

N° d'ORDRE

T H E S E

présentée

devant L' UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE (SCIENCES)

pour obtenir

le grade de DOCTEUR D' UNIVERSITE

par

M. G E L F I Noël

---

INFLUENCE DES CONDITIONS D'ALIMENTATION HYDRIQUE ET AZOTEE  
SUR L'EFFICIENCE DE L'EAU ET LA PRODUCTION CHEZ LE SOJA.

(variété : AMSOY)

---

soutenue le 15 Décembre 1975 devant la commission d'examen.

M. RIVALS Président

Mlle. BERDUCOU )

J U R Y

M. MORARD )

Examineurs

M. BLANCHET )

# UNIVERSITE PAUL SABATIER

## TABLEAU DU PERSONNEL SCIENCES

### DIRECTION DE L'UNIVERSITE

M. LARENG ..... Président  
M. MATHIS ..... 1er Vice-Président  
M. MARTIN ..... 2ème Vice-Président

### U.E.R. SCIENTIFIQUES

#### HONORARIAT

M. BEDOS ..... Professeur honoraire  
M. BLAIZOT ..... Doyen honoraire  
M. CAPEDECOMME ..... Doyen honoraire, Recteur honoraire, Correspondant de l'Institut  
M. DIEHL ..... Professeur honoraire  
M. DUPOUY ..... Membre de l'Institut, Doyen honoraire, Directeur Général honoraire du C.N.R.S., Professeur honoraire  
M. DURAND Emile ..... Doyen honoraire  
M. ESCANDE ..... Professeur honoraire, Membre de l'Institut  
M. GAUSSEN ..... Professeur honoraire, Correspondant de l'Institut  
M. JACQUES ..... Professeur honoraire  
M. MASDUPUY ..... Professeur honoraire  
M. MATHIS ..... Doyen honoraire  
M. MIGNONAC ..... Professeur honoraire  
M. MORQUER ..... Professeur honoraire, Correspondant de l'Institut  
M. SECONDAT ..... Professeur honoraire  
M. TEISSIE-SOLIER ..... Professeur honoraire  
M. VANDEL ..... Professeur honoraire, Membre de l'Institut  
M. DUPIN ..... Professeur honoraire

#### PROFESSEURS

M. CAPEDECOMME ..... Minéralogie, Correspondant de l'Institut  
M. GALLAIS ..... Chimie, Membre de l'Institut  
M. DURAND Emile ..... Physique  
M. FERT ..... Physique  
M. LESBRE ..... Chimie Organique  
M. HURON ..... Mathématiques Appliquées  
M. MARGULIS ..... Pédologie  
M. TRICHE ..... Chimie Analytique et Spectrographie  
M. LEDOUX ..... Zoologie Appliquée  
M. RIVALS ..... Agriculture  
M. PERRIER ..... Physique  
M. MATHIS ..... Chimie  
M. ORLIAC ..... Géochimie et Minéralogie  
M. LAFOURCADE ..... Physique  
M. ANGELIER ..... Zoologie  
Mlle de FERRE ..... Botanique  
M. FARRAN ..... Minéralogie et Géotechnique  
M. LAUDET ..... Physique Théorique et Calcul Numérique  
M. SERFATY ..... Biologie Animale  
M. LAGASSE ..... Electrotechnique  
M. BLANC ..... Physique Nucléaire  
M. LEREDDE ..... Botanique  
M. LELUBRE ..... Géologie  
M. LALAGUE ..... Mathématiques Générales  
M. BOUIGUE ..... Astronomie  
M. ASSELINIEU ..... Chimie Biologique  
M. MAURET ..... Chimie Systématique  
M. AGID ..... Physiologie  
M. MONTANT ..... Cryptogamie  
M. GAUTIER ..... Physique

M. CRUMEYROLLE ..... Mathématiques  
M. GOURINARD ..... Géologie  
M. PULOU ..... Minéralogie  
M. CAMBOU ..... Physique Spatiale  
M. LACOSTE ..... Electrotechnique  
M. THIBAUT ..... Mécanique Rationnelle et Appliquée  
M. MASCART ..... Mathématiques  
M. MEDIONI ..... Psychophysiologie  
M. RAYNAUD Pierre ..... Physiologie Animale  
M. ZALTA ..... Chimie Biologique  
M. SEVELY ..... Electrotechnique  
M. POMMIEZ ..... Mathématiques  
M. REY Paul ..... Biologie Végétale  
M. COULOMB ..... Physique  
M. TRINQUER ..... Physique  
M. MARONI ..... Chimie  
M. BEETSCHEN ..... Biologie Générale  
M. DERACHE ..... Physiologie Animale  
M. SATGE ..... Chimie Organique  
M. LATTES ..... Chimie  
M. VEDRENNE ..... Géophysique  
M. DURAND-DE LGA ..... Géologie  
M. CARRARA ..... Physique  
M. MAHENC ..... Chimie  
M. MIROUZE ..... Géologie  
M. BITSCH ..... Zoologie  
M. DEGEILH ..... Physique  
M. MARTIN J.C. ..... Génie Electrique  
M. REY Gérard ..... Electronique, Electrotechnique, Automatique  
M. SICARD ..... Biologie Génétique  
M. SOUQUET ..... Géologie

#### PROFESSEURS ASSOCIES

M. GEISS ..... Physique Spatiale

#### PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. PICCA ..... Physique  
M. MERIC ..... Mathématiques Appliquées  
Mme LECAL ..... Zoologie  
M. PILOD ..... Physique  
M. LARROQUE ..... Physique  
M. BARRANS ..... Chimie  
Mlle LAPEYRE ..... Mathématiques - Informatique  
M. BERTRAND ..... Chimie  
M. DESO ..... Mathématiques  
M. ROCARD ..... Electronique  
M. POILBLANC ..... Chimie  
M. TOUZE ..... Physiologie Végétale  
M. FRASNAY ..... Mathématiques  
M. CASSAGNAU ..... Zoologie  
M. GUERIN ..... Mathématiques  
M. PESCIA ..... Physique  
M. SCHNEIDER ..... Biologie Cellulaire  
M. de LOTH ..... Chimie Physique  
M. SAPORTE ..... Physique  
M. PERENNOU ..... Informatique  
M. THENOZ ..... Génie Civil  
M. CAUSSINUS ..... Mathématiques Appliquées  
M. DURAND Ph. ..... Physique  
M. CASTAN ..... Informatique  
M. REME ..... Mesures Physiques  
M. FONTAN ..... Physique Nucléaire



M. BAUDRAS	Chimie Biologique
M. CALVET	Mécanique des Fluides
M. PAGANI	Physique
M. BEAUFILS	Informatique
M. BERTHELEMY	Zoologie
M. TERJANIAN	Mathématiques
M. COLETTE	Physique

#### MAITRES DE CONFERENCES

M. ATTEIA	Mathématiques
M. CUPPENS	Mathématiques
Mlle BARBANCE	Mathématiques
M. VERDIER	Physique
M. GILLY	Génie Mécanique
M. COTTU	Génie Mécanique
M. ROUTIE	Génie Chimique
M. MARAL	Physique
M. HURAU	Physique
M. LEGRAND	Génie Civil
M. ABATUT	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M. SOTIROPOULOS	Chimie Organique
Mme GERVAIS	Chimie Inorganique
M. BONEL	Chimie
M. MAUSS	Mécanique
M. BANCEL	Mathématiques
M. JOSSERAND	Mesures Physiques
M. BÉTOURNE	Informatique
M. CAMPAN	Psychophysologie
M. CLERC	Mécanique
M. GRIFONE	Mathématiques
M. ETTINGER	Mathématiques
M. LETAC	Mathématiques
M. BONNET Louis	Biologie
M. LOUARN	Génétique
M. BOUDET	Physiologie Végétale
M. COUOT	Mathématiques
M. NGUYEN THANH VAN	Mathématiques
M. TRAVERSE	Problèmes Chimiques de l'Energie

#### MAITRES DE CONFERENCES ASSOCIES

M. HURLEY	Physique Spatiale
-----------	-------------------

#### CHARGES D'ENSEIGNEMENT

M. PRADINES	Mathématiques
M. GALINIER Michel	Informatique

#### INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE

#### PROFESSEURS

M. NOUGARO	Hydraulique Générale et Appliquée
M. GARDY	Thermodynamique et Cynétique Appliquée
M. BIREBENT	Electronique Appliquée
M. VOIGT	Chimie Minérale
M. MONTEL	Chimie Inorganique
M. THIRRIOT	Hydraulique
M. GRUAT	Mécanique des Fluides (Hydraulique)
M. BUGAREL	Génie Chimique
M. DAT	Mécanique des Fluides (Hydraulique)
M. MARTY	Electronique

#### PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. HAMANT	Botanique (Pathologie Végétale)
Mlle BERDUCOU	Physiologie Végétale
M. FALLOT	Technologie Végétale
M. TRUCHASSON	Hydraulique
M. HOFFMANN	Electronique
M. ENJALBERT	Génie Chimique (Analyse Fonctionnelle des procédés)
M. LEFEUVRE	Electronique
M. ANGELINO	Génie Chimique (Phénomène des transferts)
M. DABOSI	Métallurgie et Réfractaires

#### MAITRES DE CONFERENCES

M. MATHIEU	Chimie Analytique
M. TRANNOY	Electrotechnique
M. CASTAGNETTO	Electronique
M. GILOT	Génie Chimique (Chimie Appliquée)
M. CALMON	Techniques Agricoles
M. MATHEAU	Electronique

#### CHARGES D'ENSEIGNEMENT

M. NOAILLES	Informatique
-------------	--------------

#### INSTITUT NATIONAL DES SCIENCES APPLIQUEES DE TOULOUSE

#### PROFESSEURS

M. ROQUES	Chimie Industrielle
M. GRATELOUP	Génie Electrique
M. MASO	Génie Civil
M. MIRA	Génie Electrique

#### PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. FAGET	Physique
M. DURAND Gilbert	Chimie
M. SCHUTTLER	Physique

#### MAITRES DE CONFERENCES

M. LETURCO	Génie Electrique
M. SIRIEYS	Génie Civil
M. BROUSSEAU	Physique
M. BESOMBES-VAILHE	Chimie
M. VERDIER Alain	Chimie

#### CHARGES D'ENSEIGNEMENT

M. LACAZE	Mathématiques
-----------	---------------



#### ADMINISTRATION

M. PRINEAU	Secrétaire Général de l'Université
------------	------------------------------------

*" L'homme ne commande à la nature*

*qu'en lui obéissant ".*

*(F. BACON)*

*A ma femme,*

*A mes enfants*

*Nathalie et Marie-Laure*

- AVANT - PROPOS -

*En présentant ce travail, qui est le résultat de ma participation à un programme de recherches axées sur l'étude des possibilités d'adaptation et des potentialités de production du Soja en France, je voudrais d'abord remercier tous ceux qui m'ont aidé dans ma formation, en particulier Monsieur BLANCHET, Monsieur BOSC et Monsieur MAERTENS.*

*Je tiens particulièrement à exprimer à Monsieur RIVALS, Professeur à l'Université Paul SABATIER, ma respectueuse gratitude pour avoir suivi avec un intérêt bienveillant ce travail. Je le remercie de m'avoir fait l'honneur de présider mon Jury de Thèse.*

*Je voudrais adresser ma reconnaissance à Mademoiselle BERDUCOU, Professeur à l'Institut National Polytechnique de Toulouse et à l'Université Paul SABATIER, pour m'avoir toujours reçu avec compréhension et beaucoup de gentillesse, et d'avoir accepté de faire partie de mon Jury.*

*Je la remercie très vivement de s'être penchée sur cette étude ainsi que des conseils qu'elle m'a prodigués pour la présentation de ce travail.*

*Je tiens également à exprimer mes vifs remerciements à Monsieur MORARD, Maître Assistant à l'Institut National Polytechnique de Toulouse, pour avoir eu l'amabilité de s'intéresser à mon travail et avoir bien voulu le juger.*

*Je suis très heureux de pouvoir exprimer ma reconnaissance à Monsieur BLANCHET, Directeur de la Station d'Agronomie du Centre de Recherches de Toulouse (I.N.R.A.), pour sa bienveillance et son soutien permanent. C'est grâce à ses multiples et inlassables encouragements qu'il m'a conduit à réaliser ce travail et je l'en remercie très sincèrement.*

*Ma reconnaissance s'adresse naturellement à Monsieur FEVRIER, Directeur Général de l'Institut National de la Recherche Agronomique, ainsi qu'à Monsieur l'Inspecteur Général CAUDERON, et à Monsieur GACHON, Chef du Département Agronomie, pour les moyens et les facilités qu'ils m'ont accordés pour la réalisation de ce travail.*

*Toute ma reconnaissance va aux personnes de la Station d'Agronomie qui, à l'occasion de tâches multiples, m'ont toujours prêté leur aimable et généreux concours.-*

-----0-----



## - I N T R O D U C T I O N -

---

La crise d'approvisionnement en soja intervenue en 1973, d'une part, et les espoirs qui sont fondés sur cette plante pour atténuer le déficit protéique mondial, d'autre part, ont confirmé au cours de ces dernières années l'intérêt de l'étude de l'introduction du soja en France (BERLAN et al, 1975).

Le potentiel de réajustement de nos ressources en protéines qu'il est permis d'attendre de cette culture peut représenter pour notre pays une solution susceptible d'obvier partiellement à un déficit protéique croissant.

Après des travaux qui se sont déroulés par intermittance depuis le début de ce siècle, diverses investigations récentes ont déjà été entreprises par certains organismes; elles ont porté principalement sur la délimitation des zones de cultures possibles (C.E.T.I.O.M., 1968-71). Une étude ayant trait à l'adaptation de différentes variétés et de leur productivité a également été réalisée par CHAGALL (1967); REGNAULT et ROLLIER (1971) ont également abordé ces problèmes.

Parallèlement à ces études, des recherches ont été réalisées sur l'inoculation bactérienne spécifique qui se révèle indispensable pour l'implantation de cette légumineuse (OBATON et ROLLIER, 1970; LAGACHERIE et OBATON, 1973).

Les premières démarches concernant les aspects économiques de cette culture ont, par ailleurs, été évaluées par le C.E.T.I.O.M. (1971).

C'est d'abord à travers les caractères et les exigences physiologiques de cette plante que nous pourrions préciser les conditions et les perspectives d'adaptation en France, ainsi que ses possibilités d'insertion dans nos systèmes de cultures.

.../...

Le premier impératif rencontré est celui des possibilités d'adaptation à la latitude et aux caractères climatiques, afin de répondre aux exigences photopériodiques et héliothermiques de cette plante (MAJOR et JOHNSON, 1975 - JOHNSON, 1975).

Toutefois du point de vue agronomique, l'introduction d'une nouvelle plante dans les systèmes de cultures irrigués ou non, pose de très nombreux problèmes, notamment au niveau des performances de ce végétal par rapport aux cultures traditionnelles. Ces productions se différencient également au plan de l'efficience de l'eau consommée (MAERTENS, 1973; PUECH et MAERTENS, 1974), qui détermine largement l'efficacité de l'irrigation et la valorisation de l'eau. La nutrition azotée intervient notamment sur ces caractères (PUECH et al., 1974). Au premier abord il semblerait que l'amélioration de l'efficience de l'eau implique largement une adaptation à la contrainte hydrique, ce qui nous conduirait à la fois à un problème variétal et à des modalités d'application des méthodes culturales, notamment de l'irrigation. Il importe toutefois de bien comprendre d'abord les principaux processus mis en jeu dans l'efficience de l'eau, c'est-à-dire dans le rapport photosynthèse nette/transpiration, et dans les facteurs nutritionnels susceptibles de l'influencer. Parmi ceux-ci, l'azote apparaît prédominant (DUMONT, 1973).

Aussi, après nous être appuyés sur divers travaux récents effectués principalement aux U.S.A. (MEDERSKI et JEFFERS, 1973; WOLF et COWAN, 1973) avons nous entrepris cette étude qui devrait nous permettre de mieux cerner l'influence des conditions d'alimentation hydrique et azotée sur l'efficience de l'eau et la production chez le soja.

Nous pensons pouvoir contribuer par cette étude à une meilleure connaissance du comportement physiologique de cette plante et déterminer ainsi les conditions optimales requises répondant à l'objectif qui nous est fixé : l'amélioration des performances du soja dans le contexte agronomique et écologique de notre pays.

#### BESOINS EN EAU DU SOJA

On constate que la consommation hydrique totale d'une culture de soja peut être élevée lorsque l'eau est facilement disponible; c'est ainsi

qu'en sol profond possédant des réserves hydriques importantes, le soja (variété AMSOY) consomme environ 400 mm d'eau en culture non irriguée et peut aller jusqu'à 600 mm en présence d'irrigation abondante.

PUECH (1973) signale que le rapport entre la consommation en eau durant le cycle du soja et l'évapotranspiration potentielle (mesurée sur fétuque) durant la même année est voisin de 0,7 en culture non irriguée, et de 0,9 avec irrigation. Ce rapport peut dépasser largement l'unité dans des conditions d'évapotranspiration maximale, lorsque la culture couvre bien le sol.

Ceci pose divers problèmes concernant l'alimentation hydrique du soja, notamment celui de l'efficacité de l'eau sur la production de matière sèche totale et de grain, dans la mesure où il peut se présenter des périodes sensibles ou critiques, bien définies, pour lesquelles les besoins hydriques doivent être impérativement couverts.

Les travaux de MINGEAU (1973) ont démontré la relative sensibilité à la sécheresse du soja pendant 5 à 6 décades entre la floraison et la formation des gousses, pour une variété demi-précoce comme CHIPPEWA.

Peut-on contrôler, en dehors de ces rythmes particuliers, toute consommation excessive qui pourrait se montrer ultérieurement préjudiciable, surtout en culture non irriguée, sur ces périodes critiques, et dans quelle mesure le soja peut-il tirer profit de son enracinement important pour subvenir à ces besoins en temps opportun ?

Nous tâcherons de préciser ces caractères.

#### EFFICIENCE DE L'EAU CONSOMMÉE

PUECH (1973) montre que l'efficacité apparaît généralement supérieure en irrigation, mais on note cependant qu'elle reste relativement faible comparativement à celle observée sur d'autres cultures telles que le maïs et le sorgho. Néanmoins, le soja aurait la possibilité de photosynthétiser d'autant plus que le taux de satisfaction des besoins hydriques est meilleur.

.../...



Il existe ainsi une relation d'allure approximativement linéaire entre la production de matière sèche et de grain d'une part, et d'autre part, le rapport E.T.R./E.T.M. entre la consommation réelle et l'évapotranspiration maximale. Cette relation permet par ailleurs de situer la réponse du soja vis à vis d'autres cultures, comme l'ont démontré de NAUROIS (1973), PUECH et MAERTENS (1974).

Cependant on note une influence importante du facteur héliothermique sur la valorisation de l'eau suivant l'année climatique.

Cette particularité peut apparaître comme un facteur limitant prépondérant par rapport aux effets de l'irrigation, ou de l'amélioration de la nutrition azotée (PUECH et al, 1974).

Afin de mieux cerner l'efficacité de l'eau consommée, nous rappellerons d'abord les grands traits des deux composantes de ce caractère : la photosynthèse nette, et la transpiration.

#### PRINCIPAUX TRAITS DE LA PHOTOSYNTHESE NETTE DU SOJA

On sait que la photosynthèse (PS) comporte deux groupes de réactions : - les réactions lumineuses, de nature photochimique (réaction de HILL),  
- les réactions obscures de nature enzymatique (cycle de CALVIN).

Au cours de la phase lumineuse s'effectue la production du pouvoir réducteur, dû à la formation de  $\text{NADPH}_2$ ; grâce à l'énergie accumulée au cours de cette phase sous forme d'ATP par phosphorylation, et grâce au pouvoir réducteur fourni par  $\text{NADPH}_2$ , les processus enzymatiques assurent la fixation de  $\text{CO}_2$  et la réduction ultérieure des produits formés jusqu'au stade des glucides.

Cette succession de réactions forme un processus cyclique au cours duquel une partie des sucres phosphorylés sert à régénérer l'accepteur initial de  $\text{CO}_2$ , le Ribulose di Phosphate, sous l'action de RuDP carboxylase.

C'est donc à ce niveau que le  $\text{CO}_2$  est fixé.

.../...



Un autre phénomène vient se superposer aux processus photochimiques, il s'agit de la photorespiration. Celle-ci résulte de l'oxydation d'un substrat particulier (acide glycolique) synthétisé en petite quantité et dépendant de la photosynthèse.

Certains chercheurs ont suggéré que l'élimination de la photorespiration serait susceptible d'augmenter la productivité. L'apparition de l'acide phosphoglycérique comme premier produit de la photosynthèse place le soja dans le groupe des espèces végétales qui fixent le  $\text{CO}_2$  par le cycle de CALVIN se référant ainsi à la voie du cycle  $\text{C}_3$ .

Le soja fait apparaître ainsi les caractéristiques d'une photorespiration, le niveau de compensation de celle-ci se situerait aux environs de 40 ppm de  $\text{CO}_2$ .

D'après la synthèse bibliographique réalisée par DENUC et de FONTS (1974) on note certaines observations concernant les facteurs intrinsèques de la photosynthèse.

Les taux rapportés pour la PS du soja varient de 3,4 mg à 65 mg de  $\text{CO}_2 \text{ dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$  de surface foliaire d'après WOLF (1965) et BENERLEIN - PENDLETON (1971); en chambre de culture on trouve par contre un niveau souvent plus faible de 12 à 24 mg.

Pour OGREN (1973), l'inhibition partielle de la photosynthèse due à l'oxygène, et son effet stimulateur sur la photorespiration, relèvent de l'inhibition compétitive de  $\text{O}_2 - \text{CO}_2$  sur la RuDP carboxylase, et de la substitution partielle de  $\text{CO}_2$  par l'oxygène dans la carboxylation.

GAASTRA (1962) a suggéré que des différences génotypiques dans l'activité photosynthétique pouvaient résulter de la résistance à la diffusion du  $\text{CO}_2$  au niveau des sites de fixation, aussi bien que la différence qu'il peut y avoir dans les processus photosynthétiques.

GARY, DORNHOFF et SHIBLES (1970) ont démontré la relation inverse existant entre le taux de PS et les résistances à la diffusion du  $\text{CO}_2$ ; d'autre part, ils ont établi la corrélation entre le poids spécifique de la feuille et l'activité PS, indiquant à ce sujet que les résistances stomatiques et

mésophylliennes seraient responsables des différences PS intervariétales observées, sans pour cela donner plus d'importance relative à l'une qu'à l'autre.

Par ailleurs, des expériences mettant en cause d'une part l'activité enzymatique régulant l'oxydation dans la phase de la photorespiration, et d'autre part l'activité enzymatique fixatrice de la phase de carboxylation, n'ont pas révélé de facteurs limitants à ces niveaux.

#### LA TRANSPIRATION ET SES RELATIONS AVEC LA PHOTOSYNTHESE

Les feuilles sont les principaux organes de la plante capteurs d'énergie lumineuse, elles sont également le siège de l'activité photosynthétique et des échanges gazeux avec l'atmosphère. SAKOMOTO et SHAW (1967) indiquent à ce propos que la surface foliaire est la meilleure mesure de la capacité photosynthétique d'une plante.

L'état hydrique du couvert végétal peut être envisagé schématiquement comme un équilibre (ou un déséquilibre) entre l'"offre" en eau que peut assurer le végétal à partir des réserves disponibles dans le sol, et une "demande" imposée par le climat.

Le flux hydrique à travers le système sol - plante - atmosphère répondrait au gradient de potentiel hydrique engendré par la transpiration. KRAMER (1969) indique que ce flux rencontre sur son parcours de nombreux points de résistance, ceux-ci étant plus élevés dans le sol que dans la plante. Les seuils de résistances les plus marqués se trouvent au niveau des surfaces de contact des racines avec le sol; par contre, ceux-ci sont moyens pour les phénomènes d'interfaces au niveau de la feuille et assez faibles dans le système vasculaire et dans la tige.

Le potentiel hydrique du sol diminue en même temps que la teneur en eau du sol, pouvant entraîner d'après SLATYER (1969) une baisse sensible du niveau normal du potentiel hydrique interne de la feuille. D'autre part, au niveau de la feuille, l'augmentation du gradient de tension de vapeur entre celle-ci et l'atmosphère accroît le taux de transpiration.

Cependant, le stress hydrique interne que la plante peut subir est conditionné non seulement par l'intensité de la transpiration, mais aussi par l'amplitude de la discontinuité qui peut se créer au sein du gradient de potentiel hydrique du sol (PUECH, 1972).

La capacité du sol et du système racinaire à fournir de l'eau aux parties aériennes de la plante prend de ce fait une importance primordiale.

LOCKART (1965) signale par ailleurs que le potentiel hydrique de la feuille et la pression de turgescence qui se manifeste dans les cellules ont une importance très grande sur l'aptitude à l'accroissement de la surface foliaire, et sur le déroulement normal des fonctions physiologiques.

SHAW et LAING (1966) montrent que l'activité photosynthétique du soja est peu affectée dans la fourchette de 90 à 95 % de teneur en eau retenue dans les feuilles, mais MEDERSKI (1961) signale que des variations de déficit interne dans la feuille allant jusqu'à 70 % entraînent une perte d'activité photosynthétique de 50 %.

BOYER, en 1970, a mesuré l'activité photosynthétique chez le maïs et le soja en fonction des potentiels hydriques de la feuille.

La photosynthèse du soja fut réduite pour des potentiels de - 11 bars (environ 90 % de teneur relative en eau dans la feuille) alors que la réduction du taux PS chez le maïs a lieu pour un potentiel beaucoup plus élevé ( - 3,5 bars), ce qui indiquerait que le soja peut être moins sensible au déficit hydrique de la feuille que le maïs.

L'équilibre hydrique interne de la feuille est très important par l'action qu'il peut avoir sur les processus photosynthétiques et par ses effets sur la résistance à la diffusion des gaz. En effet, l'opinion courante est d'admettre que l'ouverture stomatique contrôle la diffusion du gaz carbonique et de la vapeur d'eau dans l'atmosphère.

Les mouvements des cellules de garde sont affectés à la fois par les niveaux d'énergie lumineuse, et par les potentiels hydriques de la feuille qui seraient les principales causes responsables des variations du niveau de l'activité photosynthétique et de la transpiration instantanée.



MEIDNER et MANSFIELD (1965) suggèrent que l'ouverture stomatique est contrôlée par la teneur en  $CO_2$  dans les espaces intercellulaires; vraisemblablement, l'effet du déficit hydrique interne de la feuille produirait une réduction de l'activité PS, entraînant une augmentation de la concentration en  $CO_2$ , ce à quoi les stomates réagiraient par leur fermeture.

Cela suppose avoir démontré que le déficit hydrique interne réduit l'aptitude des cellules du mésophylle à absorber et à fixer le gaz carbonique.

Le premier effet du stress hydrique au niveau de la feuille serait donc de réduire l'activité PS des accepteurs, ce qui peut ralentir indirectement les phénomènes de translocation, et cela ne peut être qu'un facteur limitant de la production de matière sèche.

#### ASPECTS PHYSIOLOGIQUE ET AGRONOMIQUE DE L'EFFICIENCE ET DE LA VALORISATION DE L'EAU

L'introduction d'une espèce végétale dans un contexte agronomique donné doit satisfaire à l'option principale qui est d'obtenir de celle-ci, à travers les fluctuations économiques, une rentabilité comparable à celle des cultures traditionnelles. Cela implique a priori de se placer dans un environnement qui soit favorable à cette plante, tant au point de vue physiologique qu'à celui de la garantie d'une utilisation optimale de l'énergie reçue.

Cela suppose en outre la connaissance approfondie de l'espèce végétale envisagée, d'une part sur le plan des caractéristiques morphologiques et physiologiques, et d'autre part de posséder ou de déterminer les caractéristiques phénologiques optimales réalisables dans des conditions pédoclimatiques données.

Nous considérons en effet que c'est d'abord en étudiant, dans des conditions proches de celles du champ, l'évolution de l'activité photosynthétique et les rythmes de la régulation stomatique, que nous pourrions contrôler à la fois l'aptitude et les seuils de réponse de la plante aux contraintes hydriques et alimentaires susceptibles de se présenter.

Le problème de l'efficacité et de la valorisation de l'eau étant ainsi posé, nous avons orienté nos investigations dans la recherche d'une



réponse du végétal à une optimalisation de l'utilisation d'un potentiel hydrique et alimentaire variable, sachant que l'eau et l'azote sont deux facteurs prépondérants de la production du soja. Cette réponse peut naturellement différer selon les variétés. A ce premier stade, nous avons essentiellement travaillé sur la variété la plus courante en France, AMSOY, afin de bien comprendre son comportement.

C'est ce que nous avons tenté de réaliser par le protocole expérimental suivant.

#### PLAN DU TRAVAIL

En vue de caractériser les exigences physiologiques et les aptitudes agronomiques du soja (var. AMSOY), nous avons entrepris une expérimentation à deux niveaux :

La première étape, en vases de végétation, était destinée à cerner la réponse du soja, en conditions assez bien contrôlées, à divers degrés de contrainte hydrique, et le rôle que peut avoir l'alimentation azotée sur les effets de celle-ci.

En première analyse, nous avons d'abord étudié ces effets sur le plan de la valorisation comparée de l'eau par le soja et d'autres plantes mieux connues et plus ou moins bien adaptées à la sécheresse, comme le sorgho ou le tournesol.

Puis nous avons étudié les facteurs extrinsèques déterminant les différences de comportement de la régulation stomatique et de l'activité photosynthétique vis à vis des conditions d'alimentations hydriques et azotées.

Nous avons enfin essayé d'établir la relation existant entre la production photosynthétique et la transpiration, touchant par là l'efficience de l'eau et ses rapports avec la production.

Dans la seconde étape, nous avons envisagé la culture de cette plante en plein champ, dans un système expérimental touchant à la fois l'influence

.../...

de l'irrigation, et de la nutrition minérale. (fumure phosphopotassique et inoculation).

Nous pensons que ces investigations vont nous permettre de déceler les points clés des interventions possibles aboutissant à l'amélioration des performances agronomiques de cette culture.

METHODES EXPERIMENTALES

L'étude de l'influence de l'alimentation hydrique et azotée sur l'efficience de l'eau et sur la production chez le Soja, a nécessité des protocoles expérimentaux ayant pour but de bien mettre en évidence les différents types de réponses de la plante aux contraintes classiques des niveaux de fertilisation et de disponibilités hydriques.

Une première étude expérimentale a permis de situer, en conditions relativement contrôlées, l'action des modalités d'apport de l'eau et de l'azote sur le comportement du soja, comparativement à d'autres espèces telles que le sorgho et le tournesol.

Afin de cerner au mieux les niveaux de réponses du végétal, nous avons mis-en-oeuvre des techniques de mesures comparatives touchant directement les manifestations essentielles du comportement physiologique de la plante: transpirations totales, et par unités de surfaces foliaires; appréciation de l'ouverture des stomates ; pression osmotique des tissus foliaires ; niveaux relatifs d'activités photosynthétiques au cours du cycle végétatif.

Le bilan de photosynthèse nette est une donnée facilement mesurable qui se traduit par la quantité de matière sèche produite en fin de culture. Connaissant les quantités d'eau transpirées, il est facile d'en déduire l'efficience :

$$\text{efficience de l'eau consommée} = \frac{\text{Matière sèche produite}}{\text{eau consommée}} .$$

C'est donc à travers ces indications que nous allons essayer de voir l'impact des deux principaux facteurs mis en jeu dans nos expériences : l'alimentation hydrique et azotée.

En plus des indications globales données par la production de matière sèche, nous relèverons les indications relatives aux paramètres essentiels du rendement, afin de voir l'incidence des traitements utilisés sur la fructification et le rapport de celle-ci avec l'efficience de l'eau.

Une observation sur le comportement du soja en plein champ s'avèrera aussi très intéressante quant à l'extension et à la compréhension des approches réalisées en conditions contrôlées.

A) TECHNIQUES EXPERIMENTALES UTILISEES POUR LES ETUDES EN VASES DE VEGETATION

Les essais sont réalisés sous abri grillagé, ce qui offre l'avantage de se placer dans les conditions climatiques très proches du milieu ambiant extérieur.

La disposition et la mobilité des pots permettent d'avoir une exposition à l' ensoleillement proche de celle d'une implantation relativement dense en plein champ, le "peuplement" ainsi réalisé étant de l'ordre de 20 plantes par mètre carré.

La technique "sous abri" permet en outre de contrôler le régime hydrique, par pesée journalière des pots, et apport de quantités d'eau parfaitement connues, et variables selon les traitements :

- Traitement Evapotranspiration maximale ETM : vases de végétation placés dans des cuvettes avec plan d'eau réalimenté journallement (terre constamment à la capacité de rétention),

- Traitements "secs" : mêmes vases en système fermé, ayant un volant hydrique plus ou moins restreint, contrôlé et renouvelé journallement.

Il s'agit en pratique de seaux à fonds perforés pour les traitements "ETM", obturés pour les "secs", ayant un lit de quartz grossier évitant le colmatage et l'asphyxie, puis un volume de terre limono-argileuse tamisée à 5 mm de diamètre, enrichie selon des doses d'éléments minéraux appropriées aux besoins des plantes, et surmontée d'une couche de 3 cm de terre non enrichie en éléments afin d'éviter toute salinité lors de la germination.

La présence de tubes d'irrigation striés permet une bonne répartition de l'eau apportée dans les traitements "secs", et une relative aération dans les "irrigués".

Afin de réduire au maximum l'évaporation de surface, nous avons recouvert chaque vase d'une protection isothermique constituée par un lit de billes de polystyrène encollées (on réduit ainsi de 80 % l'évaporation du sol nu).

.../...



1°) Protocole de la première série d'essais (1973)

Ce premier essai a porté sur une étude exploratoire de l'influence de l'alimentation hydrique et minérale sur l'efficacité de l'eau et la transpiration, afin de préciser sur différentes espèces diverses observations réalisées au champ ou en conditions contrôlées, en isolant au mieux l'effet possible des principaux facteurs (PUECH et HERNANDEZ, 1973).

Cette étude a donc permis de considérer le comportement de plantes à transpiration élevée comme le soja et le tournesol, et celui d'une plante à transpiration moindre comme le sorgho.

Nous avons mis en jeu deux niveaux d'alimentation hydrique :

- . eau non limitante (évapotranspiration maximale) : ETM
- . approvisionnement réduit de moitié : 1/2 ETM.

L'alimentation minérale a été différenciée selon les principaux éléments N, P et K, par rapport à une alimentation de base déterminée d'après les exigences de ces espèces, selon le protocole suivant :

$K_1 N_2 P_4$	$K_2 N_2 P_4$	$K_4 N_2 P_4$
	$K_2 N_2 P_1$	$K_4 N_4 P_4$

dans lequel les additions de N, P et K étaient les suivantes, en grammes d'élément par pot :

$N_2 = 2,25$	$N_4 = 4,5$	
$P_1 = 0,25$	$P_4 = 1$	
$K_1 = 1,88$	$K_2 = 3,75$	$K_4 = 7,5$

le traitement normal étant :  $K_2 N_2 P_4$ .

