

TRAITÉ DE LA
VIGNE

3^e ÉDITION

ALAIN CARBONNEAU • LAURENT TORREGROSA

ALAIN DELOIRE, ANNE PELLEGRINO, FLORENT PANTIN, CHARLES ROMIEU,
HERNÁN OJEDA, BENOÎT JAILLARD, AURÉLIE METAY, PHILIPPE ABBAL

DUNOD

Direction artistique de la couverture : Élisabeth Hébert
Illustration de couverture : Claude Cruells

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, 2007, 2015, 2020
11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-079857-5

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	IX
--------------	----

A

Physiologie de la vigne

1 ● Bases du fonctionnement	3
1.1 Introduction	3
1.2 Le concept du triptyque biologique fonctionnel	3
1.2.1 Le concept d'interaction « génotype × environnement »	5
1.2.2 Le concept cultural de « source – structure – système de régulation – produit »	5
2 ● Structures et développements	9
2.1 Cycle de développement et stades phénologiques	9
2.2 Histomorphologie, organes végétatifs, raisin	16
2.2.1 Organes végétatifs	19
2.2.2 Fleurs et fruits	44
3 ● Signaux, hormones et biodéfenses	51
3.1 Signaux, hormones	51
3.2 Biodéfenses	56
3.2.1 Les défenses de l'appareil végétatif	58
3.2.2 Les défenses du raisin	61
3.2.3 Conclusion	64
4 ● Sources et système « plante entière »	67
4.1 Bilans énergétique et hydrique	67
4.1.1 Bilan énergétique	67
4.1.2 Bilan hydrique	68

4.2	Écophysiologie – Eau	71
4.2.1	État hydrique et flux d'eau	71
4.2.2	Structures et particularités des organes	86
4.2.3	Systèmes de régulation – Sécheresse	94
4.3	Écophysiologie – CO₂/O₂, translocations de carbone	114
4.3.1	Composantes du flux de CO ₂ /O ₂ global	115
4.3.2	Sources ou facteurs de l'environnement	116
4.3.3	Structures et particularités des organes	127
4.3.4	Systèmes de régulation et translocations	129
4.4	Écophysiologie – Rayonnement	141
4.4.1	Composantes du flux radiatif global	141
4.4.2	Sources – Absorption/distribution du rayonnement	141
4.4.3	Structures ou types de capteurs	145
4.4.4	Systèmes de régulation – Valeur physiologique du rayonnement	153
4.5	Écophysiologie – Température	158
4.5.1	Rôle et sources ou variations de la température	158
4.5.2	Mesure des effets thermiques globaux	163
4.5.3	Structures ou réponses des organes	165
4.5.4	Systèmes de régulation-adaptation ou choc thermique	181
4.6	Écophysiologie – Azote, éléments minéraux	187
4.6.1	Mesure de l'état minéral de la vigne	190
4.6.2	Rôle des éléments minéraux	193
4.7	Écophysiologie – Bilan de carbone, d'azote	199
4.7.1	Composantes des flux de carbone dans la plante	200
4.7.2	Régulation des flux de carbone	204
4.7.3	Éléments de conclusion	208
4.8	La modélisation écophysiologique comme outil d'analyse et d'aide à la décision	212
4.8.1	Modélisation de processus écophysiologiques : approches non spatialisées	213
4.8.2	Modélisation architecturée	216
5	● Bases du développement, des métabolismes et de la composition du raisin	225
5.1	Croissance et développement de la population de baies	225
5.1.1	Croissance du fruit	225

