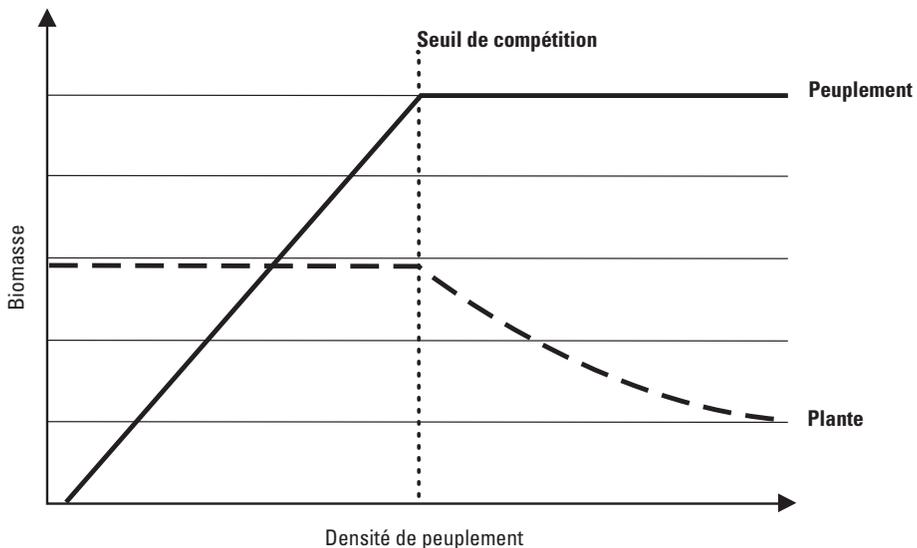


Le fonctionnement d'un peuplement végétal cultivé

À partir d'une contribution de Y. Crozat (Esa Angers)
et F. Levrault (Esa Angers)

QU'EST-CE QU'UN PEUPLEMENT VÉGÉTAL ?

