

La croissance des plantes et des peuplements végétaux : mesure et modélisation

Fiche **QUESTIONS SUR...** n° 01.01.Q02

juillet 2022

Mots clés : croissance - biomasse - rayonnement - indice foliaire - sources-puits - modèle - indice récolte

La croissance correspond à une variation quantitative positive des dimensions d'une plante. Plusieurs critères sont utilisables pour caractériser la croissance : augmentation de hauteur, de diamètre, de longueur, de masse...

Cette fiche en étudie les termes.

Mesurer la croissance

La mesure la plus fréquemment utilisée par les agronomes est celle de la masse (ou biomasse). Celle-ci peut être fraîche ou sèche : on préférera souvent utiliser la biomasse sèche (ou matière sèche – MS ; en effet, des paramètres comme le temps écoulé depuis la récolte ou les conditions de conservation modifient la teneur en eau du végétal récolté et font fluctuer la biomasse fraîche, alors que la biomasse sèche reste stable.

L'objet mesuré peut être un organe, une plante entière isolée ou un peuplement végétal (en se restreignant souvent aux parties aériennes, compte tenu de la difficulté de prélever les racines). C'est cette dernière échelle qui est la plus fréquemment utilisée quand les mesures de croissance sont destinées à comparer des itinéraires techniques, des variétés, ou à mesurer l'effet de variations des conditions de milieu (événements climatiques, modifications de milieu induites par des interventions humaines comme la fertilisation ou l'irrigation).

Modéliser la croissance du peuplement

Une mesure de croissance est difficilement exploitable si l'on n'a pas une valeur de référence à laquelle la comparer. C'est l'intérêt des modèles de croissance de fournir de telles valeurs de référence : quand il y a équivalence entre valeurs mesurée et prédite par le modèle, on peut dire que "tout est normal" ; quand il y a un écart, c'est le symptôme d'un dysfonctionnement du peuplement (ou d'un mauvais modèle, ce qui peut arriver). Quand il est de bonne qualité, le modèle est donc un outil de diagnostic très important, largement utilisé par les agronomes.

Plusieurs approches de modélisation sont envisageables, depuis les plus analytiques qui recomposent la photosynthèse d'une culture à partir de la photosynthèse de chaque feuille, jusqu'à des approches synthétiques qui considèrent le peuplement végétal dans son ensemble, alors assimilé à une "grosse feuille". Dès les années 1970, les travaux de l'école hollandaise d'écophysologie (de Wit, Monteith) ont été précurseurs pour développer cette approche intégrative, dont on présente ici les grandes lignes.

La production de biomasse découle de la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR : *Photosynthetically Active Radiation* dont les longueurs d'onde sont comprises entre 400 et 700 nanomètres¹ correspondant à environ 48 % du rayonnement solaire global) interceptée par le végétal. L'équation 1 permet d'évaluer cette quantité :

$$\text{PAR}_i = \epsilon_a \times \text{PAR}_0 \quad (\text{équation 1})$$

où PAR_i est le rayonnement intercepté, PAR_0 le rayonnement incident au sommet du couvert végétal, et ϵ_a un coefficient d'interception appelé l'efficacité d'interception. Cette efficacité dépend de la surface foliaire