5.1.2	La croissance herbacée ou stade vert	225
5.1.3	Le plateau herbacé	228
5.1.4	La véraison	228
5.1.5	La maturation	228
5.1.6	La surmaturation (ou surmaturité)	231
5.2	Hétérogénéité et a-synchronie des baies	234
5.2.1	Quelles unités permettent de suivre le développement du raisin ?	234
5.2.2	Tri et hétérogénéité des baies	235
5.2.3	À quelle vitesse mûrit une baie ?	237
5.2.4	Succession des événements liés au mûrissement	239
5.3	Métabolismes primaires et secondaires du raisin	242
5.3.1	Métabolismes primaires	242
5.3.2	Métabolismes secondaires	249
6 ●	Génétique du développement et de l'adaptation	257
6.1	Bases sur la génétique de la vigne	257
6.1.1	Considérations préliminaires	257
6.1.2	Caractéristiques génétiques de la vigne et terminologies	259
6.1.3	Sources des variations phénotypiques	262
6.1.4	Les outils et méthodes de la génétique moderne	265
6.1.5	Les principes et voies de l'amélioration de la vigne	270
6.2	Bases génétiques de l'acclimatation et de l'adaptation	276
6.3	Génétique du développement reproducteur de la vigne	277
6.3.1	Morphogenèse des organes reproducteurs	278
6.3.2	Métabolisme secondaire : cas des anthocyanes	280
6.4	Génétique de la résistance aux maladies fongiques	284
6.4.1	Le modèle gène pour gène	285
6.4.2	Le contournement des gènes de résistances	286
6.4.3	Origine des gènes de résistance chez la vigne	288
6.4.4	Stratégie en création variétale et sources de résistance utilisables	289
6.4.5	Inscription au catalogue et programmes en cours en 2019	292
6.4.6	Suivi de la durabilité des résistances et évolution des pathosystèmes	296
6.5	Sélection de variétés mieux adaptées aux contraintes climatiques	297
6.5.1	Stress thermique et acclimatation de la vigne	298
6.5.2	Génétique de la tolérance à la sécheresse	301
6.6	Quels idéotypes variétaux pour la viticulture de demain ?	305

B

GESTION DE L'ENVIRONNEMENT, DE LA CULTURE ET DU TERROIR DE LA VIGNE

7 ● Environnement de la vigne	313
7.1 Environnements abiotique/biotique, échelles	313
7.1.1 Introduction	313
7.1.2 Notions d'échelle dans un univers « espace – temps »	317
7.2 Climatologie viticole	324
7.2.1 Les climats mondiaux concernés par la viticulture	324
7.2.2 La classification climatique multicritère	326
7.2.3 Les changements climatiques	330
7.3 Agrométéorologie viticole	337
7.3.1 Le zonage viticole	337
7.3.2 La prévision de récolte	340
7.3.3 La maîtrise de la production	345
7.4 Les sols viticoles	348
7.4.1 Introduction	348
7.4.2 Les besoins de la vigne. Croissance et enracinement	349
7.4.3 Idéotype de sol viticole ou idéotype de fonctionnement hydrique	357
8 ● Raisonnement des techniques culturales	375
8.1 Aménagement de la parcelle, entretien du sol, fertilisation et enherbement	375
8.1.1 Propriétés physiques du sol	376
8.1.2 Propriétés chimiques et biologiques du sol	380
8.1.3 Aménagement d'une parcelle viticole	381
8.1.4 Entretien d'un sol viticole	381
8.1.5 Fertilisation de la vigne	382
8.1.6 Enherbement d'un sol viticole	383
8.2 Irrigation	388
8.2.1 Rappels de biologie de la vigne	388
8.2.2 Diversité des produits de la vigne	389
8.2.3 Conditions de l'irrigation	391
8.2.4 Raisonnement de l'irrigation	398
8.2.5 Conduite de l'irrigation	404
8.2.6 Résultats viticoles et œnologiques. Conclusions	412