Les apports de S, Ca, Mg et oligo-éléments étaient par ailleurs réalisés, en quantités convenables.

Cet essai comportait donc surtout une variation des doses de potassium, élément susceptible d'intervenir dans la régulation de la transpiration, et l'examen des effets de la carence en P et du renforcement en azote.

.../...

La terre utilisée pour cet essai est un type de boubène ayant de faibles réserves nutritives, une capacité d'échange cationique réduite (80 méq./kg), et de faibles caractères de fixation et de libération du potassium, qui ne viendront pas trop interférer avec les doses apportées. Le pH a été amené à la neutralité par chaulage. L'intérêt de ce support est en outre une bonne circulation d'eau, du fait de sa texture limoneuse. La teneur en eau de cette terre à la capacité au champ est d'environ 22 %, avec respectivement des pF 3 et 4,2 de 19,4 et 13,2 % d'eau.

Les espèces végétales utilisées sont un tournesol INRA 650I, un sorgho NK I23 et un soja AMSOY.

Lorsque la végétation est bien établie (15 à 20 cm de hauteur), on éclaircit les plantes de façon à ne garder que des pieds bien développés de chaque espèce, et on applique les différenciations hydriques. (Nous avons gardé par pot 2 plants pour le tournesol, et 3 plants pour le sorgho et le soja). Chaque traitement comporte 3 répétitions.

Les mesures faites à ce stade constituent le "point 0" de référence en production de matière sèche et la base des bilans hydriques.

#### Mesures effectuées sur cet essai

- contrôle et enregistrement journaliers des consommations en eau
- observations du comportement foliaire en cours de développement de la plante, comprenant :
  - . mesure de surfaces foliaires en pleine végétation
  - . transpiration par unité de surface foliaire
  - . test de perméabilité foliaire selon différents types de journées
  - . mesure de la pression osmotique sur les feuilles
- récolte et production de matière sèche
- bilan des consommations en eau
- dosage des éléments absorbés
- étude d'interactions et calcul d'efficacité de l'eau par rapport à la production de matière sèche totale et de grain, pour les trois espèces végétales.

Les techniques les moins usuelles sont décrites ci-dessous.

#### Technique de mesure de la pression osmotique des feuilles

La pression osmotique représente l'état de concentration globale en ions et en molécules diverses de la phase liquide du végétal. La valeur de la pression osmotique est liée à de nombreux facteurs comme l'alimentation hydrique et minérale, ou encore à l'activité photosynthétique par l'intermédiaire des métabolismes.

La méthode cryométrique détermine la pression osmotique en mesurant l'abaissement du point de congélation du suc, c'est-à-dire la différence existant entre la température de congélation du suc et celle de l'eau pure (que l'on exprimera dans la formule par  $\Delta$  ).

Une relation de proportionnalité lie cet abaissement de la température de congélation et la pression osmotique.

$$P. \text{ osm (atmosphères)} = 12,02 \overset{(*)}{\Delta} \cdot \frac{\text{poids de la solution}}{\text{poids de feuilles fraîches}}$$

Pour ces déterminations, on expérimente sur les dernières feuilles bien développées de chaque plante, en extrayant le suc cellulaire par la méthode des "bouillons" (THOMAS, 1946). Le poids (liquide + feuille) indique par rapport au poids frais de feuilles, le rapport de dilution du suc cellulaire (décoction 2 heures dans l'eau bouillante).

#### Mesure et contrôle de la transpiration

Elles sont basées sur le principe de différences de pesées horaires ou journalières, compte-tenu de l'estimation forfaitaire de l'évaporation d'un pot témoin non cultivé, et de la prise en compte des apports précédents éventuels.

La transpiration peut être ainsi ramenée à l'unité de temps et à l'unité de surface foliaire, d'après l'estimation préalable de la surface développée d'un témoin représentatif.

.../...

---

(\*) le coefficient 12,02 est applicable aux corps dissous dans l'eau.



### Appréciation des surfaces foliaires

Les surfaces foliaires du tournesol et du sorgho ont été calculées en pondérant le produit des deux dimensions maximum : longueur et largeur de la feuille, par le coefficient 0,7 déterminé expérimentalement.

Pour le soja, le calcul de surface foliaire s'est appuyé sur la corrélation existant entre le poids sec et la surface des folioles en nous référant aux analyses statistiques de WOLLE (1972).

Le poids sec des folioles (y) et leur surface (x) sont liés par la corrélation suivante :

$$y = 0.0046 x + 0.0039 \quad R = 0.98$$

Cette corrélation, établie pour la variété AMSOY, ne pourrait être extrapolée sans contrôle à d'autres variétés.

### 2°) Protocole de la deuxième série d'essais (1974)

L'essai précédent nous a permis de contrôler l'influence de la nutrition minérale sur la transpiration et l'efficacité de l'eau chez le soja, comparativement à d'autres espèces comme le sorgho et le tournesol. Plus que le potassium, l'azote a semblé exercer un effet important sur l'efficacité de l'eau consommée.

Le but de ce nouvel essai est d'axer notre recherche sur l'optimisation du rapport de l'activité photosynthétique à la transpiration, en se plaçant dans l'optique d'une gamme de rendements du soja.

Chaque espèce végétale possède un potentiel de production de matière sèche, c'est-à-dire de conversion de l'énergie lumineuse, qui lui est propre ; le soja nous semble à cet égard exploiter insuffisamment cette énergie, et cela probablement en raison de facteurs limitants qui doivent interférer ou se conjuguer entre eux.

La recherche du taux maximum de conversion de l'énergie lumineuse nécessite une aptitude à admettre un niveau de saturation lumineuse le plus élevé possible, et le maintien d'une activité photosynthétique efficace



aux faibles taux d'humidité du sol, dans une gamme de température étendue. Nous tenons compte à cet égard des observations de BROWES (1972).

Nous allons donc préciser dans cet essai l'action des facteurs eau et azote sur le comportement foliaire (transpiration et activité photosynthétique) et leur interaction avec la température. Nous espérons cerner, par ces informations, les seuils de réponses de la plante sur lesquels nous pourrions nous baser pour dégager les différentes voies possibles de l'amélioration.

#### Techniques expérimentales

Nous avons adopté trois traitements hydriques à partir du stade début floraison :

$H_1$  = ETM (compensation journalière du besoin en eau optimum)

$H_2$  = 3/4 à 1/2 ETM selon une fourchette de I8 à 25 % de teneurs en eau du sol.

$H_3$  = 1/2 à 1/3 ETM (I4 à 20 % de teneurs en eau).

Dans cet essai, les éléments P et K sont apportés en quantités convenables de telle sorte que nous puissions introduire trois niveaux d'alimentation azotée.

$N_1$  = dose faible

$N_2$  = dose normale

$N_4$  = dose très forte.

Les besoins en azote ont été estimés d'après les résultats de l'essai précédent, compte-tenu des variations des disponibilités hydriques, et d'un effet de salinité qui a contraint les plantes à réduire leur développement.

Nous avons ainsi échelonné les apports azotés, dans les trois cas, du semis à la pleine floraison, pour avoir des régimes relativement permanents en azote et pour éviter toute salinité.

Afin de pouvoir contrôler les effets de la fumure azotée sur l'absorption et les besoins de la plante en cet élément, nous avons pris

une terre d'Auzeville théoriquement non contaminée par les souches de *Rhizobium Japonicum* spécifiques au soja ; malgré cela une certaine contamination est intervenue, et elle s'est surtout manifestée tardivement (formation des gousses) dans les traitements à faibles apports d'azote. Ces traitements se sont ainsi trouvés moins carencés que nous ne l'aurions souhaité.

Cette contamination a pu provenir d'une pollution par les travaux mécaniques du sol d'une parcelle voisine ayant porté du soja, ce qui prouve par ailleurs la bonne implantation du rhizobium dans nos sols et son effet de rémanence.

Simultanément, nous avons introduit dans l'essai deux autres variétés de soja, plus septentrionales qu'AMSOY, et soumises aux mêmes traitements ; il s'agit de CALORIA (origine allemande) et FISKEBY (origine suédoise).

Il s'avère que ces deux variétés présentent une phase végétative plus courte qu'AMSOY. Il sera cependant possible de suivre leur comportement parallèlement à AMSOY.

Pour compléter nos investigations, nous suivrons également le comportement du sorgho, traité selon le même protocole expérimental et dans les mêmes conditions (si ce n'est un aménagement des doses azotées telles que nous considérerons une dose faible N 1,5 et une dose normale N 3, compte tenu des besoins moins élevés du sorgho).

La germination est faite en local à 20° avec une humidité de surface de 18 à 20 % ; les plantes sont ensuite passées sous abri protégé du vent, avant d'être définitivement placées sous abri grillagé, dans des conditions climatiques proches du champ.

Une fois la végétation bien établie, début floraison, nous effectuons un dernier éclaircissage qui nous ramène à 4 pieds par pot.

Un prélèvement est effectué également à ce stade afin de situer la valeur du point de référence concernant le début de différenciation des traitements hydriques, ainsi que les bases de production de matière sèche et de niveau de teneurs en azote de la plante.

Modalités des apports différenciés de l'azote

	N I	N I.5	N 2	N 3	N 4
à préparation des pots	0.5 g ( $\text{KNO}_3 + \text{NH}_4\text{NO}_3$ )	0.5 id.	0.5 id.	0.5 id.	0.5 id.
à 4-5 feuilles		0.5 $\text{NH}_4\text{NO}_3$	0.5 id.	0.5 id.	0.5 id.
à 6-7 feuilles (4 plant./pot)	0.5 g $\text{KNO}_3$	0.5 id.	0.5 id. + 0.5 $\text{NH}_4\text{NO}_3$	0.5 id. + I $\text{NH}_4\text{NO}_3$	0.5 id. + I $\text{NH}_4\text{NO}_3$
tout début floraison (à différenciation hydrique)	0.5 $\text{NH}_4\text{NO}_3$	I $\text{NH}_4\text{NO}_3$	I $\text{NH}_4\text{NO}_3$	I $\text{NH}_4\text{NO}_3$  I $\text{NH}_4\text{NO}_3$	I $\text{NH}_4\text{NO}_3$  2 $\text{NH}_4\text{NO}_3$
milieu floraison (vers 1ère récolte)	0.5 $\text{KNO}_3$	0.5 $\text{KNO}_3$	0.5 id. + 0.5 $\text{NH}_4\text{NO}_3$	0.5 id. + I $\text{NH}_4\text{NO}_3$	0.5 id. + 2 $\text{NH}_4\text{NO}_3$
Total en grammes/pot	2 g	3 g	4 g	6 g	8 g

L'expérimentation porte sur 4 répétitions dont une spécialement utilisée pour les mesures photosynthétiques, relativement destructives.

Contrôles et mesures

- contrôle journalier et enregistrement des consommations hydriques.
- au stade début floraison : prélèvement des témoins de référence "Pt 0" et début de différenciation hydrique.
- premier prélèvement fin floraison (en pleine activité métabolique).

.../...



- deuxième prélèvement à maturité
- contrôle et mesure de l'évolution des niveaux d'activité photosynthétique et de perméabilité foliaire pour la période encadrant le premier prélèvement, et un peu avant la maturité.
- estimation des surfaces foliaires
- mesure de la transpiration horaire et journalière par unité de surface foliaire simultanément avec les mesures de photosynthèse et de perméabilité, pour différents types de journées.

Naturellement, nous assurons toujours un lien de comparaison avec le sorgho dont le régime hydrique se situe selon un modèle parallèle à celui du soja, à partir du stade début floraison.

$H_1$  = ETM (compensation de la consommation journalière)

$H_2$  = 3/4 à 4/5 ETM

$H_3$  = 1/2 à 3/5 ETM

- production de matière sèche (photosynthèse nette)
- paramètres du rendement
- bilan des consommations en eau afin d'établir l'efficacité par rapport à la production de grains et de matière sèche.
- absorption totale et influence de l'azote sur l'efficacité de l'eau.

Nous décrirons plus en détail les techniques de contrôle d'activité photosynthétique et de perméabilité foliaire, qui sont moins courantes que les autres techniques utilisées.

### 3°) Techniques de contrôle de l'activité photosynthétique et de la perméabilité foliaire

Connaissant l'importante influence de l'alimentation hydrique sur l'ouverture des stomates, et par conséquent sur les échanges gazeux, nous avons tâché d'apprécier ces paramètres au moyen de tests relativement simples et rapides, adaptés tant à l'équipement de notre laboratoire qu'au but de

.../...



compréhension d'ensemble que nous recherchons dans l'étude de l'efficience de l'eau. Nous avons choisi pour cela les méthodes utilisées, dans des buts comparables, par SHIMSHI (1967, 1969). Elles ne répondent pas à des études fines de photosynthèse et de transpiration, mais elles constituent des tests à finalité agronomique qui nous ont paru bien adaptés à notre mode d'approche, en permettant de larges comparaisons des effets des divers traitements.

L'étude du comportement stomatique est réalisée au moyen d'un poromètre permettant d'apprécier qualitativement le degré d'ouverture stomatique, et ses variations sous l'effet du régime hydrique, et des conditions climatiques.

Le test de perméabilité foliaire consiste à envoyer, sous pression, un flux d'air sur une section constante de surface foliaire et à noter le temps mis par le passage de l'air au travers de la feuille de telle sorte que la pression diminue de  $200\text{g}/\text{cm}^2$  à  $100\text{g}/\text{cm}^2$  (schéma 1). Ce test est généralement appliqué à la face supérieure de la feuille, où les écarts observés sont les plus importants (de quelques secondes à une minute ou même davantage).

Corrélativement à ces mesures et pour des "journées-types", on procède à des relevés de transpiration horaire, de teneur en eau des feuilles et du sol, et de niveau d'activité photosynthétique afin de rejoindre les observations intéressantes de CHEN (1969).

Cette dernière mesure fait appel à un autre appareillage (réplique de la technique de SHIMSHI, 1968).

La méthode (schéma 2) consiste à faire circuler un flux d'air contenant du  $^{14}\text{CO}_2$  en quantité connue (généralement 300 ppm de  $\text{CO}_2$ , de radioactivité spécifique exactement connue), sur une surface foliaire constante de  $1\text{ cm}^2$  enfermée dans une enceinte photosynthétique miniature, et à mesurer la fraction de  $^{14}\text{CO}_2$  ayant participé aux échanges photosynthétiques durant un temps de passage constant (20 secondes). Le disque foliaire de  $1\text{ cm}^2$  est ensuite immédiatement découpé à l'emporte-pièce, et réfrigéré par une pulvérisation de chlorure d'éthyle. Pour permettre les déterminations en série, il peut être conservé quelques heures dans une glacière ; il est enfin séché rapidement à l'étuve pour éliminer le  $^{14}\text{CO}_2$  non métabolisé, puis la radioactivité est déterminée au compteur Geiger "cloche".

Pour justifier la validité de la méthode, SHIMSHI (1968) signale qu'à cause de l'exposition brève au  $^{14}\text{CO}_2$  et de la réfrigération immédiate

Schéma n°1. appareil de mesure de résistance foliaire

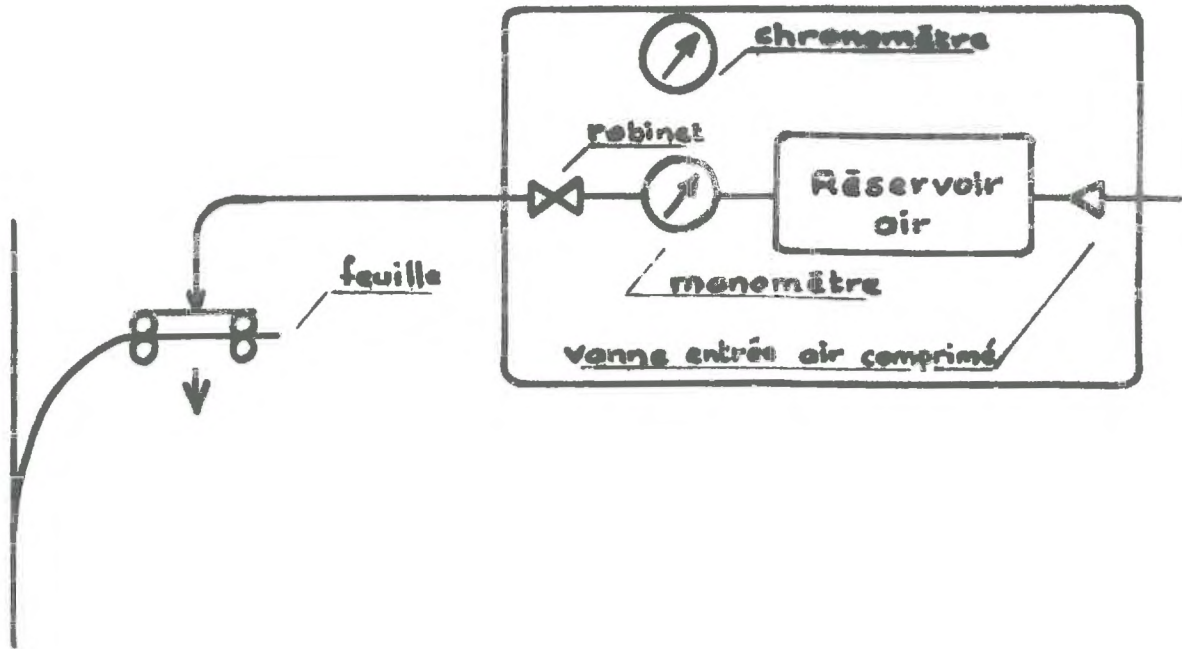
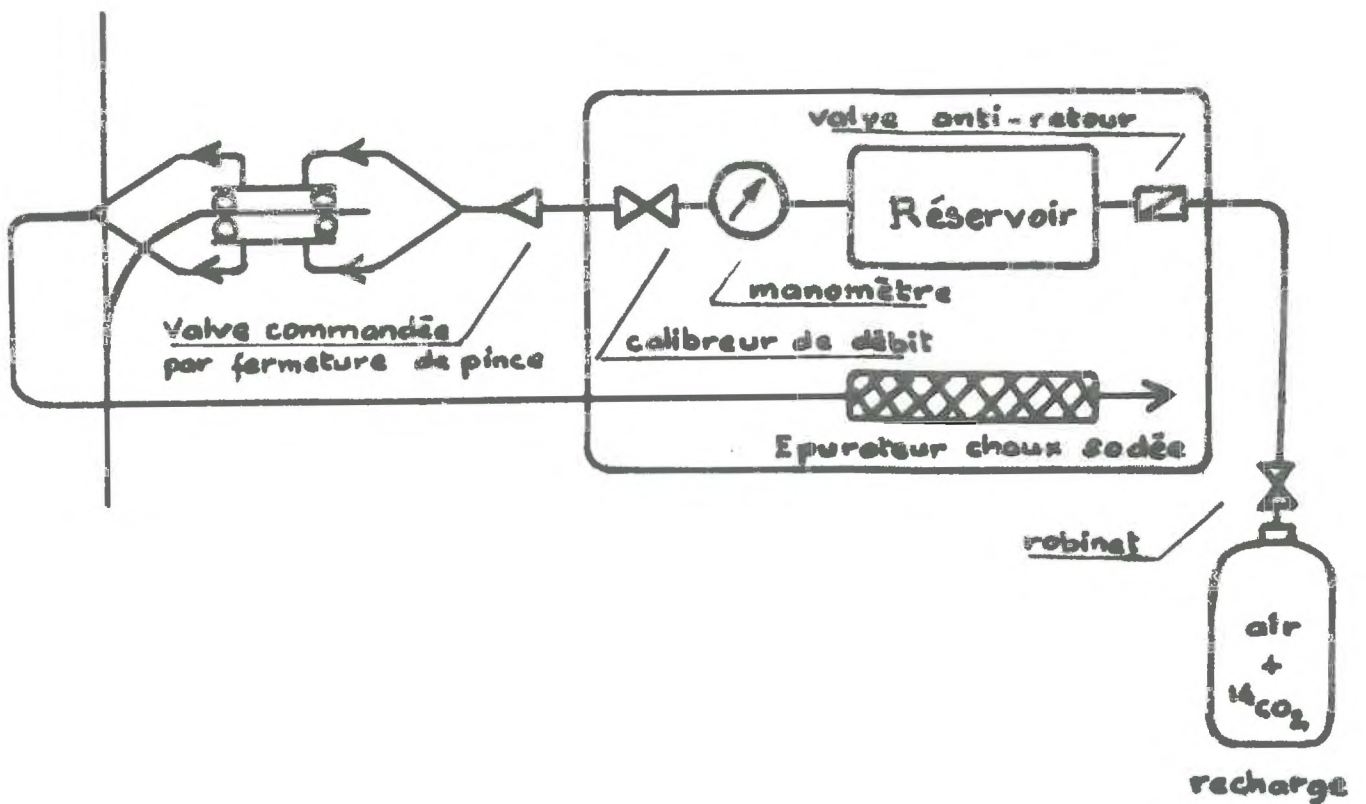


Schéma n°2. appareil de mesure d'activité photosynthétique



du disque foliaire récupéré après la réaction, on peut admettre qu'il n'y a pas de  $^{14}\text{CO}_2$  "respiré", et que les résultats représentent ainsi la photosynthèse brute plutôt que la photosynthèse nette.

En vingt secondes, la fixation de  $\text{CO}_2$  dépendrait essentiellement de la résistance stomatique et mésophyllienne ; il y a donc lieu de penser que nous n'atteignons pas les sites respiratoires en un temps aussi court (SHIMSHI, 1969).

La brièveté de la mesure nous met ainsi à l'abri de phénomènes perturbateurs pour lesquels le temps de réponse stomatique est supérieur au temps de l'opération.

Néanmoins, la réponse aux variations d'intensité lumineuse serait pratiquement instantanée, ce qui implique de respecter scrupuleusement des conditions d'exposition reproductibles (normales à l'incidence lumineuse).

Cette méthode a nécessité, comme pour les mesures de perméabilité, une étude préliminaire de comportement foliaire pour chaque espèce de plante considérée, quant à la signification et la fiabilité des mesures.

En plus de la sélection nécessaire dans le choix de la feuille la plus convenable, on a introduit un certain compromis avec le meilleur endroit de la feuille. Ainsi, au cours des mesures effectuées sur pieds de soja isolés, nous avons retenu un protocole bien précis:

On s'adresse aux feuilles recevant le maximum de rayonnement lumineux, pour l'étage correspondant au 1/3 supérieur de la plante, et sur le milieu du foliole central d'une feuille rattachée à la tige principale (en évitant les nervures). Chaque mesure comporte trois répétitions consécutives. Cette technique a bien été éprouvée par SHIMSHI (1968) et la réalisation d'un appareillage identique nous a permis d'obtenir des résultats exploitables, en accord avec le comportement des plantes observé par un ensemble de mesures complémentaires.

Néanmoins, il serait illusoire d'évaluer la totalité de la photosynthèse ou du comportement stomatique global de la plante par une simple

.../...

mesure sélective et ponctuelle, c'est la raison pour laquelle nous considérons nos essais en tant que tests comparatifs. Compte-tenu de ce caractère de test comparatif, nous avons exprimé les résultats en "coups par minute" de  $I_4C$ , afin de ne pas préjuger de l'activité photosynthétique exercée par des surfaces foliaires plus grandes, en des temps plus longs (quoique des évaluations approximatives nous aient montré que les gains de carbone ainsi obtenus correspondent approximativement à la croissance journalière de la plante).

Cette technique nous apporte néanmoins l'avantage considérable d'avoir une grande quantité d'observations sur un essai comportant de nombreux traitements, auxquels se combinent la variabilité des conditions climatiques et des stades végétatifs (cela avec un nombre satisfaisant de répétitions).

La comparaison des courbes journalières de l'ouverture stomatique, de la transpiration et de l'activité photosynthétique, devrait nous permettre de suivre la régulation des échanges gazeux dans la feuille (diffusion de  $CO_2$  et de vapeur d'eau) suivant les différents traitements employés.

Sur le soja, nous avons constaté une différence de réponse dans la mesure de perméabilité, selon que l'on s'adresse à la face supérieure ou inférieure de la feuille ; cela provient du fait que nous avons beaucoup plus de stomates par unité de surface en dessous qu'en dessus. Cependant, plusieurs observations nous ont permis de voir que ce sont plutôt les stomates de la face supérieure, exposée à la lumière directe, qui offrent le plus de contraste de réponse journalière.

Les mesures que nous allons relater portent donc essentiellement sur la face supérieure.

Lorsque les mesures indiquent que l'ouverture stomatique est au maximum, nous pouvons admettre qu'il s'agit plus d'une mesure de densité stomatique relative que d'une résistance à la diffusion.

Comparativement, les feuilles de sorgho ne présentent pas cette dissymétrie de densité stomatique.



B) EXPERIMENTATION AU CHAMP

Parallèlement à ces essais sous abri, nous avons pu observer le comportement du soja en plein champ, sur le sol limono-argileux, assez profond d'Auzeville (STENGEL et al., 1972).

Le protocole expérimental est centré sur les mêmes préoccupations mais pratiqué à une échelle et selon des procédés culturaux qui restent dans les conditions normales de la culture du soja.

Le but de l'expérimentation est d'étudier l'influence du régime hydrique et de la nutrition minérale sur l'efficacité de l'eau, et sur le comportement de la plante.

Cette culture vient se placer dans le cadre d'une rotation qui a déjà fait intervenir plusieurs espèces végétales (blé - maïs - tournesol), dans des conditions expérimentales qui restent inchangées depuis 5 années consécutives.

En ce qui concerne le soja (1973), nous avons fait intervenir un effet de précédent azoté sur tournesol, avec ou sans inoculation du soja, et un effet irrigation, selon le tableau suivant :

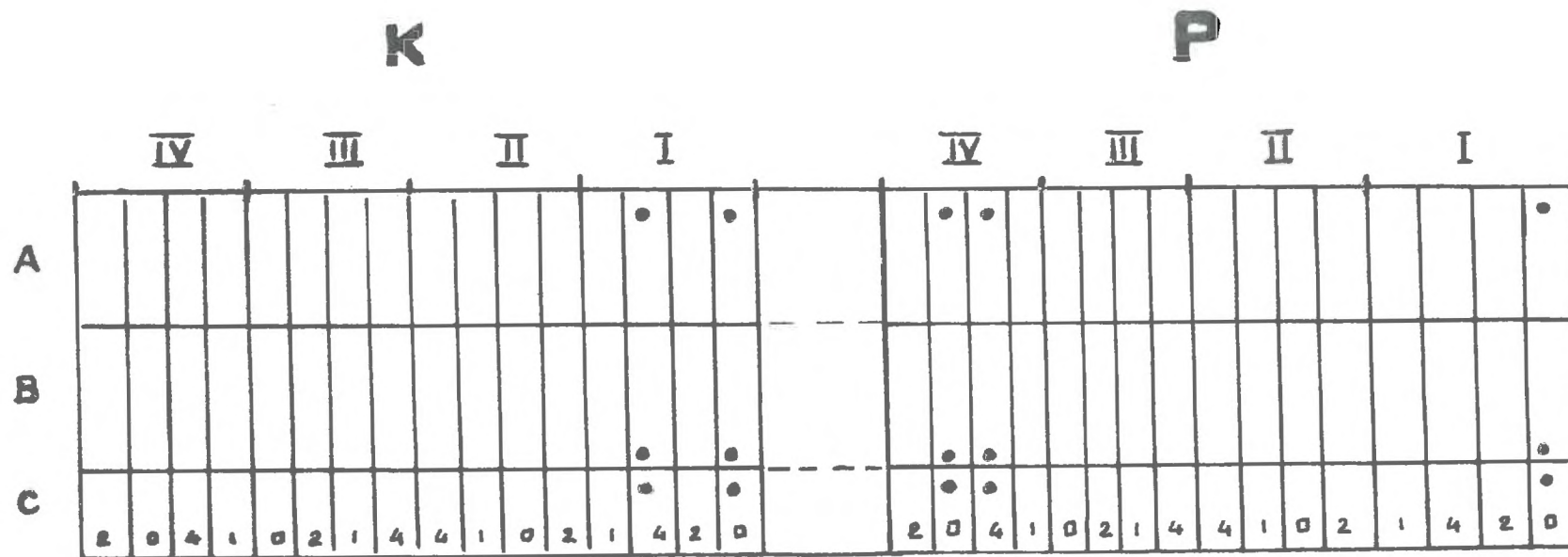
Zones	N sur précédent tournesol, Kg:Ha	Inoculation	Eau
A	250	$10^6$ bact/graine	réserves du sol + irrigation + pluie
B	250	$10^6$ "	réserves du sol + pluie ; "sec"
C	40	0 "	réserves du sol + pluie ; "sec"

Il n'a pas été effectué d'apport d'azote sur le soja ; tant par les reliquats de fumure que par l'inoculation, les zones A et B étaient bien alimentées en N, alors que la zone C était particulièrement carencée.

Le dispositif expérimental comporte en outre, sur les trois zones A, B et C, une expérimentation de longue durée de fumures phosphopotassiques (le plan du dispositif est indiqué (schéma 3) :

.../...

Schéma n°3 : Dispositif Expérimental du champ d'essai : Soja Amsoy 1973



Fertilisation précédente  
sur Tournesol :

A : Irrigué Inoculé (250 N 1972)  
 B : Irrigué<sup>non</sup> Inoculé (250 N " )  
 C : Irrigué<sup>non</sup> Inoculé<sup>non</sup> (40 N " )

essai P (K=100)

P<sub>0</sub> = 0 unités/ha

P<sub>1</sub> = 40 "

P<sub>2</sub> = 80 "

P<sub>4</sub> = 160

essai K (P=100)

K<sub>0</sub> = 0 unités/ha

K<sub>1</sub> = 40 "

K<sub>2</sub> = 80 "

K<sub>4</sub> = 160

Intercalaire : non Irrigué et irrigué inoculé (40N)

• implantation de tubes d'humidimètre à neutrons

- un essai P, où la seule variable est la dose de P  
(K uniforme et normal)
- un essai K, où la seule variable est la dose de K  
(P uniforme et normal)

	$P_0 = 0$	kg/ha/an		$K_0 = 0$	kg/ha/an
	$P_1 = 40$	"		$K_1 = 40$	"
<u>essai P</u> (K = 100)	$P_2 = 80$	"	<u>essai K</u> (P = 100)	$K_2 = 80$	"
	$P_4 = 160$	"		$K_4 = 160$	"

Nous avons donc 4 traitements par essai, de 4 répétitions chacun (essai en blocs) ; les parcelles initiales sont subdivisées en 3 zones selon les doses variables de N, combinées à l'inoculation et à l'irrigation suivant le schéma n° 3.

#### Contrôles effectués sur cet essai au champ

##### . sur la croissance :

prélèvements périodiques destinés à suivre le développement végétatif et à déterminer l'absorption globale d'éléments minéraux et la production de matière sèche totale. A cette occasion, il est procédé à l'estimation de la densité de peuplement et du nombre de gousses au m<sup>2</sup>, sur les espaces prélevés qui sont représentatifs de chaque répétition.

##### . sur la nodulation :

Celle-ci a été suivie au cours de trois mesures échelonnées jusqu'au maximum de développement végétatif (nombre et volume) spécialement sur les traitements 0 et 4 des essais P et K, en zones inoculées et non inoculées.

##### . sur l'absorption de l'eau :

Les bilans hydriques sont réalisés à l'aide des indications fournies par les mesures effectuées avec l'humidimètre à neutrons selon les modalités d'utilisation préconisées par MAERTENS (1965).

La connaissance des taux d'humidité des différents horizons nous permet de suivre l'évolution des profils hydriques.

Connaissant, par ailleurs, les caractéristiques du type de sol utilisé, nous pouvons également en déduire les quantités disponibles ou utilisées par l'évapotranspiration du couvert végétal, entre deux périodes considérées.

La conduite des essais irrigués tient compte de ces mesures afin d'assurer un régime hydrique proche de l'évapotranspiration potentielle.

. sur les rendements :

Ces prélèvements sont effectués sur les placettes qui avaient été délimitées au début de la végétation (5 m<sup>2</sup>).

Ces indications sont confrontées par ailleurs avec les récoltes à la moissonneuse-batteuse, qui intéressent seulement un passage en milieu de parcelle ( 4 rangées).



PREMIERE PARTIE :

ETUDE GLOBALE DES PRINCIPAUX FACTEURS DE LA TRANSPIRATION  
ET DE L'EFFICIENCE DE L'EAU CHEZ LE SOJA  
COMPARAISON A D'AUTRES ESPECES MIEUX CONNUES

PREMIERE PARTIE

ETUDE GLOBALE DES PRINCIPAUX FACTEURS DE LA TRANSPIRATION

ET DE L'EFFICIENCE DE L'EAU CHEZ LE SOJA :

COMPARAISON A D'AUTRES ESPECES MIEUX CONNUES

Dans cette première partie, nous nous attacherons surtout à situer le comportement du soja, tant dans sa production de matière sèche que dans sa consommation d'eau, par rapport à celui d'autres espèces végétales connues soit pour leur bon comportement en conditions sèches (sorgho), soit pour leurs besoins hydriques élevés lorsqu'elles sont en pleine croissance (tournesol). C'est dans la deuxième partie que nous analyserons plus en détail les processus intervenant en cas d'alimentation hydrique ou azotée insuffisantes.

Dans cette approche globale, nous aurons présent à l'esprit le fait que l'énergie reçue par un végétal comporte deux destinations essentielles (outre une part de réflexion par les feuilles) :

- une faible proportion est utilisée à la photosynthèse, c'est-à-dire, après les transformations métaboliques, à la production de la matière végétale des organes végétatifs et des graines,
- la plus grande part est utilisée à la vaporisation de l'eau, au cours de la transpiration; celle-ci n'est pas directement génératrice de synthèses végétales, mais elle est indispensable dans les conditions naturelles, pour que le métabolisme et notamment la fixation du  $CO_2$  s'effectuent.

En comparant les quantités de matière sèche formée et d'eau transpirée, nous aurons donc déjà une première indication de l'aptitude des plantes à utiliser de manière favorable l'énergie qu'elles reçoivent, en vue de la production.

Nous considèrerons pour cela les cultures effectuées en vases de végétation, dans des conditions d'alimentation hydrique parfaitement contrôlées. Les deux années d'essai fournissent des résultats un peu différents, les écarts étant dûs à quelques variations de techniques expérimentales

(semis plus tôt en 1974, prévention des effets de salinité...). Néanmoins, les deux séries d'essais aboutissent à des valeurs très concordantes en ce qui concerne l'efficacité de l'eau, et nous ne les distinguerons pas systématiquement.

En première approximation, les différences d'alimentations minérales n'ont pas exercé d'effets massifs sur les relations eau consommée - matière sèche produite, lorsqu'il n'y avait pas de carence proprement dite. Aussi nous considérerons globalement les résultats des traitements non carencés.

