation -	3	602,35	328,94	1033,40
32	Maïs	Limon	Irrigation -	3	607,21	433,57	1362,10
33	Maïs	Limon	Irrigation -	3	668,10	574,12	1803,65
34	Maïs	Limon	Irrigation -	3	694,74	608,12	1910,47
35	Maïs	Limon	Irrigation -	3	661,66	432,45	1358,58
36	Maïs	Limon	Irrigation -	2	424,04	339,11	1065,35
37	Maïs	Limon	Irrigation -	3	662,74	449,67	1412,68
38	Maïs	Limon	Irrigation -	2	424,54	329,74	1035,91
39	Maïs	Limon	Irrigation -	2	364,48	267,12	839,18
40	Maïs	Limon	Irrigation -	3	684,29	381,76	1199,33
41	Maïs	Sable	Irrigation +	3	867,14	553,24	1738,05
42	Maïs	Sable	Irrigation +	3	908,36	565,18	1775,57
43	Maïs	Sable	Irrigation +	3	936,49	650,82	2044,61
44	Maïs	Sable	Irrigation +	2	574,43	473,06	1486,16
45	Tournesol	Sable	Irrigation +	3	846,50	462,42	1452,74
46	Tournesol	Sable	Irrigation +	3	905,52	564,86	1774,56
47	Tournesol	Sable	Irrigation +	3	943,87	754,34	2369,83
48	Tournesol	Sable	Irrigation +	2	614,88	508,20	1596,56
49	Tournesol	Sable	Irrigation +	3	860,64	649,94	2041,85
50	Tournesol	Sable	Irrigation +	2	725,98	502,84	1579,72
51	Tournesol	Sable	Irrigation -	2	384,68	368,47	1157,58
52	Tournesol	Sable	Irrigation -	3	629,90	549,23	1725,46
53	Tournesol	Sable	Irrigation -	1	154,62	178,25	559,99
54	Tournesol	Sable	Irrigation -	3	583,16	471,91	1482,55
55	Tournesol	Sable	Irrigation -	3	698,54	565,89	1777,80
56	Tournesol	Sable	Irrigation -	3	592,39	533,21	1675,13
57	Tournesol	Sable	Irrigation -	2	457,24	443,23	1392,45
58	Tournesol	Sable	Irrigation -	3	592,55	536,64	1685,90
59	Tournesol	Sable	Irrigation -	3	441,99	324,43	1019,23
60	Tournesol	Sable	Irrigation -	2	125,64	248,26	779,93
61	Maïs	Sable	Irrigation +	3	486,50	261,06	820,14

62	Maïs	Sable	Irrigation +	2	348,51	197,29	619,80
63	Maïs	Sable	Irrigation +	3	524,88	268,30	842,89
64	Maïs	Sable	Irrigation +	3	436,06	198,27	622,88
65	Maïs	Sable	Irrigation +	3	401,05	190,30	597,85
66	Maïs	Sable	Irrigation +	3	380,34	231,71	727,94
67	Maïs	Sable	Irrigation +	2	177,67	80,75	253,68
68	Maïs	Sable	Irrigation +	2	240,59	172,71	542,58
69	Maïs	Sable	Irrigation +	3	490,81	280,10	879,96
70	Maïs	Sable	Irrigation +	3	530,93	279,08	876,76
71	Maïs	Sable	Irrigation -	3	473,36	338,47	1063,33
72	Maïs	Sable	Irrigation -	3	380,36	227,56	714,90
73	Maïs	Sable	Irrigation -	3	417,25	297,87	935,79
74	Maïs	Sable	Irrigation -	1	158,14	129,22	405,96
75	Maïs	Sable	Irrigation -	3	196,50	110,46	347,02
76	Maïs	Sable	Irrigation -	2	271,59	200,19	628,92
77	Maïs	Sable	Irrigation -	3	448,81	320,83	1007,92
78	Maïs	Sable	Irrigation -	3	484,20	269,83	847,70
79	Maïs	Sable	Irrigation -	3	366,81	197,85	621,56
80	Maïs	Sable	Irrigation -	2	241,47	186,51	585,94
S1	Maïs	Limon	/	1	243,80	196,75	618,11
S2	Maïs	Limon	/	1	286,78	136,22	427,95
S3	Maïs	Limon	Irrigation +	2	474,33	364,31	1144,51
S4	Maïs	Sable	/	1	249,84	188,58	592,44
S5	Maïs	Sable	/	1	272,14	187,35	588,58
S6	Tournesol	Sable	/	1	201,84	176,23	553,64
S7	Tournesol	Sable	/	1	185,87	168,50	529,36
S8	Tournesol	Limon	Irrigation -	3	162,99	166,17	522,04

