HAL open science

Qualité des récoltes et sécheresse

Eugeniu E. Triboi, Anne-Marie Triboi Triboi-Bondel

To cite this version:

Eugeniu E. Triboi, Anne-Marie Triboi Triboi-Bondel. Qualité des récoltes et sécheresse. Innovations Agronomiques, 2008, 2, pp.131-158. 10.17180/sevk-s826 . hal-00964325

HAL Id: hal-00964325

https://hal.science/hal-00964325

Submitted on 29 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Innovations Agronomiques (2008) 2, 131-158

Qualité des récoltes et sécheresse

Eugène Triboi, Anne-Marie Triboi-Blondel

INRA Agronomie - APAC Clermont - Ferrand

Résumé

La sécheresse est un facteur majeur de la production végétale car elle détermine non seulement le rendement mais aussi sa qualité. Si l'effet sur le rendement est généralement négatif, car il dépend essentiellement de la quantité totale de carbone assimilé, l'effet sur la qualité est plus complexe. En effet la masse et la composition d'un organe récolté dépend d'une part de la disponibilité en assimilats C et N au niveau de l'organe, et d'autre part du fonctionnement de l'organe, déterminé génétiquement mais modulé par l'environnement. Après une discussion sur les critères de qualité, seront analysés successivement les effets de la sécheresse sur la masse de l'organe récolté et sur sa composition. La composition biochimique est analysée à trois niveaux : les composants majeurs (les hydrates de carbone (glucides), les protéines et les lipides), leur composition, et les composants "quantitativement mineurs" mais importants au point de vue santé ou technologique (micro-nutriments et macro-éléments, composés complexes issus du métabolisme secondaire, composés toxiques, etc.). Des exemples sur les plantes à grain(e)s, les arbres fruitiers et la vigne sont donnés.

1. La notion de qualité

La notion de qualité du produit comporte de multiples interprétations, dont certaines sont subjectives et culturelles, dépendant du produit et de son usage. Aussi elle nécessite d'être précisée. En général, on peut considérer que la qualité d'un produit est une notion complexe, résultant d'une évaluation effectuée par l'utilisateur d'une ou plusieurs caractéristiques ou propriétés du produit. Ainsi, un même produit peut être évalué comme "excellent" par un utilisateur ou pour une utilisation donnée et sans intérêt par un autre utilisateur ou pour une autre utilisation, car les critères d'évaluation ne sont pas les mêmes ou la valeur quantitative ou qualitative du caractère n'a pas la même signification. Par exemple, une teneur en protéines élevée est souhaitable pour le blé utilisé en boulangerie, et une teneur faible pour l'utilisation en biscuiterie / pâtisserie. De même, la couleur, la taille d'un fruit et sa durée de garde pourraient être des critères importants pour la commercialisation, et la composition pour la consommation en frais. Il en résulte donc que la qualité ou la valeur d'utilisation est basée sur des caractéristiques objectives, faisant référence aux "propriétés et à la composition du produit" d'une part, mais aussi subjectives faisant appel au "comportement de l'utilisateur" mettant en jeu un aspect culturel, éthique. Ceci nous conduit à nous interroger sur le mode de production et de gestion de la "qualité", qui conceptuellement fait appel à la notion de filière, avec une double approche, "de la fourche à la fourchette" et "de la fourchette à la fourche". Cette chaîne étant une activité économique, cela pose des problèmes d'optimisation économique, qui souvent sont des compromis par rapport à l'utilisation finale. Par exemple, malgré le fait que certains fruits comme la pêche ou la poire, présentent les meilleures propriétés organoleptiques à "maturité", le plus souvent, ils sont récoltés à un stade de développement "immature" auquel ils possèdent des propriétés mécaniques permettant le transport et le stockage.

Dans notre analyse, en souhaitant être le plus objectif possible, nous analyserons l'impact de l'alimentation hydrique sur la qualité du produit à partir de ses propriétés physiques et de sa composition biochimique, caractéristiques déterminant en grande partie la valeur d'utilisation vue principalement du point de vue du consommateur.

2. Les critères de qualité.

Selon les espèces et leur utilisation, plusieurs classes de critères pourraient être identifiées:

- Critères caractérisant *la morphologie et les propriétés physiques* d'un organe : masse, volume, forme, couleur, dureté, etc qui conditionnent son utilisation et / ou le comportement du consommateur (argument de vente). Ceci est vrai pour les fruits et les légumes mais aussi pour les grain(e)s. Par exemple, le taux d'extraction de la farine ou la valeur meunière dépend en grande partie de la masse individuelle du grain car le rapport farine (contenue essentiellement dans le compartiment albumen) / son (composé des germes et téguments) augmente avec la masse du grain.

- Critères caractérisant *la composition biochimique primaire* du produit récolté.

Deux niveaux d'analyse pourraient être identifiés.

Le premier concerne les hydrates de carbone (glucides), les protéines et les lipides, considérés comme composants majeurs, car leur somme rapportée par unité de surface représente le rendement. Il en résulte que le déterminisme de la composition primaire est étroitement lié au déterminisme de la productivité. A ces trois composants il faudrait ajouter l'eau, critère important non seulement pour les produits consommés en "frais", les fruits et les légumes où l'eau est un "signe de fraîcheur", mais aussi pour les graines, car elle conditionne leur stockage. Ainsi, selon les espèces, *les teneurs en hydrates de carbone, protéines, lipides et eau* représentent des critères généraux de qualité. Ceci est valable pour les utilisations faisant appel à la plante entière, donc à la biomasse totale (exemple la production fourragère), ou à des organes de la plante (grain(e), fruit, racine, feuille, tige).

Le deuxième concerne *la composition des ces trois composants majeurs*. En effet, ces composants ne sont pas homogènes ni en composition ni en structure. Cette hétérogénéité leur confère des propriétés fonctionnelles spécifiques et par conséquence des utilisations spécifiques. Elle pourrait être souhaitable pour la diversification des utilisations, mais, si elle est aléatoire, elle pose des problèmes aux utilisateurs.

Ainsi, pour les deux niveaux de composition, *la stabilité* est un critère important de valorisation. Notons aussi que pour l'utilisation industrielle, des *critères technologiques* ont été élaborés pour évaluer les propriétés fonctionnelles de la matière première.

- Critères caractérisant *la composition en composants "quantitativement mineurs "* mais importants pour le processus technologique et "in fine" pour le consommateur. Il s'agit le plus souvent des *"composants à valeur santé*" classés comme micro-nutriments, qui sont soit des micro - ou macro-éléments (S, Fe, Mg, Zn, ...), soit des composés complexes, issus du métabolisme secondaire, comme les caroténoïdes, les vitamines, etc. possédant des propriétés anti-oxydantes, ou des arômes, importants dans la technologie et la "consommation" du produit (pain, vin, fruit..).

- Notons aussi que dans certaines conditions, suite à des phénomènes de pollution du sol par voie atmosphérique (ex. dioxines, éléments radioactifs..), à des épandages des produits contenant des *éléments toxiques*, comme les métaux lourds, ou à l'utilisation incorrecte des pesticides, les plantes peuvent contenir des composants "toxiques". Ces aspects ne seront pas pris en compte dans cette synthèse. Cependant, nous signalerons les aspects phytosanitaires de type "mycotoxines" qui semblent plus liés au climat qu'aux conditions édaphiques.