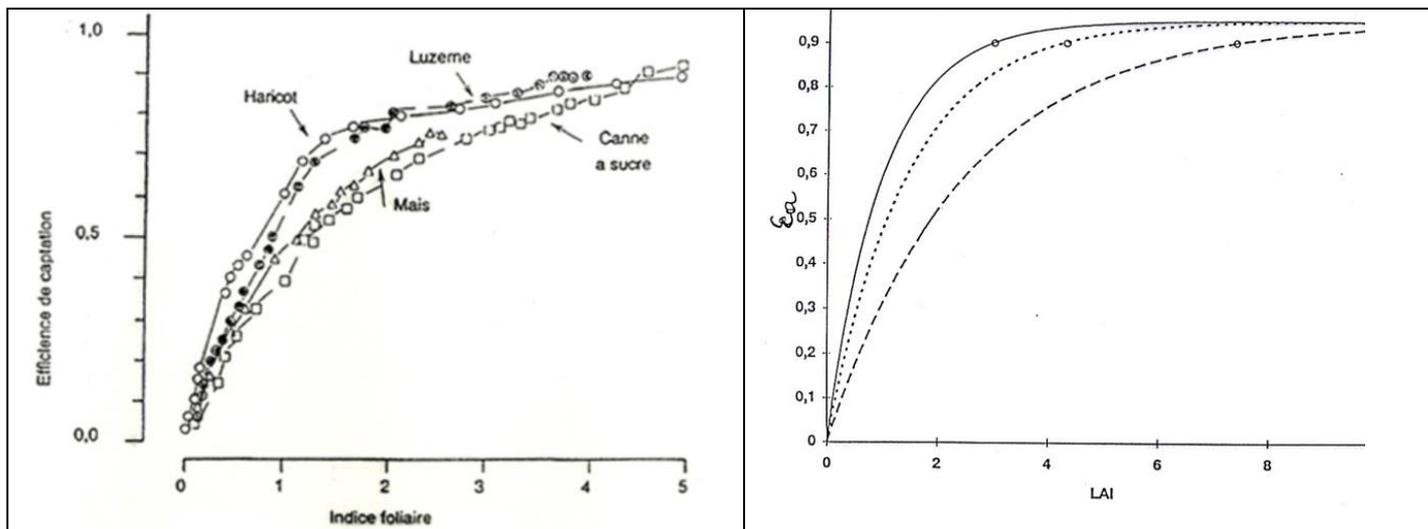
¹ 10⁻⁹ mètre, soit un milliardième de mètre

du peuplement végétal rapportée à l'unité de surface de terrain (LAI pour *Leaf Area Index*, indice de surface foliaire).

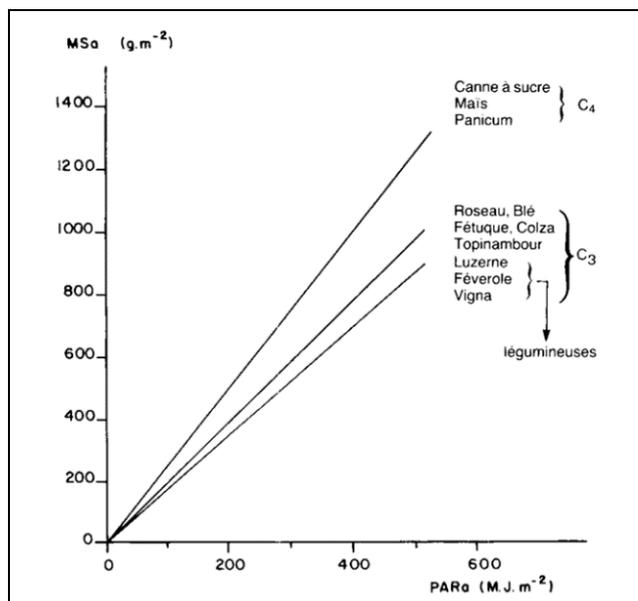
La figure suivante montre la relation entre efficacité et LAI pour différents végétaux (figure de gauche ci-dessous). Cette relation est facilement modélisée par la formule de l'équation 2 (figure de droite) :

$$\epsilon_a = \epsilon_{amax} \times (1 - e^{-k \cdot LAI}) \quad (\text{équation 2})$$

où ϵ_{amax} est l'efficacité d'interception maximale (environ 95 %) et k un coefficient d'extinction du rayonnement dans le peuplement, dépendant essentiellement de la géométrie du feuillage (forme et port des feuilles). À titre d'exemple, k est estimé à 0,7 pour du maïs et 0,9 pour du tournesol.



Ce rayonnement intercepté est ensuite converti en biomasse selon une efficacité de conversion ϵ_b qui apparaît relativement constante pour des espèces appartenant au même type métabolique de photosynthèse (c'est-à-dire au même mécanisme de fixation du dioxyde de carbone au cours de la photosynthèse : C3 ou C4 ou CAM). La figure ci-contre montre cette relation de proportionnalité pour différentes espèces. La pente représente la valeur de ϵ_b , qui est de l'ordre de 2 g MS/MJ PAR_i pour les plantes C3 et de 2,5 pour les plantes C4.