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



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

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

● **La délimitation du système étudié**

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

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

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

● **Les interactions avec l'environnement**

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

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

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

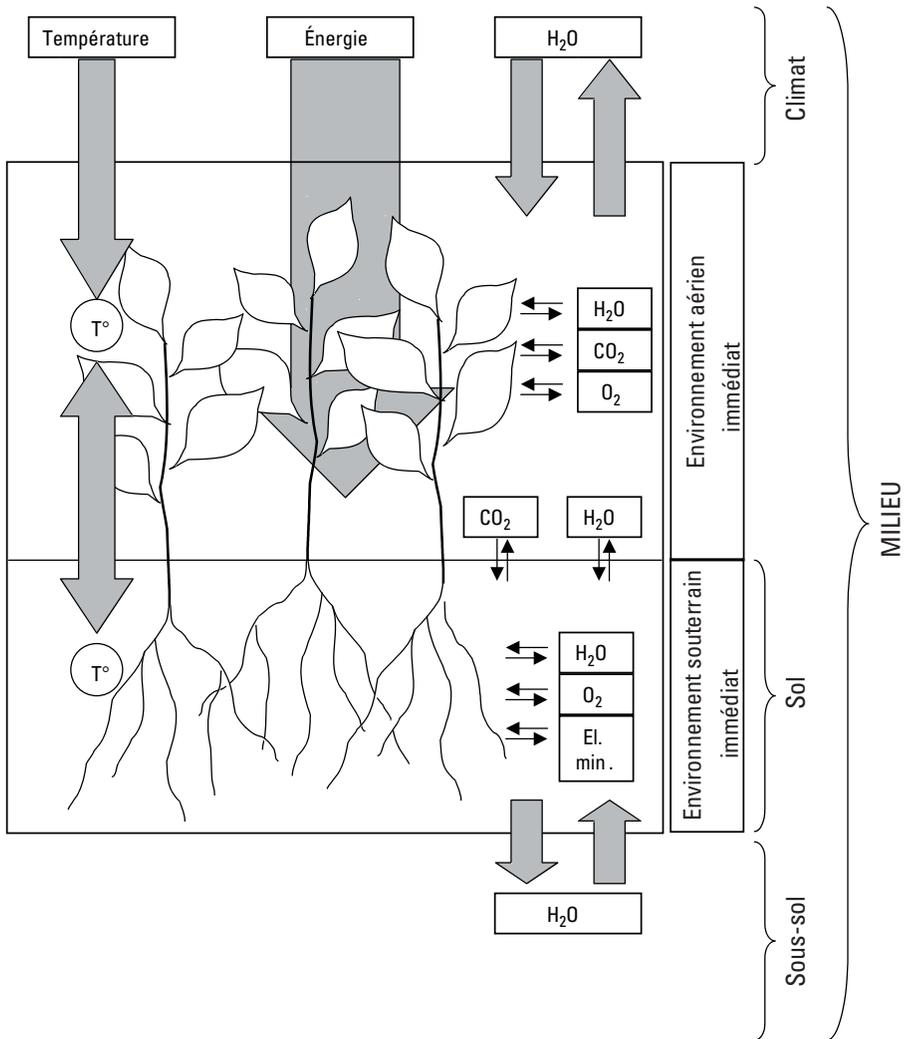
● **Les composantes du peuplement**

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

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

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

3 Mise en place de l'indice foliaire.



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

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

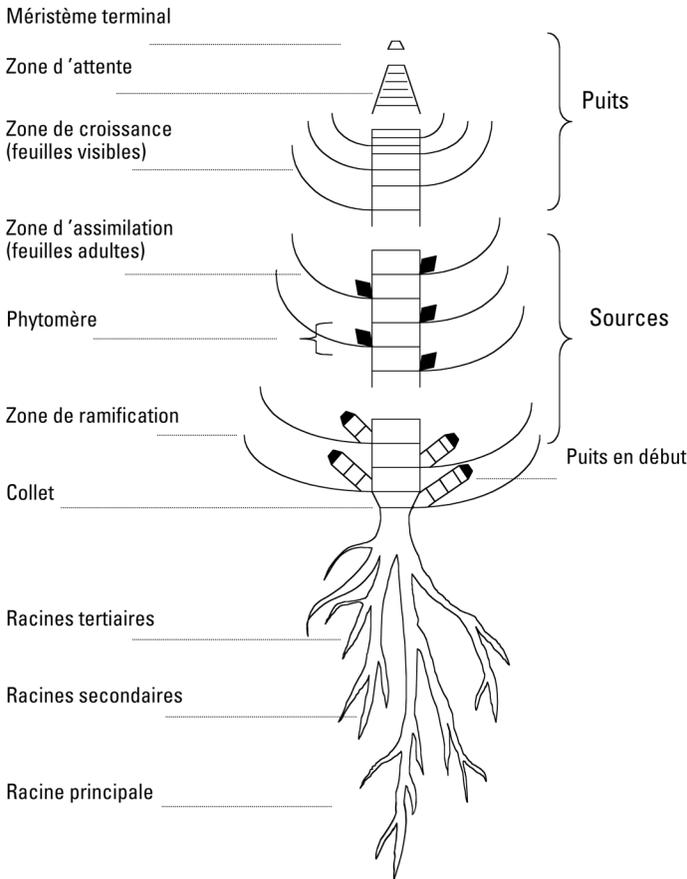
Les tiges, issues de l'élongation des entre-nœuds, conditionnent la disposition spatiale des capteurs aériens et organes reproducteurs et contiennent les vaisseaux pour le transport de la sève brute et de la sève élaborée.

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

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

LA MISE EN PLACE DES DIFFÉRENTS ORGANES

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



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

⁴ Au moins en potentialité.