3. L'élaboration de la masse et de la composition primaire: schéma conceptuel.

Pour analyser l'élaboration du rendement (rendement potentiel et potentiel du rendement) et de sa composition primaire (teneur en protéines, huile et amidon, etc.), on utilise *le concept source – puits,* appliqué à la production et l'utilisation des assimilats carbonés et azotés: entre un organe puits recevant des assimilats C, N, ... et un organe source produisant et exportant des assimilats C, N il existe une

interaction conduisant à un contrôle par la source (la disponibilité en assimilats) du fonctionnement du puits (élaboration des structures, taille et composition) et une rétroaction du puits sur le fonctionnement de la source (Triboi et Triboi-Blondel, 2002). Le niveau d'analyse le plus adapté pour comprendre les variations de la biomasse totale et / ou du rendement utile (graines, fruits...) est *le peuplement ou la plante entière*. La production d'assimilats C et N représentant la source est fonction d'une part du climat et d'autre part de la structure de la plante et/ou du peuplement, dépendant en grande partie du système de culture, y compris l'espèce et / ou la variété utilisée. La disponibilité au niveau du puits, représentée par un organe en croissance (graine, fruit, feuille...) est effectuée selon ***le nombre de puits*** par plante ou par peuplement (Fig. 1 A). L'utilisation des assimilats disponibles par le puits - organe en croissance recevant les assimilats (graine, fruit, feuille, racine ...) - sera fonction de ses *propriétés intrinsèques, telles que le développement* et la synthèse et l'accumulation des différents composants spécifiques à l'espèce et au cultivar, contrôlées en grande partie génétiquement (Fig. 1 B). Ainsi, il s'agit d'analyser les relations existantes entre la source de carbone (photosynthèse), de l'azote (absorption depuis le sol et remobilisation) et le fonctionnement du puits.

En effet, les assimilats azotés disponibles au niveau du puits sont utilisés principalement pour la synthèse des protéines fonctionnelles ou /et de réserve, qui sont ensuite accumulées comme réserve dans l'organe récolté. En revanche, la réserve en assimilats carbonés peut se faire sous formes multiples, soluble de type glucose, fructose, saccharose (betterave sucrière) ou polymérisée soluble de type fructanes (les graminées), inuline (topinambour, artichaut) ou insoluble, de type amidon, comme dans les grains de céréales ou dans la pomme de terre. Hormis ces formes de stockage, notons aussi le stockage sous forme d'huile, le 3ème composant majeur des plantes, caractéristique des oléagineux, qui transforment le glucose et le saccharose en triacylglycérols, communément nommés "huile ou graisse végétale".

Dans cette démarche, **le puits** est caractérisé par l'analyse de la courbe de croissance et d'accumulation de ses composants (protéines, huile, amidon) Ceci permet de calculer deux variables, la vitesse ou flux de matière sèche ou de l'azote vers la graine (V_{ms}, V_N) et la durée de remplissage (D_{ms}, D_N), l'unité de temps étant soit le degré-jour soit le jour (Triboi et Triboi-Blondel, 2001, Sofield et al, 1977). La source ou la production d'assimilats carbonés et azotés, est analysée d'une part par la mesure des échanges gazeux au niveau du peuplement ou de la plante et d'autre part par la dynamique de production de biomasse et d'absorption de l'azote. Ainsi, le schéma conceptuel de la Figure 1 permet de séparer effets génétiques (espèces, cultivars: potentiel du rendement) et facteurs environnementaux (rendement potentiel, eau, température, etc.) et de mettre en évidence les processus responsables des variations quantitatives et qualitatives et leur contrôle:

- le fonctionnement de la plante : absorption N, production d'assimilats carbonés (A)
- les propriétés intrinsèques de l'organe - puits: développement, compartimentation, potentiel métabolique et de stockage - taille, polymorphisme biochimique (B)
- l'accumulation des composants majeurs carbonés, l'amidon et l'huile (B).

En ce qui concerne le ***déterminisme de la composition secondaire*** (composition de l'amidon, des protéines, des lipides), notons seulement que, sur un fond génétique déterminant les potentialités, existe une variation plus ou moins importante expliquée en grande partie par la quantité totale de la composante accumulée dans le puits. Ainsi, dans une graine, le rapport amylose / amylopectine, protéines métaboliques / protéines de réserves, ratio entre différents acides gras, va dépendre de la quantité totale déposée dans la graine, respectivement de l'amidon, des protéines et des lipides.

Enfin, ***le métabolisme secondaire*** et ainsi l'origine et le devenir des produits issus de ce métabolisme commence à être mieux connu. Hormis le génotype, des facteurs du climat comme le rayonnement et les stress thermiques et hydriques sont souvent impliqués dans le déterminisme des composants du métabolisme secondaire.

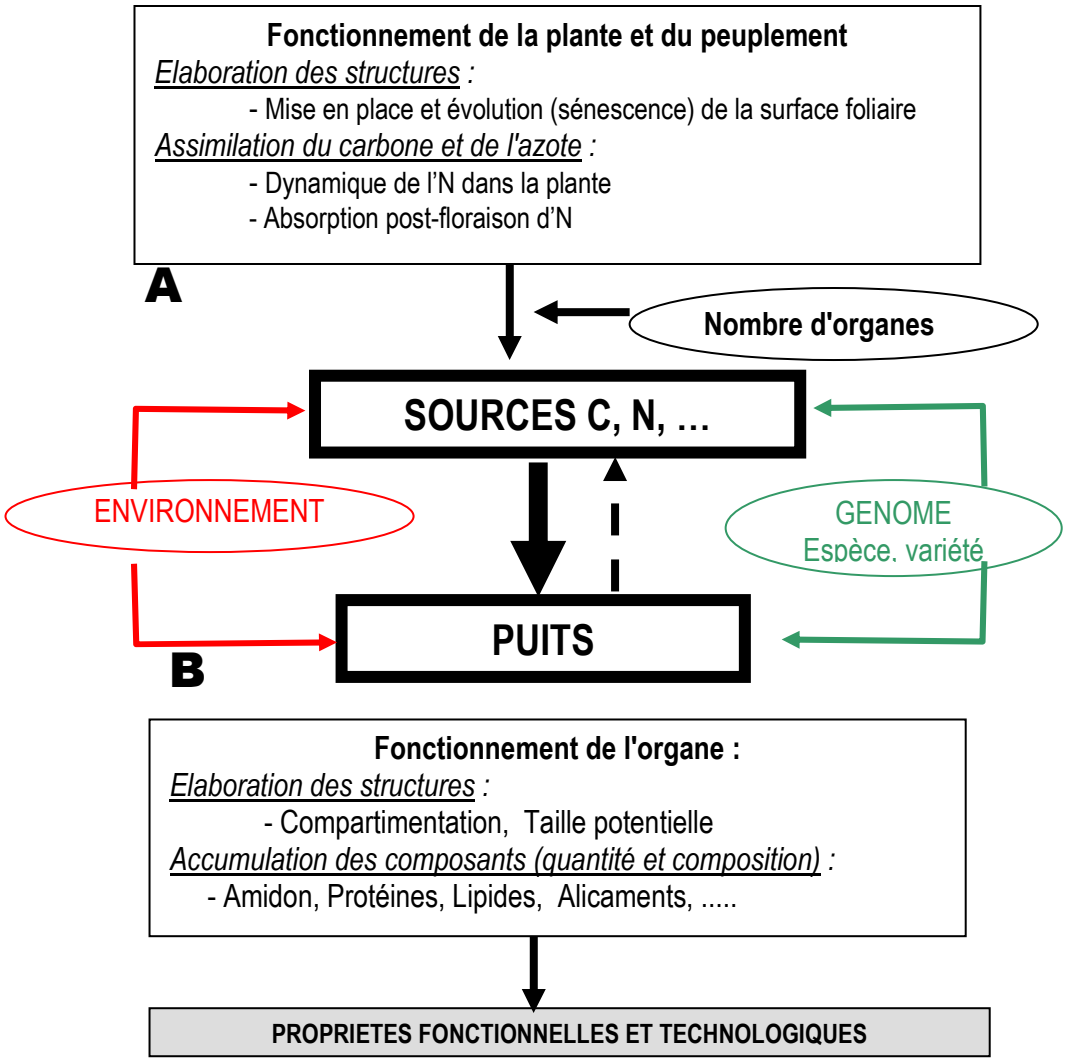

Figure 1. Déterminisme génétiques et environnementaux de l'élaboration des structures, de la composition et des propriétés fonctionnelles d'un organe. A = Déterminisme des sources C, N par organe. B= Fonctionnement de l'organe puits