L'équation 3 combine les équations (1) et (2) avec cette efficacité de conversion, pour aboutir à une estimation de la biomasse (ΔMS) élaborée par un peuplement végétal caractérisé par son LAI pendant un laps de temps donné :

$$\Delta MS = \epsilon_b \times \epsilon_{amax} \times (1 - e^{-k \cdot LAI}) \times PAR_0 \quad (\text{équation 3})$$

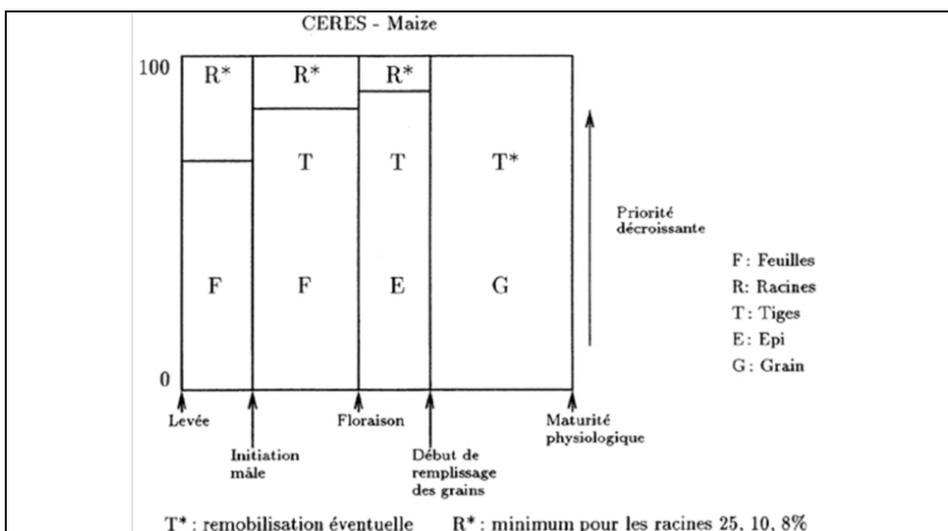
Cette simulation de la biomasse élaborée est valable en l'absence de tout facteur limitant : c'est une production *potentielle*. Tout stress de croissance (carence nutritionnelle, déficit hydrique, maladie par exemple) entamera ce potentiel. C'est en ce sens que la comparaison entre une croissance réelle observée et une croissance potentielle simulée est un précieux élément de diagnostic.

Affecter les produits de la croissance : relations avec le développement et le rendement

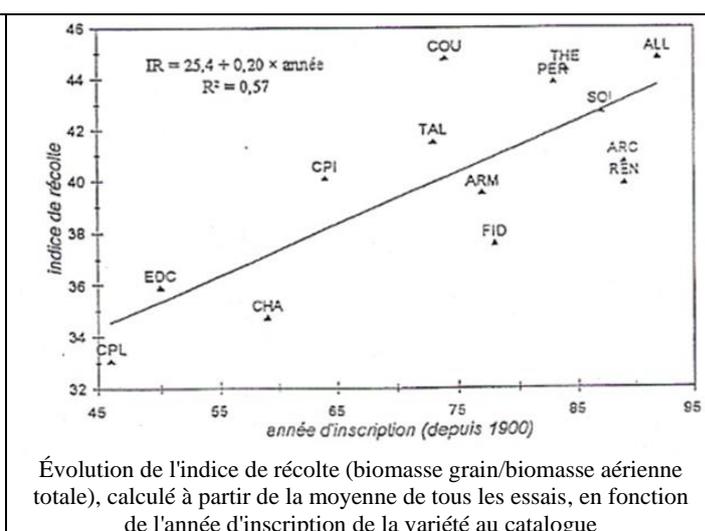
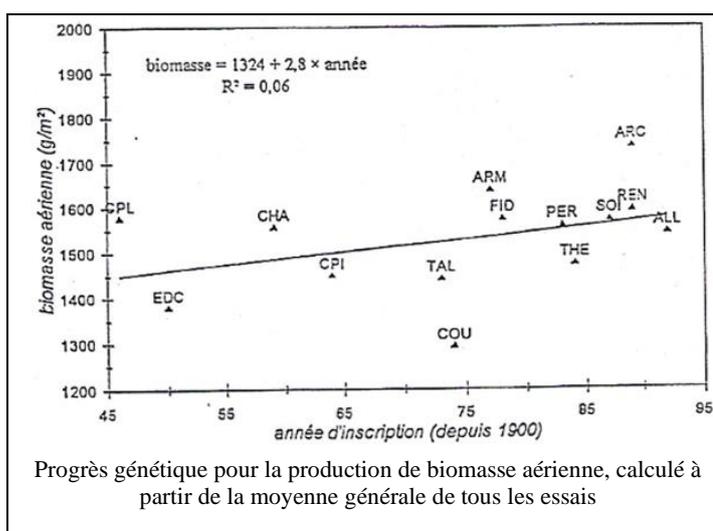
La biomasse est élaborée à partir des tissus photosynthétiques (pour l'essentiel les feuilles) que les écophysologistes regroupent sous le nom de sources. Cette biomasse, constituée de composés carbonés (souvent appelés assimilats ou photosynthétats), se répartit ensuite entre les différents compartiments de la plante en âge de croître, que l'on appelle les puits. Ces puits se partagent les composés disponibles selon des règles de priorité résumées dans le concept de "force d'appel des puits".