8.3	Système de conduite de la vigne	415
8.3.1	Définition du système de conduite	415
8.3.2	Densité de plantation : un élément du système de conduite de la vigne	416
8.3.3	Tailles de formation et de renouvellement : des éléments du système de conduite de la vigne	430
8.3.4	Architecture et conduite de la végétation : les éléments centraux du système de conduite de la vigne	457
8.3.5	Opérations en vert : éléments de finition du système de conduite de la vigne	500
9	● Raisonement du terroir viticole	515
9.1	Notion de terroir viticole	515
9.1.1	Évolution du sens du mot « terroir »	515
9.1.2	Les vins de « terroir »	517
9.1.3	Les grands groupes de terroirs dans le monde	520
9.2	Expérimentations sur les terroirs	520
9.3	Méthodologie d'étude des terroirs	527
9.4	Une vision moderne d'un terroir « high tech » ?	535
10	● Analyse et modélisation de la qualité d'un vin	541
10.1	Modélisation de la qualité d'un vignoble	541
10.1.1	Introduction	541
10.1.2	Réseaux bayésiens	542
10.1.3	Méthodologie	544
10.1.4	Résultats	548
10.1.5	Conclusion	549
10.2	Analyse et modélisation de la qualité d'un vin	551
10.2.1	Méthodologie	552
10.2.2	Conclusion	562
11	● Maturation et typicité sensorielle	565
11.1	Choix de la date de récolte – bases et facteurs limitants	565
11.1.1	L'échantillonnage des baies	565
11.1.2	Le suivi du poids de la baie	566
11.1.3	Les éléments de contrôle routinier	568
11.1.4	Les facteurs limitants de la date de récolte	573
11.1.5	La date de récolte optimale	573

11.2 Liens « maturation du raisin – Typicité du vin »	575
11.2.1 La maturation de base liée aux sucres et aux caractères fruités	575
11.2.2 Maturation, typicité et qualité : définitions	576
11.2.3 Qualité et développement du raisin	577
11.2.4 Qualité et éléments biochimiques mesurables	577
11.2.5 Qualité et substances à effet aromatique	578
11.2.6 Théorie globale de la maturation et de la typicité du raisin	579
12 ● Viticulture durable : principes et propositions techniques	589
12.1 Notion de durabilité	589
12.2 Viticultures intégrée, agroécologique, biologique, biodynamique	590
12.3 Proposition du GiESCO : Viticulture « BIO – MétaÉthique » (Alain Carbonneau, Giovanni Cagnello)	592
12.4 Points clés de durabilité en viticulture	593
12.4.1 La viticulture durable et la protection du vignoble	593
12.4.2 La viticulture durable et le système de conduite	594
12.4.3 La viticulture durable et la gestion de l'environnement	594
12.4.4 La viticulture durable et l'enjeu de la ressource en eau	595
12.4.5 La viticulture durable et les variétés résistantes aux parasites	597
12.4.6 La viticulture durable, le terroir et le territoire	598
12.5 Annexe	600
13 ● Conclusion	613
Bibliographie	617
Glossaire technique – Technical glossary	671
Index	681

AVANT-PROPOS

Ce *Traité de la vigne : Physiologie, Terroir, Culture* est, à la base, la troisième édition actualisée en fonction des dernières connaissances de l'ouvrage *La vigne : Physiologie, Terroir, Culture*, édité en 2007 par Dunod, puis réédité en 2015 sous le titre *Traité de la Vigne : Physiologie, Terroir, Culture*.

Il se veut être aussi une réflexion plus approfondie sur l'approche *fondamentale* de la biologie, de l'écophysiologie et de la génétique de la vigne, en traitant le continuum « *environnement – plante – gène* » en rapport avec le développement et les résistances de cette espèce, et en proposant un premier état d'avancement des démarches de *modélisation* et de statistiques probabilistes.

Il prend en compte le phénomène majeur de l'évolution du climat, renforce l'approche du fonctionnement du sol, justifie les *techniques culturales* comme facteurs-clés de l'adaptation avec une ouverture sur la *viticulture durable* au sein de la diversité des terroirs. Le lien avec l'*œnologie* est illustré par une vision originale de la *typicité* et de la *qualité* des vins, sur la base de la *biochimie du raisin*.

L'*innovation* est illustrée dans chaque chapitre, au niveau des idées dans la partie A « Physiologie de la vigne », et au niveau des technologies dans la partie B « Gestion de l'environnement, de la culture et du terroir de la vigne ».

Une place importante est réservée aux *illustrations*, notamment sous forme de figures dont les légendes sont souvent abondamment commentées afin qu'elles constituent un paragraphe en elles-mêmes. Certaines planches sont imprimées en couleur afin qu'elles expriment tout leur potentiel. La *bibliographie* est très large, faisant appel aux revues internationales majeures, et si nécessaire, à des synthèses de publications. Il est à noter l'apport particulièrement riche des travaux du GiESCO (Groupe international d'experts en systèmes vitivinicoles pour la coopération).