4. Aspects globaux concernant la relation alimentation en eau - composition / qualité des produits.

Comme pour tous les stress, l'effet d'une sécheresse est fonction du *stade de développement* de la plante auquel elle intervient et de sa durée. Ainsi, la sécheresse agit d'une part sur la source, production des assimilats C et N, et d'autre part sur *le nombre de puits* de stockage. D'autre part, elle intervient souvent dans des périodes avec des températures élevées, d'où la nécessité de mieux comprendre l'interaction entre ces deux facteurs climatiques.

- Au niveau d'un organe, l'effet de la sécheresse est fonction du **stade du développement de l'organe :** la taille de l'organe est d'autant plus réduite que la sécheresse intervient précocement durant la division et l'élongation cellulaire. Dans la période végétative, si la sécheresse est très intense, le développement peut être stoppé par l'arrêt d'émission des nouvelles feuilles et des ramifications. Ceci induit des modifications importantes au niveau de la structure d'une plante et

d'un peuplement (nombre et taille des organes) et modifie profondément l'interception et la production des assimilats C.

- Au niveau d'une feuille - source de C, la diminution de la transpiration induit une fermeture stomatique qui augmente la température de l'organe d'une part et diminue l'assimilation nette du carbone d'autre part. Le rendement étant principalement un cumul des quantités de carbone assimilé quotidiennement, il en résulte une étroite relation entre la durée du fonctionnement en jours de la plante, contrôlée notamment par la température, et le rendement potentiel. Ainsi, au niveau de la production du carbone, l'effet négatif d'une sécheresse serait fonction surtout de sa durée en jours, plus précisément de la durée relative de la période de sécheresse par rapport à la durée totale du fonctionnement de la plante (Triboi et Triboi-Blondel, 2002).

- En ce qui concerne l'azote, soulignons que même si le métabolisme azoté est le premier touché par une sécheresse (Triboi-Blondel, 1978) par diminution de l'activité de la nitrate réductase, les conséquences visibles sont plus tardives, d'une part au niveau de la structure du peuplement (nombre et taille des organes) et d'autre part au niveau du fonctionnement, par la diminution de la production des assimilats carbonés. Ceci conduit à une baisse de la production de biomasse totale et éventuellement à l'augmentation de la teneur en azote.

- Au niveau de la plante, différents travaux ont montré que certaines phases de développement sont très sensibles à la sécheresse. Ainsi, la période reproductive, notamment la méiose, est une des plus sensibles car elle conduit souvent à des phénomènes de ***stérilité des organes reproductifs***, et donc une diminution du nombre de puits de stockage. Le même effet est enregistré suite à une sécheresse lors de la fécondation, qui induit un phénomène *d'avortement des organes* (Fonseca et Westgate, 2005).

5. Structure et développement des organes de stockage

Pour comprendre l'effet d'un stress comme la sécheresse et les résultats "apparemment contradictoires" enregistrés souvent suite à des interactions avec d'autres facteurs comme la température ou le rayonnement, et ainsi de prévoir le comportement des différentes espèces, il est nécessaire de faire un bref rappel sur la structure et le développement des organes de stockage.

Selon l'espèce, le produit récolté est composé soit d'organes végétatifs, feuilles, tiges ou racines, soit d'organes reproducteurs. Nous n'insistons pas sur les organes végétatifs, dont la structure et les fonctions nous paraissent évidentes. En revanche, quelques précisions sont nécessaires pour les organes reproducteurs chez lesquels on utilise soit la semence ou la graine, soit le fruit, en sachant qu'une semence provient d'un ovule et qu'un fruit représente l'ovaire de la fleur. Ainsi, chez le colza et différentes légumineuses, le fruit est représenté par la silique ou la gousse et les parties utilisables sont les graines contenues dans le fruit. Par contre, chez les fruits charnus comme la pêche, l'ovule donne naissance à la graine et la paroi de l'ovaire au péricarpe (Monet, 1983), qui va se différencier en trois zones: l'épicarpe provenant de l'épiderme externe de l'ovaire, mésocarpe, la zone charnue comestible et l'endocarpe qui, après lignification, formera le noyau dans lequel se trouve la graine. La partie utilisée, le mésocarpe, représente pondéralement la partie la plus importante du fruit. Chez d'autres espèces comme chez les céréales (blé, orge), après la fécondation, les parois de l'ovaire fusionnent avec celle de l'ovule (testa) et la graine représente la masse essentielle du fruit. Chez les plantes annuelles à grain(e)s, il y a trois modalités de stockage des réserves: dans l'embryon (les cotylédons des dicotylédones, légumineuses inclues), dans l'albumen triploïde (les monocotylédones: les céréales) et dans un périsperme ou albumen persistant diploïde (Solanacées, Brassicacées, Chénopodiacées, Amarantacées..). Ces différentes structures sont obtenues suite à des processus de développement (différenciation cellulaire et tissulaire, initiation / arrêt de synthèse de nouveaux composants, ...) et de croissance (allocation des assimilats vers différents compartiments), contrôlés génétiquement et différés

dans le temps. Ceci se traduit à plusieurs stades de développement, caractérisés soit par des processus moléculaires et cellulaires (division, élargissement) soit /et par la croissance (lente, linéaire, rapide, etc). En général, la phase de division cellulaire détermine le nombre de cellules de l'organe et ainsi son potentiel de croissance. Elle est caractérisée par une croissance lente. En revanche, la phase d'élongation cellulaire qui coïncide avec l'accumulation rapide des composants de réserve, présente une croissance rapide, le plus souvent linéaire. De son fonctionnement dépend la réalisation du potentiel déterminé antérieurement. L'arrêt du remplissage pourrait survenir soit suite à un manque d'assimilats, et dans ce cas le potentiel de stockage de l'organe n'est pas réalisé, soit à cause de l'organe même, par une limitation physique, due au remplissage d'un volume prédéterminé.

En terme de croissance, la graine et certains fruits (pomme, poire) suivent une croissance logistique en "S". En revanche, les fruits à noyau présentent une croissance en "double S" induite par l'endurcissement de l'endocarpe (et la croissance du noyau), suivie par une rapide expansion cellulaire et remplissage du mésocarpe (Faust, 1989). La fin du développement et de la croissance se termine par une phase de maturation et pour les fruits charnus par un ramollissement conduisant à la libération des graines.

Il en résulte que la connaissance de ces processus est indispensable car ils nous renseignent sur la notion de "phase sensible" liée au déterminisme des potentialités et sur l'allocation et la compétition entre les différents compartiments du fruit et de la graine.