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

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

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

LA CROISSANCE ET LE FONCTIONNEMENT DES ORGANES

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

● *Les capteurs aériens et la photosynthèse*

● *À l'échelle de la feuille*

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

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

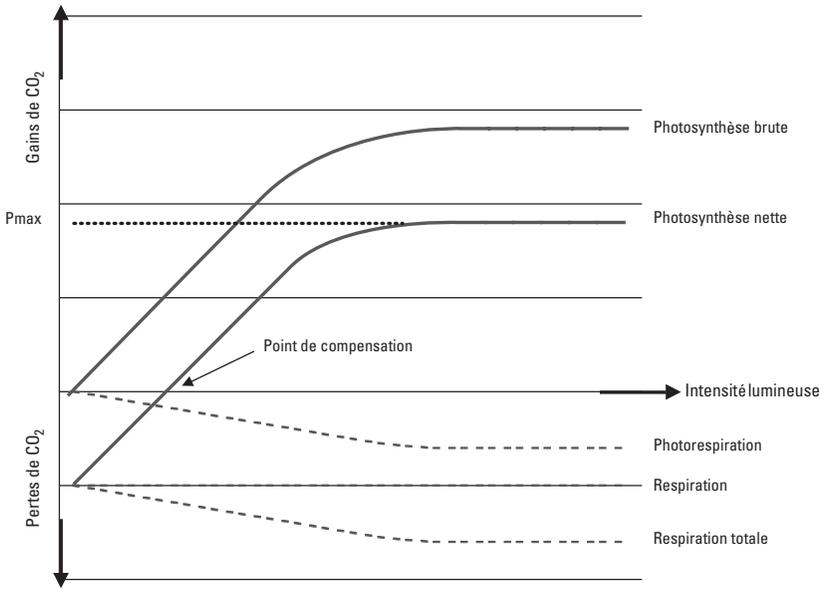
Chez les plantes en C4, la saturation s'observe pour des éclaircements plus élevés que pour celles en C3, et le Pmax est supérieur. Cette relation définit, pour chaque niveau d'éclairement, une activité photosynthétique potentielle qui sera elle même affectée par les conditions de milieu : température,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

5 Effet des basses températures.

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

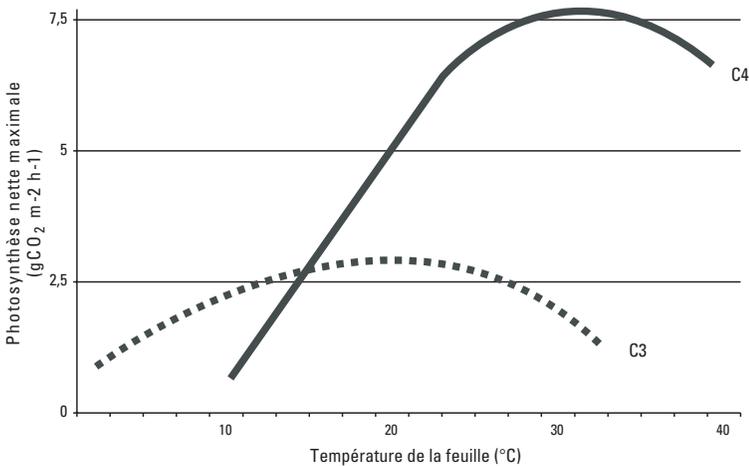
7 Caractéristiques du milieu influant sur le fonctionnement de la plante : eau, température, aération et structure du sol.