Cet ouvrage résulte d'un travail d'*équipe* réalisé entre collègues enseignants-chercheurs ou chercheurs, chacun spécialiste reconnu au plan international d'un champ scientifique ou technologique de la *viticulture*, et membre actif de l'Institut des Hautes études de la Vigne et du Vin – IHEV de Montpellier SupAgro –, et du Pôle Vigne – Vin de Montpellier qui associe les principaux organismes de recherche et d'enseignement supérieur du centre de Montpellier.

Les auteurs sont :

- Alain CARBONNEAU – Coordinateur de l'ouvrage – Professeur de viticulture de Montpellier SupAgro, Président honoraire fondateur du GiESCO et

- Directeur de ses éditions, Publications et actualités vitivinicoles (PAV), spécialiste d'écophysiologie et de conduite de la vigne.
- Laurent TORREGROSA – Coordinateur de l'ouvrage – Professeur de biologie et de génétique de la vigne de Montpellier SupAgro, Président du consortium international EMAVE, Directeur du master international Vinifera, Vice-président du GiESCO, expert auprès de l'OIV (Office international de la Vigne et du Vin), spécialiste de biologie du développement des organes reproducteurs.
 - Alain DELOIRE, Professeur de physiologie de la vigne et du raisin de Montpellier SupAgro ; Directeur du National Wine and Grape Industry Centre (Charles Sturt University, Australie, 2013-2016), Professeur et Chef du département viticulture-œnologie (Stellenbosch University, Afrique du Sud, 2009-2012), chercheur en biotechnologie vigne (Moët & Chandon – Moët-Hennessy Louis Vuitton, 1984-1993).
 - Anne PELLEGRINO, Maître de conférences en écophysiologie à Montpellier SupAgro, UMR Laboratoire d'écophysiologie des plantes sous stress environnementaux, spécialiste d'écophysiologie de la vigne sous contraintes environnementales.
 - Florent PANTIN, Maître de conférences en écophysiologie à Montpellier SupAgro, UMR Laboratoire d'écophysiologie des plantes sous stress environnementaux, spécialiste des relations hydriques et de la croissance foliaire.
 - Charles ROMIEU, Chercheur PhD HDR à l'INRA de Montpellier travaillant sur les bases physiologiques et moléculaires du développement des raisins. Il s'intéresse à l'élaboration de la qualité des baies, à sa réponse aux facteurs environnementaux et à sa diversité génétique. Les principales méthodes et techniques utilisées sont le phénotypage de différentes ressources génétiques, y compris la descendance de micro-vignes et l'analyse du transcriptome par séquençage ARN.
 - Benoît JAILLARD, Directeur de recherches INRA, UMR Écologie fonctionnelle et biogéochimie des sols et des agro-écosystèmes, spécialiste de l'approche fonctionnelle de l'écologie des sols fondée sur l'observation des écosystèmes naturels et la modélisation de leur fonctionnement.
 - Aurélie METAY, Maître de conférences en agronomie à Montpellier SupAgro, UMR System, spécialiste du fonctionnement et de la conduite des systèmes viticoles enherbés.
 - Hernán OJEDA, Docteur, Ingénieur de recherches INRA, Directeur des unités expérimentales INRA de Pech Rouge et Vassal, Vice-président du GiESCO, spécialiste d'écophysiologie de la vigne et de qualité du raisin.
 - Philippe ABBAL, Docteur, Ingénieur de recherches INRA, UMR Sciences pour l'œnologie, spécialiste de statistiques probabilistes et de modélisation de la qualité, expert auprès des Conseils interprofessionnels des vins du Languedoc et du Roussillon.

Les auteurs tiennent à rendre un hommage particulier à leur collègue Éric LEBON[†], tragiquement décédé en décembre 2016, à ses grandes qualités humaines et scientifiques, en soulignant le vide qu'il a laissé parmi nous. Nous avons tenu à maintenir l'essentiel du message qu'il avait rédigé lors des précédentes éditions au niveau du micro-environnement et de l'écophysiologie de la vigne et de leur modélisation, en complétant naturellement par les résultats nouveaux parus depuis, en particulier grâce à nos collègues Florent PANTIN et Anne PELLEGRINO.