6. Effet de la sécheresse sur les caractéristiques physiques et la présentation d'un organe récolté.

Chez beaucoup d'espèces, notamment chez les légumes et les fruits consommés en frais, les propriétés physiques représentent un premier critère de qualité par "l'attractivité" qu'elles exercent sur le consommateur. Parmi ces propriétés, notons *la masse, la taille, la forme, la couleur, la dureté, l'état de fraîcheur, la présence de défauts visibles*. Même si ces critères ne sont pas étroitement liés à la qualité intrinsèque du produit, étant donné qu'ils sont importants dans la commercialisation, ils sont encore prioritaires dans certains cas.

Ainsi, le *comportement du consommateur,* souvent aléatoire et subjectif, est déterminant dans la hiérarchisation des caractéristiques physiques du produit. Par exemple, il préfère une orange ou un citron jaune et non vert, une pomme colorée en rouge, une grande taille pour une vente à la pièce ou petite s'il est vendu à la masse, une petite taille pour les petits pois, une racine de carotte non-ramifiée et de croissance uniforme, aucun trace de piqûre d'insecte ou pathologique ou physiologique pour un produit issu d'un système classique de production mais toléré pour l'agriculture biologique, etc. Pour satisfaire cette demande, qui n'est pas liée à la composition et aux propriétés fonctionnelles de l'organe, des opérations techniques supplémentaires sont introduites au niveau de la filière, comme par exemple le tri par taille ou la dé-colorisation. D'autre part, au cours du développement d'un fruit, pendant la maturation (fruits non climatériques) ou après (fruit climatérique), les propriétés physiques (couleur, texture, fermeté) et organoleptiques ou liées à la valeur santé (arômes, flaveurs, sucre, acidité, phytoestrogènes, caroténoïdes...) évoluent. Ceci implique la prise en compte des propriétés fonctionnelles liées à la maturation et au ramollissement (composition biochimique de l'organe) comme critère de récolte et de gestion post-récolte.

Contrairement aux fruits et légumes, chez les espèces à graines et notamment chez les céréales, les caractéristiques physiques d'un grain ont une importance secondaire par rapport à la composition biochimique. Cependant, même dans ce cas, par exemple chez le blé, la masse d'un grain (MG) et sa dureté sont des critères importants car ils déterminent le rendement meunier et la dépense énergétique. Malgré ce fait, dans le processus de production, la priorité est accordée au potentiel de production représenté par le nombre de graines par m^2 (NG) ainsi qu'à la masse d'un grain. En effet, le progrès du

rendement (exemple ~1,2 q/ha an chez le blé) se produit d'une part par l'augmentation de la biomasse, notamment après la floraison, et d'autre part de la capacité de stockage, le nombre de grains par m^2, et ceci au détriment du poids d'un grain. Pour cette raison et par souci de simplification dans de nombreuses études sur la productivité, les composantes NG et MG ne sont pas prises en compte et le passage de la biomasse totale au rendement en grains est effectué par un indice synthétique, "l'indice de récolte (IR)" ou "harvest index (HI)" qui est utilisé souvent pour évaluer l'effet des différents facteurs tels que le génotype et les facteurs environnementaux comme la sécheresse.

Malgré ces différences entre les organes consommés "en frais" et ceux stockés "en sec", le comportement des différentes espèces par rapport à la sécheresse présente de multiples similitudes mais aussi des spécificités. Chez toutes les espèces, la sécheresse est un facteur majeur de variation du rendement, de la masse de l'organe et de ses propriétés physiques. En général, on peut considérer que le rendement est diminué, mais l'effet au niveau de la masse individuelle de l'organe récolté, qui est une composante du rendement, est plus complexe, avec un effet négatif ou positif selon l'espèce, sa durée et intensité, de la date d'intervention, donc du développement de la plante et de l'organe, ainsi que de l'interaction avec d'autres facteurs tels que le rayonnement et la température. Le concept source – puits nous indique trois niveaux d'analyse de l'effet d'une sécheresse, qui interagissent en déterminant la qualité du produit:

- Production des assimilas C et N par la plante / peuplement
- Nombre d'organes : nombre de graines ou la charge en fruits pour les arbres fruitiers
- Développement et propriétés intrinsèques de l'organe de stockage

Chez les plantes annuelles à grain(e)s, Triboi et Triboi-Blondel (2002) en étudiant en conditions contrôlées, au niveau du peuplement et en lumière naturelle, l'effet d'une sécheresse ont montré que :

- Si la sécheresse intervient après la floraison, le nombre de grain(e)s) n'est pas modifié et son effet se résume essentiellement à la *production réduite d'assimilats* carbonés et à la diminution du rendement par la baisse du poids moyen d'un grain La diminution du poids du grain est d'autant plus importante que son potentiel déterminé par la température est élevé. En températures basses, le potentiel du MG est élevé car pour une même durée de fonctionnement en degrés-jours, la durée en jour et ainsi le rayonnement disponible augmentent. Par exemple, pour une température moyenne post-floraison inférieure de 5°C par rapport à la température ambiante, le MG potentiel est de 50 mg (100%) tandis qu'en température haute (+5°C) le PM potentiel est seulement de 40 mg (~72%) (Tableau 1). Une sécheresse à partir de la floraison diminue le MG potentiel déterminé par la température de 13 mg (-26%) en température basse et seulement de 5 mg (~10%) en température haute. Ainsi l'effet négatif de la sécheresse sur la masse du grain est d'autant plus fort que la durée du fonctionnement et de la sécheresse exprimée en jours est longue. Notons que ces effets négatifs de la sécheresse ne doivent pas être confondus avec le phénomène d'échaudage physiologique, qui se caractérise par un dérèglement métabolique très important provoquant un arrêt brutal de la croissance du grain.

- L'effet négatif d'une sécheresse post-floraison est plus prononcé pendant la première partie du *développement du grain* (division et élongation cellulaire) que pendant le remplissage proprement dit (Gooding et al., 2003). Pour cette raison, une économie d'eau pendant la période pré-floraison se traduit par une croissance limitée de la biomasse. Ainsi, une densité plus faible (maïs, tournesol) peut être utilisée comme technique culturale en vue de favoriser la période post-floraison, notamment sa première partie.

- Si la sécheresse intervient avant la floraison, la structure du peuplement pourrait être modifiée profondément ce qui peut provoquer une chute importante du rendement, essentiellement par la *diminution du NG.* Les stades méiose et floraison sont les plus sensibles

à la sécheresse, qui induit respectivement une stérilité du pollen (maïs, colza, blé, petit pois) et un avortement du grain (Robelin 1963; Fonseca et Westgate, 2005; Hiler et al., 1972). Dans cette situation, l'effet de la sécheresse sur le MG dépendrait du rapport source – puits ainsi créé. Etant donné qu'il s'agit de la dernière composante élaborée, des effets de compensation ont lieu et les caractéristiques du grain(e) (notamment sa masse) peuvent rester stables ou même, en cas extrêmes, augmenter, sans toutefois compenser la chute du rendement (Tableau 1). En présence d'un puits très diminué, si les conditions pendant le remplissage ne sont pas limitantes, la sénescence foliaire est déconnectée de la demande du grain et le grain atteint son potentiel et arrête sa croissance malgré la présence de feuilles non–sénescentes et encore actives. Dans ce cas, la sénescence foliaire est donc déconnectée de la demande en N du puits.