8 Quantité de CO₂ prélevée.



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

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

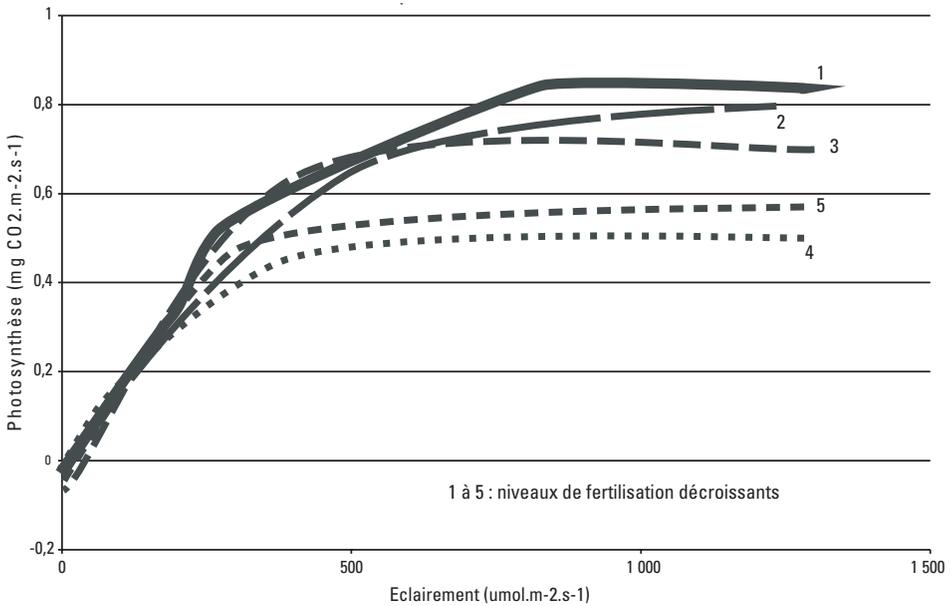


► **Figure 5 : Influence de la température d'une feuille sur son activité photosynthétique à l'éclairement maximal : comparaison des plantes en C3 et en C4 (d'après de Wit et al, 1978)**

À température fixée, le niveau de nutrition azotée de la feuille conditionne l'activité photosynthétique maximale en réponse à l'éclairement⁹, mais peu le rendement lumineux¹⁰.

⁹ Photosynthèse à rayonnement saturant.

¹⁰ Pente initiale de la relation photosynthèse-éclairement.



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

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

● À l'échelle du peuplement

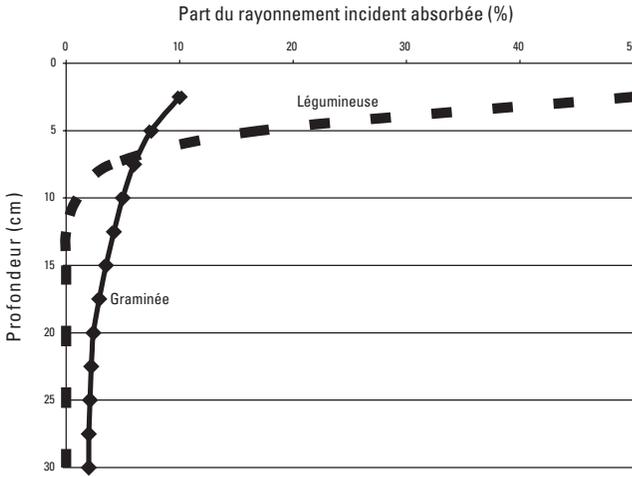
● L'indice foliaire (IF), architecture du peuplement et photosynthèse

L'indice foliaire¹¹ est le rapport de la surface de feuilles à la surface de sol correspondante¹². L'indice foliaire conditionne la capacité du peuplement à intercepter le rayonnement utile à la photosynthèse¹³. Il détermine aussi le pouvoir évapotranspirant du peuplement. L'absorption de rayonnement augmente au-delà de IF = 1, car l'absorption de la lumière visible par chaque couche de feuille est incomplète (environ 90 %). Selon la disposition spatiale des feuilles, l'absorption du rayonnement se répartit différemment sur la hauteur du peuplement végétal. Les couverts à feuilles dressées (graminées) mettent plus à contribution les étages inférieurs dans l'interception du rayonnement lumineux. Mais l'essentiel de l'activité photosynthétique reste cependant assuré par les étages foliaires supérieurs. L'obtention d'un indice foliaire trop élevé conduit à une respiration et une transpiration excessives, donc à un gaspillage des ressources. Ainsi, l'IF optimal diffère selon les espèces et leur port : environ 6 pour les plantes à port dressé comme le riz, et 3 à 4 pour les plantes à port étalé comme la pomme de terre.