Label	Masse foliaire fraîche [g]	Masse fraîche de la partie aérienne [g]	Masse racinaire fraîche [g]	Masse foliaire sèche [g]	Masse sèche de la partie aérienne [g]	Masse racinaire sèche [g]
1	13,45	19,55	24,40	1,85	2,45	0,85
2	17,55	24,85	26,50	2,80	3,60	1,60
3	11,50	16,19	21,15	1,80	2,25	0,75
5	3,55	5,58	9,39	0,55	0,80	0,35
6	20,55	28,20	27,75	3,25	4,00	1,10
7	24,30	32,40	53,55	3,10	3,95	1,75
8	13,50	18,40	37,35	1,85	2,40	0,85
9	11,41	15,57	21,45	1,65	2,05	0,80
10	25,00	34,60	52,90	3,60	4,70	1,65
11	13,55	19,40	29,45	2,75	3,50	1,25
12	5,58	8,54	18,65	0,90	1,20	0,75
13	5,54	8,89	16,75	1,05	1,40	0,70
14	2,31	3,93	6,70	0,40	0,55	0,20

15	2,45	4,17	6,85	0,30	0,45	0,20
16	17,40	24,30	48,25	2,65	3,65	1,50
17	13,80	19,65	32,30	1,95	2,65	1,10
18	2,37	3,88	7,70	0,30	0,45	0,20
19	13,25	18,35	38,10	1,90	2,50	1,20
20	11,85	16,80	23,80	1,90	2,45	0,95
21	19,22	37,65	42,00	3,30	5,10	2,60
22	23,45	45,95	55,35	4,15	6,10	2,70
23	23,10	46,40	52,10	4,15	6,35	3,10
24	5,05	8,62	11,70	0,65	0,95	0,70
25	23,85	47,35	49,80	4,20	6,55	3,20
26	25,75	52,95	68,20	4,80	7,90	4,00
27	31,16	45,44	37,70	2,55	3,75	2,05
28	26,55	54,35	80,00	4,65	7,65	4,40
29	25,10	51,25	78,30	4,90	8,00	4,00
30	28,00	56,80	79,65	5,05	8,05	4,60
31	13,20	24,00	26,25	2,10	3,10	1,75
32	15,05	29,10	34,95	2,85	4,25	2,40
33	17,50	33,40	59,90	3,45	5,30	3,60
34	16,85	33,30	56,25	3,15	5,05	2,85
35	16,45	31,45	52,45	2,90	4,60	3,15
36	10,09	19,90	22,80	1,85	2,90	1,50
37	14,85	28,95	38,90	2,65	4,15	2,50
38	11,10	21,35	21,35	2,15	3,20	1,70
39	9,84	18,96	22,25	1,85	2,75	1,40
40	16,55	30,60	36,85	2,95	4,35	2,15
41	35,05	45,30	45,45	5,05	6,35	2,10
42	36,05	49,05	53,65	5,15	6,90	2,30
43	37,45	51,90	61,10	5,30	7,25	2,70
44	22,21	31,23	34,60	2,65	3,55	1,35
45	34,30	47,35	57,30	4,95	6,60	2,55
46	33,95	47,90	45,75	5,20	7,15	2,35
47	38,25	51,70	57,85	5,65	7,55	3,00
48	22,97	32,70	39,20	3,15	4,20	1,40
49	33,75	45,50	47,90	4,85	6,25	2,15
50	27,90	37,70	40,25	3,85	4,90	1,70
51	13,94	19,80	27,35	2,05	2,75	1,10
52	25,10	33,90	45,20	3,85	5,20	2,10
53	5,08	7,65	15,75	0,75	1,00	0,35
54	21,80	31,25	36,45	3,10	4,30	1,75
55	27,75	38,70	38,25	3,90	5,70	2,10
56	23,60	32,30	43,30	3,30	4,55	1,90
57	17,64	25,07	35,10	2,65	3,70	1,40
58	24,15	34,20	38,10	3,75	5,30	1,80
59	14,65	19,70	27,00	1,90	2,40	0,90