Tableau 1. Interaction sécheresse température pendant la période postfloraison* (blé : Triboi et Triboi-Blondel, 2002 ; colza : Triboi-Blondel et Renard, 1999). Le témoin utilisé pour calculer le pourcentage est une culture sous irrigation et à température basse.

Température	*Basse*				*Haute*			
Eau	*Irrigué*		*Sec*		*Irrigué*		*Sec*	
Espèce	*Blé*	*Colza*	*Blé*	*Colza*	*Blé*	*Colza*	*Blé*	*Colza*
Rendement (t/ha) % témoin	8.77 (100)	6.29 (100)	6.53 (74)	3.99 (63)	6.34 (72)	4.21 (67)	5.55 (63)	3,51 (72)
Siliques/m² % témoin		185.5 (100)		11.2 (72)		12.7 (82)		10.0 (65)
Masse/silique (mg) % témoin		73.2 (100)		65.2 (89)		57.5 (79)		57.4 (78)
Graines/silique % témoin		10.6 (100)		12.4 (117)		10.8 (102)		11.9 (112)
Nb graines (10^3/m²) % témoin	17.5 (100)	164, 5 (100)	17.4 (100)	138.4 (84)	15.7 (90)	137.2 (83)	15.8 (90)	118.8 (72)
Masse/graine (mg) % témoin	50.1 (100)	3.82 (100)	37.4 (75)	2.89 (76)	40.3 (80)	3.07 (81)	35.0 (70)	2.95 (77)
Huile (%MS)		48.3		42.5		43.0		40.0
Protéines (%MS) % témoin	10.1 (100)	16.2 (100)	13.3 (132)	20.5 (127)	12.5 (124)	22.8 (141)	14.6 (144)	25.8 (159)
Protéines (µg/grain) % témoin	5084 (100)	619 (100)	4988 (98)	592 (96)	5056 (99)	700 (113)	5107 (100)	761 (123)
Protéines (g/m²) % témoin	89 (100)	102 (100)	87 (98)	82 (80)	79 (89)	96 (94)	81 (91)	90 (89)

*Expérimentation effectuée à Clermont Ferrand en conditions thermiques contrôlées, sur des peuplements de 2 m² cultivés en rayonnement naturel. Température basse : -5°C par rapport à la température extérieure chez le blé, 18/10°C jour /nuit chez le colza ; Température haute : +5°C par rapport à la température extérieure chez le blé, 26/18°C jour /nuit chez le colza ;

Un comportement similaire a été enregistré chez d'autres espèces comme le colza, tournesol, maïs, et même chez les légumineuses. Ainsi, Egli et Bruening (2004) en étudiant au champ et en conditions contrôlées l'effet de la sécheresse pendant le remplissage des graines chez le soja ont enregistré une diminution du rendement de 5 à 38% due essentiellement à la baisse du poids de la graine (11-35%), à cause d'une durée de remplissage plus courte. La vitesse de remplissage et la concentration en saccharose sont restées relativement constantes. Il s'agit là d'une réponse typique à la sécheresse, car la diminution de la disponibilité en assimilats C par d'autres facteurs (ombrage, ablation) diminue la

concentration en saccharose et la vitesse de remplissage. La sénescence précoce et la capacité tampon de la réserve carbonée de la plante expliquent ce comportement (Egli, 2004).

Par rapport aux plantes annuelles à graines, **les arbres fruitiers et la vigne** présentent certaines particularités dues aux propriétés intrinsèques du fruit et à la pérennité de la plante.

La structure et la croissance d'un fruit et ainsi le déterminisme de sa masse sont relativement bien connus et décrits. Par rapport à une graine, un fruit présente une croissance du péricarpe qui va former ultérieurement la partie comestible. Cette croissance se superpose à la croissance de la graine (semence, noyaux, pépins). Ceci produit le plus souvent une courbe de croissance en S (pomme, poire) ou en double S (pêche, raisin), qui décrit les 3 ou 4 phases du développement du fruit et la croissance différée dans le temps de la graine avec ses parties constitutives (nucelle, tégument, albumen, embryon) et du péricarpe. Finalement, la masse finale du fruit est déterminée d'une part par le nombre de cellules et d'autre part par leur taille (volume) qui interagissent sous l'effet des différents facteurs. Ainsi, suite à un processus de compensation, la taille moyenne des cellules diminue si leur nombre augmente (exemple: suite à un éclaircissage précoce ou à la présence d'une charge de fruits importante). Cette compensation n'est pas totale et est modulée par des variables comme le rapport feuille / fruit, le rayonnement, la température et l'alimentation en eau. Notons aussi des différences de réaction au stress selon le stade de développement du fruit, mais aussi de l'arbre, car le stress agit non seulement sur la croissance du fruit mais aussi sur la croissance végétative et le potentiel de production de l'année suivante (Gonzales-Altozano et Castel, 1999b).

Aujourd'hui, de nombreuses publications décrivant l'effet de la variation de l'alimentation hydrique sur le fruit et la plante. En général, elles mettent en évidence des effets négatifs sur la taille et la masse du fruit d'une part, et un effet « rémanent» sur le fonctionnement de la plante dans l'année N+1, d'autre part. Une diminution de 5 à 10 % de l'alimentation hydrique peut modifier profondément les propriétés du fruit et le rendre invendable (Kays, 1999). Cependant l'effet est variable selon l'espèce, la dynamique et la date d'intervention de la sécheresse.

Par exemple, chez **les citrus** (clémentinier), la phase la plus critique est la période floraison-fécondation. Gonzales-Altozano et Castel (1999a) ont enregistré une chute de rendement de 30 à plus de 60%, mais avec une taille de fruit relativement constante. Cette période pourrait être critique aussi par un déficit de fécondation, notamment chez des fruits comme le kiwi et la baie du raisin, où le nombre de graines ou des pépins est relié directement à la taille du fruit. En revanche, chez **la vigne,** la période suivante, de la floraison – à la véraison (division cellulaire et élargissement rapide des baies et pépins, et phase « lag ») s'est avérée la plus critique car un stress hydrique produit une baisse de la croissance de la baie de 15 à 50% selon l'intensité du stress, qui n'est pas récupérable ultérieurement même si l'alimentation en eau est optimale (Ojeda et al., 2001 ; Deloire et al., 2004 ; Beker et Zimmerman, 1984 cité dans Huglin, 1986). Ojeda et al. (2001) supposent une limitation du volume par une extensibilité faible des parois cellulaires du péricarpe, car même si le nombre de cellules évalué par la quantité d'ADN n'est pas modifié, leur taille est modifiée par le stress hydrique. Au contraire, chez **l'abricot**, une croissance réduite pendant cette phase est récupérable pendant la phase de croissance rapide, si les conditions climatiques sont favorables (Torrecilas et al., 2004) Chez le **pêcher**, cette période n'est pas limitante non plus car, une sécheresse précoce pendant la période 'début de la croissance du fruit - fin de croissance des rameaux' modifie faiblement le nombre de fruits et leur masse (Chalmers et al., 1985 cité par Besset et al., 2001). En revanche, une restriction en eau pendant la phase finale de croissance rapide du fruit diminue fortement la qualité du fruit, notamment sa masse (Génard et Huguet, 1996 ; Besset et al., 2001). Une sécheresse sévère pendant cette phase, produisant une variation du tronc de l'arbre (DSS) de 400 à 500 µm diminue le rendement de 2 à 4 t/ha et la taille du fruit de 30 à 40%. Une sécheresse d'intensité inférieure à DSS 400 n'a pas eu d'effets marquants. Quant à la croissance végétative, les effets ont été minimes dans les deux cas. Par contre, Girona et al. (2003) montrent des effets plus marquants d'une sécheresse post-récolte, car elle diminue la floraison, le nombre des fruits et le rendement de l'année suivante. Par compensation, la taille de la

pêche augmente. Chez d'autres espèces, comme la **tomate**, l'effet d'un stress hydrique est plus lié à la dynamique de l'eau qu'à un stade précis de développement. En effet, la taille de la tomate, connue comme un fruit à faible transpiration, varie avec la quantité d'eau pénétrant dans le fruit. Le phloème étant la principale voie de l'eau vers le fruit, (plus de 80% d'eau du fruit), toute variation du flux phloémique et notamment celle induite par la disponibilité en sucres (par exemple du fait de la charge en fruit ou du rayonnement) contribue à la variation de la taille du fruit. Quant à l'effet sécheresse (et même salinité), l'effet négatif au niveau du fruit est moyennement induit par la diminution du flux xylémique (-25%) et l'augmentation de la transpiration (+27%), qui induisent un déficit global d'eau d'environ 30% (Bertin et al., 2000; Guichard et al., 2001).