11 Leaf Area Index en anglais.

12 Adimensionnel.

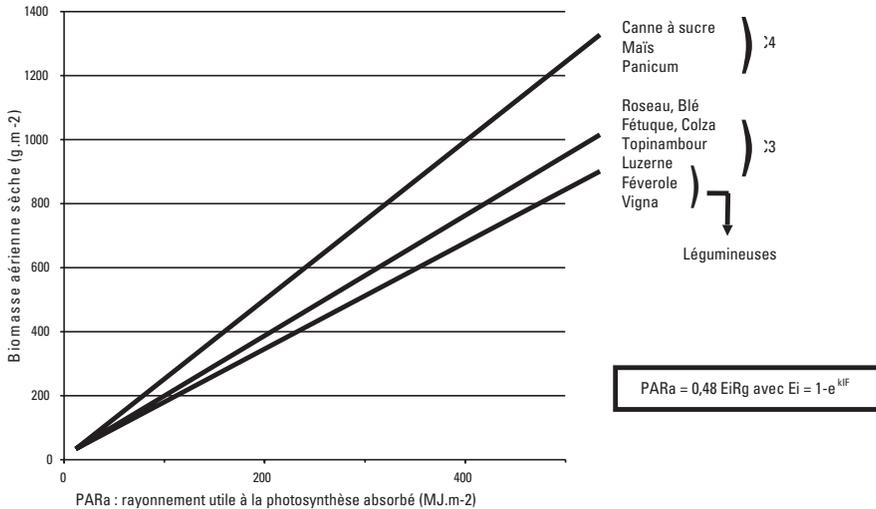
13 Donc le potentiel d'élaboration de biomasse durant la période de croissance.



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

● **L'efficacité d'utilisation du rayonnement**¹⁴

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



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

¹⁴ Radiation Use Efficiency.

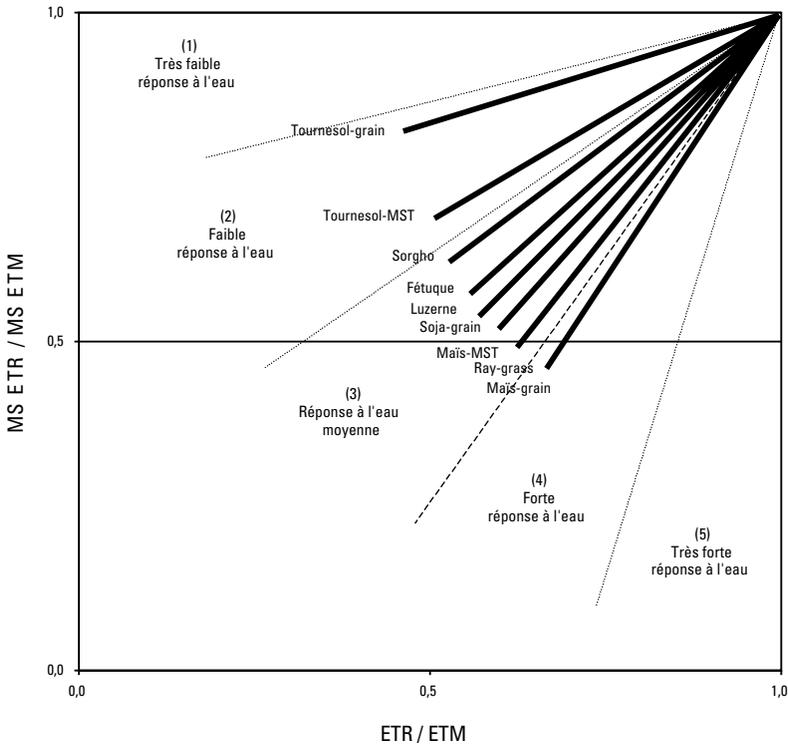
¹⁵ Les valeurs d'efficacité citées dans la littérature varient fortement du fait des références utilisées (Rg ou PAR) et des méthodes de mesure (rayonnement absorbé ou intercepté par le couvert).