L'expérimentation en conditions relativement contrôlées nous a permis de mettre en évidence que, pour les trois espèces végétales considérées, la production de matière sèche totale est une fonction d'allure linéaire de la consommation en eau (figures n° 1 et 2). Cette observation établit un parallélisme avec la relation mentionnée par ROBELIN (1961) en ce qui concerne l'efficacité de l'eau pour les cultures en plein champ, mais ne préjuge en rien des niveaux de potentialités de production végétales qui résultent de conditions expérimentales différentes.

#### A - NIVEAU DE PRODUCTION DE MATIERE SECHE EN FONCTION DE L'EAU CONSOMMEE COMPARATIVEMENT A D'AUTRES ESPECES

On constate en effet immédiatement, que pour une même quantité d'eau consommée, la production de matière sèche totale s'établit dans l'ordre suivant :

sorgho > soja > tournesol

La conjugaison des niveaux d'alimentation hydrique en premier lieu et d'alimentation minérale en second peut interférer pour aboutir à des comportements variés qui peuvent se montrer finalement plus ou moins bénéfiques sur l'efficacité de l'eau.: c'est ce que manifeste une certaine dispersion des points autour des courbes moyennes de chaque espèce.

Ces interactions s'inscrivent néanmoins dans la gamme de réponse spécifique à chaque plante, ce qui nous autorise à mentionner ces différentes valeurs d'efficacité au profit de la relation générale sur un même graphique.

.../...

figure n°1 : Influence des conditions d'alimentation hydrique sur la production de matière sèche totale.

(traitements non carencés)

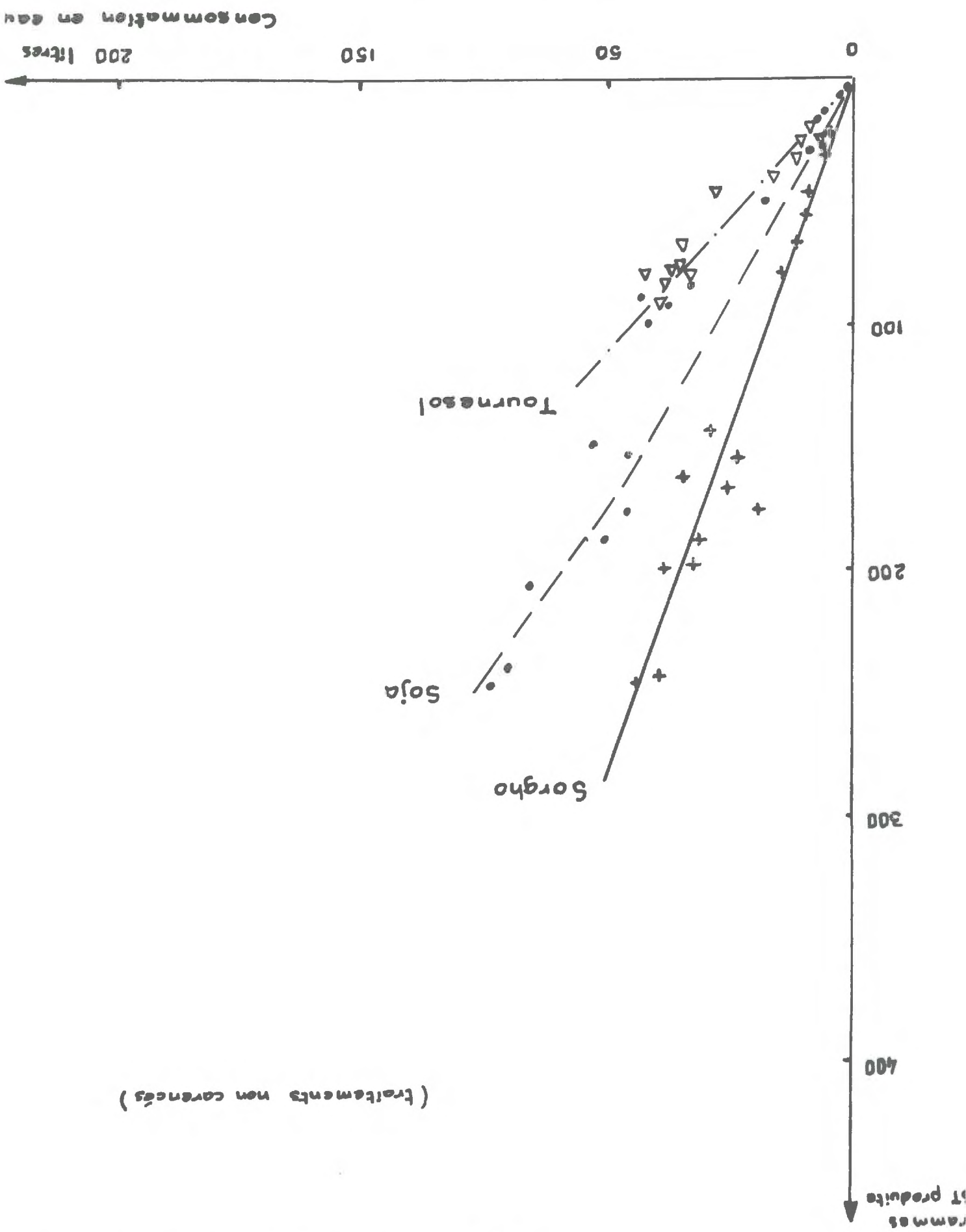
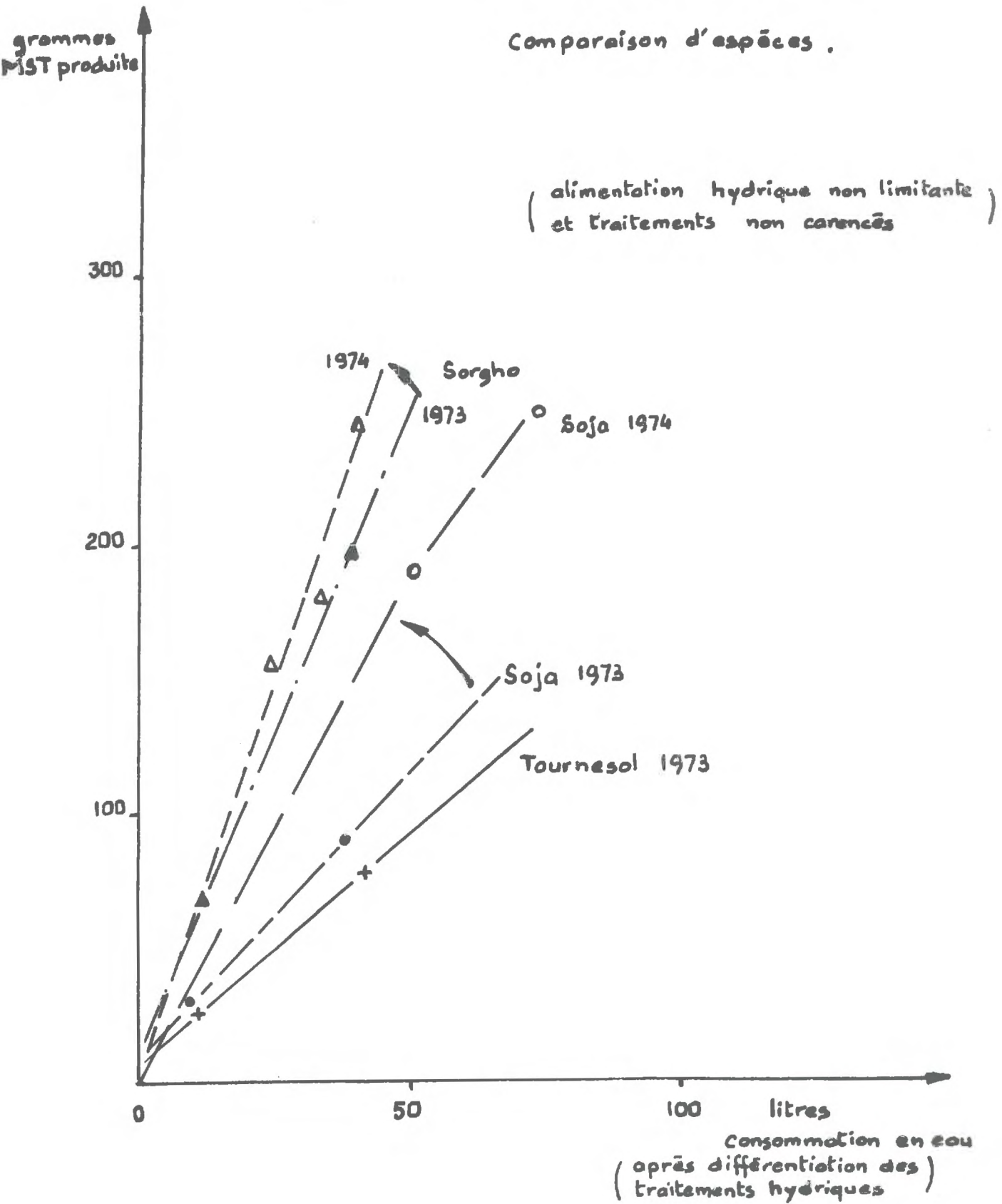




figure n°2 : Niveaux de production de matière sèche en fonction de l'eau consommée.



Il apparaît une troisième composante, due aux facteurs climatiques variables d'une année à l'autre et pouvant infléchir d'une manière particulière l'efficacité spécifique des trois types de plantes considérées (figure 2).

L'amplitude de l'effet ressenti est notablement différent d'une espèce à l'autre ; ainsi il résulte de nos observations que cette modulation s'inscrit beaucoup plus positivement en faveur de la production du soja que celle du sorgho en 1974 ( figure 2 ) , ce qui montre l'aptitude du soja à une réponse favorable au complexe héliothermique qui a été plus clément à son égard en 1974 que l'année précédente.

Il est à noter également, d'après d'autres observations ultérieures, une modulation possible de l'efficacité de l'eau pour différentes variétés dans le faisceau de réponse spécifique à chaque plante, ce qui laisse penser que le caractère d'efficacité apparaît bien comme un facteur caractéristique du génotype considéré, ouvert ainsi aux voies possibles de sélection variétale.

#### B - EFFICACITE DE L'EAU CONSOMMEE

Le but agronomique recherché étant de produire le plus de matière sèche avec le moins d'eau possible, cela implique la meilleure utilisation de l'eau mise à la disposition de la plante, ce qui se traduit par la notion d'efficacité de l'eau, qui représente le rapport de la matière sèche totale produite à l'eau consommée par la plante.

La question se ramène donc à dégager les relations entre la production de matière sèche et le facteur eau, qui se pose souvent comme le facteur limitant, primordial de la production végétale, quelle que soit l'espèce considérée parmi ces cultures d'été.

Dans le tableau I, les principaux caractères de l'efficience de l'eau chez le soja peuvent ainsi se dégager de la comparaison d'espèces, telles que nous l'avons faite, envers un sorgho dont les besoins en eau sont modérés et un tournesol qui se montre particulièrement prodigue.

Du fait de notre intervention sur la différenciation des traitements hydriques à un stade où les plantes sont bien implantées (point o), nous avons assujetti les plantes à une contrainte qui a eu pour effet d'infléchir celles-ci vers autant de niveaux d'évapotranspirations.

Cela s'est naturellement répercuté sur la production de matière sèche, qui est d'autant plus faible que la contrainte hydrique est plus sévère. L'efficience de l'eau consommée augmente alors légèrement, mais la production est très affectée.

De manière générale, ces fortes différences de consommation d'eau n'ont pas modifié l'ordre de classement des espèces quant à l'efficience ; le sorgho reste supérieur au soja, lui-même supérieur au tournesol.

Tableau I

Efficience de l'eau consommée jusqu'à maturité par le soja, le tournesol et le sorgho en 1973. Valeurs moyennes sur trois répétitions pour le traitement normal  $K_2N_2P_4$  en condition sèche et ETM. ( 3 plants par pot pour soja et sorgho, 1 plant pour tournesol).

a) <u>Conditions ETM</u>	SOJA Amsoy	TOURNESOL INRA 6501	SORGHO NK 123
matière sèche g	90	79,2	197
eau consommée l	38,3	42,8	38,8
efficience $\frac{MST}{\text{eau}}$	2,35	1,85	5,08
b) <u>Condition sèche # H<sub>2</sub></u>			
matière sèche g	30,5	25,3	67,6
eau consommée l	9,8	11,1	12,3
efficience $\frac{MST}{\text{eau}}$	3,11	2,28	5,50

Le tableau II montre qu'avec des niveaux de production plus élevés de l'expérimentation 1974, le même type de résultats est obtenu.

Tableau II :

Valeurs moyennes de l'efficience de l'eau consommée jusqu'à maturité pour les traitements  $H_1N_2$  (soja) et  $H_1N_3$  (sorgho) en conditions sèches et ETM. Les quantités d'eau consommées et de MST produites sont estimées entre le "point o" et la récolte (4 pieds par pot ; moyennes de trois répétitions).

		SOJA Amsoy	SORGHO INRA 450
<u>H<sub>1</sub></u> ETM	MST	3,69	241
	eau consommée	143	40,7
	efficience $\frac{MST}{eau}$	2,58	5,92
<u>H<sub>2</sub></u> 3/4 ETM	MST	246	179
	eau consommée	74	34,6
	efficience $\frac{MST}{eau}$	3,32	5,17
<u>H<sub>3</sub></u> 1/2 ETM	MST	188	154
	eau consommée	51	24,2
	efficience	3,69	6,36

C - PRINCIPAUX CARACTERES DE DIFFERENCIATION ENTRE LES ESPECES CONSIDEREES

Le faisceau de réponses interspécifiques étant ainsi mis en évidence il devient intéressant de pousser plus loin l'investigation de la comparaison d'espèces en examinant de plus près les caractéristiques et leur comportement foliaire.

Les principales observations sont relatées dans le tableau 3. Celles-ci ont eu lieu principalement en 1973 à la période de la floraison chez le soja et le tournesol, et de l'épaison chez le sorgho.

.../...



A ce stade, la transpiration par unité de surface foliaire n'est pas très élevée chez le soja ; elle augmente ensuite à l'époque de la formation des gousses, comme le montre la figure 3.

Les valeurs relatives au tournesol sont plus élevées que celles du sorgho et du soja, on peut noter que les feuilles de tournesol présentent en même temps une faible résistance à la pénétration de l'air, c'est-à-dire une grande perméabilité aux gaz (Tableau III).

Celle-ci est moyenne chez le soja (Amsoy) qui, comme le tournesol, semble assez peu fermer ses stomates lorsque l'eau n'est pas un facteur limitant. A cet égard, la régulation stomatique se montre très sensible chez le soja à la disponibilité de l'eau, comme nous le verrons ci-dessous. La régulation modérée du sorgho permet à cette plante de réaliser une certaine économie d'eau par forte chaleur.

La mesure des pressions osmotiques dans les limbes fait apparaître un classement inverse de celui de la perméabilité à l'air.

Cette constatation introduit sans doute un facteur d'économie de l'eau probablement dû à un effet de forces de cohésions de l'eau dans les tissus végétaux, créant ainsi une résistance supplémentaire aux échanges hydriques entre la plante et le milieu extérieur. Cet effet peut limiter quelque peu les pertes d'eau subies par les plantes qui présentent une grande perméabilité foliaire, comme c'est le cas pour le tournesol et à un degré moindre pour le soja.

D'après le détail des résultats, les augmentations de pressions osmotiques dans une même espèce semblent provenir de fortes teneurs en éléments absorbés, corrélativement aux fortes teneurs dans le sol. On constate néanmoins que la variation entre espèces est prédominante, et les valeurs sont particulièrement élevées chez le tournesol qui est par ailleurs mal armé pour résister à la sécheresse (surfaces foliaires importantes, cuticule mince et nombre de stomates élevé) ; inversement on observe de faibles valeurs chez une espèce mieux adaptée à la sécheresse comme le sorgho.

figure n°3:

Transpirations comparées par unité de surface foliaire : Sorgho - Soja.  
( Stade formation des gousses / soja )  
épaison pour le sorgho

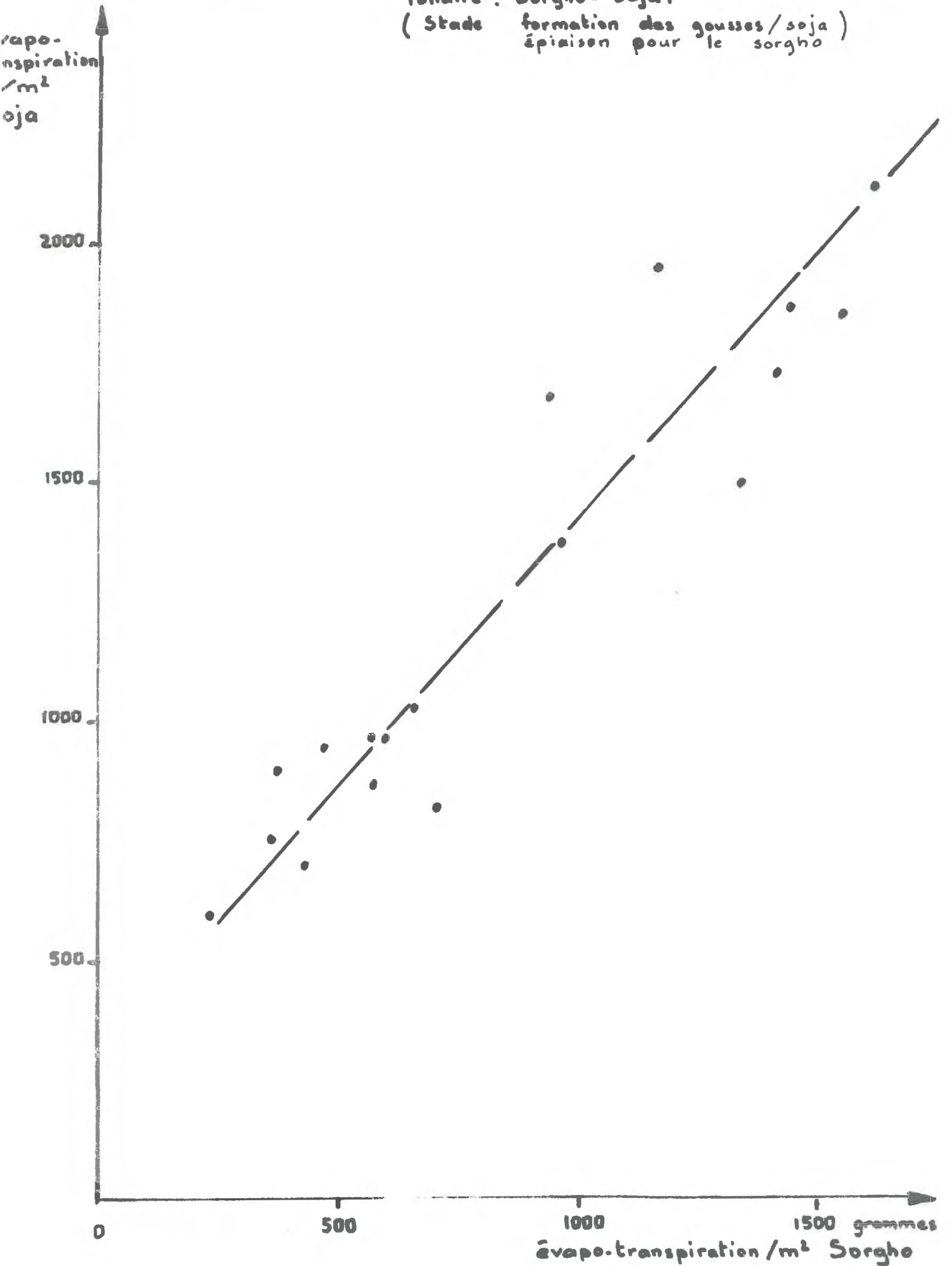


Tableau III

CARACTERISTIQUES FOLIAIRES ET COMPORTEMENT DES DIFFERENTES ESPECES (31-07-1973)  
(moyennes sur l'ensemble des traitements)

Caractéristiques	Soja Amsoy		Tournesol INRA 65-01		Sorgho NK 123	
	SEC	ETM	SEC	ETM	SEC	ETM
Transpiration par unité de surface foliaire l/m <sup>2</sup> journée à évaporation : piche de : 4,9 mm	1,02	1,19	2,67	2,75	1,16	1,58
Surface foliaire par pot - stade floraison (6 plants)	0,232	0,586	(1)	(1)	0,323	0,537
Indices comparés de résistance foliaire (temps en secondes pour pression 200 - 100 g /cm <sup>2</sup> Selon : température extérieure						
15°	29	25	2,7	2,1	42	26
23°	35	30	3	3	70	50
30°	49	38	5,1	2,4	83	45
teneurs en K % limbes	1,84	2,16	3,96	3,51	2,38	1,92
" " N % "	3,94	2,20	4,11	3,18	2,87	2,52
pression osmotique atm.limbes	12,7	9,8	15,9	13,5	10,9	8,6
Efficiencie de l'eau consommée depuis départ végétation (g/1)	2,4	2,3	3,9	2,9	5,6	5,1
rapport : $\frac{\text{MS produite g}}{\text{Surface foliaire m}^2}$	75	78	245	190	165	195

(1) : 2 plants seulement

Le soja, par ses valeurs, se situerait entre ces deux comportements.

Lorsque nous établissons le rapport de la production de matière sèche à la surface foliaire (tableau III) nous pouvons voir que la feuille de soja produit moins de matière que celles des deux autres espèces ; ce fait n'est pas surprenant : la photosynthèse nette du soja par unité de surface foliaire n'est pas très active (WOLF, 1965 ; PENDLETON, 1971).

Le soja se montre en outre très sensible au complexe héliothermique journalier ; ainsi par jour frais, nous enregistrons une consommation en eau assez voisine de celle du sorgho, par unité de surface foliaire ; par contre, en jour chaud, elle se montre notablement supérieure à celle de ce dernier ( figure 3 ). Mais l'indice foliaire d'une culture de soja est généralement beaucoup plus élevé que celui d'une culture de sorgho, et ce fait accentue fortement l'écart des transpirations (figure 4).

Ainsi, pour des plantes conduites à l'évapotranspiration maximum,  
il se dégage les observations suivantes :

- par temps chaud, le soja (Amsoy) ouvre bien ses stomates et perd beaucoup d'eau (jusqu'à près du double du sorgho). Ce fait est illustré par la figure 4 qui compare les transpirations d'un pot de sorgho et d'un pot de soja, au cours d'une période de trois semaines : l'écart entre les deux espèces est d'autant plus grand que les températures sont plus élevées ; plus que chez le sorgho, la transpiration du soja paraît répondre linéairement à la quantité d'énergie reçue.

- la photosynthèse nette, pas très active, conduit à une efficacité de l'eau faible, particulièrement durant la phase végétative.

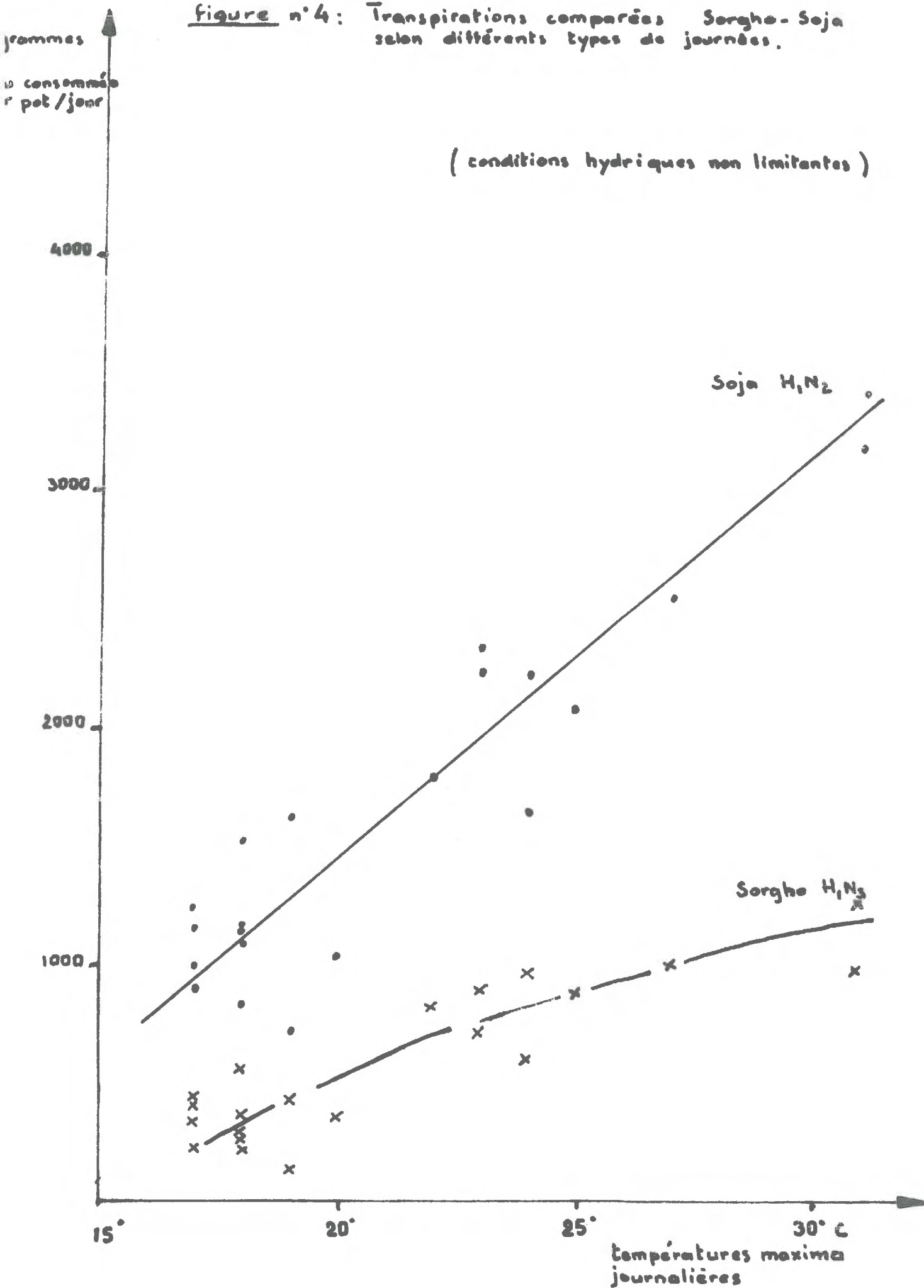
L'adaptation à la sécheresse paraît moins bonne que chez le sorgho :  
pour celui-ci, on observe en condition sèche une forte augmentation de la résistance foliaire, qui n'handicape pas considérablement la photosynthèse par unité de surface foliaire, mais réduit notablement la transpiration (tableau III). Chez le soja Amsoy, cette adaptation est nettement moins accusée.

#### D - RELATIONS AVEC LA FRUCTIFICATION ET LA PRODUCTION DE GRAINS

La production de matière végétale n'est pas une fin en soi dans les espèces que nous avons étudiées ici ; elles sont en fait destinées à la production de graines. Néanmoins, dans les conditions qui ne s'écartent



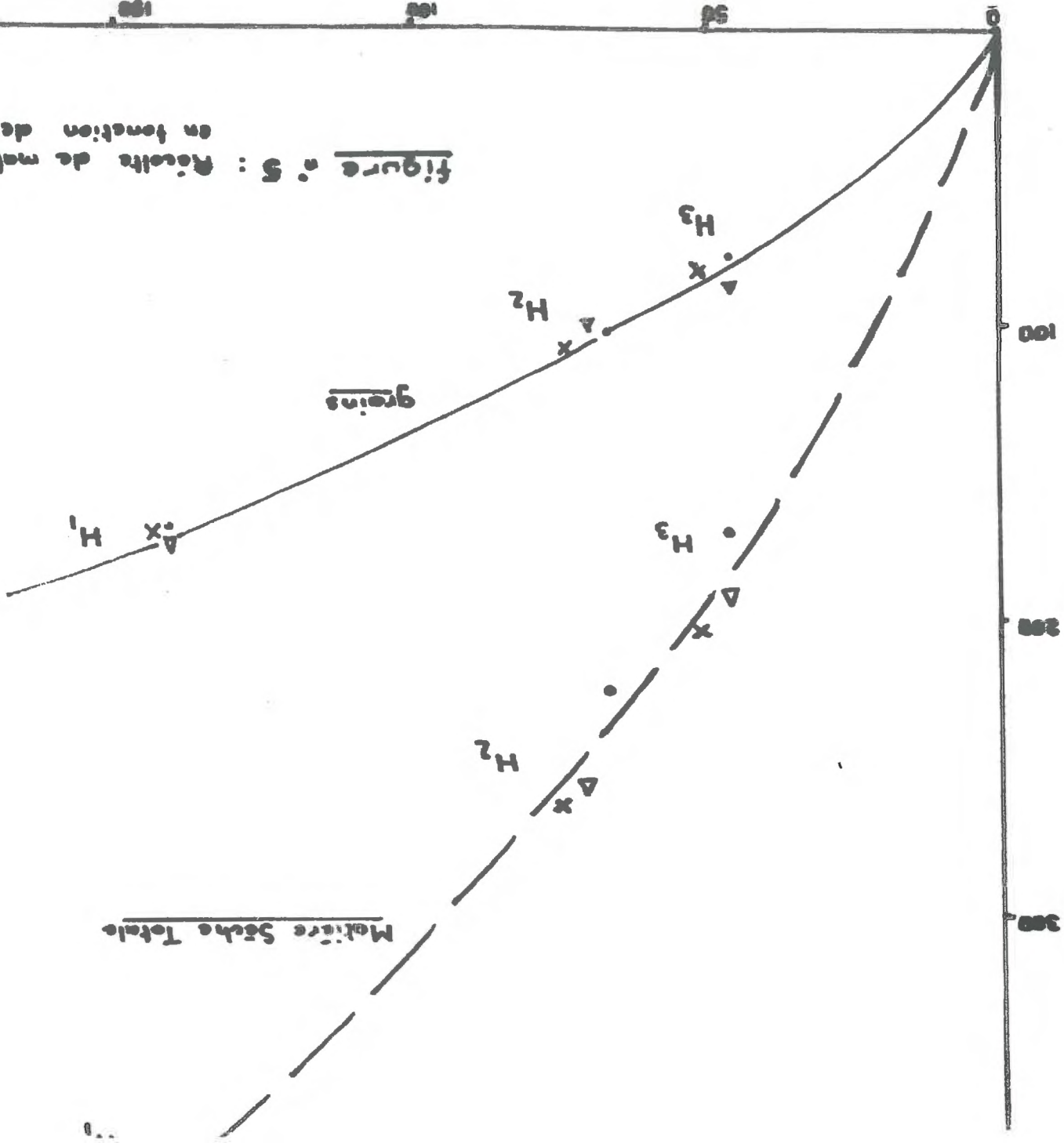
Figure n°4: Transpirations comparées Sorgho-Soja selon différents types de journées.



200 litres eau consommée.

figure n° 5 : Récolte de matière sèche totale et de grains en fonction de l'eau consommée. (Soja - Amsoy)

•  $N_1$   
x  $N_2$   
 $\Delta N_3$



pas trop de la pratique agricole, leurs rapports  $\frac{\text{grain}}{\text{MS totale}}$  ne varient pas considérablement (MARTY et al., 1975), et c'est également ce que nous avons observé. Chez le sorgho, ce rapport se situe vers 0,45, alors qu'il ne s'éloigne pas de 0,40 chez le tournesol et le soja.

Pour étayer ces données que nous étudierons plus en détail dans la deuxième partie de ce travail, la figure 5 représente, en fonction des quantités d'eau consommées, les récoltes de matière sèche totale et de grains obtenues sur le soja dans l'expérience de 1974. Grain et matière sèche totale suivent, en première approximation, des variations sensiblement analogues. Nous reviendrons toutefois sur une analyse plus détaillée des fructifications obtenues dans les diverses conditions.

---

Le soja variété Amsoy se présente ainsi comme une plante dont la transpiration est élevée lorsque les disponibilités hydriques sont suffisantes, et dont l'adaptation à la sécheresse pose divers problèmes assez ardues. Maintenant, nous étudierons donc plus en détail les principaux caractères de la transpiration, les relations de celle-ci avec l'activité photosynthétique et le comportement stomatique, et les répercussions sur la croissance et la production.

DEUXIEME PARTIE :

INFLUENCE DE L'ALIMENTATION HYDRIQUE ET AZOTEE SUR LA  
TRANSPIRATION, L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE ET  
L'EFFICIENCE DE L'EAU CONSOMMEE



DEUXIEME PARTIE

INFLUENCE DE L'ALIMENTATION HYDRIQUE ET AZOTEE SUR LA TRANSPIRATION,  
L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE, ET L'EFFICIENCE DE L'EAU CONSOMMEE

Nous exposerons essentiellement ici les résultats obtenus au cours de l'expérience en vases de végétation conduite en 1974 dans de très bonnes conditions de végétation et de concordance des résultats entre les répétitions réalisées.

A cet effet, nous examinerons successivement :

- l'influence de la teneur en eau du sol sur la transpiration, l'ouverture des stomates et l'activité photosynthétique, dans diverses variantes de conditions climatiques ; cela nous amènera à expliciter les relations entre photosynthèse et transpiration

- l'influence des interactions entre l'alimentation hydrique et azotée sur la photosynthèse nette, la transpiration et l'efficacité de l'eau consommée,

- puis les répercussions d'ensemble sur la fructification, la production et les meilleures conditions physiologiques d'utilisation de l'eau et de l'azote.