Hormis la taille du fruit, d'autres modifications d'ordre physiologique ou pathologiques sont induites par une sécheresse. C'est le cas des craquelures du fruit (l'éclatement du péricarpe) sous l'effet d'une alimentation en eau irrégulière chez la tomate ou chez le clémentinier. De même, une déficience en Ca souvent liée au flux d'eau produit la nécrose *apicale (blossom-end)* de la tomate, le *bitter pit* et le *cork spot* de la pomme, le *black end* de la poire, le *black heart* du céleri (Kays, 1999 ; Guichard et al., 2001).

Ces résultats descriptifs, complétés par des hypothèses de fonctionnement dérivées du concept source - puits, ont conduit plusieurs auteurs à **l'élaboration de modèles** de croissance d'un fruit (pêche, kiwi, tomate..). Ces modèles nous permettent de mieux comprendre les interactions entre les différents facteurs du climat et de la plante qui sont difficiles à étudier expérimentalement et qui sont souvent à l'origine des résultats apparemment "contradictoires". Ainsi, Génard et Huguet (1996) ont développé et validé un modèle semi - fonctionnel de prévision des effets d'un stress hydrique sur la croissance d'une pêche, basé uniquement sur les flux d'eau dans le fruit, contrôlés par la différence du potentiel hydrique du fruit et de la plante. Le modèle traite essentiellement le stade III de croissance rapide du fruit, correspondant à l'expansion rapide des cellules du mésocarpe. Ainsi, à l'origine de la variation du potentiel hydrique du fruit et donc de sa demande en eau, on trouve *la transpiration du fruit, modelée par le rayonnement*. A un niveau de rayonnement inférieur à l'optimum photosynthétique, la transpiration du fruit et donc sa demande en eau diminuent. Ce faible effet est lié entre autres à la forte perméabilité de la cuticule externe du fruit et en conséquence à sa forte transpiration, qui représente environ 70% du flux d'eau (Génard et Huguet, 1996). Ceci explique pourquoi pour une diminution relativement forte de la transpiration depuis 20 à 10 g par fruit et par jour (par exemple faible rayonnement), sa masse reste constante, car ainsi l'influx d'eau diminue. Dans ces conditions, l'effet négatif d'une sécheresse sur la croissance du fruit est relativement faible. C'est souvent le cas pendant la phase I du développement du fruit, correspondant principalement à la division cellulaire. Un effet négatif de la taille initiale du fruit sur la masse finale est enregistré seulement pour une masse initiale du fruit faible (40g) et un rayonnement faible (<1MJ h^{-1} m^{-2}). Dans ce cas, même si la vitesse de croissance du fruit augmente, la taille finale est plus faible car le flux d'eau reste plus faible à cause de sa taille réduite. En revanche, un stress hydrique relativement faible pendant la phase III (2 semaines avant la récolte) pendant laquelle la demande en eau du fruit est maximale à cause de sa taille, diminue fortement le flux de solutés vers le fruit, la vitesse de croissance et ainsi la masse du fruit.

Chez le kiwi, Lescourret et al. (1999) ont montré que la vitesse de croissance du fruit au temps "t" est fonction de la force du puits, représentée par sa masse et son activité, la vitesse relative de croissance RGR(t)=(dW/dt)*(1/W). Dans ce cas RGR(t) varie en fonction de deux facteurs : le nombre de graines par fruit et la charge en fruits. Ceci met en évidence deux particularités chez cette espèce. La première concerne les effets des conditions de pollinisation sur le déterminisme de la taille du fruit, donc entre autres du climat. La seconde est due à l'utilisation du RGR(t), introduite pour tenir compte des spécificités des stress, car plusieurs auteurs ont montré qu'après un stress hydrique, la vitesse de croissance du fruit pouvait récupérer la vitesse d'un fruit non stressé, ce qui n'est pas le cas lors d'un stress carboné, car la force du puits a été diminuée. Une irrigation "économique" qui n'élimine pas totalement le stress hydrique diminue le rendement de 1,5 t (17,2-15,7=1,2 t) et augmente la taille du fruit d'environ 8 g (98-90 g).

Enfin, chez la tomate, Bussières (2002) en modélisant le flux d'eau dans le pédicelle a montré que deux variables, la résistance du pédicelle et la transpiration du calice, sont à l'origine du potentiel hydrique faible du flux d'eau vers le fruit.

7. Sécheresse et composition primaire

Nous avons vu que la composition primaire est représentée par les trois composants majeurs, hydrates de carbone, lipides et protéines. Les deux premiers ont comme seule origine le carbone fixé par la photosynthèse, les protéines dépendant aussi de l'azote absorbé du sol ou fixé symbiotiquement. Les deux métabolismes du carbone et de l'azote sont relativement indépendants malgré leur haute interconnexion (Lawlor, 2002). Le rapport C/N représente un premier indice de la composition primaire car il intègre les effets génétiques et environnementaux. Ainsi, au niveau de la biomasse totale, on peut considérer que le rapport C/N augmente avec la durée de fonctionnement de la plante / peuplement ou encore que la teneur en N diminue avec l'augmentation de la biomasse. Parmi les facteurs environnementaux, la sécheresse est un facteur majeur de variation car elle agit directement sur la photosynthèse, donc sur la production du C. Il en résulte une augmentation de la teneur en N induite par la diminution de la quantité de C, d'abord du pool dit "C de réserve". Ceci est important pour les espèces fourragères car leur valeur énergétique, liée au C digestible est diminuée. Cet aspect ne sera pas traité dans cette synthèse car il est bien connu et il existe de nombreuses publications sur ce sujet. En revanche, nous approfondirons les effets sur les graines et les fruits, qui sont plus complexes à cause de leurs multiples utilisations.

Le concept source -puits (Figure 1) nous donne un éclairage sur le déterminisme des flux et des quantités de C et N disponibles par organe récolté, graine ou fruit (cf. point 3) et met en évidence certains aspects communs mais aussi des spécificités:

- La quantité de C disponible par organe est modulée par le fonctionnement des organes photosynthétiques et par le nombre de puits de stockage, le nombre de graines par plante ou par m^2 et la charge en fruits ou le rapport nombre de feuilles par fruit chez les arbres fruitiers.