60	4,38	8,30	14,75	0,60	1,10	0,50
61	10,35	19,80	22,85	2,20	3,15	1,95
62	7,50	13,77	14,55	1,25	1,80	/
63	10,10	18,80	21,70	2,00	2,60	1,60
64	8,00	14,80	15,35	1,45	2,15	1,35
65	8,70	16,80	18,10	1,80	2,55	/
66	7,80	14,40	16,35	1,50	2,00	1,15
67	3,54	6,57	5,05	0,75	1,00	0,35
68	4,58	8,82	9,50	0,80	1,15	0,65
69	10,80	19,55	22,40	1,75	2,70	1,75
70	11,45	22,25	25,05	2,25	3,35	2,00
71	10,45	20,10	28,35	2,00	3,20	2,05
72	7,75	14,15	19,00	1,35	1,95	1,30
73	8,60	15,75	19,80	1,65	2,30	1,60
74	2,81	4,64	6,45	0,40	0,55	0,45
75	3,30	6,25	6,00	0,70	0,95	0,40
76	22,20	27,07	10,10	0,80	1,30	0,90
77	9,40	18,05	22,15	1,75	2,55	1,65
78	9,45	17,45	15,85	1,55	2,25	1,55
79	6,20	12,60	16,55	1,45	2,00	1,15
80	4,92	9,38	10,05	0,75	1,15	0,60
S1	4,84	8,55	10,45	0,75	1,00	0,60
S2	6,33	11,07	10,00	1,00	1,30	0,70
S3	30,44	43,76	27,25	2,30	3,60	1,85
S4	5,38	9,21	15,65	0,80	1,00	0,65
S5	5,81	9,75	14,05	0,80	1,05	0,65
S6	6,54	9,24	16,10	0,85	1,15	0,40
S7	5,99	8,59	16,90	0,80	1,05	0,45
S8	5,45	7,55	16,15	0,85	1,10	0,50

Effets de la sécheresse sur le ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire du maïs (*Zea mays*) et du tournesol (*Helianthus annuus*), en conditions contrôlées

Par Emmanuel Lezaack

Les sécheresses constituent une menace pour la santé d'un tiers de la population mondiale et se classent au deuxième rang des événements météorologiques aux conséquences les plus coûteuses. Avec le réchauffement climatique, la fréquence et l'intensité des sécheresses connaissent une augmentation croissante. Il est nécessaire d'étudier la réponse des plantes face aux sécheresses afin d'élaborer des stratégies d'adaptation.

L'objectif de ce mémoire est de comparer l'impact de la sécheresse sur le ratio entre la surface racinaire et la surface foliaire du maïs et du tournesol. Ces deux espèces sont reconnues comme ayant deux gestions de l'ouverture de leurs stomates différentes.

En complément de l'utilisation de deux espèces végétales, cette étude explore l'effet de la sécheresse du sol en adoptant une approche qui implique deux types de sols soumis à deux niveaux d'irrigation différents. Les conditions de croissance étaient contrôlées en cultivant les plantes dans un phytotron.

Le maintien des conditions expérimentales a été d'abord vérifié. Ensuite, une analyse statistique a été réalisée pour déterminer si différents traitements avaient un impact significatif sur la surface foliaire, la surface racinaire et leur ratio. Enfin, ces trois dernières variables ont été mises en relation avec une moyenne des propriétés du sol, lors de la période de l'application du traitement ainsi que la transpiration cumulée.