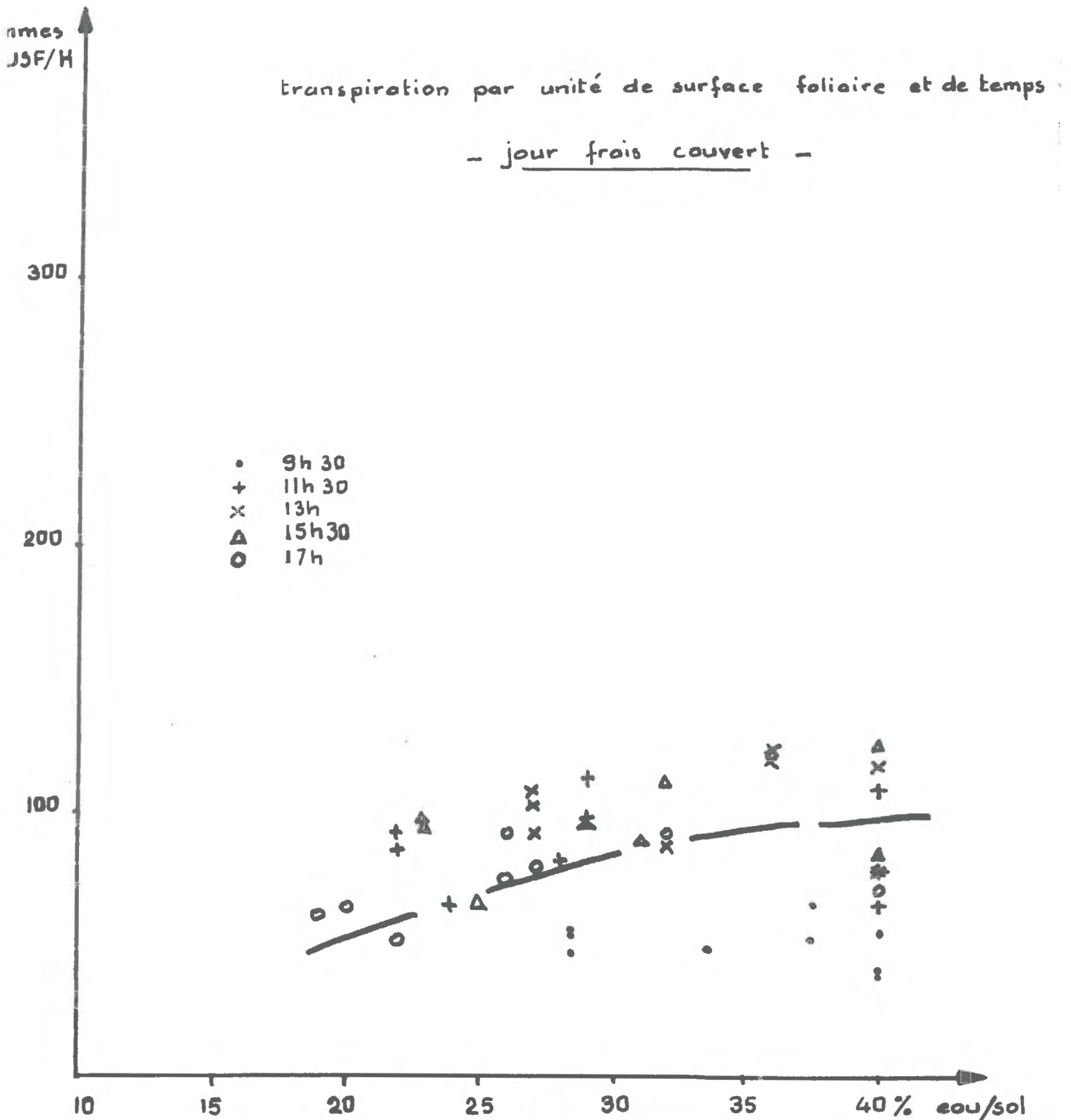
A - INFLUENCE DE LA TENEUR EN EAU DU SOL SUR LA TRANSPIRATION

a) Demande climatique faible

La figure 6 montre que, lorsque la demande climatique est limitée comme cela est le cas en jour frais et couvert, nous constatons une faible réponse de la transpiration à la teneur en eau du sol. D'autre part, l'intensité de la transpiration varie peu selon les heures de la journée, quelles que soient les teneurs en eau du sol. Les valeurs du début de la matinée sont seulement un peu inférieures à celles du milieu de la journée. Les répercussions de la teneur en eau du sol, suivant les différents niveaux des réserves hydriques rencontrés dans notre système expérimental, sont en quelque sorte tamponnées par la faible amplitude de la demande climatique qui se montre en ce sens limitante, surtout en ce qui concerne la température.

.../...

figure n°6 : Influence de la teneur en eau du sol sur la transpiration.



b)- Demande climatique élevée

En jour chaud et lumineux, la transpiration est beaucoup plus influencée par la teneur en eau du sol. La figure 7 met bien en évidence l'éventail de réponses vis à vis d'une demande climatique de plus en plus exigeante.

Nous pouvons voir à ce titre que, pour un même niveau de teneur en eau du sol, la transpiration est d'autant plus forte que la demande climatique est importante.

Si nous reportons par ailleurs en fonction de la température (figure 8) les transpirations observées ce même jour par unité de surface foliaire, en régime hydrique non limitant (ETM), nous retrouvons bien la relation linéaire entre transpiration et température, telle que nous l'avons déjà montrée précédemment. Notons cependant qu'elle s'applique ici aux conditions climatiques d'une journée chaude, et très ensoleillée, sans abaissement trop important du degré hygrométrique, et dans des conditions où les stomates restaient bien ouverts.

B - REPERCUSSIONS SUR L'OUVERTURE STOMATIQUE ET SUR L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE

a)- sur les stomates

La figure 9 représente en fonction de la teneur en eau du sol les résistances foliaires observées au cours des deux journées évoquées ci-dessus, l'une très chaude et l'autre relativement fraîche.

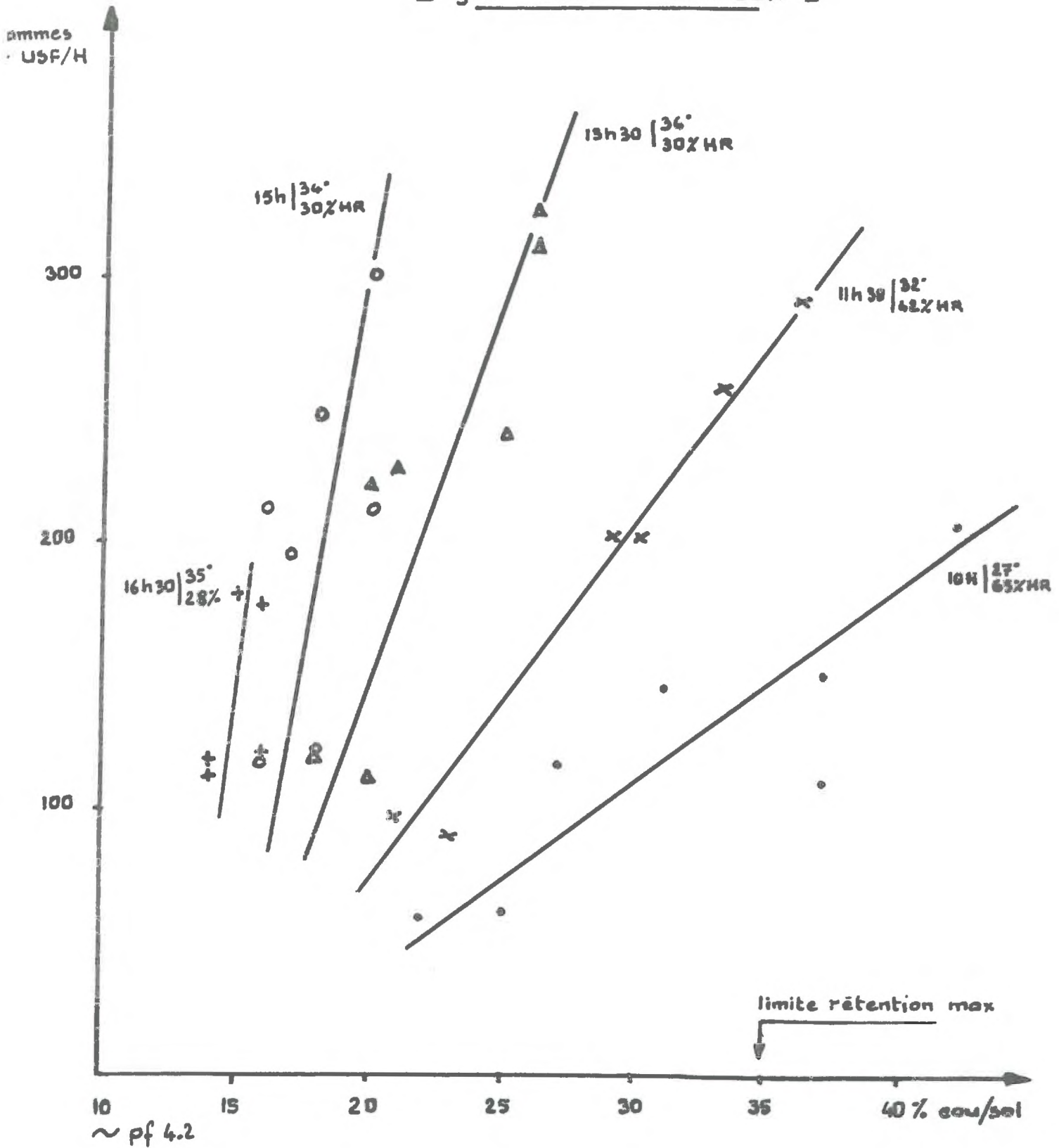
Nous pouvons constater que, pour une même teneur en eau du sol, la régulation stomatique a tendance à intervenir beaucoup plus fortement lorsque la demande climatique s'accroît. Néanmoins, il faut noter que pour de faibles températures, associées à des intensités lumineuses réduites, nous avons un effet limitant sur l'ouverture stomatique.

C'est ce qui se produit pour le type de journée froide et couverte (18 à 20° environ et 5 à 10.000 lux). A cette occasion, des éclaircies temporaires nous ont permis d'enregistrer quelques pointes d'ouverture pour une luminosité passant brusquement de 10 à 30.000 lux tout en restant à des températures faibles de 18 à 21° ; cela montre

.../...

figure n°7 : Influence de la teneur en eau du sol sur la transpiration.

- jour chaud lumineux -





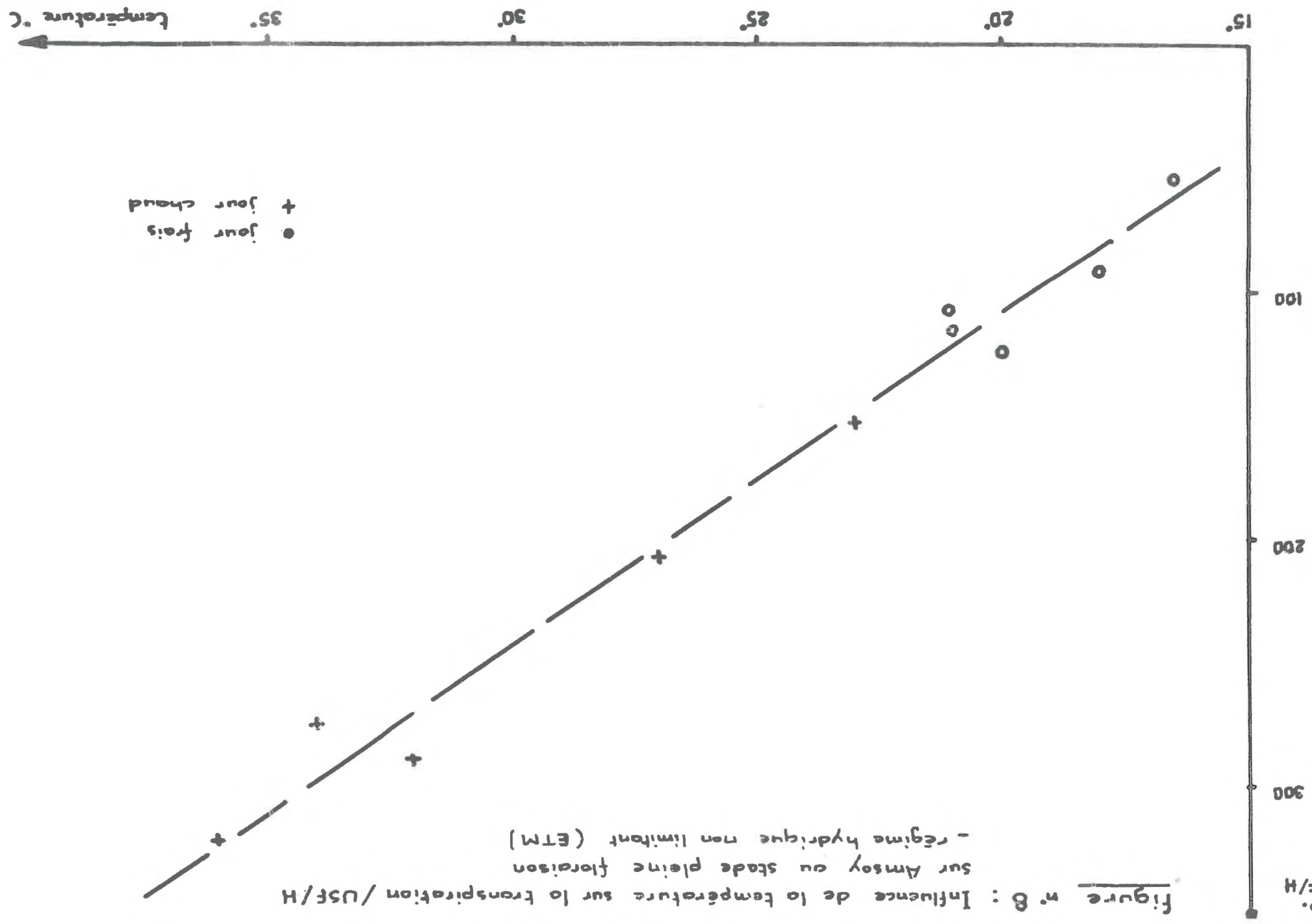


Figure n° 8 : Influence de la température sur la transpiration / USF/H sur Amsoy au stade pleine floraison - régime hydrique non limitant (ETM)

+ jour chaud  
 o jour frais

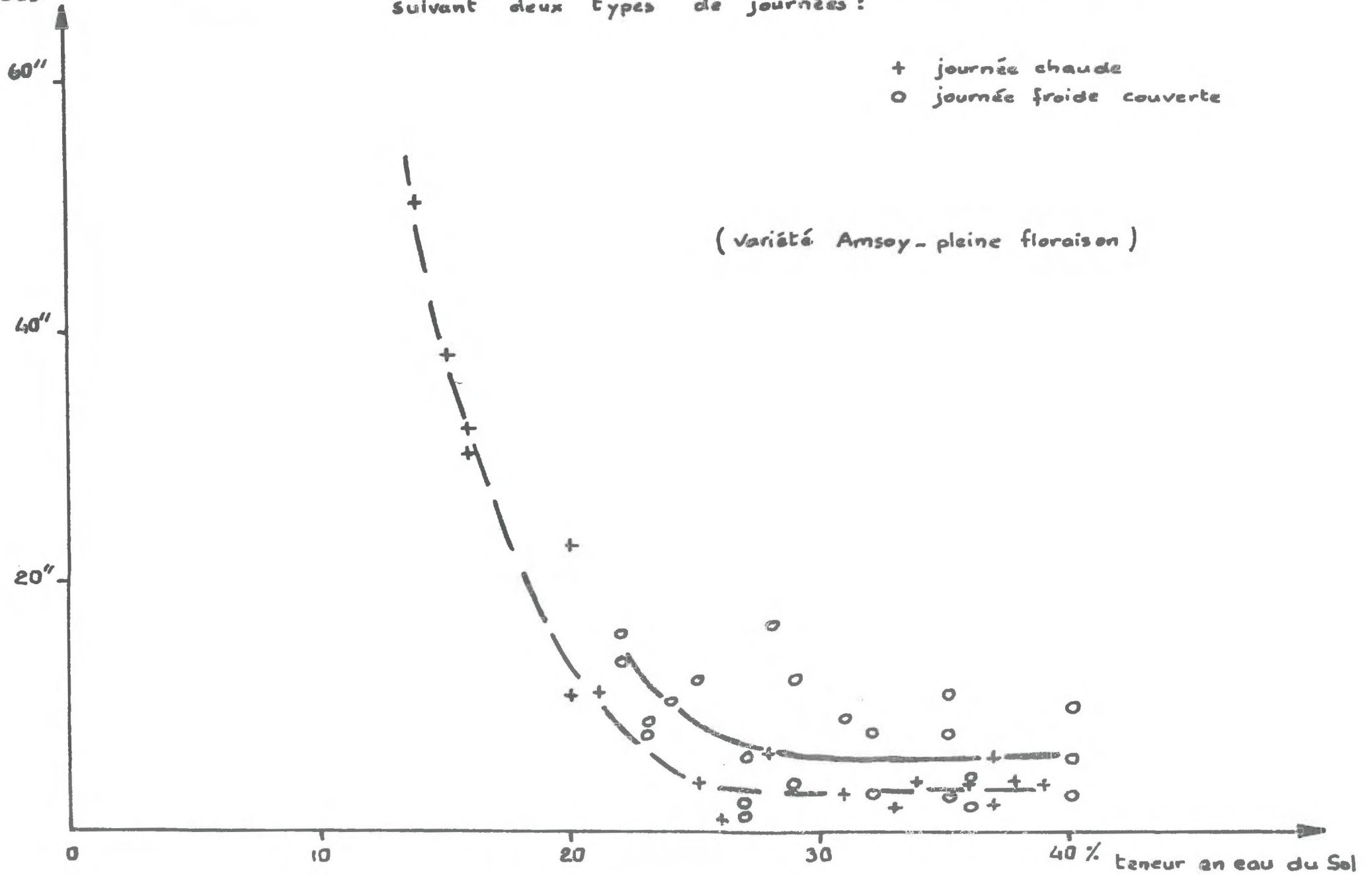
transp. / USF/H

Temps en secondes

figure n° 9

Résistances foliaires en fonction de la teneur en eau du Sol  
suivant deux types de journées :

+ journée chaude  
O journée froide couverte



bien l'effet limitant de l'intensité lumineuse, souvent plus marqué que celui de la température. Pour des intensités lumineuses rivalisant quelques heures avec celles des journées chaudes, on s'aperçoit que l'ouverture stomatique se trouve être du même ordre (figure 9). Nous avons constaté également que la teneur en eau du sol se manifeste d'une façon beaucoup plus marquée en jour chaud qu'en jour froid et couvert sur la régulation stomatique, surtout pour les faibles humidités.

Si nous considérons la transpiration par unité de surface foliaire (USF) en fonction de la résistance foliaire ( fonction inverse du degré d'ouverture stomatique), nous pouvons constater à nouveau que, pour un même degré d'ouverture stomatique, la transpiration est d'autant plus élevée que la demande climatique est supérieure (figure 10).

Pour ces degrés moyens d'ouverture stomatique ( $t < 10''$ ) nous pouvons observer, sur cette même figure, qu'une fermeture modérée amène une baisse considérable de la transpiration en jour chaud, alors que cet effet est très atténué en jour frais et couvert.

Une étude préliminaire du comportement stomatique différencié entre les faces supérieures et inférieures des feuilles a été réalisée, montrant que les contrastes de régulation les plus apparents sont enregistrés sur la face supérieure, en considérant cependant que la face inférieure reste nettement plus ouverte en règle générale (figure 10 bis).

Une étude parallèle a été réalisée sur l'activité photosynthétique également différenciée entre les deux faces de la feuille. Cela nous a permis de voir que l'activité photosynthétique est plus élevée en position supérieure; toutefois, en période de maturation, nous avons obtenu des activités également élevées sur la face inférieure.

b) - sur la photosynthèse : la figure 11 tente de schématiser en fonction de la teneur en eau du sol, les caractères observés en fin de matinée d'une journée chaude : l'activité photosynthétique et la transpiration par unité de surface foliaire sont représentées en même temps que la résistance des

.../...





Résistance foliaire . sec

Figure n° 10

essai du contraste de régulation stomatique entre les deux faces d'un même foliole.

Amsoy - pleine maturité (ETM)

A - 9.9.1974 temps couvert	HR > 70%
	t° ~ 21°
	vent # 0
B - 10.9.1974 temps clair	HR > 30%
	t° 18 à 26°
	vent # 0

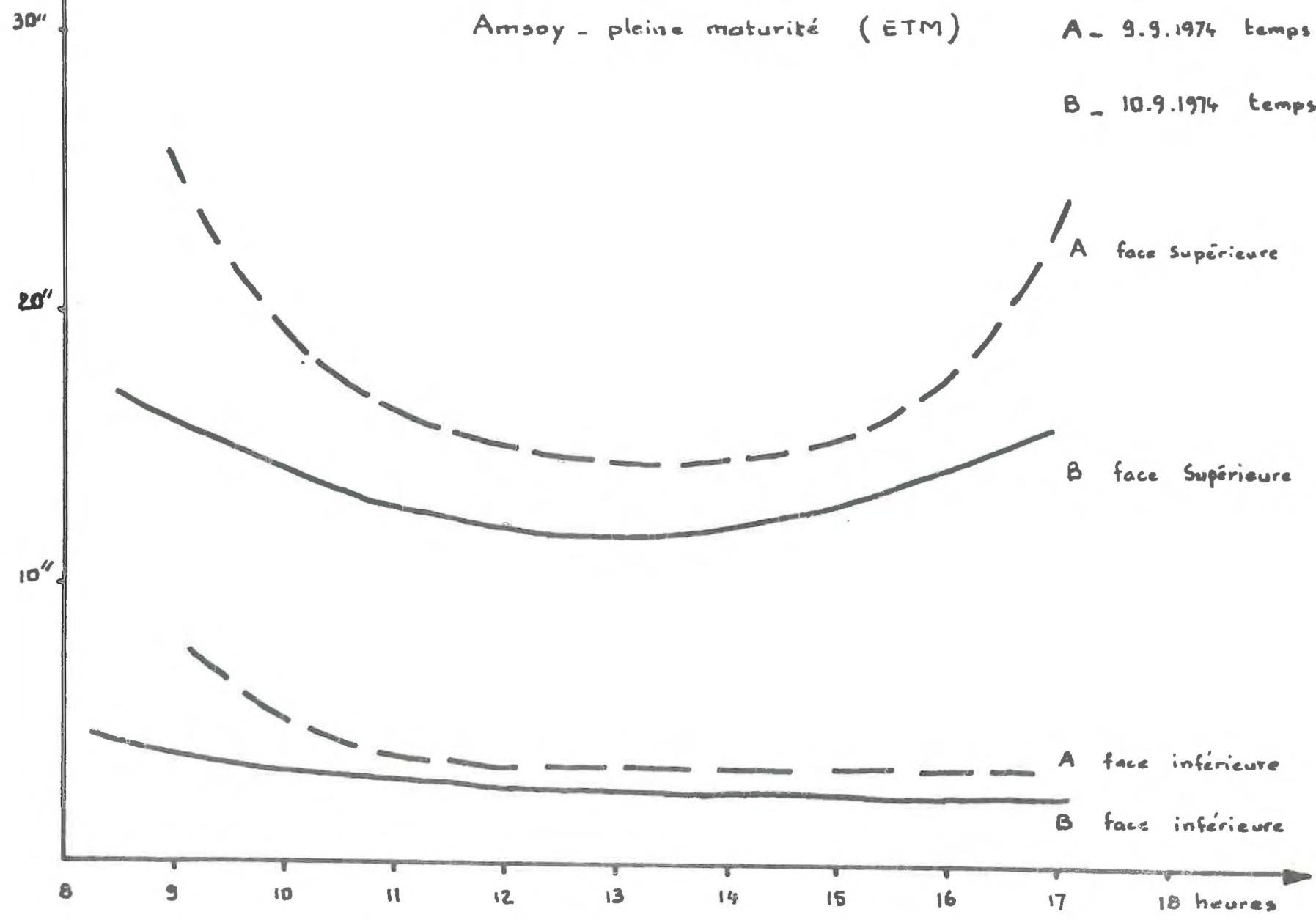
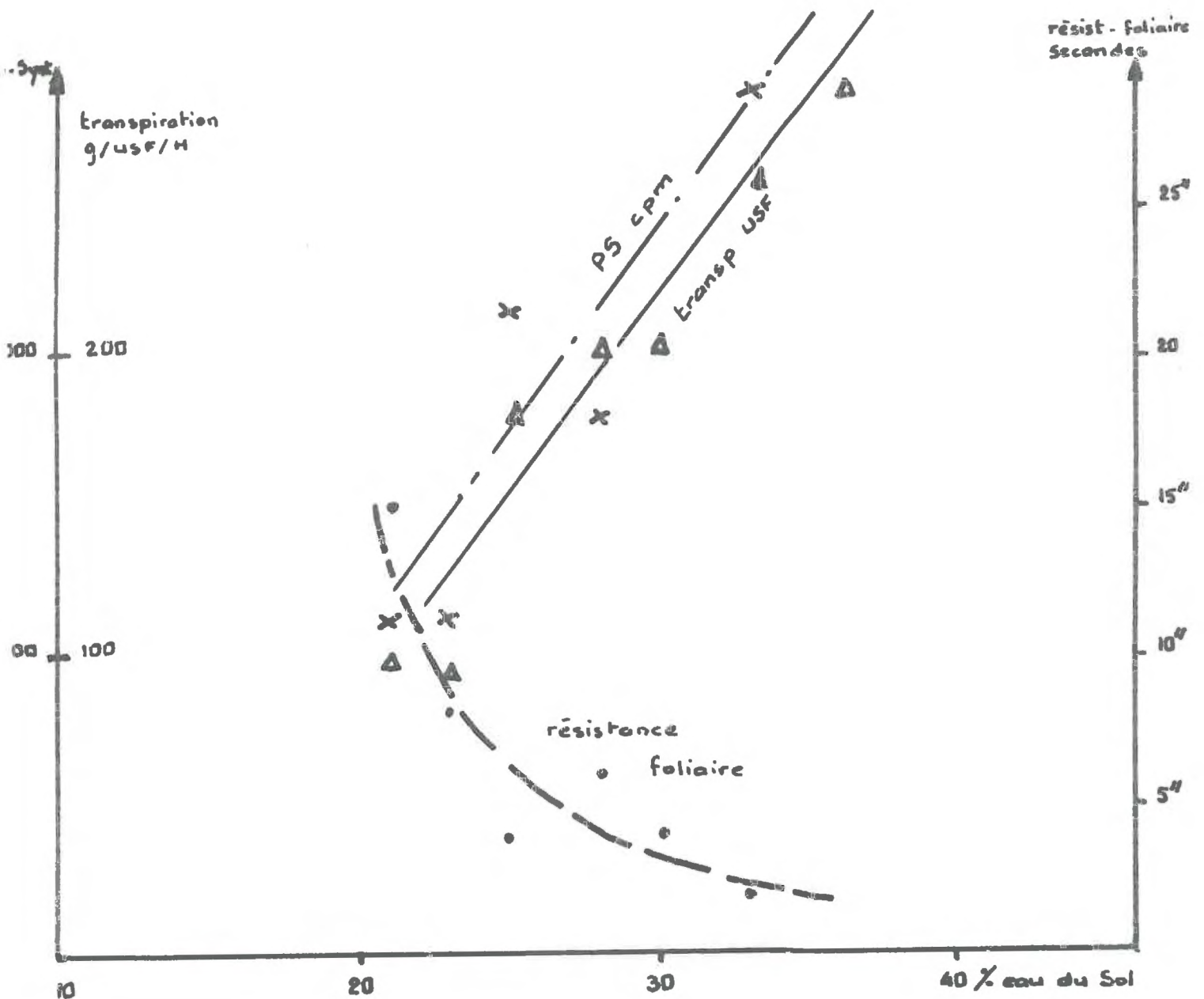


figure n° 11 : Influence de la teneur en eau du sol sur l'activité Photosynthétique et sur la transpiration

— jour chaud à 11h30 —



feuilles, fonction inverse de l'ouverture des stomates. Dans ces conditions tant que l'eau dans le sol est utilisable, l'activité photosynthétique, suit en première approximation une variation parallèle à celle de la transpiration par unité de surface foliaire, ce qui signifie que l'une et l'autre subissent la même influence de la teneur en eau du sol. Celle-ci se répercute en premier lieu sur la résistance foliaire, entraînant par là-même une réduction des possibilités transpiratoires et photosynthétiques.

Il apparaît clairement que la transpiration par unité de surface foliaire et par unité de temps, ainsi que l'activité photosynthétique qui lui est liée, subissent un rythme conditionné par l'ouverture stomatique, tel que le représente la figure 11.

Nous pouvons constater également comme cela a été le cas pour la transpiration, que le niveau d'activité photosynthétique peut être notablement amplifié suivant les caractères climatiques, comme le représente la figure 12. Si l'allure de la variation de la photosynthèse en fonction de l'ouverture des stomates reste la même, le niveau est beaucoup plus élevé en jour chaud, qu'en jours frais et couverts.

Une étude plus circonstanciée de l'influence climatique, caractérisée principalement par l'élévation progressive de la température, sur le niveau de l'activité photosynthétique, a permis de confirmer (SAKAMOTO et SHAW, 1976) que celle-ci atteint un palier vers un optimum thermique de 27° C à 30° C, alors que la transpiration continue à croître régulièrement, particulièrement en jour très chaud (figure 13).

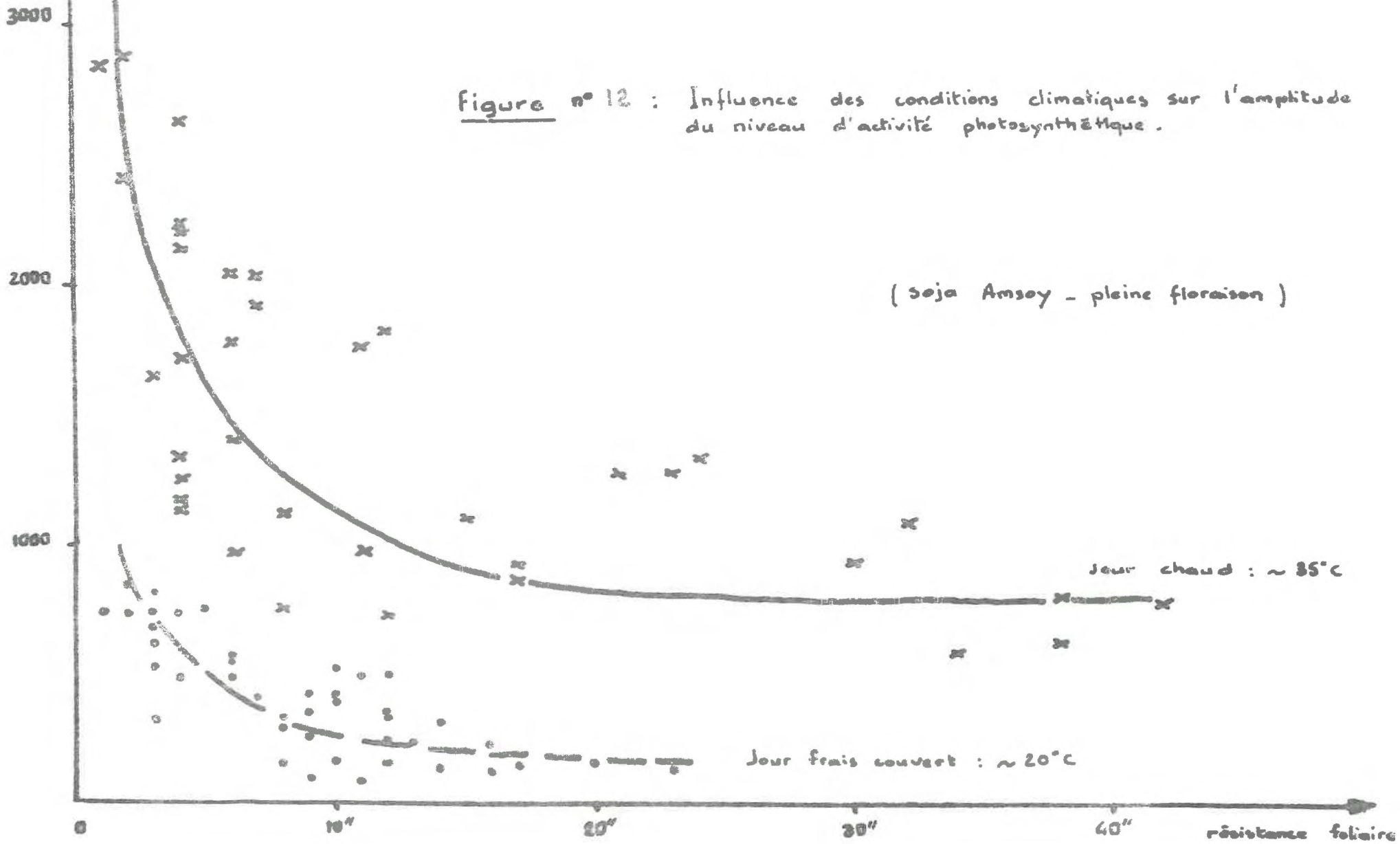
Cela est surtout observable en régime hydrique H<sub>2</sub>, tant que l'eau demeure facilement utilisable, c'est-à-dire stomates bien ouverts. Un excès thermique supérieur à 35° dans ces conditions provoque une fermeture stomatique qui abaisse le niveau de l'activité photosynthétique et de la transpiration.

.../...

cpm

niveau d'activité  
Photosynthétique  
Coups par minute (cpm)

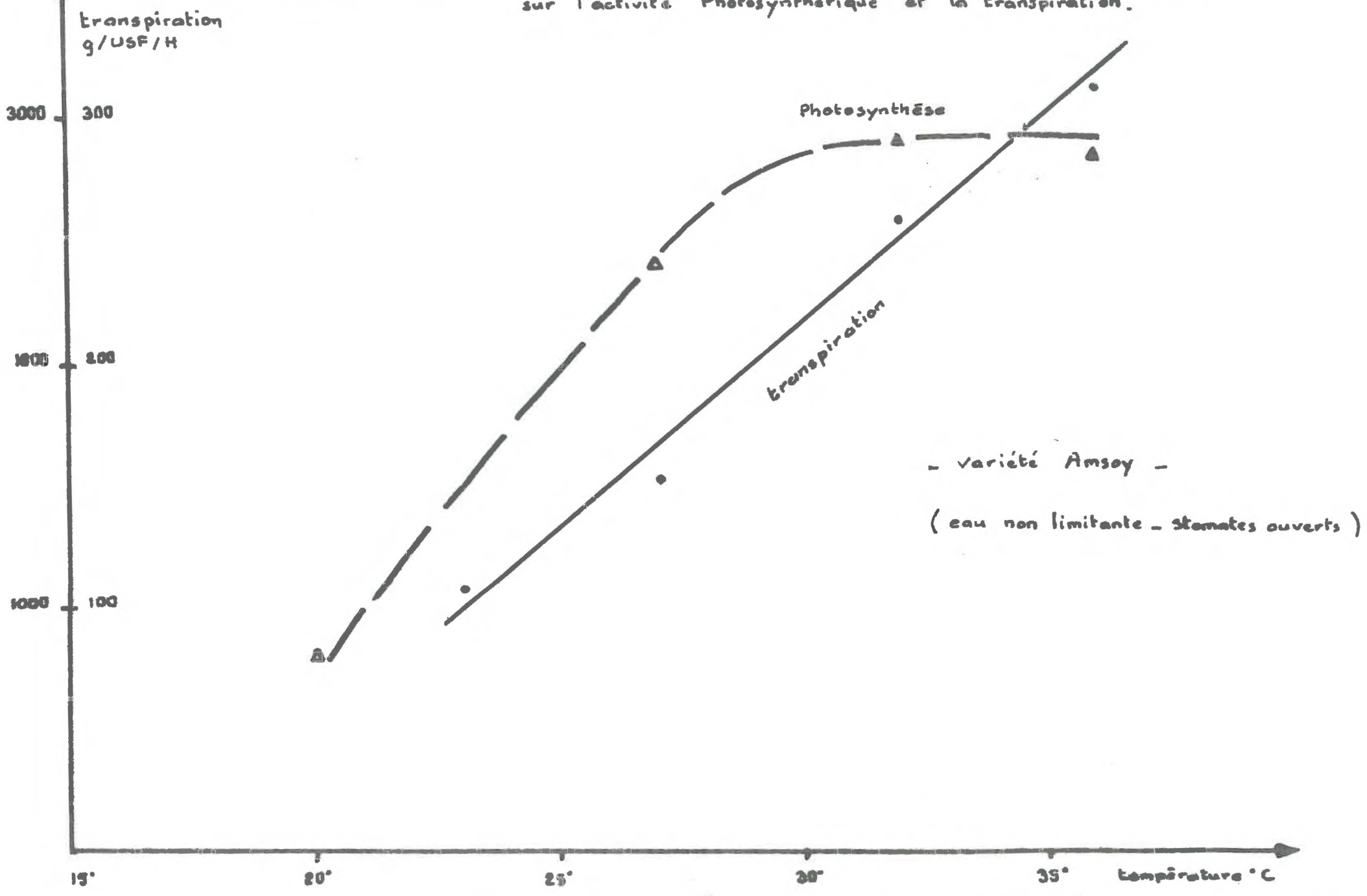
Figure n° 12 : Influence des conditions climatiques sur l'amplitude  
du niveau d'activité photosynthétique.