- Le C stocké (hydrate de carbone, lipides) représente l'élément majeur de la matière sèche (MS) de l'organe : 80-90% MS chez les céréales, 60-70% MS chez les légumineuses (Triboi et Triboi-Blondel, 2002) et plus de 90% MS ou 10 à 20% matière fraîche (MF) chez 33 fruits consommés en « frais » (> 80% eau; Westood, 1978). Il en résulte qu'un stress hydrique va modifier principalement ces composants et qu'il existe un parallélisme étroit entre ces modifications et celles au niveau de la masse fraîche ou sèche de l'organe. De plus, le stress agissant aussi sur les propriétés intrinsèques de l'organe, son effet va dépendre du stade de développement de l'organe

- Le saccharose est la forme de C la plus répandue véhiculée dans le phloème vers l'organe de stockage. D'autres formes comme le glucose ou le sorbitol sont aussi présentes mais en plus faible quantité.

- Dans l'organe de stockage, le saccharose est utilisé pour la synthèse d'autres formes de stockage. Par exemple, les céréales stockent essentiellement de l'amidon, tandis que les oléagineux accumulent les deux formes, les lipides et l'amidon. Par contre, dans la partie comestible des fruits, les principales formes de stockage sont le saccharose, le glucose et le fructose. Chez la pêche, la forme majoritaire de stockage dans le mésocarpe est le saccharose qui représente 50 à 80% du total des sucres. Parallèlement à son accumulation, elle est hydrolysée en glucose et fructose, les deux autres formes stockées dans le fruit. Dans le temps, l'accumulation du saccharose augmente depuis environ 1% à 6% MF (matière fraîche), tandis que le glucose et le fructose diminuent pour atteindre 1% MF. Ainsi, toute diminution de

la disponibilité en C va se répercuter sur le stockage du saccharose (Lescouret et Génard, 2005). Par contre chez la vigne, l'accumulation des sucres dans la baie (200 à 300 g/l) se fait sous forme de glucose et fructose, avec une légère prédominance du fructose, et un niveau très faible du saccharose (1 à 7 g/l) (Huglin, 1986). Enfin, le kiwi (Actinidia) accumule de l'amidon (57 mg g^{-1} MF) et des sucres simples (fructose, glucose, saccharose, inositol respectivement 13.8, 11.3, 10.6, et 1.5 mg g^{-1} MF) avec un ratio 1/0,65. Pendant la phase de maturation, la quantité d'amidon diminue et celles de saccharose, glucose, fructose augmentent (Richardson et al., 2004).

Cette analyse nous conduit à structurer notre synthèse en fonction du stade de développement de l'organe au moment du stress (division cellulaire, élongation, maturation) et de l'interaction entre le stress et les autres facteurs de l'environnement, comme la température ou le rayonnement. En effet, il s'agit d'une démarche utilisée assez fréquemment chez différentes espèces pour mettre en évidence les périodes critiques, quantifier les effets et enfin, les modéliser en vue de gérer "la sécheresse" ou d'étudier des interactions plus complexes, difficiles à étudier par voie expérimentale. Comme exemple, nous prendrons trois types de plantes modèles, différentes par leur biologie et leur utilisation : deux espèces annuelles à grain(e), le blé et le colza, qui stockent le C et N en majorité sous forme insoluble et à l'état sec, un arbre fruitier, le pêcher et une liane, la vigne, dont les réserves sont essentiellement des glucides solubles et les fruits sont utilisés en frais pour la consommation directe (pêche, raisin) ou la transformation industrielle (vin).

7.1) Les plantes à graines

Chez les plantes à graines, les teneurs en amidon, protéines et huile sont des critères majeurs de qualité. Une variation forte est enregistrée sous l'effet du climat, variation d'origine interannuelle ou géographique. Par exemple, dans les conditions chaudes et sèches de l'année 2003, on a enregistré une augmentation de la teneur en protéines chez le blé (12 à 15%) et une diminution de la teneur en huile chez le tournesol (44.2%). Chez cette espèce, 41% des échantillons ont eu moins de 44% d'huile et donc n'ont pas satisfait la norme de commercialisation ! L'effet négatif a été plus fort dans le sud que dans le nord et l'est de la France (Gardon et Merrien, 2004). Ces résultats sont une conséquence de la relation négative entre rendement et teneur en protéines enregistrée à différents niveaux d'investigation: à l'échelle de la France et de l'Europe, dans les études sur l'effet des différents facteurs du climat (année, température, eau, CO_2-changement climatique ; Triboi et al., 2005) ou en Australie, dans de régions chaudes et sèches (Hocking et al., 1997). Ils reflètent l'interaction entre le métabolisme du C et de N qui conduit à des processus d'accumulation différents. A titre d'exemple, on peut analyser les résultats obtenus sur deux espèces modèles, une céréale, le blé, et un oléagineux, le colza.

Tableau 2. Effet de la sécheresse sur les composantes du rendement et sa composition biochimique chez le blé (Triboi et Triboi-Blondel, 2002)*

	Epis/m²	Grains par épi	Grains par m²	Masse d'un grain (mg)	%N grain	µg N par grain	Rendement	
							t/ha	%
Effet de la date d'intervention de la sécheresse								
II_II	459	34.4	15780	45.9	2.10	964	7.24	100
II_IS	421	42.7	17977	40.4	2.13	816	7.26	100
II_SS	437	36.1	15776	30.5	2.66	811	4.81	66
IS_SS	463	27.9	12918	28.5	3.00	855	3.69	51
SS_SS	371	14.4	5328	39.5	3.00	1185	2.10	29
SS_II	382	16.0	6073	48.0	2.73	1310	2.92	40

*Expérimentation effectuée à Clermont Ferrand sur des peuplements cultivés en bac de 2 m ² et 0.5m de profondeur ; II_II irrigué avant et après la floraison ; II_IS sec après 29 mai, environ 300 dd après la floraison ; II_SS sec après la floraison 18 mai ; IS_SS sec après 30 avril, après méiose ; SS_SS sec après 20 avril, montaison / méiose jusqu'à la récolte ; SS_II sec du 29 avril au 18 mai, sec avant la floraison et irrigué après la floraison.

Une sécheresse après la floraison diminue la disponibilité en C par grain(e), (et donc la masse du grain) d'autant plus que la masse potentielle du grain déterminée par la température est élevée : environ -25% en température basse à fort potentiel de production (8.8 t/ha chez le blé et 6.3 t/ha chez le colza) et ≤ 10% en hautes températures, avec des potentiels de rendement plus faibles (respectivement 6.3 et 4.2 t/ha pour le blé et le colza, Tableau 1). Cette diminution est due principalement à la diminution de la durée en jours du fonctionnement post-floraison, car la durée de remplissage en degrés-jours est relativement constante (~6oodj; Triboi & Triboi-Blondel, 2002; Egli, 2004).