● La durée de vie d'un couvert¹⁶

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

● L'efficacité de l'eau

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

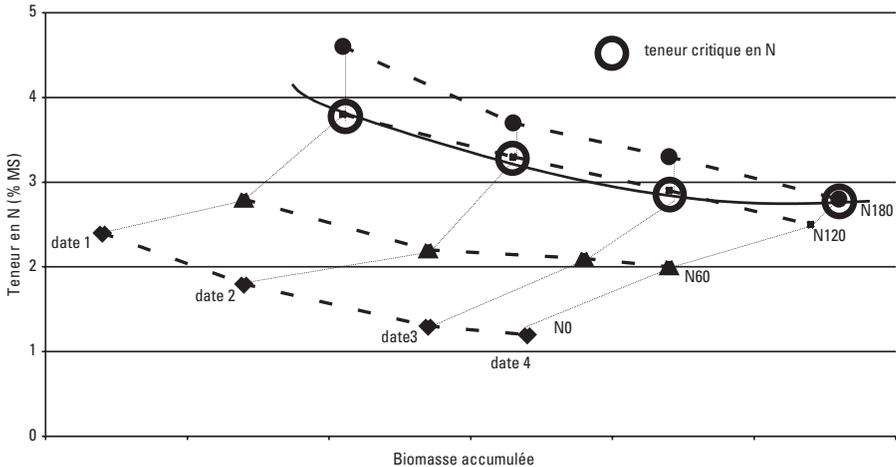


► Figure 9 : Réponse à l'eau de quelques végétaux (d'après Puech et al, 1976)

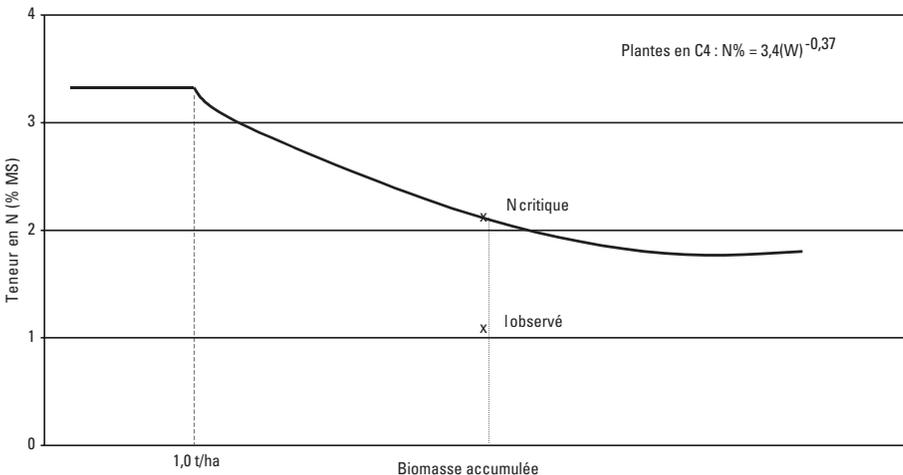
¹⁶ Leaf Area Duration.

● Le statut azoté

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



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



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

¹⁷ Ni carence azotée, ni consommation de luxe.

● **Les capteurs souterrains**

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

● **Les éléments minéraux**

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

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

● **L'eau**

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

● **L'interaction eau/éléments minéraux**

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

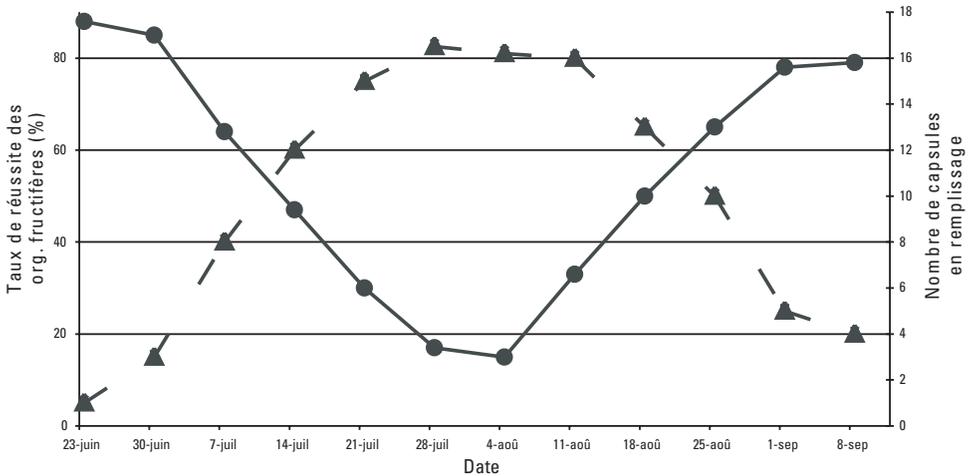
LES RELATIONS CROISSANCE – DÉVELOPPEMENT

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

¹⁸ Sans mouvement d'eau.