PS cpm

figure n° 13 : Influence d'une élévation progressive de la température sur l'activité Photosynthétique et la transpiration.



C- ETUDE COMPARATIVE DES ECHANGES GAZEUX AU COURS DE DEUX JOURNEES-TYPES, AU STADE FORMATION DES GOUSSES (JUILLET)

Afin de mieux cerner ces relations entre alimentation hydrique, ouverture des stomates, transpiration et photosynthèse, nous avons étudié ces caractères sur des pots soumis à deux régimes hydriques différents, H<sub>1</sub> (ETM) et H<sub>3</sub> (50 % ETM), au cours de deux journées présentant des conditions climatiques très différenciées (Tableau IV).

Tableau IV

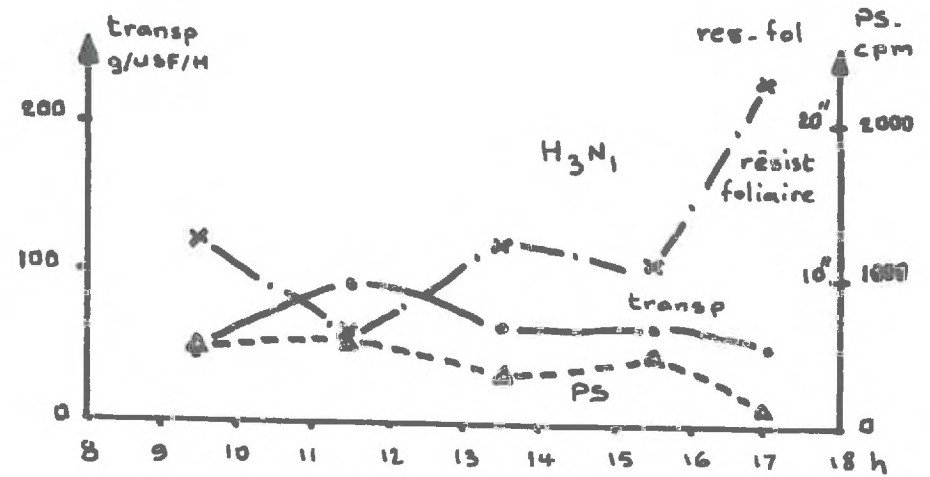
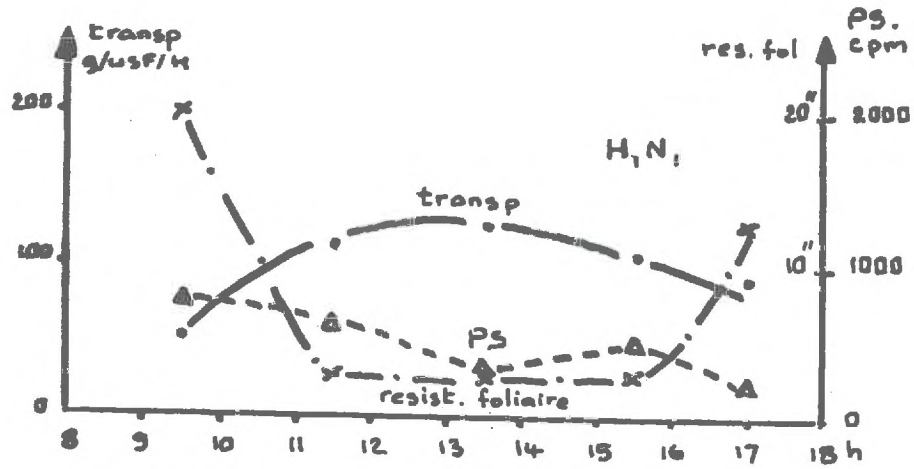
	Température degré C	Humidité relative, %	Luminosité lux
<u>Journée du 17-7-74</u>			
(frais et couvert)			
9 h	17	72	5 000
11 h 30	21	59	12 000 (pointes à 35 000)
13 h 30	20	65	10 000
15 h 30	21	53	10 000 (pointes à 35 000)
17 h	18	72	7 000
<u>Journée du 29-7-74</u>			
(chaud)			
9 h	23	76	23 000
10 h	27	65	32 000
11 h 30	32	42	35 000
13 h 30	36	30	36 000
15 h	34	30	35 000
16 h 30	35	28	26 000

Tableau IV : Caractères climatiques des journées étudiées . Les résultats sont indiqués par la figure 14.

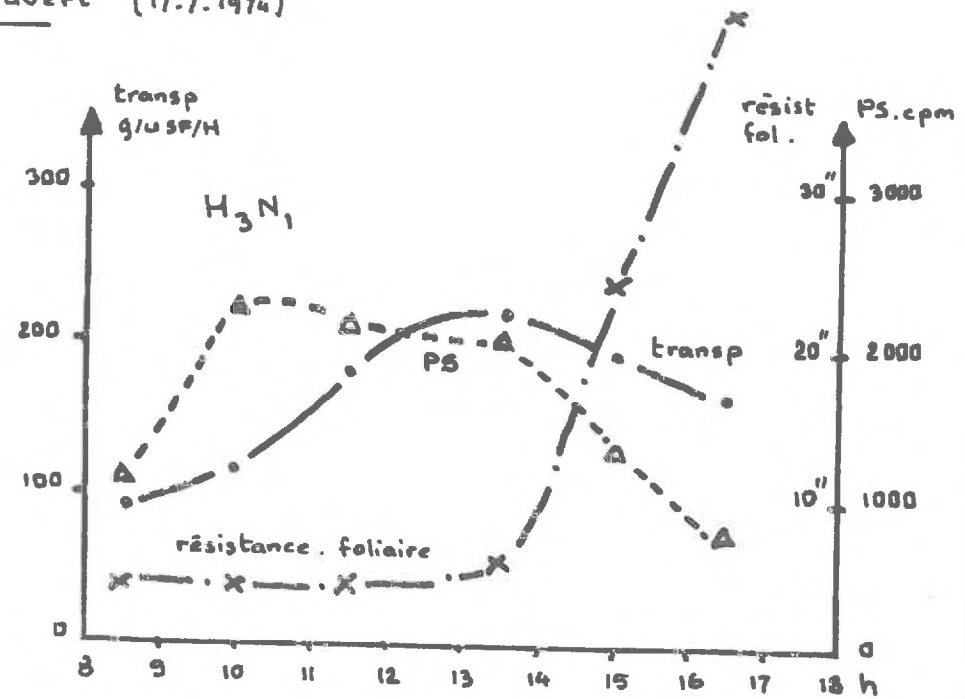
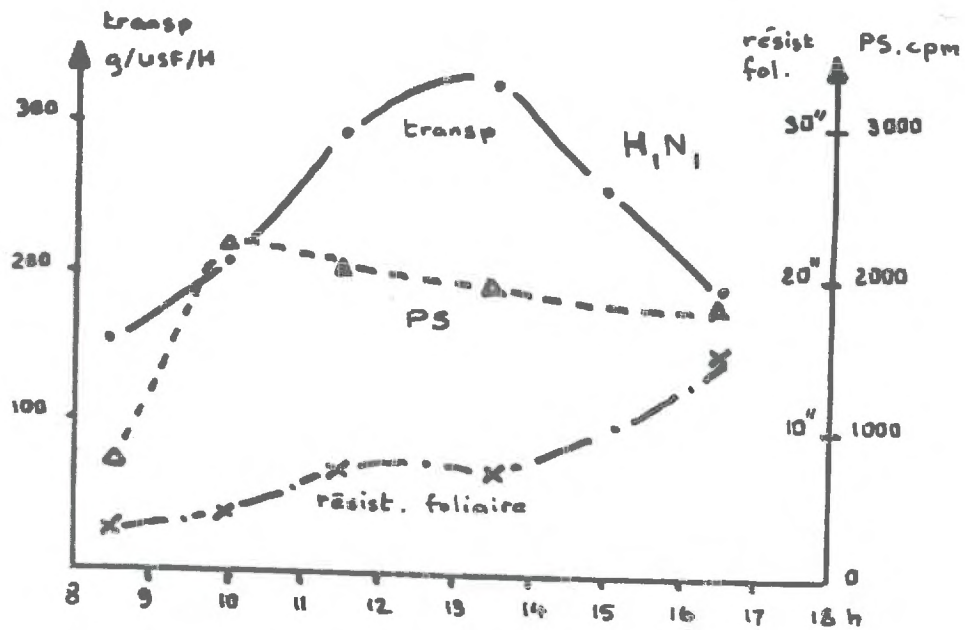
En jour frais et couvert (figure 14 a) et en régime hydrique optimum (H<sub>1</sub> ETM), on assiste le matin à l'ouverture des stomates, et à leur fermeture partielle en fin d'après-midi ; la transpiration suit une variation inverse, et la

.../...

Figure n° 14 : Etude de deux journées types (Amsoy - Stade formation des gousses)



14a : Jour frais couvert (17.7.1974)



14b : jour chaud (29.7.1974)

photosynthèse , qui subit quelques oscillations, reste à un niveau faible. En condition sèche ( $H_3$ ), les stomates commencent à se fermer partiellement dès la mi-journée, et la transpiration est un peu moindre; la photosynthèse, limitée par la température, ne se situe que faiblement au-dessous de celle du régime  $H_1$ .

En jour chaud (figure 14 b), l'allure des phénomènes est assez différente.

- En  $H_1$ , les stomates sont bien ouverts dès le matin, mais ils se ferment un peu dès la mi-journée, lorsque la température s'élève fortement.

La transpiration, très forte passe par un maximum en milieu de journée. La photosynthèse, par contre, atteint son maximum vers 10 heures, et diminue légèrement ensuite. Il y a donc, en milieu de journée, une très forte transpiration qui ne s'accompagne pas d'une photosynthèse aussi active.

- En condition sèche  $H_3$ , l'allure des phénomènes est ici assez différente. En effet, les stomates se ferment progressivement dès le début de l'après-midi, et la transpiration est bien moindre qu'en  $H_1$ . Jusqu'au début de l'après-midi, la photosynthèse est voisine de celle du traitement  $H_1$ ; elle diminue ensuite fortement avec la fermeture des stomates. Néanmoins, sur l'ensemble de la journée, le rapport  $\frac{\text{photosynthèse}}{\text{transpiration}}$ , c'est-à-dire l'efficacité de l'eau consommée, apparaît plus favorable en  $H_3$  qu'en  $H_1$ , et on peut se demander s'il faut toujours satisfaire les besoins en eau élevés de cette plante.

Cela nous conduit à examiner de plus près les relations entre photosynthèse et transpiration.

#### D - RELATIONS ENTRE PHOTOSYNTHESE ET TRANSPIRATION

Cette étude a d'abord été conduite sur des pots des trois traitements  $H_1$ ,  $H_2$  et  $H_3$ . Ceux des deux derniers traitements  $H_2$  et  $H_3$  ont été laissés en régime de dessèchement au cours d'une journée assez douce, afin d'éviter une dessiccation trop brutale et d'obtenir une assez large gamme de transpirations. Quelques légers apports d'eau ont même été réalisés en cours de journée, pour empêcher un flétrissement marqué et une fermeture totale des stomates. Cette journée ayant comporté des alternances d'éclaircies et de ciel très couvert, les résultats de photosynthèse sont exprimés en % du témoin  $H_1$ , pour chaque série de mesures effectuées au même moment.



La figure 15 montre que, si l'on retrouve bien dans les forts dessèchements une proportionalité entre photosynthèse et transpiration, il existe aussi une zone dans laquelle une réduction de la transpiration ne paraît pas s'accompagner d'une forte diminution de la photosynthèse. Cette zone correspondrait à un déficit hydrique assez léger, n'atténuant pas trop l'ouverture des stomates. Ces observations rejoignent bien celles que nous avons dégagées ci-dessus (figure 14 b), et celles d'autres auteurs (MEDERSKI et al, 1973).

Cette étude a ensuite été répétée sur une journée plus chaude (29 juillet), et les résultats sont indiqués par la figure 16. La forme des courbes obtenues rappelle bien celle de la figure 15, en confirmant ainsi les indications. Il semble d'autre part, que, pour un même niveau de transpiration, les plantes H<sub>3</sub> possèdent une activité photosynthétique plus élevée, ce qui laisse supposer une adaptation progressive à la sécheresse chez ces plantes qui ont déjà subi depuis longtemps une forte contrainte hydrique.

Nous avons d'ailleurs observé que le flétrissement temporaire advient plus rapidement pour les traitements qui ont une possibilité de transpiration élevée, alors que les régimes hydriques plus contraignants possèdent une relative inertie avant d'atteindre les teneurs en eau voisines du point de flétrissement ; cela peut aussi provenir d'un épuisement moins rapide des réserves hydriques restant disponibles dans le sol.

Une analyse plus poussée fait apparaître une relation existant entre la teneur en eau dans les feuilles, et le niveau des mesures de photosynthèse enregistrés, durant la période encadrant le premier prélèvement. (début formation des gousses). La figure 17 indique cette relation.

Si nous considérons les teneurs en eau dans les feuilles dans les traitements hydriques H<sub>2</sub> et H<sub>3</sub>, nous constatons d'ailleurs, pour un même état de dessèchement du sol des teneurs en eau plus élevées dans le régime le moins contraignant. (figure 18 et tableau V).

.../...

		Apport d'eau léger			Apport d'eau important		
		9 h 30	10 h 30	11 h 30	15 h	16 h 30	
H <sub>2</sub>	% eau dans les feuilles	72,5	71,8	70,8	69,3	72,2	N % feuilles 1er prélèvement
	% eau dans le sol	14,5	13	12 flétrissement	11,5	26,7	2,24
	activité PS cpm	1371	740	547	195	378	
	résistance stomatique	11	23	40	77	15	
	Transp. g USF / H	88	61	61	44	57	
Piche (mm/h)		0,20	0,20	0,25	0,25	0,25	
H <sub>3</sub>	% eau dans les feuilles	68,7	65,9	66,2	66,9	71	N % feuilles 1er prélèvement
	% eau dans le sol	13	12,2 flétrissement	11,7 flétrissement	11,5 flétrissement	20,9	2,87
	activité PS cpm	897	410	290	103	150	
	résistance stomatique	46	52	47	155	21	
	Transp g USF / H	30	35	40	20	25	

Nota : stade physiologique décalé pour H<sub>1</sub>, ne pouvant être mis en comparaison

Figure n° 15 : Etude de l'activité photosynthétique et de la transpiration du soja au cours d'une journée de dessèchement poussé. (24.7.1974)

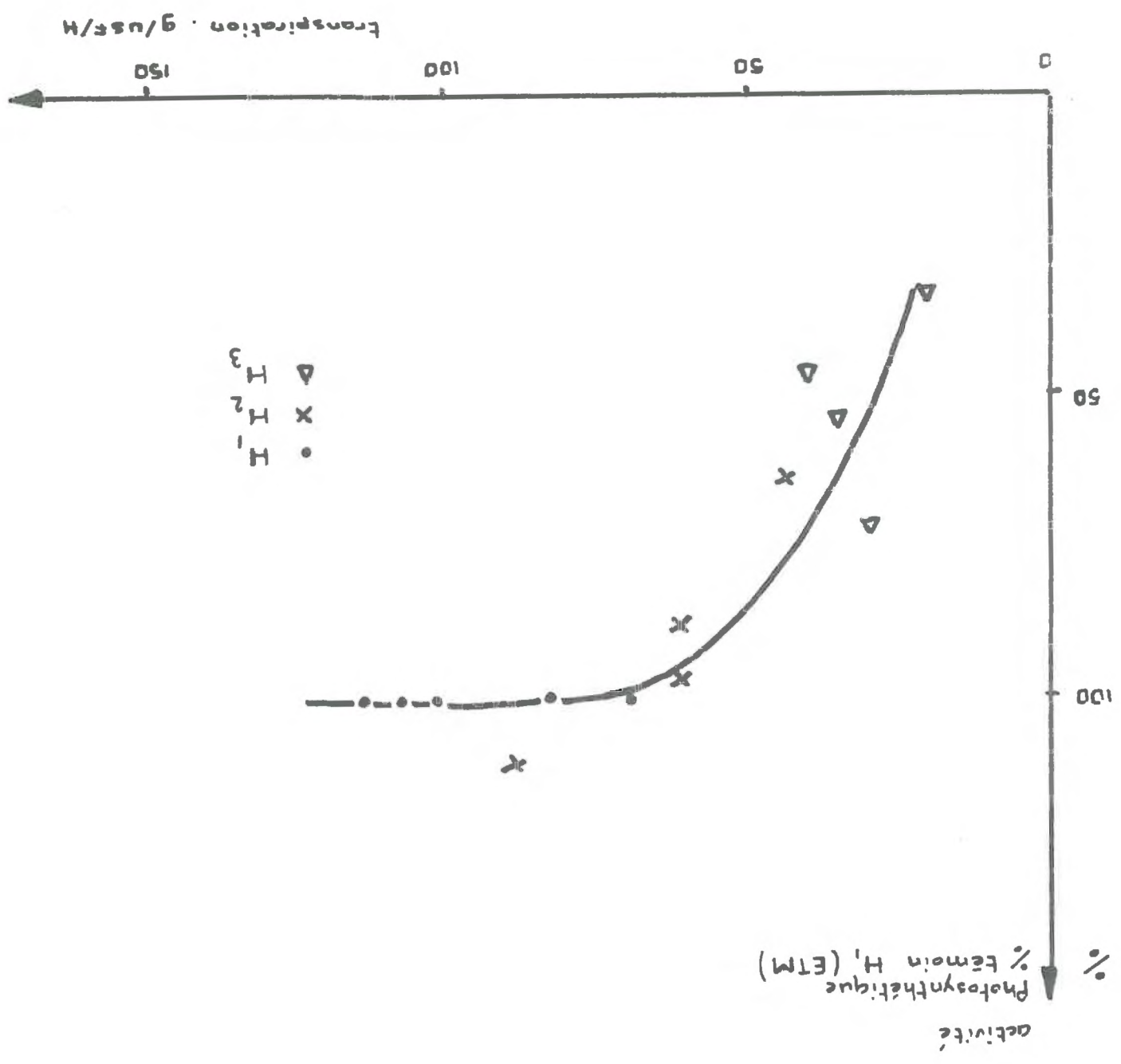


Figure n° 16 : Activité photosynthétique en fonction de la transpiration en jour chaud (traitements H<sub>2</sub> et H<sub>3</sub>).

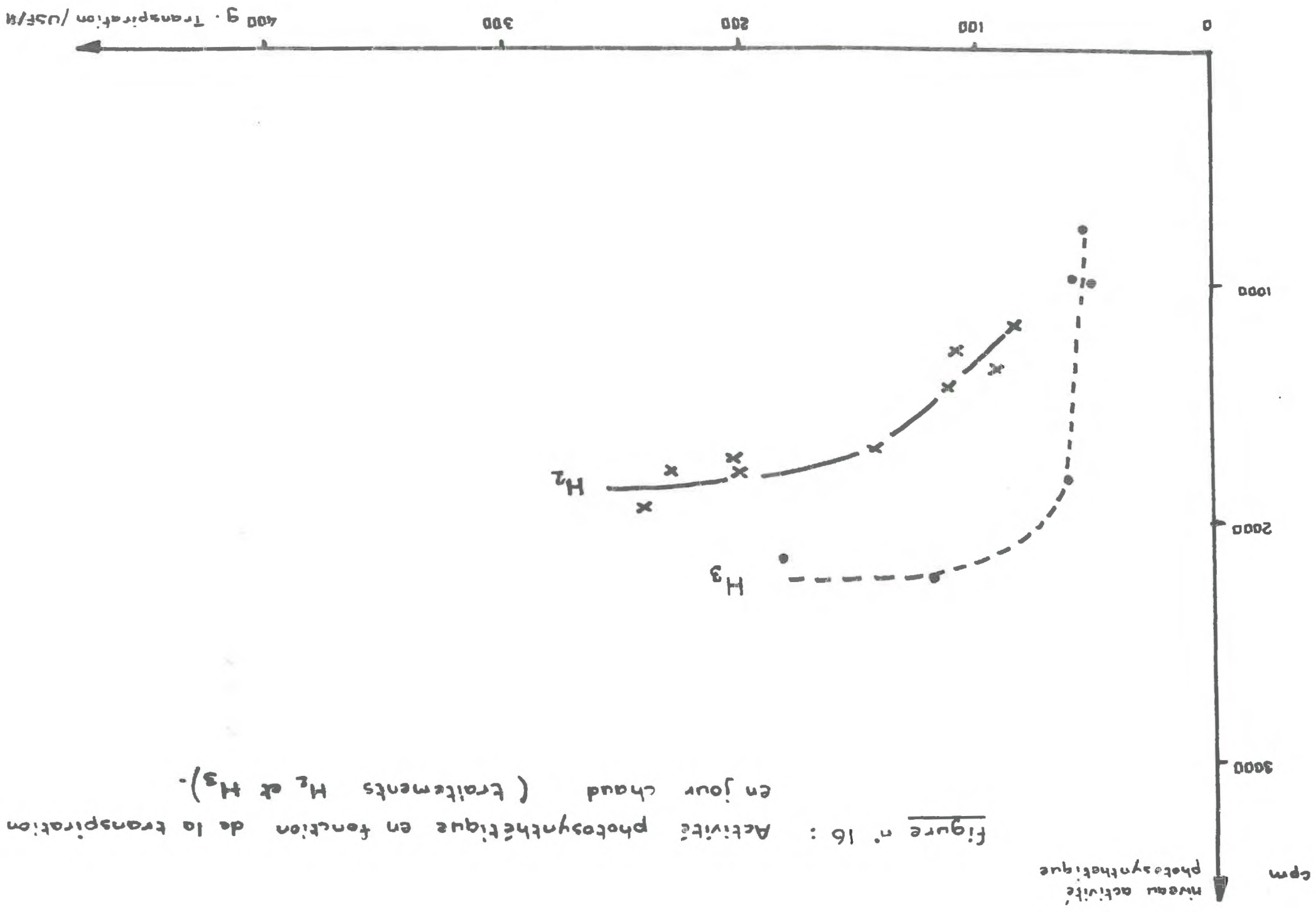
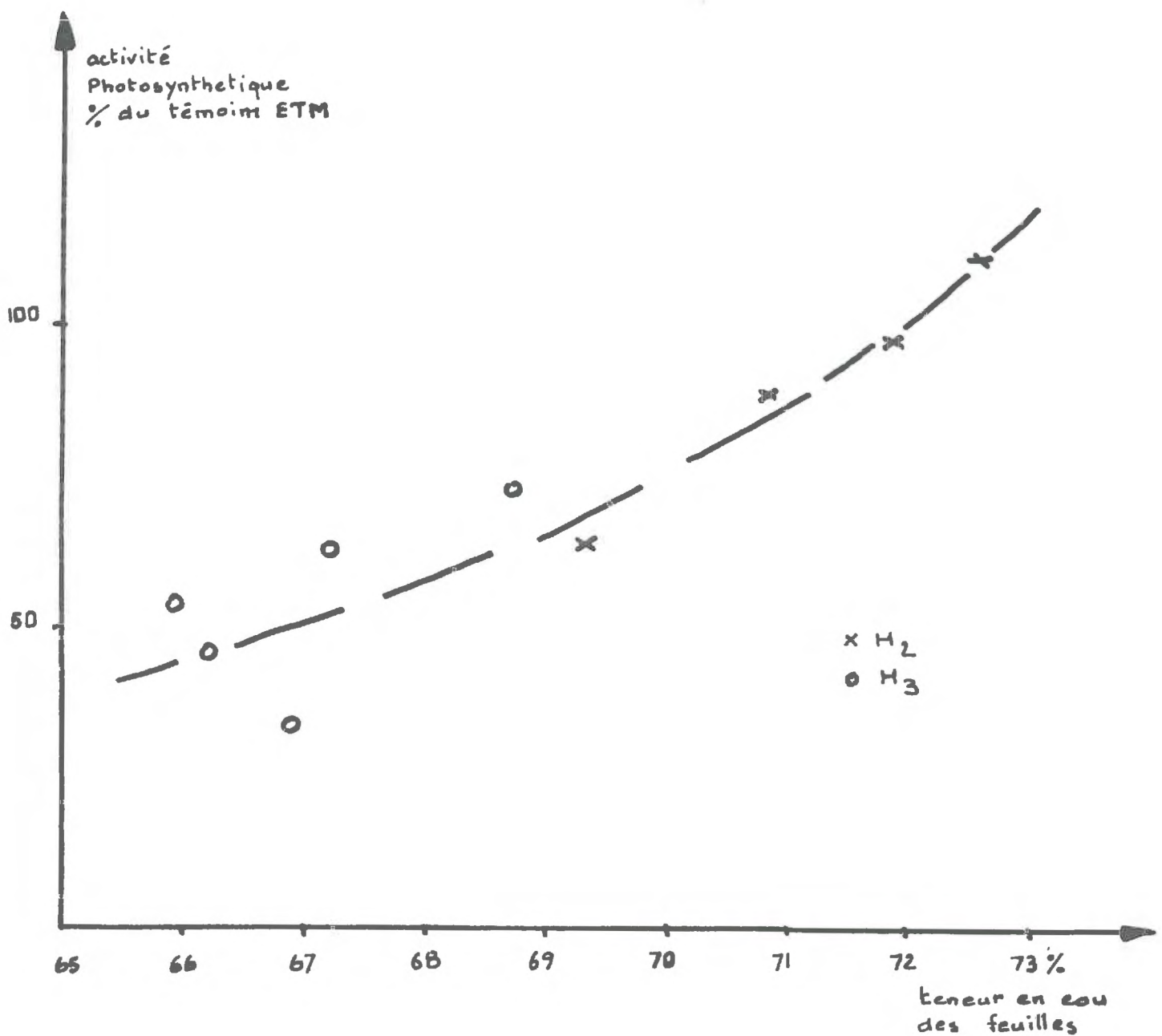


figure n° 17 : Influence de la teneur en eau des feuilles sur le niveau d'activité photosynthétique au cours d'une journée de dessèchement poussé.

(24 juillet 1974)

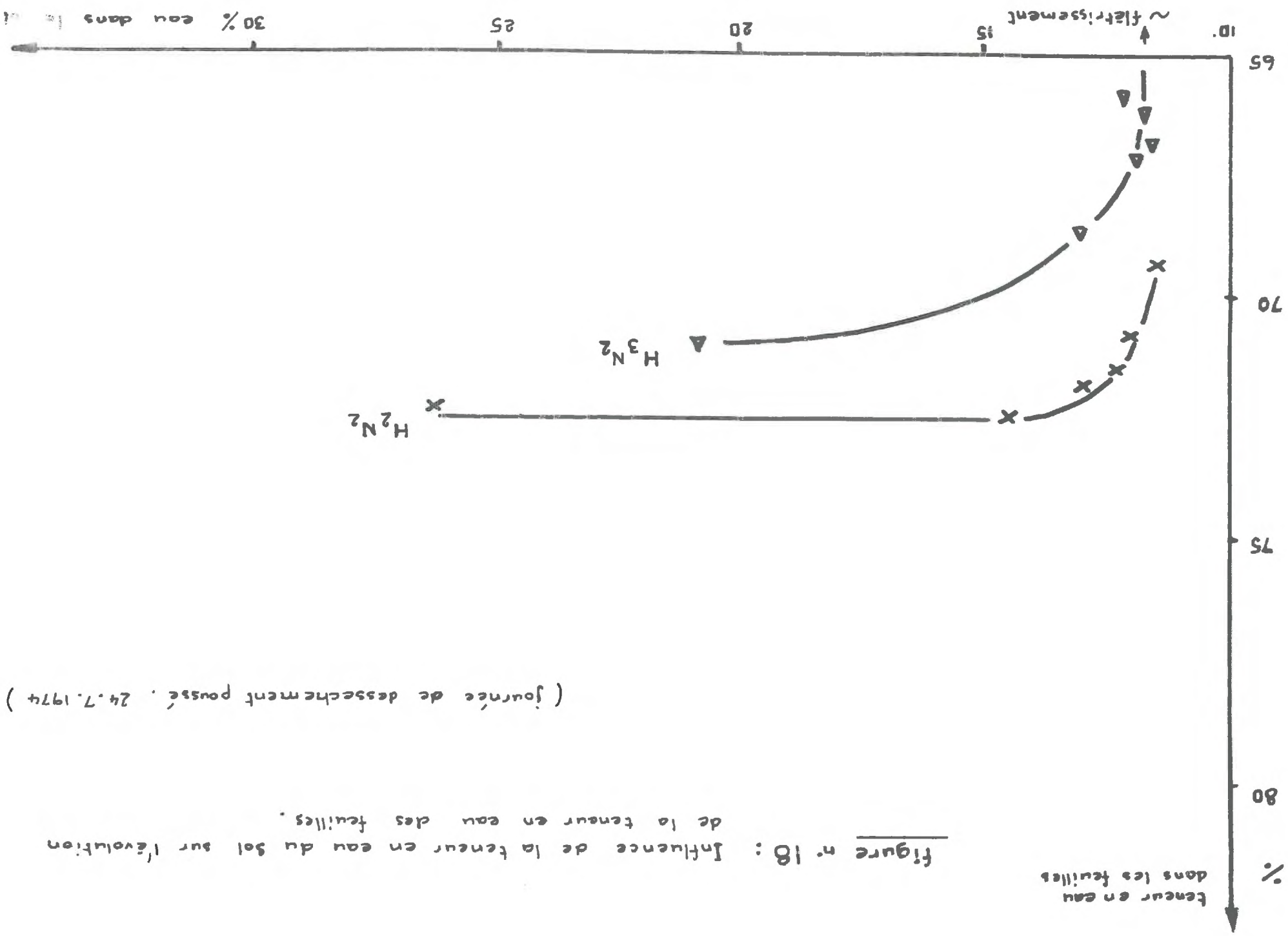




teneur en eau  
dans les feuilles

figure n° 18 : Influence de la teneur en eau du sol sur l'évolution  
de la teneur en eau des feuilles.

( journée de dessèchement poussé . 24.7.1974 )



La régulation stomatique, intervenant plus tôt dans ces conditions, permet d'éviter un flétrissement brusque en retardant le moment du flétrissement généralisé qui intervient toutefois vers 12 % dans notre système, quelque que soit le régime hydrique considéré.

Nous concluons de tous ces faits que l'activité photosynthétique est liée de manière non linéaire à la transpiration par unité de surface foliaire et de temps, que celle-ci est également liée à la teneur en eau dans la feuille au moment de la mesure, corrélativement à la résistance foliaire qui est la conséquence de la disponibilité de l'eau dans le sol.

La sensibilité à la sécheresse édaphique se traduit normalement par une réponse stomatique intervenant d'autant plus vite que la demande climatique est plus forte et que la transpiration est plus active. Si un déséquilibre se produit entre le potentiel de transpiration instantané et la vitesse de cessibilité de l'eau par le sol, l'approvisionnement en eau des organes aériens est mis en défaut, ce à quoi les stomates répondent par un degré de fermeture qui tend à instaurer temporairement un compromis.

Le maintien des plantes dans des conditions prolongées d'insuffisance d'alimentation hydrique semble toutefois les conduire à une certaine adaptation à la sécheresse.

#### E - INFLUENCE DE LA NUTRITION AZOTEE

Nous avons surtout considéré jusqu'ici les échanges gazeux dans leurs relations avec les facteurs climatiques et les disponibilités hydriques. Il importe maintenant de voir quelles influences peut introduire la nutrition minérale et particulièrement l'azote, dans ces processus généraux.

##### a)- Influence sur la consommation d'eau (Tableau VI a)

Une étude a été réalisée au cours de la journée du 22 Juillet, date du premier prélèvement (stade pleine floraison - formation des gousses).

Nous observons tout d'abord une consommation hydrique directement proportionnelle aux possibilités d'alimentation hydriques auxquelles les traitements ont été soumis, mais cet effet est nuancé dans chacun d'eux par l'influence de N.

.../...

Dans les trois cas, la transpiration par unité de surface foliaire est en effet nettement réduite par les doses croissantes d'azote. Selon la dose apportée, cette influence s'est manifestée selon deux modalités différentes :

- en  $N_2$ , que l'on peut considérer comme un niveau d'alimentation "normal", le renforcement par rapport à  $N_I$  s'est traduit par une augmentation importante des surfaces foliaires. La consommation d'eau par pot a également augmenté, mais à un degré moindre, ce qui fait que la transpiration par unité de surface foliaire s'avère un peu plus faible qu'en  $N_I$ .

- en  $N_4$ , qui représente un milieu très riche en azote, nous observons une légère diminution de la surface foliaire par rapport à  $N_2$  (légère toxicité probable), et surtout une diminution de la consommation d'eau par pot. La résultante de ces deux faits entraîne la diminution de la transpiration par unité de surface foliaire.

Une bonne nutrition azotée joue ainsi un rôle certain d'économiseur d'eau ; compte-tenu de l'effet observé en  $N_4$ , on peut penser qu'il est dû en partie à une action sur la régulation stomatique.

Il convient toutefois d'examiner l'influence de l'azote non seulement sur la transpiration, mais également sur le rapport  $\frac{\text{photosynthèse}}{\text{transpiration}}$ , c'est-à-dire sur l'efficacité de l'eau consommée.

b) - Influence sur l'efficacité de l'eau consommée durant la phase végétative

Dans les conditions suivant lesquelles nous avons opéré, nous n'avons pas observé de différences bien notables d'activités photosynthétiques instantanées, manifestement dues aux variations de la nutrition azotée. Il est vrai qu'en raison du développement imprévu de nodosités dans les traitements  $N_I$ , nous ne disposions pas de plantes réellement carencées. Aussi, nous examinerons plutôt l'effet de l'azote sur les relations photosynthèse-transpiration au cours de périodes longues, pour mieux déceler, par leurs aspects cumulatifs, des différences même légères.