A

Physiologie de la vigne

1 • BASES DU FONCTIONNEMENT

ALAIN CARBONNEAU

A

PHYSIOLOGIE DE LA VIGNE

1.1 Introduction

Cet ouvrage a pour but de rassembler et d'expliquer les connaissances sur la physiologie de la vigne, avec d'un côté un approfondissement théorique autour du fonctionnement de la plante entière « vigne » dans son environnement, et d'un autre côté un apport concret au raisonnement de sa culture et de son terroir en présentant les dernières technologies viticoles.

Cet ouvrage a une vocation universelle, y compris dans ses composantes les plus applicatives, et s'adresse à un public averti ayant des bases en biologie végétale et désireux de se situer au niveau des programmes de formation d'ingénieurs ou de masters spécialisés en viticulture; il s'inscrit dans les actions de formation initiale ou continue de l'Institut des hautes études de la vigne et du vin.

En introduction, quelques précisions utiles sur le langage viticole sont rassemblées dans le tableau 1.1.

Il convient en particulier de distinguer :

- la charge en bourgeons ou la production de raisins/ha et/cep ;
- la vigueur au niveau individuel du rameau ou du sarment ;
- l'expression végétative ou la puissance au niveau du cep ou du m².

1.2 Le concept du triptyque biologique fonctionnel

Le fonctionnement d'une plante est assuré par l'existence :

- d'une série d'éléments de base de diverse nature associés par paire avec leur régulation spécifique dans le cadre de leur échange (ex. la relation « source-puits ») ;
- d'une régulation globale surimposée à certains éléments majeurs permettant la cohérence de la plante entière (ex. le gradient de contrainte ou de potentiel hydrique) ;

Tableau 1.1 – Expressions du rendement.

Quelques définitions s'imposent d'emblée.

1) RENDEMENT : poids de récolte par unité

– Rendement/ha (t/ha) : productivité globale de l'association « cépage/porte – greffe – terroir – technologie viticoles »

N.B. : pour la production de vin le rendement théorique en t/ha peut être divisé par 0,15 environ afin d'exprimer des hl/ha pratiques compte tenu des pertes d'occupation de la parcelle de 1 ha théorique et du rendement en jus.

– Rendement/m de rang ou/m de palissage : productivité en rapport avec des capacités de fonctionnement de la partie aérienne (exposition du feuillage).

– Rendement/cep : productivité de l'individu pouvant être un facteur limitant dans des cas extrêmes ; mais en aucune façon le rendement/cep n'exprime la productivité ou les capacités réelles de la population.

2) PUISSANCE : poids de matière sèche totale produite. En pratique on l'estime pour la population ou pour l'individu par la somme :

50 % du poids des bois de taille (t/ha ou kg/cep) + 20 % du poids de récolte (t/ha ou kg/ha)

3) EXPRESSION VÉGÉTATIVE : fraction de la puissance due aux organes végétatifs. En pratique on l'estime pour la population ou pour l'individu par le poids des bois de taille (t/ha) ou (kg/cep).

4) VIGUEUR : rythme et intensité de la croissance du rameau. En pratique on l'estime le plus souvent par le poids moyen du sarment après la taille.

- d'un réseau de connexions entre ces éléments échangeant des substances utilisées par d'autres éléments pour l'alimentation du fonctionnement, la croissance des structures, la signalétique du développement (ex. la régulation des équilibres hormonaux).

Cette analyse classique du fonctionnement est résumée dans le terme de « triptyque biologique » (figure 1.1) qui réduit l'élément fonctionnel à 3 éléments : « source », « structure », « système de régulation » (Carbonneau, 1996, 2000a). La raison de cette simplification à trois éléments est issue de l'observation montrant que l'essentiel du résultat d'une relation « source-puits » notamment est explicable par le niveau de la source, celui du puits, et par celui d'un élément majeur à effet régulateur de l'état de la source et du puits, qui dans le cas de la vigne et des plantes en général est souvent la contrainte hydrique (Carbonneau, 1999, 2004). Les chapitres suivants illustreront ces phénomènes.