● Les relations source-puits

L'interception de facteurs de croissance (rayonnement, CO₂, eau, éléments minéraux) par les organes capteurs (feuilles, racines) constitue une source d'assimilats qui, à chaque instant, forme «l'offre disponible». Coexiste avec cette fonction d'offre, une fonction de demande issue de l'initiation de nouveaux organes qui, soit temporairement¹⁹, soit durablement²⁰, nécessitent un transfert d'assimilats à partir des organes sources pour assurer leur croissance et leur maintien. Durant la phase végétative, ces flux sont dirigés vers les organes en croissance à savoir les apex des racines, tiges et feuilles. Durant la phase reproductive, les flux sont réorientés vers les organes reproducteurs. Chez de nombreuses espèces, des transports d'assimilats (dits de remobilisation) apparaissent en fin de cycle cultural entre les parties végétatives et les organes de stockage. Ces transports, qui accroissent sensiblement la biomasse des organes de stockage, se déroulent alors que la croissance nette du peuplement est devenue nulle. L'analyse quantitative de l'offre et de la demande conditionne l'utilisation des assimilats et détermine la vitesse de croissance de la plante entière.



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

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

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

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

²⁰ Cas des organes souterrains ou d'accumulation.

²¹ Phase d'hétérotrophie.

²² Activité du méristème caulinaire et ramifications.

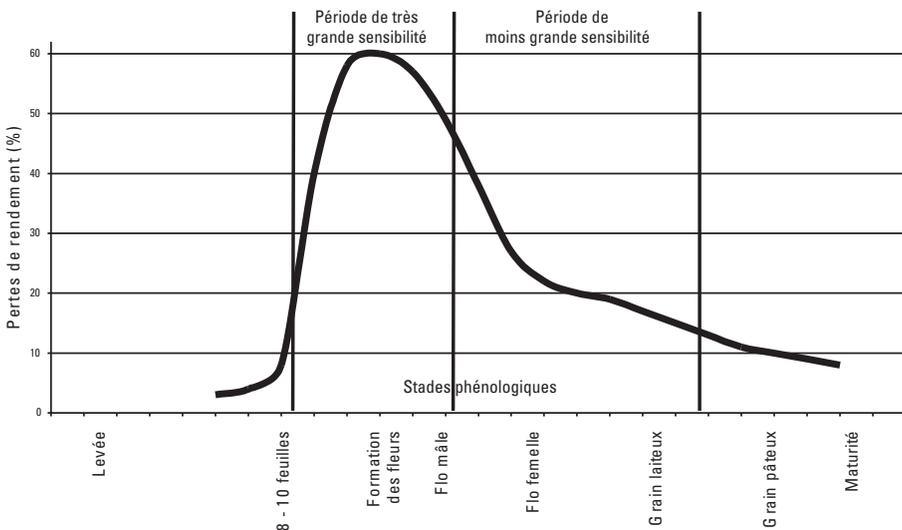
transitoires dans le système vasculaire lui-même. Lorsque la capacité de stockage arrive à saturation, l'offre est réduite par une diminution de l'efficacité photosynthétique.