Tableau VI a

INFLUENCE DE LA NUTRITION AZOTEE SUR LA CONSOMMATION  
D'EAU

Etude journalière réalisée le  
22 juillet 1974 au stade pleine  
floraison, 6 semaines après  
la différenciation hydrique

		Eau consommée totale par pot, 1	Surface foliaire /m <sup>2</sup>	Eau <sub>2</sub> consommée l/m <sup>2</sup> surface foliaire
H <sub>1</sub>	N <sub>1</sub>	1,56	1,20	1,30
	N <sub>2</sub>	1,82	1,59	1,15
	N <sub>4</sub>	1,58	1,54	1,03
H <sub>2</sub>	N <sub>1</sub>	0,82	0,93	0,88
	N <sub>2</sub>	0,92	1,14	0,81
	N <sub>4</sub>	0,86	1,08	0,79
H <sub>3</sub>	N <sub>1</sub>	0,43	0,77	0,56
	N <sub>2</sub>	0,49	0,99	0,50
	N <sub>4</sub>	0,44	0,93	0,47

Tableau VI b

INFLUENCE DE LA NUTRITION AZOTEE SUR L'EFFICIENCE  
DE L'EAU CONSOMMEE PENDANT LA PHASE VEGETATIVE,  
AVANT LE PREMIER PRELEVEMENT

		Teneurs en N des plantes % de M.S.		eau consom- mée du pt 0 au 1er prélè- vement, l	M.S. produite g	Efficience
		Au point 0	Au 1er pré- lèvement			
H <sub>1</sub>	N <sub>1</sub>	3,59	2,34	40,4	110	2,72
	N <sub>2</sub>	4,0	1,73	45,7	151	3,30
	N <sub>4</sub>	4,26	2,33	43,9	140	3,19
H <sub>2</sub>	N <sub>1</sub>	3,86	2,56	27,6	82	2,97
	N <sub>2</sub>	3,95	2,24	32,4	115	3,55
	N <sub>4</sub>	4,44	3,45	30	101	3,37
H <sub>3</sub>	N <sub>1</sub>	3,81	2,37	19,3	66	3,40
	N <sub>2</sub>	3,78	2,87	23,8	98	4,11
	N <sub>4</sub>	4,43	3,43	21,3	89	4,17

Le tableau VIb compare précisément les efficacités de l'eau consommée au cours de la phase végétative. Ces efficacités sont dans l'ensemble les meilleures dans les traitements  $N_2$  :

- les quantités de matière sèche produites y sont les plus élevées.
- les consommations d'eau sont aussi les plus fortes, mais elles ont permis les meilleures photosynthèses nettes.

En  $N_1$ , l'alimentation azotée est insuffisante pour que la production de matière végétale soit suffisamment active, surtout en régime ETM  $H_1$  où l'eau n'est pas limitante, mais devient mal valorisée.

En  $N_4$ , c'est probablement la légère toxicité, déjà notée ci-dessus, qui est responsable d'une efficacité un peu moindre qu'en  $N_2$ , sauf dans les conditions les plus sèches  $H_3$  où le rapport photosynthèse a été particulièrement élevé. Cela est probablement dû au rôle des composés azotés dans la régulation stomatique. En effet, pour des teneurs en eau dans le sol identiques, on a pu constater une fermeture stomatique prématurée en présence de doses d'azote supérieures. Cela ne fait que corroborer l'effet restrictif de l'azote sur la transpiration par unité de surface foliaire. Il s'agit là d'une superposition de deux effets qui semblent étroitement liés entre eux.

Alors que la teneur en azote dans les feuilles apporte un effet dépressif sur la transpiration proportionnel aux fortes doses, l'activité photosynthétique n'est pas liée directement aux fortes teneurs en azote.

Les interactions entre les alimentations hydrique et azotée ont néanmoins eu d'autres répercussions sur le stade reproducteur, et nous allons les examiner maintenant.

#### F - REPERCUSSIONS DE L'ALIMENTATION HYDRIQUE ET AZOTÉE SUR LA FRUCTIFICATION ET LA PRODUCTION

##### a) Organes végétatifs et reproducteurs

Depuis le début de la différenciation hydrique jusqu'au premier prélèvement, nous avons toujours observé une consommation d'eau par pot nettement supérieure pour les doses  $N_2$ , quels que soient les traitements



hydriques, en conservant toutefois une transpiration par unité de surface foliaire moindre qu'avec les doses d'azote faible, ce qui a permis d'obtenir jusqu'à ce stade une efficacité supérieure.

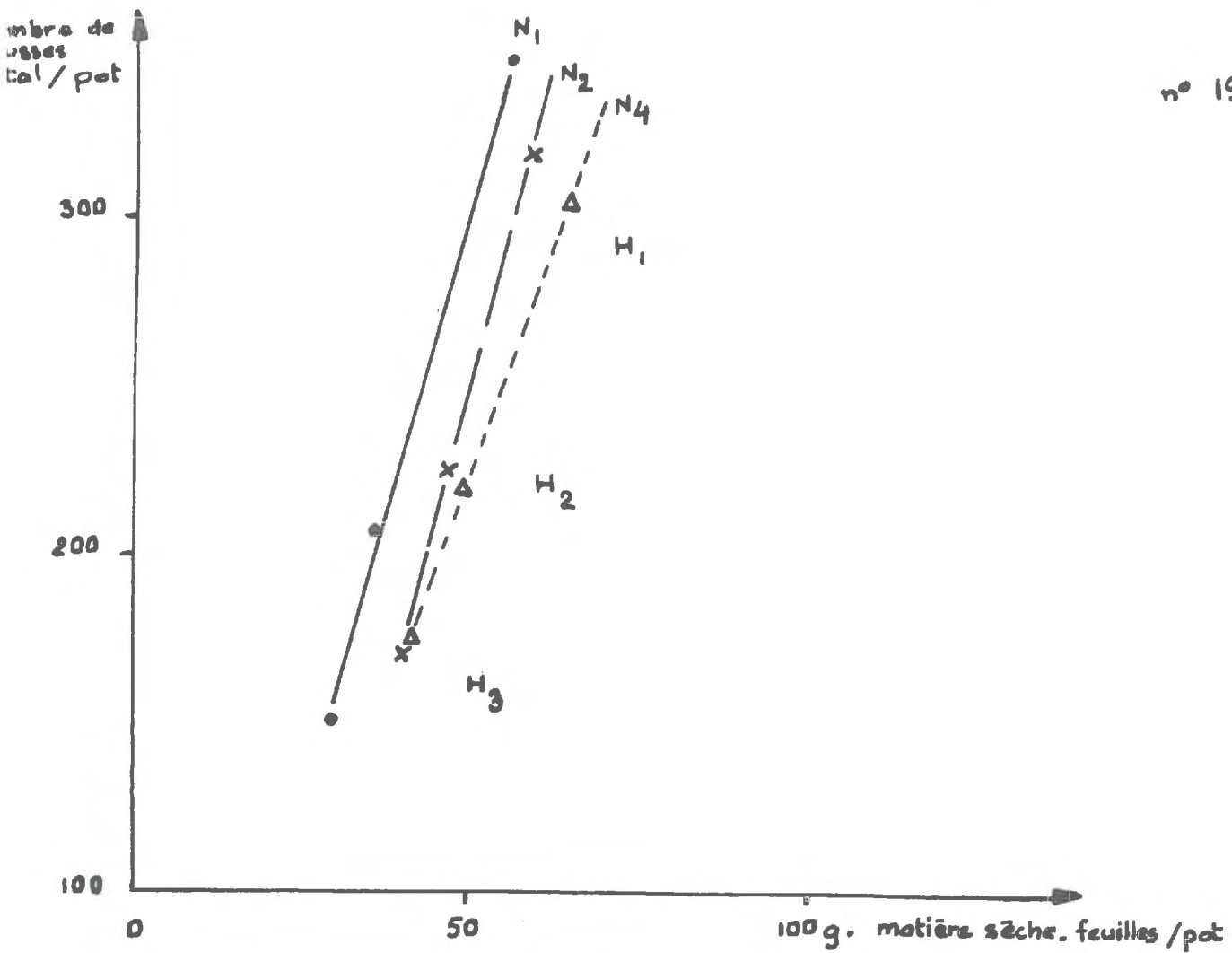
Cependant, nous avons remarqué qu'au-delà du stade correspondant au premier prélèvement, la consommation hydrique des traitements  $N_2$  s'est vue rattrapée sensiblement par celle du traitement azoté le plus fort  $N_4$ , qui a continué à produire beaucoup de feuilles, au détriment du taux de fécondation, comme le montre la figure 19.

Celle-ci représente, pour l'ensemble des traitements, le nombre total de gousses par pot, en fonction des quantités de matière sèche présentes dans les feuilles à l'époque de la maturité. Le nombre de gousses formées augmente certes avec le développement foliaire, lui-même lié au régime hydrique, mais les trois traitements azotés se différencient nettement : dans les limites de nos conditions expérimentales, qui ne comprenaient pas de réelle carence azotée, ce sont les traitements  $N_1$  qui ont formé le plus de gousses avec le moins de feuilles.  $N_2$  présente un avantage de même sens par rapport à  $N_4$ .

Si l'on examine de la même façon les quantités de matière sèche des grains en fonction de celles des feuilles (figure 20), on aboutit à la même observation. Il apparaît donc que les forts apports d'azote ont conduit à des développements foliaires exagérés, qui ont pu concurrencer le développement des gousses et des graines.

Ces actions sont toutefois fort complexes, car, si les traitements  $N_4$  n'ont pas été très favorables aux nombres de gousses et de grains formés, ils ont par contre favorisé l'accumulation de métabolites dans ces grains. Ainsi, la figure 21 représente les poids de grains obtenus par pot, en fonction de leur nombre. En conditions hydriques limitantes  $H_2$  et  $H_3$ , on n'observe guère de différences selon les niveaux d'azote. Par contre, en régime ETM  $H_1$ , la différenciation est très nette, les grains existants ayant été d'autant mieux nourris que l'alimentation azotée était plus abondante.

Les figures n°s 22 et 23 explicitent l'influence de l'alimentation hydrique sur la formation des gousses. La satisfaction des besoins en eau se répercute tout particulièrement sur la fécondité des ramifications (figure 22) : en régime ETM, la part des ramifications dans le nombre total de gousses



figures n° 19/20: Production de gousses et quantité de grain élaborée en fonction de la matière sèche de feuilles récoltées à l'époque de la maturité

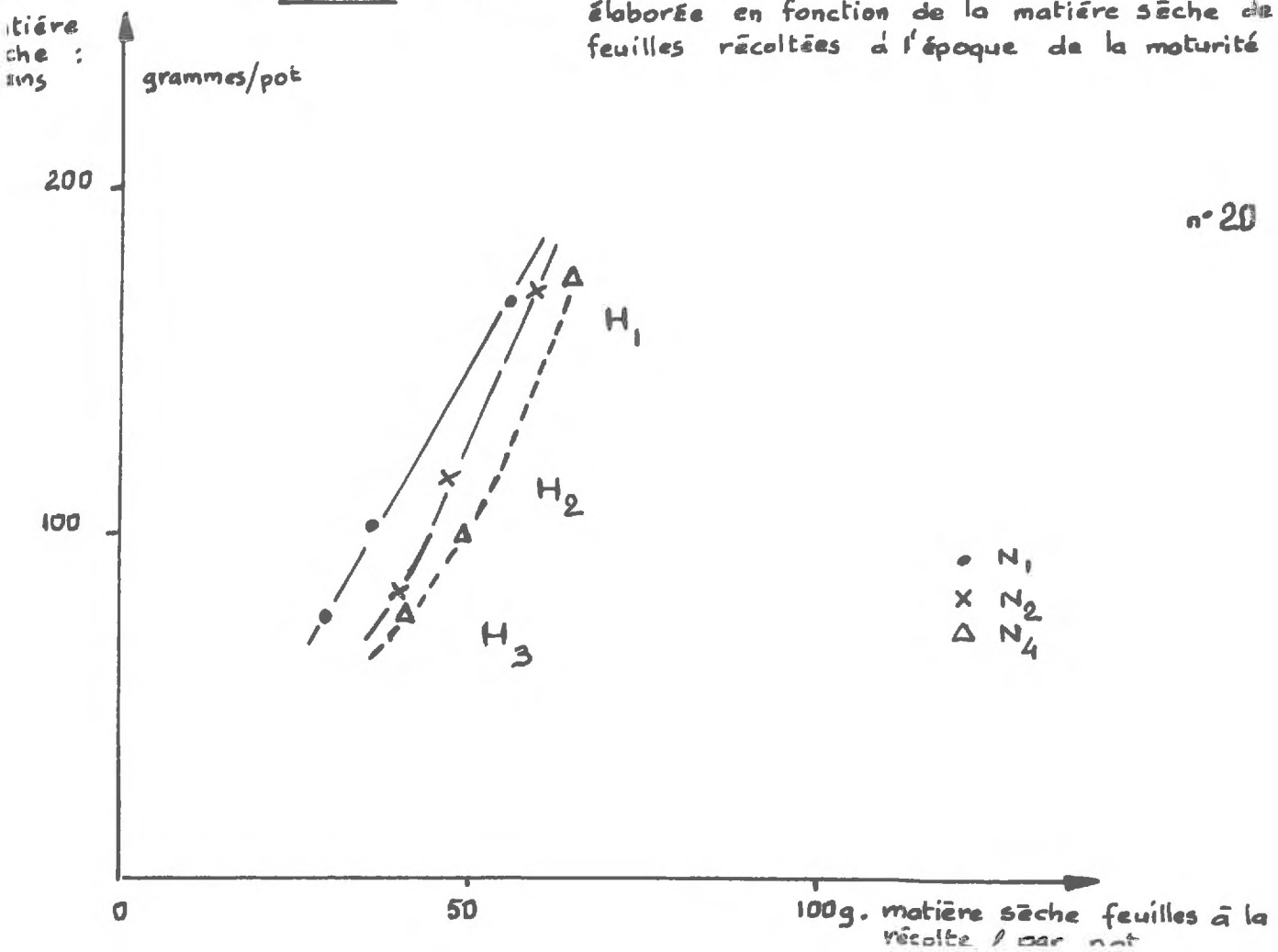


Figure n° 21 : Influence des conditions d'alimentation hydrique sur la production de grains - selon différents traitements azotés -

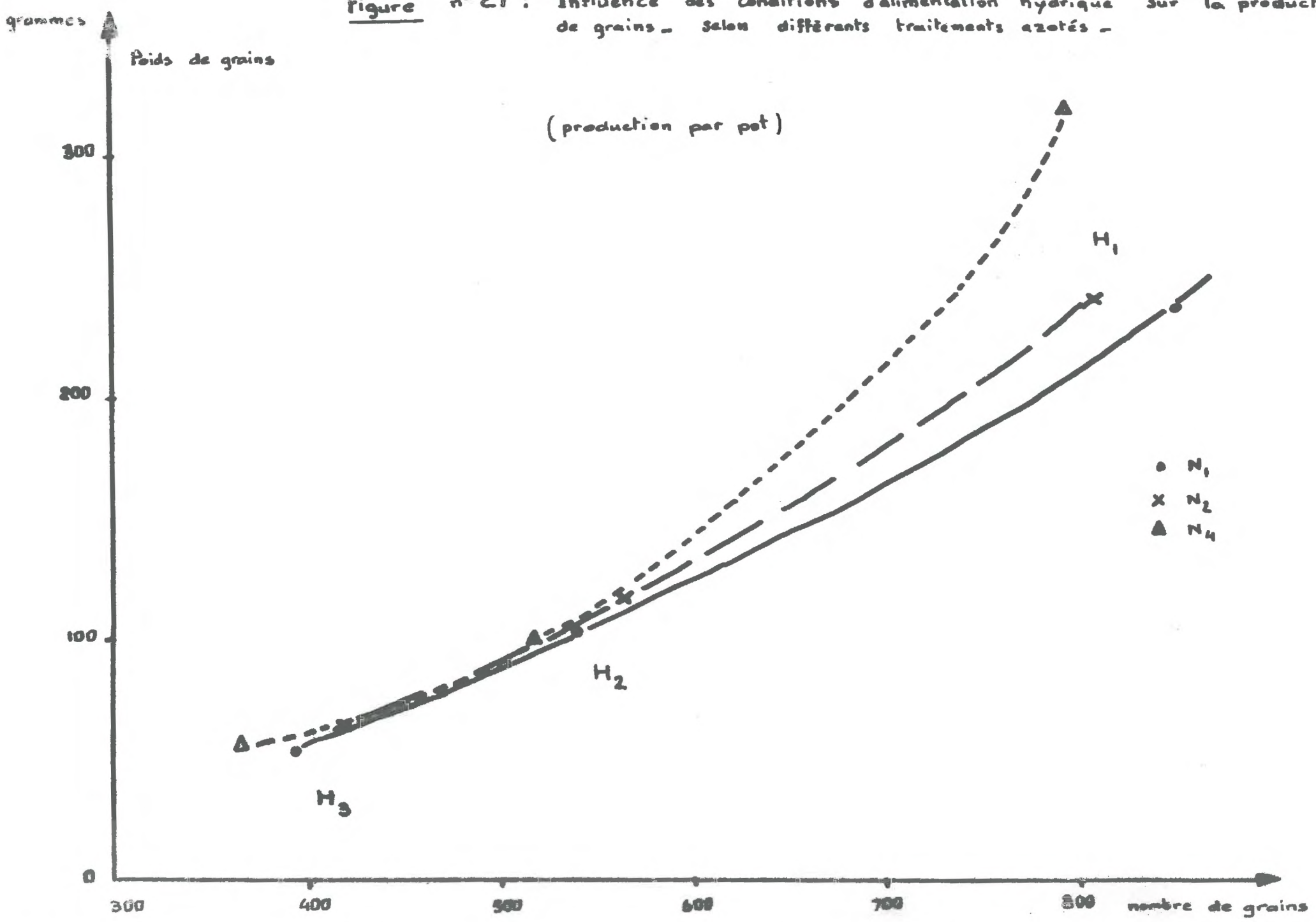


figure n° 22 : Influence des conditions d'alimentation hydrique sur la formation des gousses.

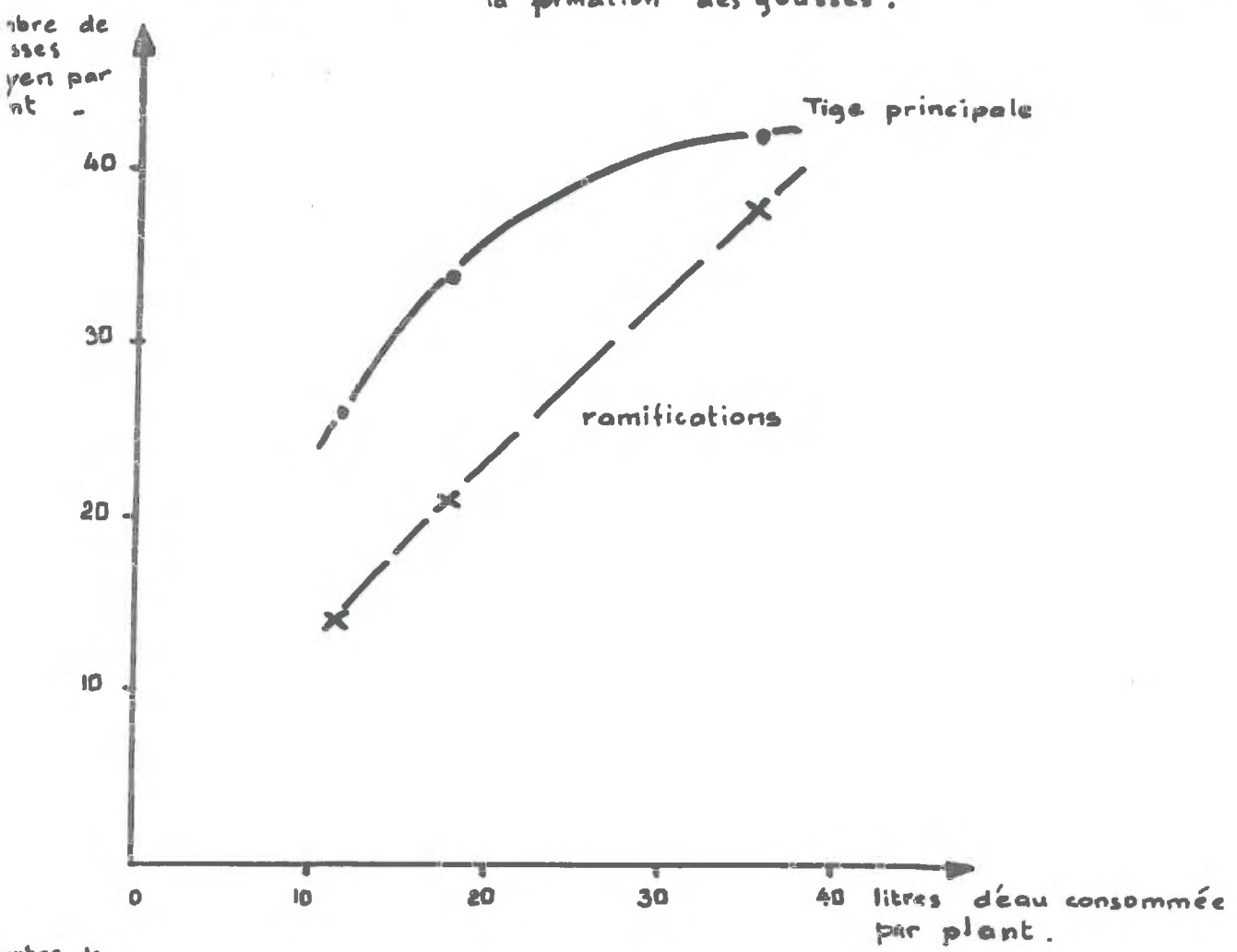
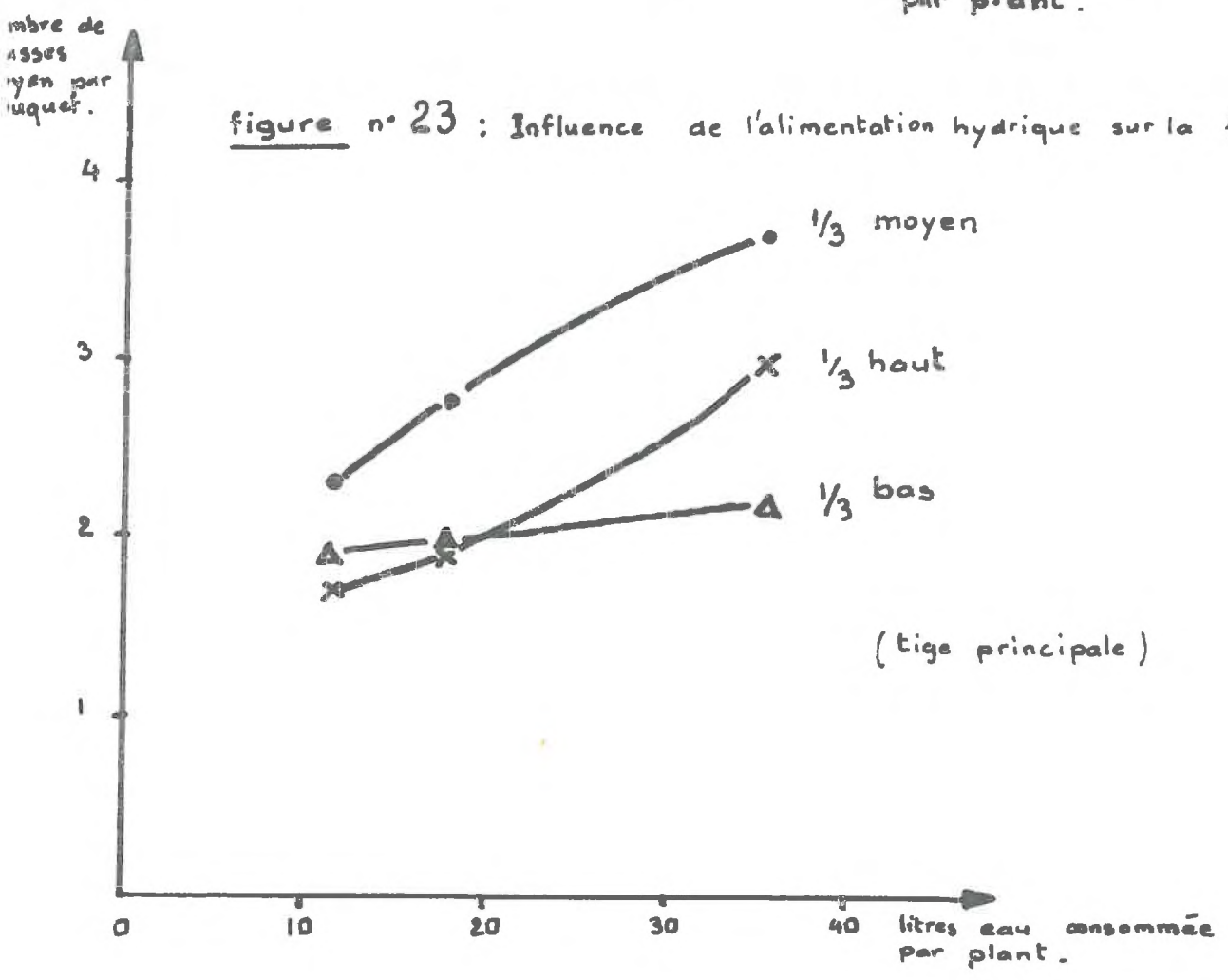


figure n° 23 : Influence de l'alimentation hydrique sur la fécondation



approche de 50 %, alors qu'elle est bien inférieure en H<sub>2</sub> et H<sub>3</sub> où prédominent les gousses de la tige principale (du moins dans la structure du couvert qu'était la nôtre, avec environ 18 plantes par mètre carré).

Sur la figure 23, on observe que les gousses de la partie inférieure de la tige principale sont les moins affectées par la contrainte hydrique. Ce sont celles des parties moyennes et surtout supérieures qui sont les plus affectées par l'insuffisance d'eau.

#### b) Production et efficacité de l'eau

Le tableau VII indique les résultats obtenus à la récolte ; les trois répétitions d'un même traitement ont fourni dans tous les cas des résultats extrêmement voisins les uns des autres, et tous les écarts appréciables peuvent être considérés comme très significatifs. Nous pouvons donc raisonner avec sûreté sur ces résultats.

Les productions de matière sèche totale et de grain dépendent surtout des quantités d'eau disponibles. A l'intérieur d'un même traitement hydrique, et surtout en H<sub>2</sub> et en H<sub>3</sub>, on constate comme ci-dessus que les doses élevées d'azote ont davantage favorisé les organes végétatifs que les grains ; cela conduit à diminuer un peu le rapport grain/matière sèche totale, et parfois le nombre de gousses par pied. Par contre, le poids de 1000 grains est sensiblement augmenté par les doses croissantes d'azote, surtout en régime ETM H<sub>I</sub>.

L'efficacité de l'eau consommée est d'autant plus élevée que le régime est plus sec, ce qui rejoint bien les constatations faites ci-dessus selon lesquelles il n'est probablement pas nécessaire de satisfaire totalement l'ETM. Connaissant l'influence considérable de l'eau sur la production, il faut donc trouver un compromis entre une bonne production et une valorisation convenable de l'eau ; nous discuterons plus loin ce problème, dont nous nous bornons pour le moment à mieux cerner les aspects physiologiques.

Lorsque l'efficacité est calculée par rapport à la matière sèche totale, elle augmente régulièrement, pour chaque traitement hydrique, avec le niveau d'azote, sans que la consommation d'eau ait nécessairement augmenté. Nous retrouvons bien là le caractère économiseur d'eau de l'azote, surtout en régime ETM.



## RESULTATS OBTENUS A LA RECOLTE DANS LES DIVERS TRAITEMENTS

	H <sub>1</sub>			H <sub>2</sub>			H <sub>3</sub>		
	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>	N <sub>4</sub>	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>	N <sub>4</sub>	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>	N <sub>4</sub>
Matière sèche totale g/pied	94	96	100	56	66	64	43	51	48
Grain, g/ pied	42	43	44	25	27	25	19	21	20
Rapport grain/M.S.totale	0,45	0,45	0,44	0,45	0,41	0,39	0,45	0,40	0,41
Nombre de gousses par pied	86	80	76	51	56	55	38	43	39
Nombre de grains par gousse	2,5	2,5	2,6	2,6	2,5	2,3	2,6	2,5	2,3
Poids de 1000 grains, g	197	209	220	188	191	193	197	196	215
Eau totale consommée par pied, l	35	36	35	16,5	18,5	17,5	11,5	12,5	11,5
Efficiencie de l'eau consommée, g/l :									
- par rapport à MST	2,55	2,58	2,76	3,14	3,32	3,41	3,35	3,69	3,83
- par rapport au grain	1,19	1,19	1,24	1,53	1,46	1,44	1,67	1,59	1,70
Teneurs en N, % MS									
- tiges et feuilles	0,76	0,67	0,64	0,78	0,73	0,88	0,78	0,77	1,04
- grains	6,10	6,00	5,75	5,84	5,94	5,65	5,84	5,97	5,87

A l'égard du produit utile, le grain, l'efficience est plus délicate à apprécier. En  $H_I$ , elle augmente avec la fourniture d'azote, les grains étant mieux nourris. En présence de contrainte hydrique par contre, l'effet de l'azote est plus complexe et compte-tenu de ce qui a été montré ci-dessus, on peut penser qu'une alimentation azotée pléthorique n'est pas très favorable pendant la phase végétative, en raison de la concurrence qui peut s'exercer entre organes végétatifs et reproducteurs. C'est surtout au moment du grossissement des grains qu'une bonne alimentation azotée apparaît essentielle.

#### G -DISCUSSION

Au cours du cycle végétatif du soja, il existe une période critique où les conditions de disponibilité en eau sont déterminantes : la phase floraison-fécondation et la phase postérieure de formation des gousses.

En eau limitante, on obtient un appareil végétatif plus restreint, résultant d'une accommodation aux volants hydriques journaliers plus ou moins réduits. Ceux-ci se manifestent essentiellement par l'intervention de la régulation stomatique, engendrant ainsi une activité réduite qui diminue les besoins globaux instantanés.

La réduction de la transpiration apporte par là même un terme modérateur qui peut prolonger la durée d'utilisation des réserves en eau imposées. Cela atténue plus ou moins le niveau de l'activité photosynthétique, selon l'importance avec laquelle les symptômes restrictifs dûs à la vitesse d'approvisionnement se font ressentir sur la réponse stomatique.

Lorsque l'eau n'est pas limitante, nous obtenons un développement foliaire et une aptitude à la transpiration par unité de surface plus importants que pour des conditions d'alimentation hydrique restreintes. Aussi, une transpiration élevée s'accompagne, si les conditions climatiques et l'alimentation minérale le permettent, d'un niveau photosynthétique convenable ; mais l'épuisement consécutif des réserves hydriques apparaît plus vite et peut déclencher de ce fait la régulation stomatique qui intervient, comme nous l'avons déjà signalé, sur la diminution de l'activité photosynthétique.

.../...

L'azote nous est apparu à plusieurs égards interférer sur la consommation d'eau. Son effet sur la réduction de la transpiration par unité de surface foliaire et son influence indirecte sur la sensibilité de la régulation stomatique sont manifestes.

Cette régulation joue un rôle pondérateur intéressant sur l'efficacité de l'eau par rapport à la matière sèche produite, mais son effet simultané sur la réduction de l'activité photosynthétique peut avoir des conséquences dépressives sur la production totale dans le cas de doses d'azote trop fortes notamment.

La dose  $N_1$ , qui apparaît ici limitante quant à la production de matière sèche et à la surface foliaire développée, manifeste un caractère transpiratoire exagérément élevé. Compte tenu de cette propriété, l'efficacité de l'eau sur la production de matière sèche en  $N_1$  se trouve nettement désavantagée.

Par contre, les doses d'azote d'un niveau intermédiaire tel que  $N_2$ , dans la mesure où les doses  $N_4$  sont dépressives, semblent représenter les meilleures conditions, tant pour l'efficacité de l'eau sur la matière sèche que sur la quantité de grains produite.

En première approche, nous pouvons donc en déduire qu'une alimentation hydrique modérée mais continue, permet de maintenir une activité photosynthétique soutenue, conduisant à une bonne production dans la mesure où l'alimentation minérale est également bien assurée, sans défaut ou excès d'azote notamment.

Notons enfin que les alternances de dessèchement - réhumectation, telles qu'elles ont été réalisées en vases de végétation, entraînent des réactions stomatiques beaucoup plus rapides que celles qui se produisent en plein champ, où les variations et les effets sont nettement plus amortis par suite du plus grand volume de sol. C'est ainsi que nous avons pu relier des niveaux d'activité photosynthétique relativement élevés aux réhumectations qui ont précédé les mesures ; l'atténuation nocturne des gradients d'humidité dans le sol peut au champ assurer une alimentation hydrique plus étale. Ce sont précisément les résultats obtenus au champ que nous examinerons maintenant.

TROISIEME PARTIE :

ETUDE DE COMPORTEMENT DU SOJA EN PLEIN CHAMP

TROISIEME PARTIE

ETUDE DE COMPORTEMENT DU SOJA

Au cours de la campagne d'expérimentation 1973, nous avons eu la possibilité de suivre le comportement d'une culture de soja en plein champ.

Cette culture était réalisée dans le cadre d'une expérimentation de longue durée dont le but principal est de suivre l'évolution de la fertilité d'un sol sous l'effet de la fumure phosphatée et potassique, avec irrigation ou non, et en présence de plusieurs variantes de fertilisation azotée.

L'étude menée sur le soja a porté plus spécialement sur les effets conjugués de l'irrigation et de la fertilisation. Nous avons également pris en considération les répercussions qui ont pu découler d'un traitement d'inoculation des graines au semis par des souches de *Rhizobium Japonicum* en présence de différentes modalités d'irrigation et de fertilisation.

Les indications obtenues au cours de cet essai s'inscrivent naturellement dans un contexte pédologique et climatique ; ainsi la campagne 1973 a été caractérisée par un printemps peu pluvieux favorisant l'installation du soja. Nous avons noté de plus, l'opportunité d'une bonne répartition pluviométrique de Juin à Juillet qui a considérablement réduit le déficit hydrique durant cette période ; d'autre part, des conditions héliothermiques excellentes ont prévalu à partir de cette époque, ce qui a permis d'obtenir une différenciation significative de certains traitements.

Le support cultural est caractérisé par un sol brun limono-argileux profond, formé à partir d'alluvions récentes reposant sur une molasse tertiaire. Ce sol est relativement pauvre en phosphore assimilable mais assez bien pourvu en potassium. Ses réserves hydriques utilisables sont de l'ordre de 200 mm.



Nous précisons également que les essais irrigués sont conduits suivant un protocole établi en fonction d'une fourchette d'interventions qui est déclanchée chaque fois que 30 % de la réserve en eau utile ont été consommés.

A - MODALITES DE L'ALIMENTATION HYDRIQUE ET PRINCIPALES REPERCUSSIONS

Notre étude va donc s'orienter vers les modes de consommation hydrique et les rythmes de production de matière sèche suivant un protocole qui tient compte à la fois des traitements hydriques avec ou sans inoculation et des niveaux variables de la fertilisation phosphatée et potassique.

La figure n° 24 est à cet égard très représentatif des rythmes de consommation hydrique et de production de matière sèche, pour lesquels nous avons pu établir une confrontation, par références aux différents stades physiologiques.