Ce concept est surtout utile pour aider à la rigueur de l'analyse d'un phénomène. L'expérience montrant que chaque élément du fonctionnement global peut être représenté par un triptyque, toute modélisation devrait tirer avantage à être ainsi organisée à la base. Par exemple, une relation « binaire » entre photosynthèse et

éclairement de la feuille est à concevoir d'emblée en interaction avec un niveau de régulation comme la contrainte hydrique, afin de pouvoir la relier au fonctionnement global de la plante et ainsi représenter un « fonctionnement » qui est alors régi par une relation ternaire.

1.2.1 Le concept d'interaction « génotype × environnement »

Le schéma de la figure 1.1 est applicable à l'analyse de tout produit d'une plante ou d'un de ses organes qui est la résultante générale d'une *interaction* « génotype × environnement », les gènes fonctionnels ne s'exprimant (ou ne s'exprimant pas) que sous les effets de l'environnement interne ou externe à la plante (voir chapitre 6). La « source » est l'environnement ; la « structure » est le génotype ; le « système de régulation » est l'ensemble des facteurs d'adaptation, avec un dominant générale ; le produit considéré est le résultat de ce fonctionnement.

Le génome lui-même peut être appréhendé sur la base d'un triptyque. Par exemple, l'ADN génique, l'ARN messager correspondant, la régulation de l'activité du gène par le produit final ou par une autre substance (voir chapitre 6).

Il est important de comprendre que les études des variétés et celles de l'environnement ne trouvent leur pleine réalisation dans l'explication de la réalité que lorsqu'on les relie dans une étude de l'interaction « génotype × environnement ». Ces deux grands champs disciplinaires doivent donc développer des recherches ensemble, avec l'autre grand champ qui concerne les facteurs physiologiques d'adaptation.

1.2.2 Le concept culturel de « source – structure – système de régulation – produit »

Le schéma précédent est aussi applicable à l'échelle de la population de ceps qui assure la production agronomique composée de diverses substances. Par exemple, un cépage de vigne (structure), absorbant de l'énergie solaire et de l'eau (source), produit le sucre du raisin (substance), avec un système régulateur qui peut être l'architecture de la plante.

Les régulations globales de ces phénomènes se relient en priorité au bilan énergétique de la culture où s'équilibrent les apports énergétiques du rayonnement, les échanges thermiques et le bilan hydrique. Le fonctionnement s'inscrit à ce niveau dans le continuum « sol-plante-atmosphère ».

La notion complexe de « terroir » elle-même s'inscrit à son niveau le plus haut dans cette vision de la réalité. L'environnement naturel possède des caractéristiques particulières, parfois uniques ; l'homme intervient, non seulement avec son savoir technologique, mais aussi avec sa propre réaction face à l'environnement dans lequel il vit ; le terroir est le résultat de la construction que l'homme réalise en interaction spatio-temporelle avec l'environnement, et de l'affinement de ses choix techniques.

La figure 1.1 présente le schéma d'un triptyque biologique; la figure 1.2 illustre les principaux cas de connexion entre deux triptyques, le premier produisant la substance « S1 ».