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

● La notion de stade critique

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

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



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

23 Nombre de cellules réduite.

24 Avortements.

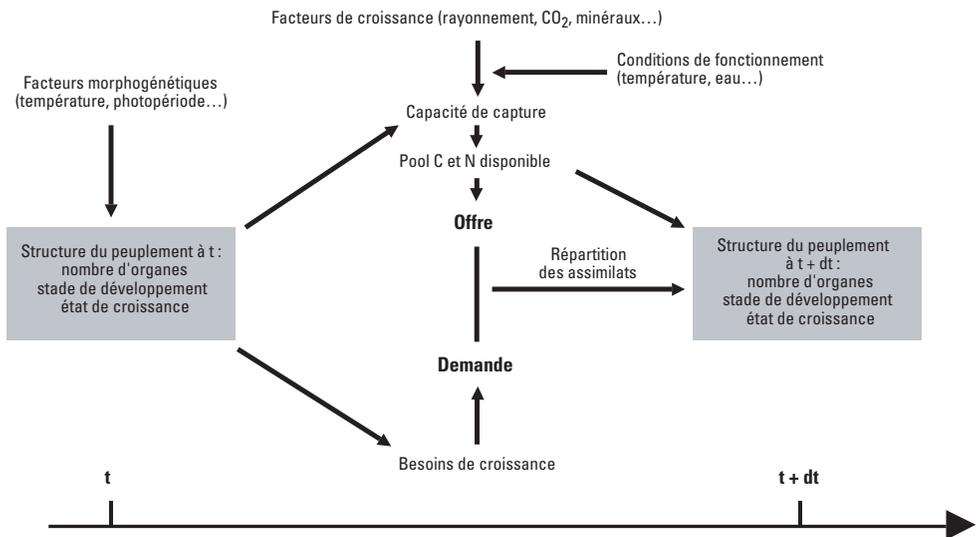
Dès que la graine a franchi le stade limite d'avortement, elle commence sa phase active de remplissage. En cas de contrainte trophique, elle n'avorte plus mais des conditions hydriques limitantes ou des températures excessives perturbent ce remplissage²⁵ et ne permettent pas l'obtention d'une taille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

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

● La structure du peuplement et l'élaboration du rendement

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

La structure du peuplement à l'instant t détermine à la fois les besoins de croissance²⁶ et la capacité de capture des facteurs de croissance²⁷. L'importance et le devenir des assimilats vont alors déterminer la structure du peuplement à l'instant $t + dt$. À la notion de demande correspond celle de composante de rendement et à la notion d'offre correspondent les caractéristiques du milieu.



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

²⁵ Phénomène d'échaudage.

²⁶ Par le nombre et l'activité des organes puits.

²⁷ Par le nombre et l'activité des organes source.

Deux phases constituent la vie d'une plante. En début de cycle cultural, la plante se ramifie et multiplie ses organes végétatifs²⁸. C'est la période végétative. Ensuite, elle fabrique les organes reproducteurs dans lesquels la matière sèche s'accumulera. C'est la période reproductrice. L'analyse de la formation du rendement dépend du mode d'enchaînement de ces deux phases.

Dans le cas des plantes à croissance déterminée (céréales), ces deux phases se succèdent sans se chevaucher. On distingue donc une première phase de mise en place d'une capacité de capture²⁹ et du nombre d'organes reproducteurs, suivie d'une phase d'utilisation de ce potentiel pour remplir les grains formés. Dans le cas des plantes à croissance indéterminée (légumineuses, cotonnier), ces deux phases se chevauchent partiellement. Leur durée dépend des rapports entre le développement reproducteur et l'offre par les capteurs.

En conditions limitantes, le rendement des plantes à croissance déterminée est moins pénalisé³⁰ car le basculement complet de la croissance végétative à la croissance reproductrice permet l'obtention d'indices de récolte et de rendements plus élevés. En revanche, le rendement des plantes à croissance indéterminée est moins pénalisé par un stress pendant la floraison car le prolongement de cette dernière permet de compenser les pertes de fleurs ou les avortements occasionnés.

Chez les plantes à réserves (pomme de terre par exemple) on peut, comme chez les espèces à croissance déterminée, distinguer deux phases successives : une phase d'incubation où se forment le nombre de tubercules par unité de surface³¹, suivie d'une phase de grossissement des organes unitaires dépendante des capacités d'offre du couvert.

● **Comprendre les déterminants de la production**

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

L'étude du fonctionnement du peuplement végétal permet d'appréhender cette interaction entre sol, plante, climat et pratiques ainsi que ses variations dans le temps. Elle reconstruit le lien non univoque entre une production déficiente³², le dysfonctionnement physiologique qui l'a provoqué³³ et l'origine du dysfonctionnement³⁴. Ce diagnostic permet d'adapter les pratiques aux problèmes rencontrés : suppression d'une carence par un apport de matière fertilisante, correction d'une hydromorphie par drainage, choix d'une espèce mieux adaptée à un type de sol.

28 Mise en place des capteurs.

29 Mise en place de la surface foliaire.

30 Sous réserve d'éviter un stress pendant la floraison.

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

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

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

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

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

Bibliographie

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