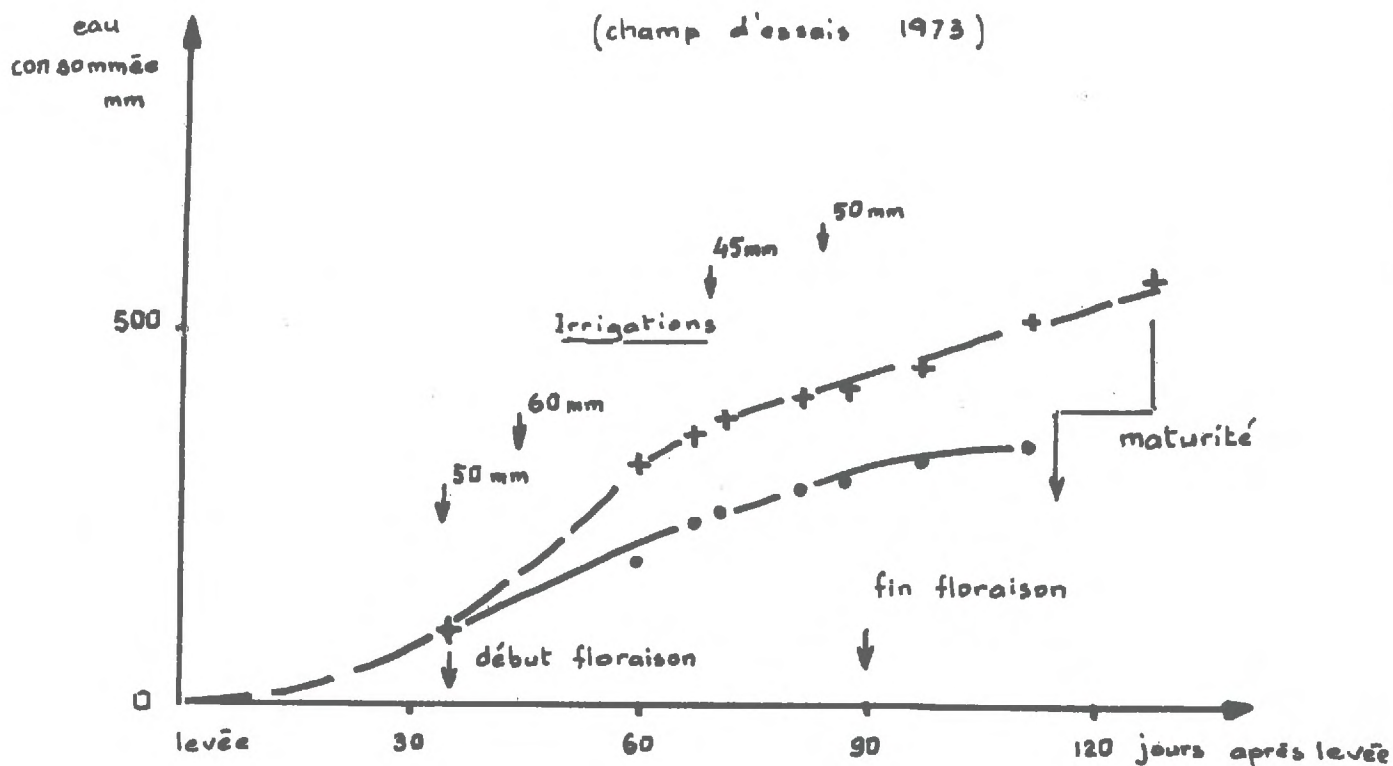
Les traitements menés en régimes hydriques non limitants mettent bien en évidence la supériorité de consommation qu'ils occasionnent (figure 24 b). Cependant, on constate, sur la figure n°24 a, que cette alimentation hydrique abondante s'est répercutée davantage sur la croissance en hauteur que sur la production de matière sèche, du moins jusque vers la fin de la floraison. Ce n'est que vers l'époque du grossissement des grains que la meilleure alimentation hydrique a entraîné une augmentation nette de la production de matière sèche. Au cours de la période végétative, c'est donc plutôt une consommation de luxe d'eau qui s'est manifestée en présence d'irrigation, avec un accroissement de la hauteur des plantes qui les a ensuite sensibilisées à la verse, et a conduit à une maturité plus tardive.

La verse était en effet généralisée dans les parcelles irriguées, et beaucoup moins répandue et plus tardive dans les parcelles non irriguées ; la contrainte sécheresse s'était surtout manifestée dans celles-ci en fin juillet et début août à l'époque de la fin floraison.

.../...

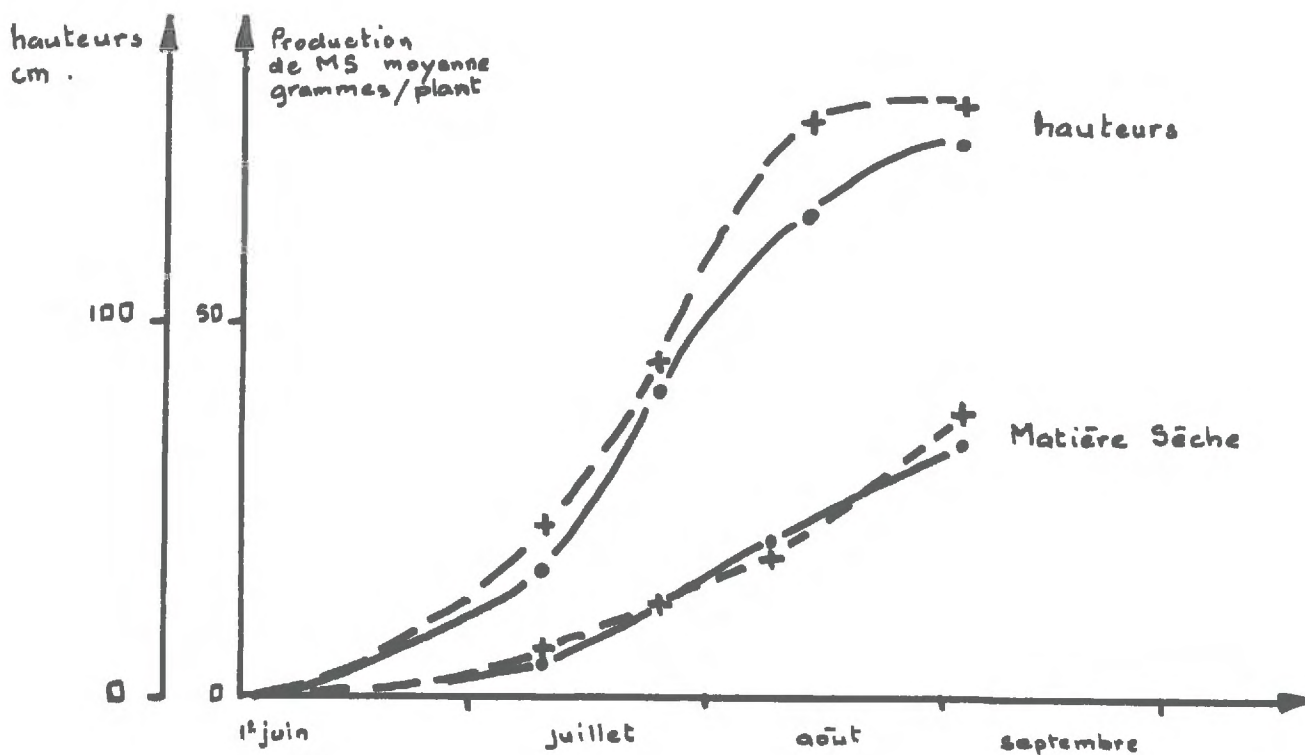
figure n° 24 : Consommation hydrique et production de matière sèche - au cours du cycle végétatif du soja.

(champ d'essais 1973)



+ - - + irrigué  
 • - - • non irrigué

24 a



24 b

B - INFLUENCE DE L'INOCULATION SUR L'UTILISATION DES RESERVES  
HYDRIQUES

L'étude des profils hydriques relevés en fin de culture laisse apparaître des divergences dans le comportement du soja suivant les possibilités d'approvisionnement en eau et l'aptitude à couvrir plus ou moins facilement les besoins, sous l'effet de l'irrigation et de l'inoculation.

Nous constatons sur la figure 25 que les zones superficielles ont été davantage desséchées en l'absence d'inoculation que lorsque celle-ci a eu lieu ; en contre-partie, on observe une meilleure utilisation des couches inférieures après inoculation ; cela laisse supposer en présence d'inoculation un enracinement plus puissant et nettement plus profond.

Le soja offre en outre la particularité très accusée de présenter un pouvoir d'utilisation de l'eau du sol manifestement supérieur à la limite de pF 4,2, notamment dans les horizons superficiels. Ce fait bien démontré par MAERTENS (1974) est très bien illustré : cette faculté lui procure l'avantage d'une certaine résistance à la sécheresse ; néanmoins, cette dessiccation poussée du sol s'accompagne d'un mouvement très lent de l'eau vers les racines (PUECH, 1972), qui ne permet qu'une faible transpiration journalière. En vase de végétation, nous avons d'ailleurs observé ci-dessus que le flétrissement intervenait vers pF 4,2 ; ici le volume de sol disponible est beaucoup plus grand, et nous assistons à une utilisation lente de ces réserves hydriques peu disponibles qui permettent malgré tout la survie de la plante.

La figure 26 explicite clairement la divergence de consommation dans les horizons superficiels à l'avantage de traitement non inoculé qui a développé son enracinement préférentiellement dans ces horizons.

L'extension en profondeur du système racinaire en présence d'inoculation apparaît la conséquence d'un meilleur développement végétatif, résultant d'une alimentation azotée soutenue qui a permis à la plante de mieux coloniser les couches inférieures. Cela a permis l'utilisation des réserves hydriques abondantes à ces niveaux, mais dont la disponibilité est malgré tout limitée par la profondeur (MARTY et al, 1975).

figure n° 25 : Influence de l'inoculation du Soja sur l'utilisation de l'eau du sol.

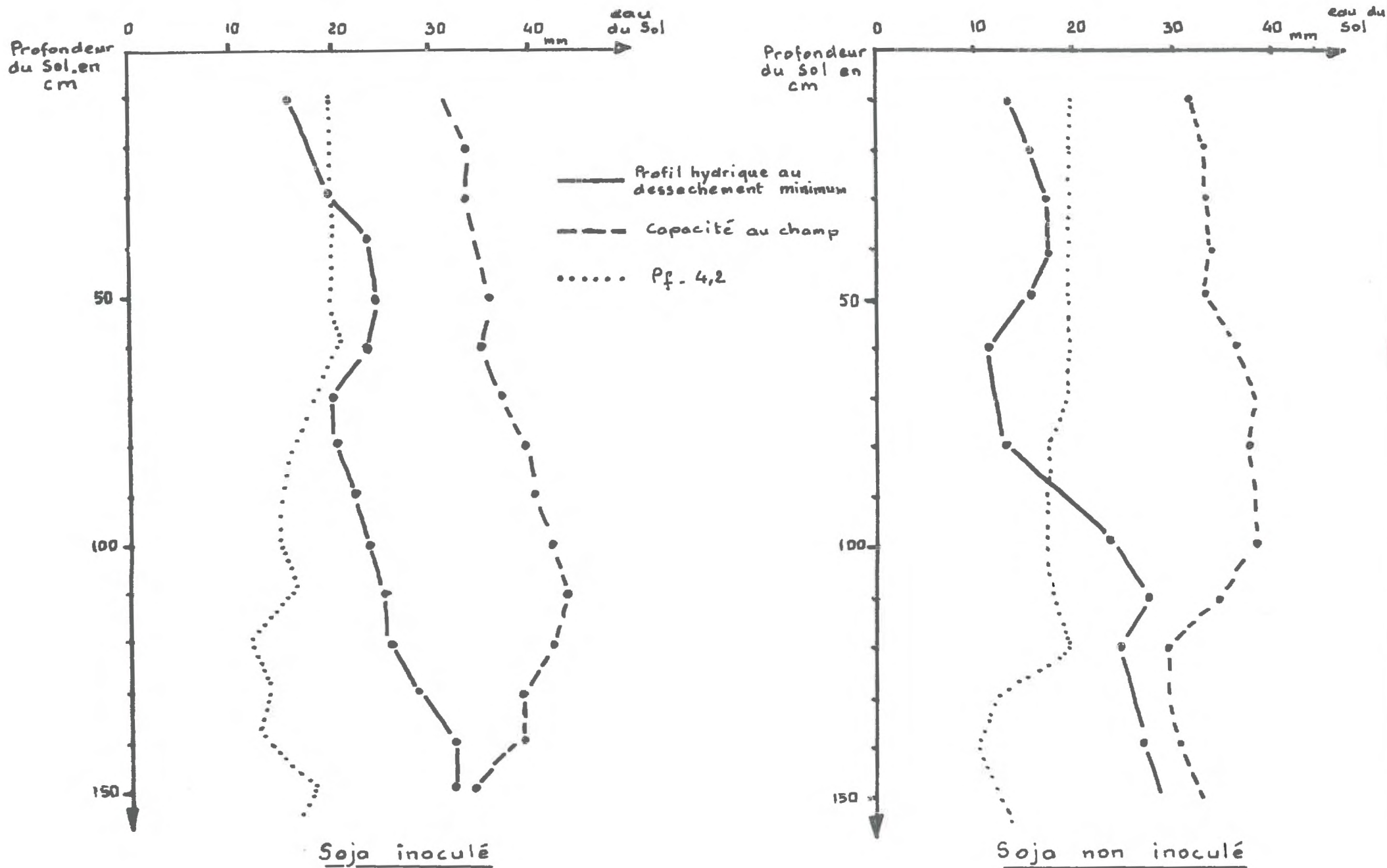
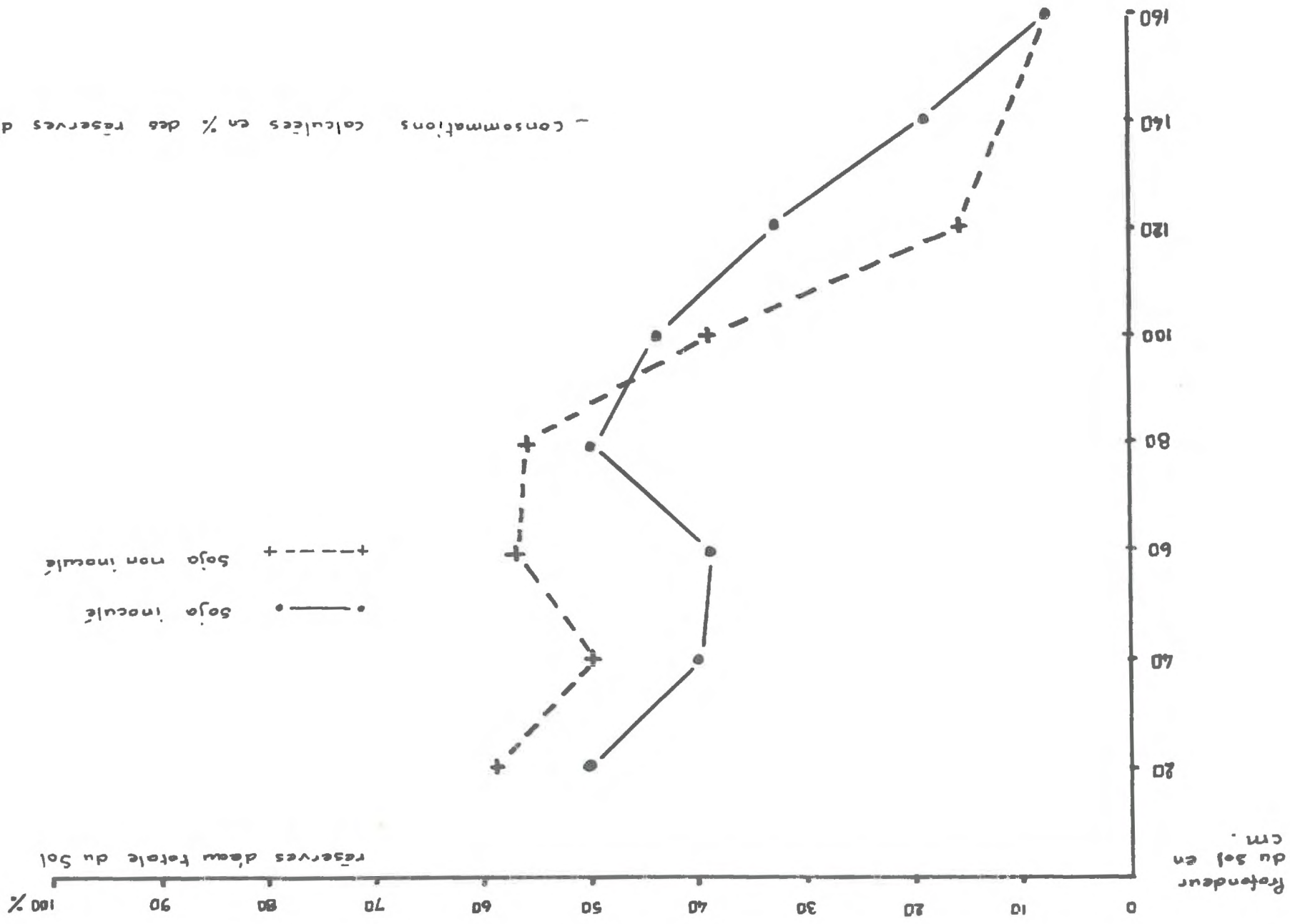


figure n° 26 : Influence de l'inoculation sur l'utilisation des réserves hydriques du sol.



- consommations calculées en % des réserves d'eau du sol -



Notons toutefois l'équivalence des bilans de consommation hydriques entre les deux traitements, ce fait se rattache au degré de couverture végétale du sol qui a été identique dans les deux cas.

Etant donné que les quantités d'eau consommées sont pratiquement les mêmes nous sommes amenés à déduire que le supplément végétatif acquis éventuellement par l'inoculation témoigne d'une meilleure efficience.

### C - INFLUENCE DE L'IRRIGATION SUR LA NODULATION

Nous avons pu observer que la nodulation débute environ deux semaines après la levée, alors que les plantes sont au stade deux feuilles trifoliées.

La nodulation est en grande partie liée à une bonne inoculation et à un degré de prolifération de l'inoculum, fortement influencé par le contexte pédologique, notamment par les propriétés physiques du sol et plus particulièrement par la porosité qui conditionne les possibilités de respiration et d'alimentation du rhizobium en azote gazeux.

L'eau et la fertilisation peuvent également jouer un rôle important sur la nodulation.

Diverses observations ont mis en évidence le double aspect sous lequel se présente la nodulation, en premier lieu sur le degré de prolifération, donc sur le nombre de nodules, puis en second lieu, sur le développement et l'efficacité, soit le volume de ces nodules (OBATON et ROLLIER, 1970).

Nous avons également noté la répartition et la progression en profondeur de la nodulation suivant les différents modes d'irrigation et selon l'évolution des stades physiologiques.

Le tableau suivant indique les résultats obtenus au cours des deux prélèvements effectués l'un 50 jours après la levée, l'autre à fin floraison. Ces données portent sur dix plants représentatifs de chaque traitement.

Les observations ont été réalisées simultanément sur l'essai P et sur l'essai K.

Tableau VIII

OBSERVATIONS FAITES SUR LE NOMBRE DE NODULES EMIS  
FIN FLORAISON (28-08-73)

	Essai P		Essai k	
	Po	P <sub>4</sub>	Ko	K <sub>4</sub>
Irrigué A	520	1057	655	1024
Non irrigué B	492	515	372	217

Tableau IX

OBSERVATIONS PORTANT SUR LE VOLUME DES NODULES (ml)

au 18- 07 - 73 :

	Po	P <sub>4</sub>
irrigué	4,25	7,25
non irrigué	2,20	2,60

au 28 - 07 - 73 :

	Essai P		Essai K	
	Po	P <sub>4</sub>	Ko	K <sub>4</sub>
Irrigué A	32,3	51,3	33	32
Non irrigué B	14,5	17,8	12,3	5,0

a) sur le nombre (tableau VIII)

Dans les deux essais, la conjonction de l'irrigation et de fumures phosphatée et potassique élevées favorise fortement la nodulation, alors qu'en condition non irriguée l'influence des fumures n'est que très peu ressentie, voire même dépressive pour les doses fortes de potasse.

Quelles que soient les doses, nous retenons l'avantage manifeste que procure l'irrigation sur la nodulation.

.../...

b) sur le volume des nodules (Tableau IX)

L'observation du développement des nodosités nous a permis de reconnaître également l'effet favorable de l'irrigation sur la prolifération et l'augmentation progressive du volume des nodules dans la plupart des traitements.

Nous remarquons également une augmentation très substantielle de volume survenue avec irrigation et en présence des fumures phosphatées élevées, néanmoins on n'enregistre pas d'effet très significatif en condition non irriguée, comme cela a été déjà noté à propos de la prolifération des nodules.

Dans l'essai K, le volume des nodules n'est pas accru par l'influence des fortes doses et il est possible qu'un certain effet dépressif se manifeste même en conditions sèches, simultanément à la réduction du nombre de nodules émis.

Pour la nodulation, le facteur le plus important est incontestablement l'irrigation, et cela probablement parce qu'elle permet de maintenir l'humidité des couches superficielles du sol. En effet, c'est essentiellement dans ces horizons que le rhizobium évolue dans les conditions les plus favorables.

Une observation plus poussée révèle à cette occasion que les nodules sont regroupés sur le pivot, et peu nombreux, dans des conditions hydriques restreintes ; au contraire, leur distribution est beaucoup plus large et intense dans les régimes hydriques non contraignants.

Manifestement, l'irrigation et la fertilisation ont permis une meilleure prolifération des nodules avec une augmentation de volume consécutive.

.../...



D - ETUDE DE LA CROISSANCE ET DE LA FRUCTIFICATION EN FONCTION DE L'IRRIGATION ET DE L'INOCULATION

Nos observations ont porté sur le déroulement de plusieurs aspects physiologiques, principalement dans l'essai P ; elles sont rapportées dans les tableaux suivants :

a) hauteurs moyennes en cm. (Tableau X)

Nbre de jours après levée	40 j	55 j	75 j	95 j
Inoculé irrigué .....	45	89	152	156
Inoculé non irrigué .....	32	81	127	146
Non inoculé, non irrigué	37	87	118	120

Tableau X : HAUTEURS MOYENNES OBSERVEES AU COURS DE LA VEGETATION

L'effet de l'alimentation azotée et de l'irrigation se sont manifestés surtout à partir du 75e jour de végétation.

b) Evolution des productions de matière sèche (Tableau XI)

Tableau XI : EVOLUTION DES QUANTITES DE MATIERE SECHE PRODUITES (g/plant)

Nbre de jours après levée	40 j.	55 j.	75 j.	95 j.
Inoculé irrigué A .....	6	12	18	37
Inoculé non irrigué B ...	4	12	20	33
Non inoculé, non irrigué C	4,5	13	17	21,5

De même que pour la croissance en hauteur, la production de matière sèche se différencie surtout à partir de 80 - 90 jours de végétation, lorsque les réserves hydriques et azotées du sol s'épuisent. Le traitement non inoculé se trouve ainsi nettement pénalisé sur la production de matière sèche, et aussi sur la fructification, comme nous allons le voir.

c)- Production de matière sèche et fructification : nombre de gousses formées

Le tableau XII résume les observations réalisées dans l'essai P au stade formation des grains.

Tableau XII : PRODUCTION DE MATIERE SECHE ET FRUCTIFICATION EN PRESENCE D'IRRIGATION

Traitements	Matière sèche g/plant		Nbre de gousses formées par plant	
	P <sub>0</sub>	P <sub>4</sub>	P <sub>0</sub>	P <sub>4</sub>
irrigué A	32,9	38,7	31	39
non irrigué B	25,4	30	26	31

Nous constatons un effet significatif dû à l'irrigation sur l'augmentation de MS, encore plus profitable, lorsqu'elle est accompagnée d'une bonne fumure phosphatée.

Le gain de MS s'accompagne d'une augmentation du nombre de gousses. Nous avons complété ces données en considérant ce caractère, dans le tableau XIII (résultats du 3/9/73).

Tableau XIII : PRODUCTION DE MATIERE SECHE ET DE GOUSSES PAR UNITE DE SURFACE DANS LES PRINCIPAUX TRAITEMENTS

Trai- te- ments	Production de MS/m <sup>2</sup>		Production de gousses/m <sup>2</sup>	
	P <sub>0</sub>	P <sub>4</sub>	P <sub>0</sub>	P <sub>4</sub>
A	858	880	964	882
B	782	856	746	784
C	546	620	402	478

En fait, nous obtenons sensiblement une gousse par gramme de matière sèche dans les traitements inoculés A et B, et seulement une moyenne de 0,7 à 0,8



gousse par gramme de matière sèche en l'absence d'inoculation.

Les figures 27 et 28 précisent ces données : la figure 27 représente, en fonction des quantités de matière sèche obtenues par mètre carré sur l'ensemble des traitements, le nombre de gousses produites. Il s'en dégage une relation linéaire. Si l'on examine plus en détail les résultats sur une partie assez homogène (essai K), l'influence des conditions de nutrition sur la fructification apparaît mieux : c'est ce qu'indique, avec les mêmes coordonnées la figure 28. Par rapport au traitement A, irrigué et inoculé considéré comme optimum, le traitement B non irrigué a fourni un peu moins de gousses pour une même production de matière sèche, et le degré de fructification est encore bien moindre en C non inoculé.

Le tableau XIV illustre également ces faits : le rapport  $\frac{\text{nombre de gousses}}{\text{poids de MS}}$ , par plant, est le plus élevé en A, légèrement inférieur en B et nettement moindre en C. La carence azotée sévère intervenue ici après épuisement des réserves azotées du sol, a donc affecté plus intensément la fructification que le développement végétatif.

Tableau XIV      RAPPORTS  $\frac{\text{NOMBRE DE GOUSSSES PAR PLANT}}{\text{POIDS DE MATIERE SECHE PAR PLANT}}$

Inoculé				Non inoculé	
A irrigué		B sec		C sec	
Po	P <sub>4</sub>	Po	P <sub>4</sub>	Po	P <sub>4</sub>
1,004	1,003	0,952	0,907	0,760	0,742

Les répercussions de cette carence sont également illustrées par le tableau XV, qui indique les quantités d'azote absorbées, les rendements en grains et les poids de 1000 grains. Si l'irrigation n'a exercé qu'un effet modéré (quoique très significatif) sur le rendement et le poids des grains, les répercussions de l'insuffisance d'alimentation azotée sur ces deux paramètres sont massives.

.../...

sur l'ensemble des traitements

nombre de  
gousses/m<sup>2</sup>

1200

800

400

non inoculé

inoculé

Essai K

Essai P

A :

•

⊙

B :

+

⊕

C :

▲

●

400

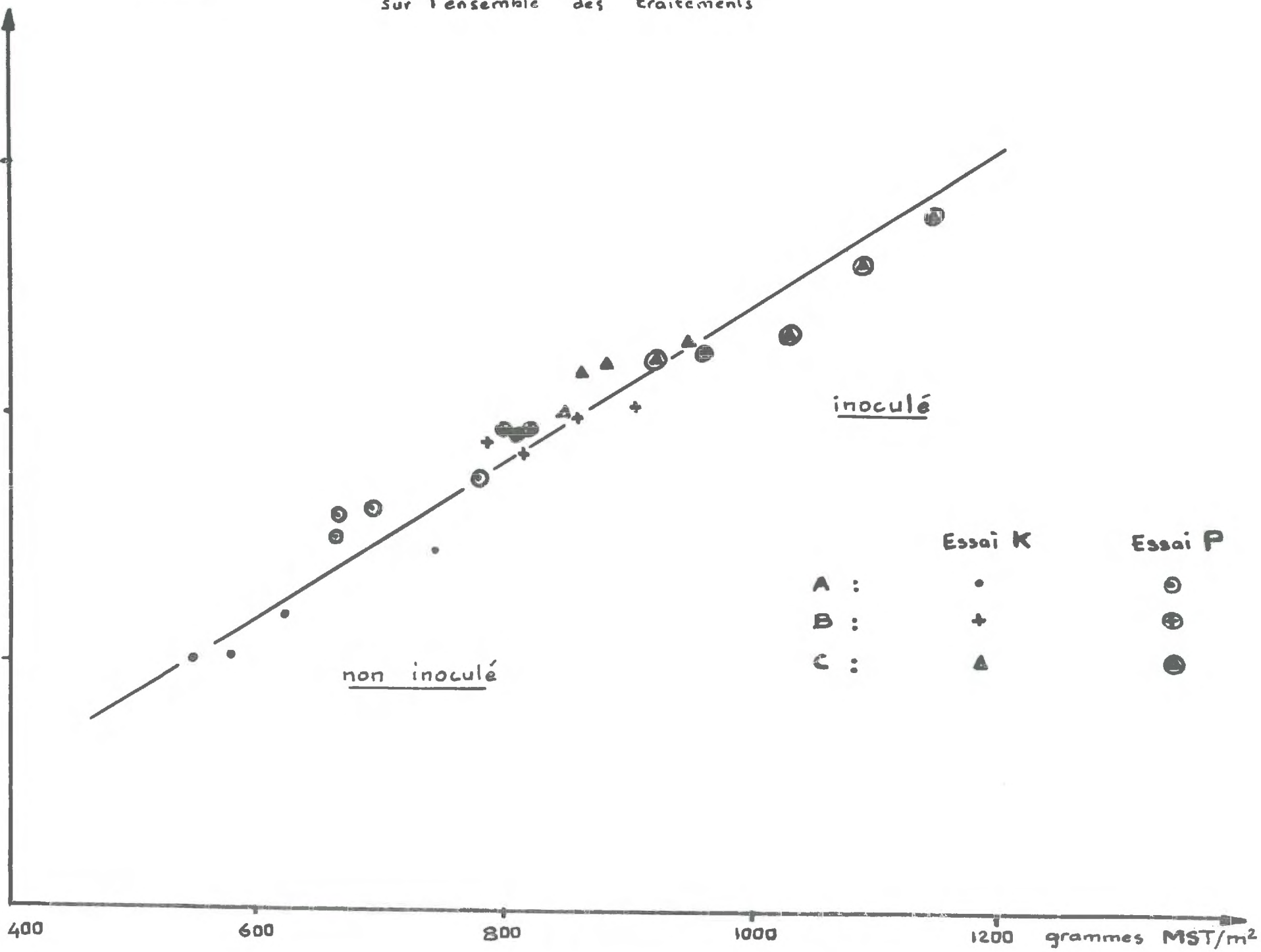
600

800

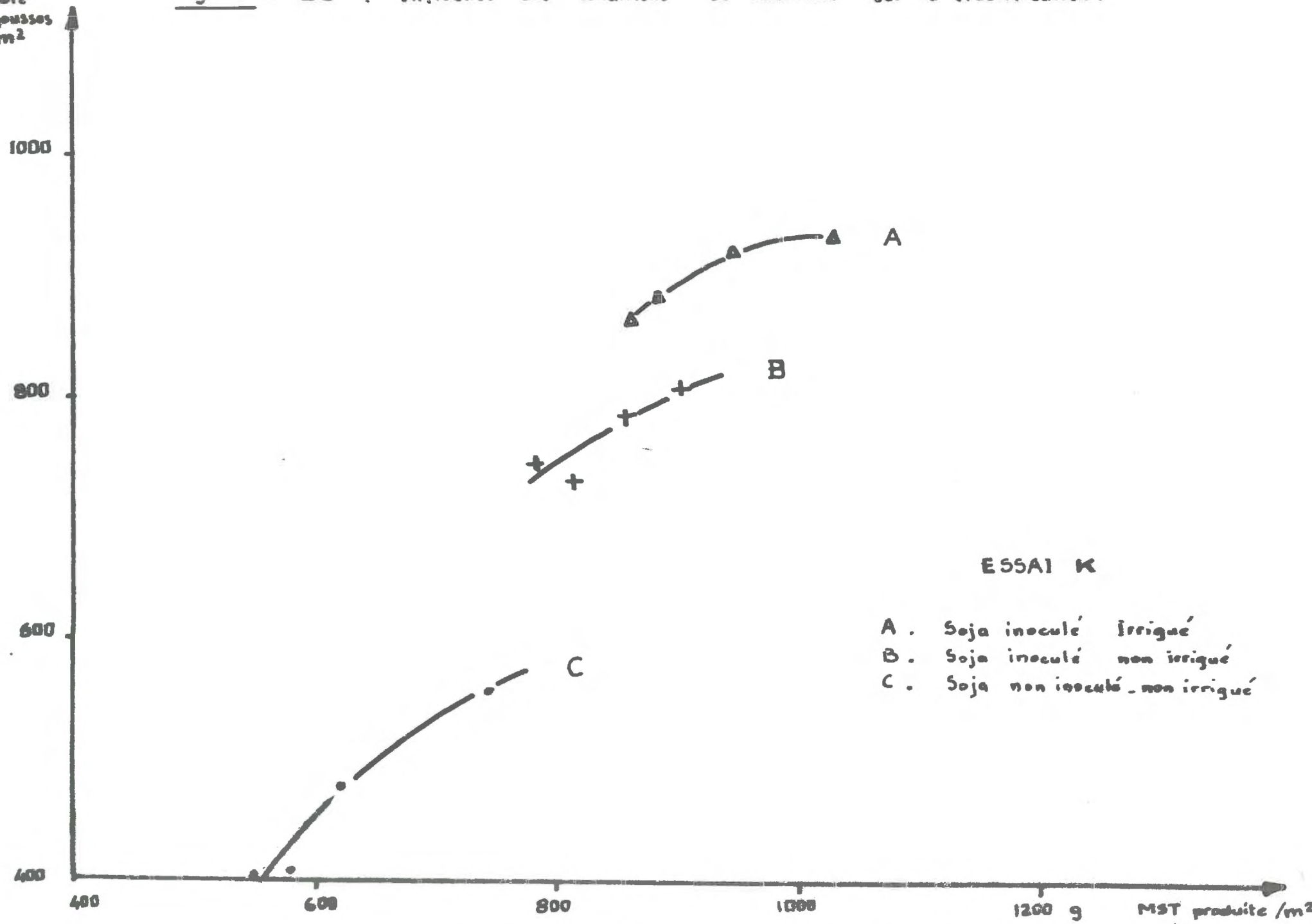
1000

1200

grammes MST/m<sup>2</sup>



nombre  
de gousses  
au m<sup>2</sup>



ESSAI K

- A. Soja inoculé Irrigué
- B. Soja inoculé non irrigué
- C. Soja non inoculé non irrigué

Tableau XV QUANTITES TOTALES D'AZOTE ABSORBEES, RENDEMENTS EN GRAINS ET POIDS DE 1000 GRAINS

Traitements		N absorbé kg/ha	Rd grains q/ha	Poids 1000 grains, g
Po	A	238,9	38,7	203
	B	204,2	34,6	198
	C	69,2	15,4	154
P <sub>4</sub>	A	241	36,1	197
	B	217,3	31,5	180
	C	75,5	17,7	137

E - PRODUCTION ET EFFICIENCE DE L'EAU CONSOMMEE

Le tableau XVI rassemble les principales données recueillies d'une part au stade de début de la chute des feuilles (3-09-73), c'est-à-dire à l'époque où la quantité de matière sèche par unité de surface est la plus élevée (PUECH et al, 1974), et d'autre part à la récolte. A ces stades, aucun effet des fertilisations phosphatées et potassiques sur les rendements n'a été significatif, nous nous bornerons donc aux comparaisons des effets de l'irrigation et de l'inoculation qui sont eux, hautement significatifs.