L'apparition de nouveaux puits au cours du développement de la plante et les variations de leur force d'appel au cours du temps modifient les priorités de répartition des assimilats comme on peut le voir dans le cas du maïs dans la figure suivante (modèle CERES-maïs) : au fil du déroulement du développement, les assimilats sont prioritairement affectés aux feuilles et aux racines, puis aux tiges, aux épis et finalement aux grains.

Lorsque l'offre d'assimilats fournie par les sources excède la demande exprimée par les puits, ces derniers croissent conformément à leur potentiel et l'excédent d'offre est éventuellement mis en réserve, ou provoque un ralentissement du fonctionnement des sources. Lorsque l'offre est inférieure à la demande, les puits sont alors pénalisés : taille atteinte plus petite, inférieure au potentiel ou nombre plus faible (avortement de jeunes organes).



L'indice de récolte (*Harvest Index* en anglais) fournit une traduction concrète des relations source-puits au sein d'un peuplement végétal : c'est le rapport entre la biomasse récoltée dans les grains et la biomasse totale élaborée. De manière générale, on constate que cet indice est relativement stable pour une variété, ce qui permet de fournir une estimation du rendement récolté à partir d'une simulation de la biomasse totale accumulée. On observe aussi que les progrès génétiques ont plus porté sur l'augmentation de cet indice que sur la quantité globale de biomasse élaborée, comme on peut le voir dans le cas du blé d'hiver sur les deux figures ci-dessous.



Philippe LETERME, membre de l'Académie d'Agriculture de France

Ce qu'il faut retenir :

Les mécanismes physiologiques impliqués dans la croissance d'une plante et sa régulation sont très nombreux et très complexes, et probablement pas tous parfaitement connus.

Depuis une cinquantaine d'années, les écophysiologistes et agronomes ont développé des approches simples pour aborder pragmatiquement cette complexité : la croissance potentielle d'un peuplement est modélisée directement à partir du rayonnement qu'il intercepte, et les assimilats synthétisés sont répartis dans la plante selon quelques règles d'affectation suffisamment stables.

De nombreux modèles de culture (par exemple : APES, APSIM, CERES, CROPGRO, CropSyst, DAISY, DSSAT, FASSET, HERMES, RZWQM, SPASS, STICS, SWAP, SOYGRO) ont ainsi vu le jour, reposant peu ou prou sur ces mêmes bases, éventuellement complétés par des modèles de stress (hydrique, azoté). Ils sont utilisés comme outils de diagnostic et de prévision, afin de comprendre les observations de terrain, aider la prise de décision des agriculteurs, orienter des programmes de création variétale, simuler les effets du changement climatique.

De nouvelles générations de modèles sont en préparation pour :

- affiner les réponses des plantes aux variations d'environnement et la prévision des stades de développement,
- prendre en compte des peuplement complexes (associations végétales),
- mieux intégrer les cycles hydriques et biogéochimiques, ainsi que les dynamiques de ravageurs et de maladies.

Il faut cependant espérer que le nombre de paramètres nécessaires au fonctionnement de ces modèles restera raisonnable et compatible avec le test et l'utilisation opérationnelle de ces derniers.