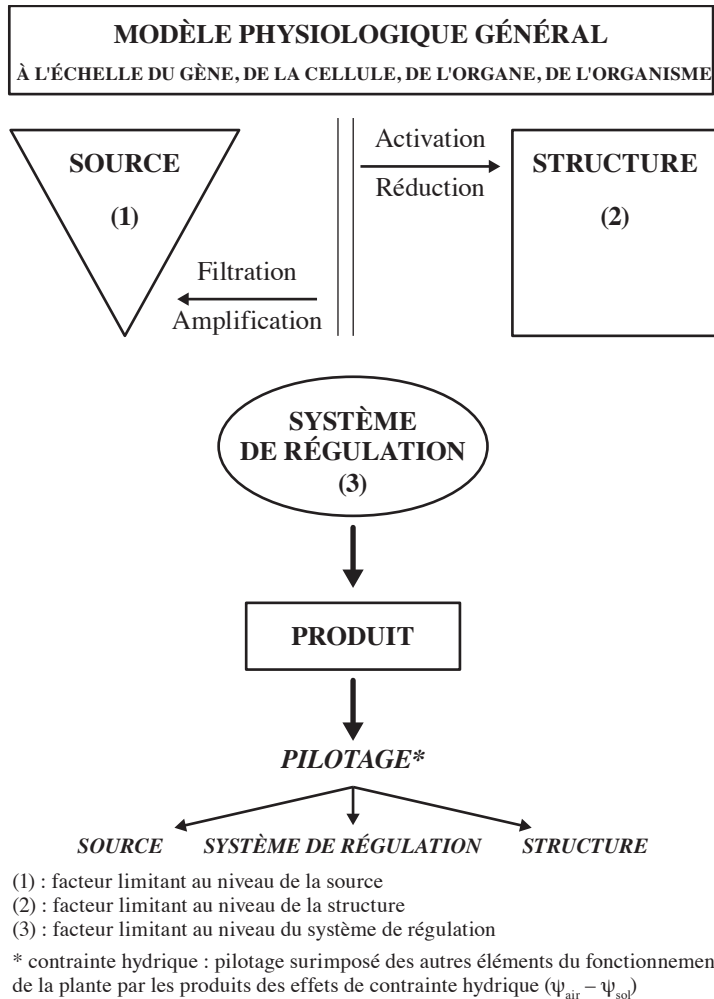


Figure 1.1 – Triptyque biologique de base applicable à diverses échelles, ou relation « source-puits » dominée par une régulation globale « plante entière » comme la contrainte hydrique (Carbonneau, 1996 ; Carbonneau et Deloire, 2001).