Tableau XVI RESULTATS OBTENUS LORS DU MAXIMUM DE MATIERE SECHE AU 3/9 ET A LA RECOLTE

	Eau consommée		MST au 3 -9	Efficience /MS au 3-9	grains q/ha	Eff/ grains	Pds 1000 grains
	au 3-9	à la ré- colte					
A	466	585	79,7	1,71	37,6	0,64	200
B	348	392	78	2,24	33,5	0,85	189
C	342	364	46,4	1,36	16,95	0,47	146

Plusieurs constatations se dégagent du tableau XVI :

a) Irrigation

Les consommations d'eau ont été nettement plus élevées en A qu'en B, et elles se sont poursuivies plus tard (forte différence en A entre les consommations au 3-9 et à la récolte, intervenue au 20-10). Cela a permis d'obtenir un supplément de production, mais l'efficacité de l'eau consommée est beaucoup plus faible qu'en B, tant à l'égard de la matière sèche totale qu'à celle du grain. Le grain est bien nourri, mais la maturité est intervenue une quinzaine de jours plus tard qu'en B, ce qui est assez fâcheux.

On peut donc se demander si l'irrigation, qui a été conduite de manière à assurer sensiblement l'ETM, n'a pas été excessive. C'est ce que confirme la figure 29, qui représente les rendements et efficacités relatives aux grains, en fonction des consommations d'eau mesurées en divers points du dispositif expérimental. Avec les consommations croissantes, on observe bien une légère augmentation des rendements mais elle n'est pas massive. Par contre, l'efficacité de l'eau diminue fortement.

Nous retrouvons donc bien ici les renseignements recueillis en vases de végétation : il n'est pas nécessaire, du moins sur la variété AMSOY, de satisfaire totalement l'ETM pour assurer une bonne activité photosynthétique, et les conditions ETM se traduisent par un certain gaspillage d'eau.

b) Alimentation azotée

Le tableau XVI montre que les consommations d'eau ont été presque aussi élevées dans les traitements C que dans les traitements B. Ce fait s'explique certainement par deux raisons :

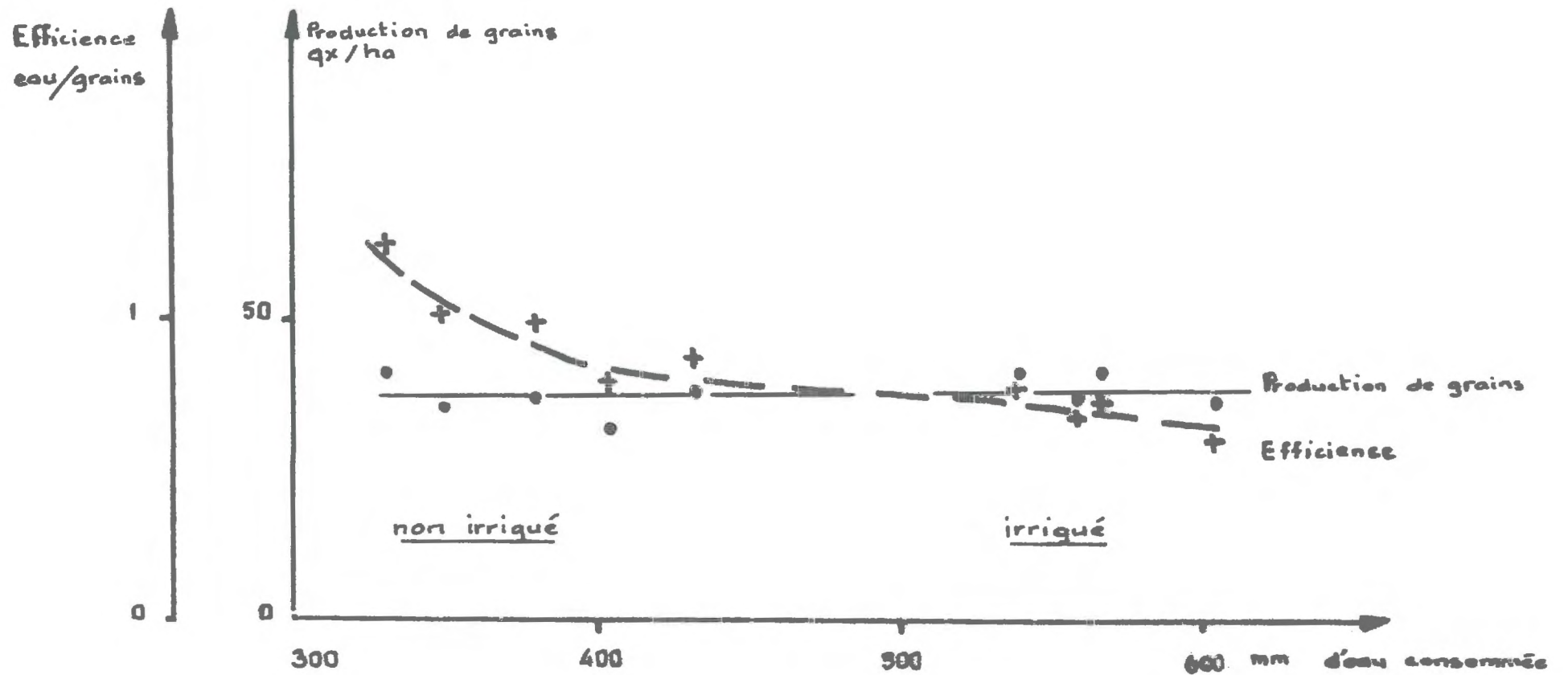
- quoique les plantes de C soient assez chétives, elles couvraient très bien le sol, et interceptaient par conséquent autant d'énergie lumineuse que celles de B. Il est donc normal que leur transpiration n'ait guère été inférieure;

- nous avons vu ci-dessus (deuxième partie) que l'azote exerçait un rôle quelque peu réducteur de la transpiration, et on peut penser qu'inversement la carence azotée conduit à une transpiration exagérée.

.../...



figure n° 29 : Rendements et Efficiences relatives à la production de grains en fonction de l'eau consommée .



Tant à l'égard de la matière sèche totale que du grain, l'efficience de l'eau consommée dans le traitement C est très faible. Plusieurs causes concourent à ce résultat : insuffisance de la photosynthèse par rapport à la transpiration, mauvaise fructification, etc... Ces résultats mettent toutefois bien en évidence l'importance considérable d'une bonne alimentation azotée à l'égard de l'efficience de l'eau consommée

A partir de ces expérimentations au champ, nous sommes ainsi amenés à dégager des enseignements très voisins de ceux qui nous sont apparus au cours de l'étude en vases de végétation. Les facteurs eau et azote apparaissent essentiels dans la production du soja ; leurs interactions sont nombreuses, et leur maîtrise n'est pas sans poser quelques difficultés.

Auprès de ces deux facteurs essentiels, les autres éléments majeurs, phosphore et potassium, n'apparaissent pas poser de très grands problèmes dans les sols normalement fertilisés. La nodulation est certainement facilitée par un bon niveau phosphorique, mais nous avons pu constater (tableau XV) que les différences de nombre et de volume des nodules observées selon les traitements fertilisants ne s'étaient pas traduites, à la récolte par des quantités d'azote absorbées très différentes. Les problèmes phospho-potassiques sont donc à ne pas négliger, mais ils ne revêtent pas l'importance de ceux de l'eau et de l'azote, que nous tâcherons maintenant de dégager dans nos conclusions générales.

## CONCLUSIONS GENERALES

Cette étude nous a permis de caractériser et d'analyser le rôle des principaux paramètres responsables des variations dans l'efficacité de l'eau consommée par la plante et sa production.

Nous avons pu dégager en premier lieu les relations existant entre la production de matière sèche et le facteur eau, ce qui nous a permis de situer et comparer la réponse du soja dans la gamme d'activité photosynthétique et d'efficacité de l'eau consommée par d'autres espèces végétales dont on connaissait mieux le comportement.

Il s'avère que chez le soja (variété AMSOY) la production de matière sèche est en relation directe avec l'eau consommée comme le laissait entrevoir ROBÉLIN (1961).

Par comparaison avec d'autres espèces, on a pu remarquer que le soja ne présente pas un niveau d'efficacité très élevé : celui-ci se placerait entre maïs - sorgho et tournesol, ce qui s'accorde avec le classement donné par de NAUROIS (1973).

Parmi les facteurs écologiques dont l'action est souvent déterminante, une place privilégiée est à attribuer à l'alimentation hydrique qui peut représenter le facteur primordial de sa production ; par ailleurs, la nutrition et le métabolisme de l'azote chez le soja se sont également révélés comme les facteurs essentiels du rendement global, et certainement aussi du rendement qualitatif comme ont pu le démontrer LENCRÉROT et PUECH (1974).

La prise en considération de ces deux éléments déterminants implique nécessairement de mieux cerner les processus conduisant à l'efficacité optimale chez le soja.

A cet effet, une étude discriminative des caractères de l'activité photosynthétique et de la transpiration a permis de faire apparaître l'étroite relation existant entre ces deux principaux paramètres de l'efficience, et la régulation stomatique.

Que ce soit au cours de l'expérimentation au champ ou dans l'étude plus précise en vases de végétation, nous avons pu observer que le degré de satisfaction des besoins hydriques du soja entraînait une sorte d'adaptation qui s'opérait selon deux processus : sur des périodes de temps longues, par la variation des indices foliaires et radiculaires en fonction des conditions moyennes rencontrées, et à l'échelle journalière grâce à la régulation stomatique.

Nous avons ainsi pu mettre en évidence que le facteur primordial dont dépend la régulation stomatique est la disponibilité immédiate de l'eau pour la plante, d'où l'incidence des différentes conditions d'alimentation hydrique sur la production de matière sèche.

Les possibilités d'améliorer l'efficience de l'eau consommée peuvent être abordées selon un compromis qui nous a amené à considérer le rapport photosynthèse nette/transpiration sous deux angles différents :

. un aspect physiologique permettant de connaître le niveau et les aptitudes photosynthétiques du soja en fonction du degré de satisfaction de ses besoins en eau et de sa transpiration, en réponse à des conditions d'alimentation hydrique et nutritives différentes,

. un aspect agronomique où l'on doit tenir compte, dans la mesure du possible, de ces indications pour réaliser les conditions optimales de culture aptes à valoriser le mieux l'eau consommée, et à tâcher d'optimiser la nutrition azotée.

#### ASPECT PHYSIOLOGIQUE

La transpiration du soja apparaît très abondante et cependant la satisfaction de ses besoins maximum ne semble pas indispensable à l'obtention d'un bon niveau de rendement.

C'est probablement en raison de ses structures foliaires d'un caractère différent de celui des plantes mieux adaptées à la sécheresse, comme peuvent l'être le maïs et le sorgho, et à un indice foliaire particulièrement élevé, que le soja présente une moindre résistance aux pertes d'eau lorsque les conditions hydriques ne sont pas limitantes, et que les conditions héliothermiques sont élevées.

Cela ne fait que confirmer le fait que le soja est une plante plutôt adaptée à un climat quasi tropical, ou du moins, à un environnement chaud et humide.



Cependant, la relation que nous avons établie entre la transpiration et les aptitudes photosynthétiques de la plante révèle que la variété AMSOY ne valorise pas très bien la consommation hydrique en condition ETM, pour deux raisons :

a)- l'activité photosynthétique se stabilise à un palier voisin de 27 à 30° C, c'est-à-dire dans des conditions héliothermiques assez fréquentes pour notre climat au cours des phases décisives de la fécondation et de la formation des gousses; à des températures plus élevées, la transpiration augmente beaucoup plus que la photosynthèse,

b)- un léger déficit hydrique n'altère pas sensiblement l'activité photosynthétique lorsque les conditions climatiques ne sont pas trop exigeantes.

La satisfaction des besoins hydriques essentiels au cours des périodes physiologiques critiques est néanmoins impérieuse, et nos résultats sont bien en accord en cela avec ceux de MINGEAU (1973) pour constater que les contraintes hydriques sévères se répercutent principalement sur le taux de fécondation.

On note généralement en condition hydrique non limitante une transpiration excessive qui n'est pas suivie par une activité photosynthétique très élevée, comme en témoignent par ailleurs WOLF (1965) et PENDLETON (1971), comparativement à d'autres espèces végétales.

Si l'on considère le faible taux de fécondation : pas plus de 3 à 4 gousses par bouquet alors qu'il se présente deux à trois fois plus de fleurs, on peut penser que le potentiel de production de cette plante n'est pas entièrement réalisé. On peut espérer que les progrès physiologiques et génétiques permettront d'améliorer le potentiel de production de la plante, ce qui se traduira très certainement par une amélioration de l'efficacité de l'eau consommée.

Par ailleurs, le maintien du soja dans des conditions prolongées d'insuffisance d'alimentation hydrique semble le conduire à une certaine adaptation à la sécheresse, en bénéficiant des aptitudes particulières de la régulation stomatique qui intervient pour stabiliser et pondérer la consommation hydrique.

Nous pensons donc a priori qu'il suffirait de satisfaire les besoins hydriques au cours des phases critiques de la reproduction, en "écrotant" en dehors de celles-ci les surconsommations qui ne peuvent que diminuer l'efficacité faible qui caractérise un régime hydrique non limitant.



Cette solution fait apparaître une possibilité intéressante d'amélioration de l'efficacité de l'eau pour cette culture, mais cela nécessite la résolution d'un compromis entre le niveau de production souhaité et l'avantage réalisé sur l'efficacité de l'eau.

Notons enfin l'intérêt particulier que représente l'alimentation azotée chez le soja ; outre le caractère économique que représente la synthèse bactérienne et ses effets avantageux sur l'implantation du système racinaire, assurant une meilleure utilisation des réserves hydriques du sol, une bonne nutrition azotée permet d'atteindre un niveau de production supérieur, conditionné il est vrai par l'augmentation de l'indice foliaire qui de ce fait vient interférer sur la transpiration.

Nous avons remarqué à ce sujet que les apports complémentaires de fumure azotée ne se montrent pas très favorables pendant la phase végétative en raison de la concurrence probable qui peut s'exercer entre les organes végétatifs et reproducteurs, cependant qu'une nutrition azotée soutenue permet de réduire l'indice foliaire.

#### ASPECT AGRONOMIQUE

Ces observations nous permettent d'entrevoir une solution agronomique dans la mesure où l'on peut maîtriser au champ les conditions d'alimentation azotée et hydrique.

En première analyse, il semble raisonnable de modérer le développement végétatif, mais il est primordial de pouvoir assurer la satisfaction des besoins hydriques lors des stades déterminants de la fructification et du remplissage du grain.

L'intérêt d'une alimentation azotée venant prendre le relais de la symbiose bactérienne paraît opportune, mais cela suppose résolues des techniques agricoles adaptées en matière de fumure tardive.

Notons enfin que l'on a intérêt à laisser la plante tirer profit au maximum des réserves hydriques du sol par une bonne implantation au départ de la végétation.

Il faut observer également le fait que des conditions climatiques défavorables ne justifient pas un investissement important dans l'alimentation azotée et hydrique.

La conduite des cultures pourrait donc s'inspirer des principes suivants :

. cette production n'est d'abord possible qu'avec des ressources hydriques suffisantes, c'est-à-dire soit en zones de climat humide (par exemple extrême Sud-Ouest de la France), soit en zones plus sèches avec des sols possédant de bonnes réserves hydriques, ou en présence d'irrigation. L'eau est en effet un facteur limitant essentiel de la production du soja,

. en culture non irriguée, le semis devrait intervenir aussitôt que possible, de manière à permettre l'approfondissement du front racinaire, et si possible la fécondation, avant les grandes sécheresses d'été,

. en culture irriguée, il n'apparaît pas judicieux d'irriguer avant l'époque floraison - fécondation (sauf en cas de sols très peu profonds ou de sécheresses particulièrement précoces) : on favoriserait exagérément le développement végétatif, ce qui n'est pas souhaitable. L'irrigation devrait plutôt être réservée à la phase reproductrice. L'intérêt d'une éventuelle fumure azotée complémentaire, à ce stade, serait à bien étudier, en vue de l'obtention de rendements aussi élevés que possible valorisant bien l'eau consommée.

#### PERSPECTIVES D'AMELIORATION DES PERFORMANCES

Malgré des efforts de plus en plus importants, le soja est une plante encore peu améliorée, et on peut espérer que l'avenir apportera des progrès marqués.

Outre le potentiel de productivité, la résistance à la sécheresse et la valorisation de l'eau consommée seront sous nos climats des facteurs importants de l'amélioration.

Ces deux critères : aptitudes photosynthétiques et économie d'eau, relèvent apparemment de facteurs caractéristiques des géotypes considérés, ouvrant ainsi des voies possibles à l'amélioration génétique et à la sélection variétale.

L'étude physiologique détaillée des types variés devrait permettre le choix de géniteurs appropriés, selon les critères d'efficience de l'eau consommée, d'époque de floraison, d'indice foliaire adéquat, de haut rapport

grains/matière sèche totale, et de l'ensemble des caractères de résistance à la sécheresse. L'exploration de la variabilité génétique, en matière d'efficience de l'eau, serait donc intéressante.

L'amélioration des performances productives en culture non irriguée pose un problème particulièrement délicat, mais qui pourrait se résoudre partiellement par un compromis entre la durée du cycle végétatif (liée à la productivité) et le risque de sécheresse d'été.

En outre, la production est fonction bien sûr du taux de photosynthèse, mais aussi de l'indice foliaire et de l'utilisation préférentielle des métabolites entre le grain et la partie végétative. Un haut rapport grain/matière sèche totale est là particulièrement important.

L'amélioration des performances culturales et économiques du soja passe donc à notre avis par les voies de la sélection variétale, et de la maîtrise des conditions agrologiques, notamment l'irrigation et la nutrition azotée.

---

B I B L I O G R A P H I E

---

- BENERLEIN J.E. and PENDLETON J.W., 1971 - Photosynthetic rates and light saturation curves of individual soybean leaves under field conditions.  
Crop Science, 11, 217-219.
- BERLAN J.P., BERTRAND J.P., CHABERT J.P., MARLOIE M., SPITZ P. - 1975 -  
Blé et soja, pénuries sur commande ?  
La Recherche, 56, 407-417.
- BLANCHET R., 1974 - Les recherches sur la production du soja aux U.S.A.  
Rapport de mission - I.N.R.A.
- BLANCHET R., 1975 - Possibilités d'adaptation du soja en France et perspectives d'avenir.  
B.T.I.
- BLANCHET R., BOSC M., MAERTENS C., PUECH J., 1974 - Influence de différents régimes hydriques sur l'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les cultures. II. Influence de l'humidité du sol et de flux hydriques sur l'absorption des éléments minéraux par les racines.  
Ann. Agro., 25 (5), 681-696.
- BOUCHET R.J., 1963 - Evapotranspiration réelle - évapotranspiration potentielle et production agricole.  
Ann. Agro., 14 (5), 743-824.
- BOYER J.S., 1970 - Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf potentials in corn and soybean.  
Plant Physiology , 46, 236-239.
- BRADY R.A., GOLTZ S.M., POWERS W.L. and KANEMASU E., - Relations of soil water potential to stomatal resistance of soybean  
Agronomy journal, v. 67, numb. I.
- CALDWELL B.E., 1973 - Soybeans : Improvement, production, and uses.  
Edited by B.E. Caldwell - Madison (American Society of Agronomy, n° 16).

.../...



- C.E.T.I.O.M., 1969 - Le Soja, expérimentation 1966-68 -  
Brochure 62 p., C.E.T.I.O.M.-Paris, 75, av. V. Hugo.
- C.E.T.I.O.M., 1970 - Le Soja : études économiques 1970-71.  
Brochure C.E.T.I.O.M.-Paris, 75, av. V. Hugo.
- CHAGALL A., 1968 - Les facteurs de production du soja.  
Thèse Université Toulouse.
- COWAN I.R., 1965 - Transport of water in the soil-plant-atmosphere system.  
J. Appl. Ecol. 2, 221-239.
- DENUC M. et DEFONTS R., 1974 - Etude de quelques aspects de l'amélioration  
du soja.  
Projet de fin d'études E.N.S.A.T.
- DUMONT R., 1973 - Influence de la nutrition hydrique et minérale sur la  
production du soja. Rôle de l'inoculation, de l'irrigation et de  
la fertilisation.  
Rapport de stage I.R.A.T.- I.N.R.A..
- DUTHIL J., 1973 - Eléments d'écologie et d'agronomie.  
Ed. J.B. Baillière. Tome III, 400 pages.
- FORRESTER M.L., KROTKOV G. and NELSON C.D., 1966 - Effect of oxygen on photo-  
synthesis, photorespiration and respiration in detached leave in  
soybean.  
Plant physiology , 41, 422-427.
- GAASTRA P., 1959 - Photosynthesis of crop plants as influenced by light,  
carbondioxide, temperature and stomatal diffusion resistances.  
Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland 59 (13), 1-68.
- GAASTRA P., 1962 - Photosynthesis of leaves and field crop Neth.  
J. Agric. Sci., 10, 311-324.
- GARDNER W.R., 1960 - Dynamic aspects of water availability to plants.  
Soil Sci. 89 : 63-73.
- GARY M., DORNHOFF and SHIBLES, 1970 - Varietal differences in net photosyn-  
thesis of soybean leaves. Crop Science 10 : 42-45
- HELLER R., 1969 - Biologie végétale - Nutrition et métabolisme.  
578 p. ED. Masson.



- I.N.R.A., 1974 - Le Soja : travaux réalisés à la Station d'Agronomie de Toulouse en collaboration avec le C.E.T.I.O.M. et le laboratoire de Microbiologie des Sols de Dijon - Brochure I.N.R.A., 88 p.
- JEFFERS D.L., and SHIBLES R.M., 1969 - Some effects of leaf area, solar radiation, air temperature and variety on net photosynthesis in field grown soybeans. Crop Science 9 : 762-764.
- JOHNSTON T.J., PENDLETON J.W., PETERS D.B., and HICKS D.R., 1969 - Contribution of leaves at different canopy levels to seed production of pright and lodged soybeans. Crop Science 8 : 291-293.
- JOHNSON D.R., 1975 - Predicting soybean growth soybean Digest, 35,7, 19-21.
- KOLLER H.R., 1972 - Leaf area, leaf weight relation-ships in the soybean canopy. Crop Science 12 : 180-182.
- KRAMER P.S., 1969 - Plant and soil water relationships. Mc GRAW-HILL Book Co, New-York p. 258-295.
- LAGACHERIE M.B. et OBATON M., 1973 - L'inoculation du soja - Résultats d'essais et orientation future du travail. C.R. Acad. Agric., 1, 67-79.
- LENCREROT P., PUECH J., DECAU J., 1974 - Rôle de quelques facteurs du milieu dans la production qualitative et quantitative du soja. II- Influence des conditions écologiques (climat, alimentation N et hydrique) sur la production qualitative du grain . Ann. Agro., 25 (6), 837-858.
- LEVITT J., 1967 - The mechanism of stomatal action. Planta, 74, 101-118.
- LOCKHART J.A., 1965 - Cells extension. In J. Bonner and J.E. Warner (eds) Plant biochemistry. Academic Press, New-York, p. 826-849.
- MAERTENS C., 1973 - Relation entre l'alimentation hydrique et production. In "Plante-sol-climat et irrigation". Station d'Agronomie Toulouse, p. 49-55.
- MAERTENS C., 1974 - Intensité et limite de dessèchement du sol en relation avec l'enracinement de quelques espèces végétales cultivées. C.R. Acad. Sc. Paris, t. 279, série D, 2039-2042.

- MAERTENS C., BLANCHET R., et PUECH J., 1974 - Influence de différents régimes hydriques sur l'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les cultures. I- Régimes hydriques, systèmes racinaires et modalités d'alimentation en eau.  
Ann. Agro. 25 (4), 575-586.
- MAJOR M.D., JOHNSON D.R., 1975 - Predict when you soybeans will flower, mature.  
Crops and soil Magazine, 2, I3-I7.
- MARTY J.R. et MAGENTHIES C., 1974 - Produire du soja en France est-ce possible ?  
Le point sur les recherches.  
Entreprise agricole, n° 53, I.N.R.A.-C.E.T.I.O.M..
- MARTY J.R., PUECH J., MAERTENS C. et BLANCHET R., 1975 - Etude expérimentale de la réponse de quelques grandes cultures à l'irrigation.  
C.R. Acad. Agric. Fr., en cours d'impression.
- MEDERSKI M.J. and JEFFERS D.L., 1973 - Yield reponses of soybean varieties grown at two soil moisture stress level.  
Agro. Journ., vol. 65, 4I0-4I2.
- MEDERSKI M.J., JEFFERS D.L., PETERS D.B., 1973 - Water and water relations, in soybeans, improvment production and uses,  
B.E. Caldwell, ed. , American Society of Agronomy, Madison, U.S.A..
- MEIDNER H. and MANSFIELD T.A., 1965 - Stomatal responses to illumination.  
Biol. rev. 40, 483-509.
- MINGEAU M., ROBELIN M., 1972 - Le transfert de l'eau dans la plante : action particulière de la nutrition azotée.  
Ann. Agro. 23, 4I9-427.
- DE NAUROIS, 1973 - Sur certains aspects relatifs à la satisfaction des besoins en eau de quelques cultures. Répercussions sur les modalités de l'irrigation.  
Station d'Agronomie, Toulouse, I30 p.
- OBATON M., ROLLIER M., 1970 - L'inoculation du soja ; influence de la qualité de l'inoculum sur le rendement en grains et la richesse en protéines de la récolte.  
C.R. Acad. Agric., II74-II95.
- DE PARCEVAUX S., 1963 - Transpiration végétale et production de matière sèche, essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu.  
Ann. Agro., I4 (5), 655-742.

- PENFOUND W.T., 1931 - Plant anatomy as conditioned by light intensity and soil moisture.  
Amer. J. Bot., 18, 558-572.
- PERIGOIS J.M., 1974 - Compte-rendu des essais soja.  
C.E.T.I.O.M.-I.N.R.A. - Brochure Station Agronomique Toulouse,  
88 pages.
- PUECH J. et HERNANDEZ M., 1973 - Evapotranspiration comparée de différentes cultures et études de quelques facteurs influençant les rythmes de consommation.  
Ann. Agron., 24, (4), 437-455.
- PUECH J., LENCREROT P. et HERNANDEZ M., 1974 - Rôle de quelques facteurs du milieu, dans la production qualitative et quantitative du soja.  
I. Croissance, développement et rendements du soja en culture irriguée ou non.  
Ann. Agron., 25 (5), 659-679.
- PUECH J., 1972 - Etude expérimentale de la disponibilité de l'eau pour les végétaux sur différents types de sol,  
Thèse de Docteur Ingénieur n° 324, Université Paul Sabatier,  
Toulouse.
- PUECH J., MAERTENS C., 1974 - Efficience de l'eau consommée de quelques cultures placées dans différentes conditions écologiques.  
Agrochimica XVIII, 3, p. 223-230.
- REGNAULT Y., ROLLIER M., 1971 - Le soja : études techniques 1966-1970.  
186 p., C.E.T.I.O.M. 175, av. V. Hugo, Paris.
- ROBELIN M., 1961 - Eléments sur la rentabilité de l'irrigation.  
Ann. Agron., 12, 65-73.
- ROBELIN M., 1962 - Evapotranspiration réelle des différents couverts végétaux bien alimentés en eau et évapotranspiration potentielle. Détermination expérimentale.  
Ann. Agron., 13, 493-522.
- ROLLIER M., OBATON M., 1971 - Quelques aspects techniques des possibilités de culture du soja dans le midi de la France.  
Semaine d'étude des problèmes méditerranéens.  
Bull. Rech. Agron. Gembloux, n° 49, 422-443.
- SAKAMOTO and SHAW H., 1967 - Apparent photosynthesis in field soybean.  
Communtris Agronomy Journal, 59 : 73-74.

- SAKAMOTO C.M. and SHAW R.H., 1967 - Light distribution in soybean canopies.  
Agron. J. 59 : 7-9.
- SHAW R.H. and LAING D.R., 1966 - Moisture stress and plant responses,  
p.73-94 in W.H Pierre et al (eds)  
Plant environment and efficient water use.  
ASA and SSSA , Madison - Wisconsin.
- SHIBLES R.M. and WEBERS C.R., 1965 - Leaf area, solar radiation interception  
and dry matter production by soybeans.  
Crop Science, 5 : 575-577.
- SHIMSHI D., 1967 - Some aspect of stomatal behavior as observed by means  
of an improved pressure-drop porometer  
Israël Journal of botany 16, 19-28.
- SHIMSHI D., 1969 - A rapid field method for measuring photosynthesis with  
labelled carbon dioxide.  
Israël Journal of botany, vol. 20, n° 63, pp.381-401.
- SLATYER R.O., 1967 - Plant-Water-Relationships.  
Academic Press London and New-york  
Expérimental botany an International Series of Monograph, vol. 2.
- STENGEL P., MARTY J.R., BOSCH M., BLANCHET R., 1972 - Conséquences d'ennoyages  
temporaires liés à la microtopographie des sols peu perméables à  
l'égard de quelques cultures.  
C.R. Acad. Agric. France, 58, 92-100.
- STEVENSON K.R. and SHAW R.H., 1971 - Diurnal changes in leaf resistance to  
water diffusion at different heights in a soybean canopy.  
Agron. J. 63, 17-19.
- STEVENSON K.R. and SHAW R.H., 1971 - Effects of leaf orientation on leaf  
resistance to water vapor diffusion in soybean (*Glycine max.* L-Merr)  
leaves.  
Agron. Journ.63, 327-329.
- TEARE I.D., KANEMASU E.T., POWERS W.L., JACOBS H.S., 1973 - Water use efficien-  
cy and its relation to crop canopy area. Stomatal regulation and  
root distribution.  
Agron. Journ.,65, 207-210.
- THOMAS P., 1946 - Manuel de biochimie.  
Masson, Paris, 80-93.

.../...

- VAADIA Y., RANEY F.C. and HAGAN R.M., 1961 - Plant water deficits and physiological processes.  
Annu. Rev. Plant Physiol., 12, 265-292.
- WOLF W.J. CAWAN, 1971 - Soy beans as a food source.  
Butterworth Ed. London, 86 p.
- ZELITCH I., 1965 - Environmental and biochemical control of stomatal movement in leaves.  
Biol. Rev. 40, 463-482.
- ZELITCH I., 1969 - Mechanisms of carbon fixation and associates physiological respons,  
p. 207-213 In J.D. Eastin et al (Eds)  
Physiological aspect of crop yield. ASA and CSSA Madison-Wisconsin.
- ZUCKER M., 1963 - Experimental morphology of stomata.  
p. 1-17 In I. Zelitch (Ed) stomata and water relations in plants.  
Bull. 664 Conn. Agr. Exp. Sta. New Haven.



TABLE DES MATIERES

INFLUENCE DES CONDITIONS D'ALIMENTATION HYDRIQUE ET AZOTEE  
SUR L'EFFICIENCE DE L'EAU ET LA PRODUCTION CHEZ LE SOJA  
(variété AMSOY)

	<u>pages</u>
<u>INTRODUCTION GENERALE :</u>	
- Besoins en eau du soja.....	2
- Efficience de l'eau consommée.....	3
- Principaux traits de la photosynthèse nette du soja.....	4
- La transpiration et ses relations avec la photosynthèse.....	6
- Aspects physiologiques et agronomiques de l'efficience et de la valorisation de l'eau.....	8
- Plan du travail.....	9
<u>METHODES EXPERIMENTALES :</u>	
A - <u>Techniques expérimentales utilisées pour les études en vases de végétation</u> .....	12
1) Protocole de la première série d'essais	
2) Protocole de la deuxième série d'essais	
3) Techniques de contrôle de l'activité photosynthétique et de la perméabilité	
B - <u>Expérimentation au champ</u> .....	24

---

PREMIERE PARTIE :

pages

ETUDE GLOBALE DES PRINCIPAUX FACTEURS DE LA TRANSPIRATION  
ET DE L'EFFICIENCE DE L'EAU CHEZ LE SOJA  
COMPARAISON A D'AUTRES ESPECES MIEUX CONNUES

A - <u>Niveau de production de matière sèche en fonction de l'eau consommée, comparativement à d'autres espèces.....</u>	28
B - <u>Efficiencce de l'eau consommée.....</u>	29
C - <u>Principaux caractères de différenciation entre les espèces considérées.....</u>	31
D - <u>Relations avec la fructification et la production de grains.....</u>	34

DEUXIEME PARTIE :

INFLUENCE DE L'ALIMENTATION HYDRIQUE ET AZOTEE SUR LA  
TRANSPIRATION, L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE ET L'EFFICIENCE  
DE L'EAU CONSOMMEE

A - <u>Influence de la teneur en eau du sol sur la transpiration.....</u>	36
B - <u>Répercussions sur l'ouverture stomatique et sur l'activité photosynthétique.....</u>	37
a)- sur les stomates	
b)- sur la photosynthèse	
C - <u>Etude comparative des échanges gazeux au cours de deux journées types au stade formation des gousses.....</u>	40
D - <u>Relation entre photosynthèse et transpiration.....</u>	41
E - <u>Influence de la nutrition azotée.....</u>	44
a)- influence sur la consommation d'eau	
b)- influence sur l'efficiencce de l'eau consommée durant la phase végétative	
F - <u>Répercussions de l'alimentation hydrique et azotée sur la fructification et la production.....</u>	47
a)- organes végétatifs et reproducteurs	
b)- production et efficiencce de l'eau	
G - <u>Discussion.....</u>	51

TROISIEME PARTIE :

pages

ETUDE DE COMPORTEMENT DU SOJA EN PLEIN CHAMP

A - <u>Modalités de l'alimentation hydrique et principales répercussions</u> .....	54
B - <u>Influence de l'inoculation sur l'utilisation des réserves hydriques du sol</u> .....	55
C - <u>Influence de l'irrigation sur la nodulation</u> .....	56
D - <u>Etude de la croissance et de la fructification en fonction de l'irrigation et de l'inoculation</u> .....	59
a)- hauteurs moyennes	
b)- évolution des productions de matière sèche	
c)- production de matière sèche et fructification : nombre de gousses formées	
E - <u>Production et efficience de l'eau consommée</u> .....	62
a)- irrigation	
b)- alimentation azotée	

CONCLUSION GENERALE :

POSSIBILITE D'AMELIORATION DE L'EFFICIENCE DE L'EAU ET OPTIMISATION DE L'ALIMENTATION AZOTEE CHEZ LE SOJA.

- Aspect physiologique.....	66
- Aspect agronomique.....	68
- Perspectives d'amélioration des performances.....	69
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u> .....	71

---