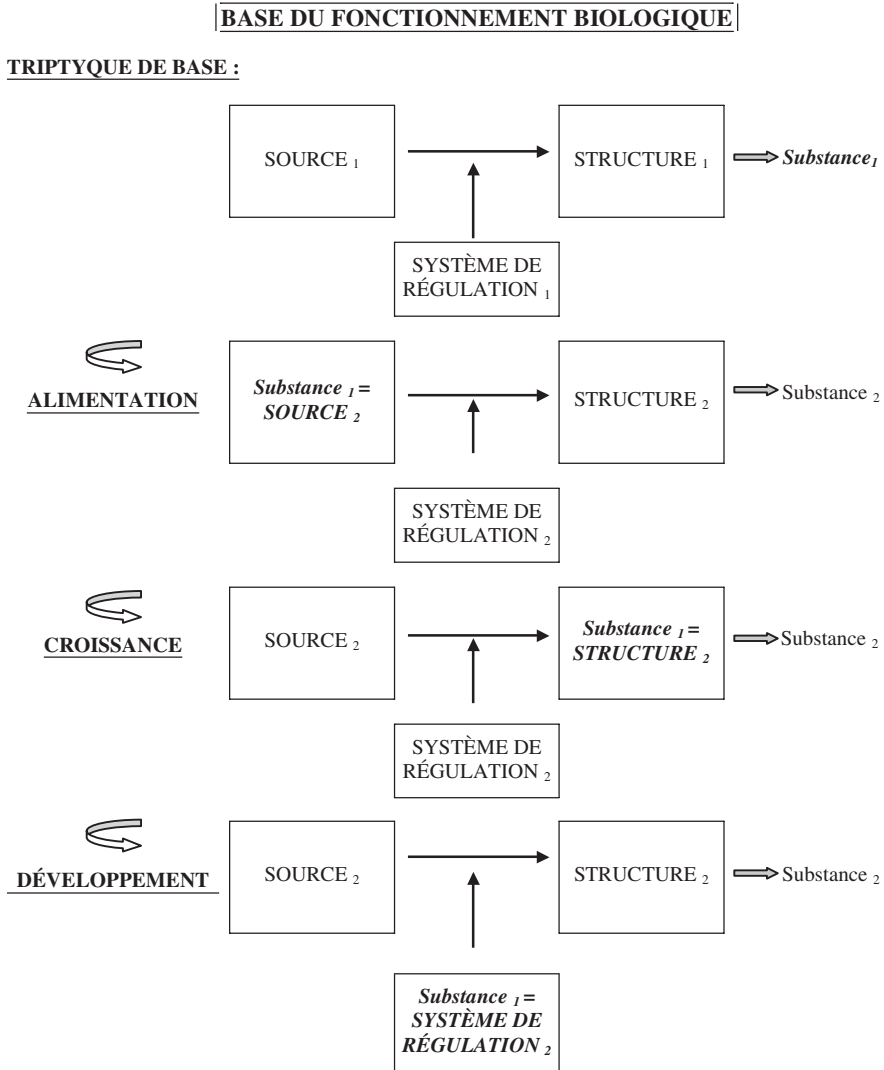


Figure 1.2 – Enchaînement de différents triptyques lors d'événements de développement, de croissance ou de nutrition (Carboneau, 2004b).

Divers cas de connexions : alimentation (S = source) point développé en chapitres 4 et 5, croissance (S = structure) point développé en chapitre 2, développement (S = signal ou système de régulation) point développé en chapitre 3.

N.B. :

- L'Écophysiologie est présentée comme le fonctionnement lié aux facteurs de l'environnement (eau, CO₂/O₂, rayonnement, température, bilan C et minéraux) ; pour chacun, la présentation comporte une approche globale, les caractéristiques des « sources », celles des « structures », celles des « systèmes de régulation » aboutissant au fonctionnement ou au dysfonctionnement de la plante entière. Des

approfondissements et diverses applications de cette notion de triptyque biologique sont dans Carbonneau (2016).

- Divers niveaux d'échelle sont utilisés, notamment en rapport avec l'environnement climatique; MACRO, ou région grande (Midi méditerranéen français) à moyenne (plaine du Languedoc); MÉSO, ou petite région (pic Saint-Loup) ou lieu (Sauteyrargues); MICRO ou BIO, ou niveau de la parcelle (ou groupe de parcelles), de la population de plantes (échelle du sol), de la plante entière ou de l'organe.

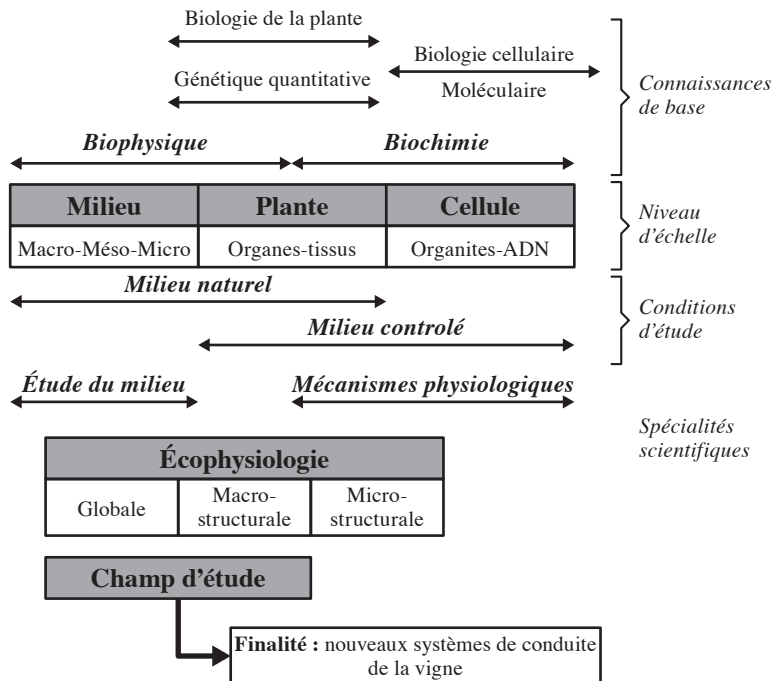


Figure 1.3 – Écophysiologie ou fonctionnement de la plante entière dans l'environnement, dans un continuum d'échelles « population-plante-organe-cellule-gène » (Carbonneau).