- Dans les deux cas, par rapport à l'amidon ou à l'huile, qui représente la plus grande partie de la masse du grain(e), la quantité de protéines par grain(e) et par m² varie très faiblement. Il en résulte donc que la diminution de la quantité d'amidon et d'huile par grain€ et de la masse du grain(e) est accompagnée par une forte croissance de la teneur en protéines par un mécanisme de dilution : environ 30% et 20% respectivement en températures basses et hautes, pour les 2 espèces (Table 2). Des résultats similaires ont été obtenus par Altenbach et al. (2003). L'augmentation de la teneur en protéines sous l'effet d'un stress hydrique post-floraison est due à la diminution de la durée de synthèse de l'amidon Si une sécheresse intervient avant la floraison, la structure du peuplement est modifiée; la quantité d'assimilats C et ainsi de l'amidon et de la masse d'un grain(e) va diminuer ou va croître suite à un phénomène de compensation induit par le changement du rapport source – puits (Tableau 2). Ainsi, même si une sécheresse diminue la production d'assimilats C, si elle est intervenue dans la phase méiose - fécondation, le nombre de grain(e)s par épi diminue fortement et la disponibilité de C par grain(e) et donc sa masse peuvent croître. En revanche, le rendement diminue fortement (33%). Une croissance de la quantité de protéines par grain(e) a été enregistrée même chez le colza suite à une sécheresse post-floraison (Triboi-Blondel et Renard, 1999; Tableau 1) car, chez cette espèce, le nombre de graines par plante et par m² est la composante du rendement la plus sensible (Champolivier et Merrien, 1996). L'augmentation de la teneur en protéines suite à une sécheresse dénote une capacité de synthèse des protéines dans le grain(e) supérieure à celle de l'amidon et de l'huile (Triboi et al., 2005). Pour cette raison, pour obtenir une teneur élevée en protéines chez le soja, le Cetiom recommande un stress hydrique modéré au cours de la floraison afin de limiter le nombre de graines par gousse, suivie d'une alimentation en eau non limitante. Ainsi, la fixation symbiotique est maintenue et le poids d'une graine et la teneur en protéines augmentent (Escoffier, 2005). Des résultats similaires ont été enregistrés chez d'autres espèces, comme le tournesol (Triboi-Blondel et al., 2000).

7.2) Les arbres fruitiers

Chez les arbres fruitiers dont les fruits sont consommés en «frais», les deux composants principaux sont les glucides solubles et les acides organiques issus du cycle respiratoire de Kreps. Le rapport sucres / acidité est un critère principal de qualité.

Les effets environnementaux, notamment de la sécheresse ont été relativement bien étudiés. Comme exemple, nous prenons la pêche, qui au moins en France est utilisé comme « plante modèle» par son volume de production et par les interrogations suscitées par la variation de la qualité organoleptique des fruits. Rappelons que chez la pêche, le saccharose est le glucide principal de stockage et que, pendant la croissance du fruit, le rapport saccharose / autres glucides (glucose, fructose, sorbitol …) augmente. Ainsi, comme chez le blé, à la récolte il existe une étroite corrélation entre la matière fraîche et la teneur en saccharose (Génard et Lescouret, 2004). Dans ce contexte, les recherches ont porté principalement sur la sensibilité des différentes phases de croissance et développement du fruit à la sécheresse,

évaluée par le rendement et par la taille du fruit. Ainsi, une sécheresse précoce pendant les stades I ou II du développement du fruit ou post-récolte induit une amélioration de la qualité par augmentation de la concentration en sucres et de l'intensité de la couleur rouge du fruit, indifféremment de l'effet sur la taille (Cf chapitre 6; Chalmers et al., 1985 ; Girona et al., 2003 ; Gelly et al., 2003). En France, Besset et al. (2001) ont focalisé leur travail sur la phase III de croissance finale. Ils ont montré qu'une sécheresse sévère diminue non seulement le rendement et la taille du fruit mais aussi sa teneur en glucides. Dans les deux années d'expérimentation, une chute du rendement de 10 et 30% et de la masse du fruit de 20 et 5% en frais et 60 et 40% en sec a été accompagnée d'une diminution de la teneur en sucres solubles de 20 et 10% respectivement. Si le stress hydrique est moins intense, le rendement et la masse du fruit ne changent pas mais la quantité de sucres diminue. Cependant, si on prend en considération le calibre du fruit, on constate soit un faible effet soit une augmentation de la teneur en sucres pour une même taille. Signalons aussi qu'une irrigation en excès augmente souvent la taille du fruit mais diminue la teneur en sucres.

Concernant l'acidité, la seconde composante importante de la qualité, elle est due à 80-90% à deux acides organiques, malique et citrique, synthétisés respectivement dans la cytoplasme et dans la mitochondrie. Wu et al. (2002) en étudiant la dynamique des différents acides pendant la croissance du fruit ont montré que jusqu'à environ 80 - 100 jours, la concentration en acide malique décroît de 10 à moins de 5 meq/100g MF pour augmenter ensuite pour une durée plus ou moins longue. Ceci serait lié au pH vacuolaire. En revanche, la concentration en acide citrique évolue de manière parabolique, avec une forte croissance pendant les premiers 100 jours jusqu'à 6-8 meq/100 g MF, suivie d'une baisse vers 1-2 meq/100g MF. Elle reflète l'état fonctionnel des mitochondries et ainsi caractérise l'évolution du potentiel de croissance du fruit. Hormis ces deux acides organiques, d'autres acides, comme les acides quinique et shikimique, impliqués dans la synthèse des arômes, sont présents dans la pulpe de la pêche, mais en faibles quantités à la récolte. Ces auteurs ont montré aussi qu'une amélioration de la disponibilité en assimilats C par le nombre moyen de feuilles par fruit présent, diminue la concentration en malate et augmente celle en citrate pendant la première partie de la croissance du fruit et, au contraire, dans la seconde partie augmente la concentration en malate et diminue celle en citrate. Ceci conduit à un rapport malate / citrate relativement constant (<5) initialement, suivi d'une croissance variable selon les années et avec la disponibilité en assimilats C. Sur l'effet d'un stress hydrique et l'interaction avec la disponibilité en C, ces auteurs ont montré une tendance de diminution de l'acidité générale suite à l'irrigation. Ceci pourrait être dû à la décroissance du contenu en hydrate de carbone ou à une dilution dans la masse du fruit. Ainsi, une légère sécheresse est souvent favorable à la qualité car elle augmente la concentration en sucres et en acides organiques. Ceci est valable aussi chez d'autres espèces, par exemple chez l'oranger. Cet effet a été mis en relation avec l'augmentation de l'activité saccharose synthase et la diminution du pH vacuolaire (Hockema et Etxeberria, 2001).

7.3) La vigne

Chez la vigne, comme chez la pêche d'ailleurs, la qualité de la baie est fonction de sa composition biochimique. Les composants majeurs d'une baie sont *les glucides solubles*, *les acides organiques et les composés phénoliques* issus du métabolisme secondaire.

Les glucides solubles.

Sur les 100 à 200g/l de glucides solubles, le saccharose représente seulement 7 à 10 g/l. Le restant est formé de fructose et glucose, le rapport entre les deux (F/G) étant légèrement supérieur à 1 (Huglin, 1986). La quantité totale de sucres, critère principal de qualité pour la consommation en frais et pour la qualité du vin, varie négativement avec le rendement, surtout pour les cépages de précocité limite. D'après Huglin (1986), si le rendement augmente d'une tonne, la concentration en sucres dans le moût

diminue de 2.3 g/l. Cependant la relation rendement – teneur en sucres est variable selon le facteur de variation et la date d'intervention. Ainsi, une sécheresse qui conduit le plus souvent à une diminution du rendement, n'augmente pas toujours la teneur en sucres car son effet dépend non seulement de la production d'assimilats C par la photosynthèse mais aussi du stade de développement de la plante qui influe sur l'allocation du C entre la croissance végétative et celle des baies d'une part et du stade de développement de la baie, d'autre part. Il s'agit là d'une interrogation importante avec de multiples répercussions économiques au niveau de la filière entière, qui n'est pas nouvelle mais qui revient dans le contexte économique actuel et dans la perspective du futur changement climatique (Duchêne et Schneider, 2000 ; Bindi et al., 2001). Dès 1973, Mériaux et al. (1979) étudiant l'impact d'une sécheresse de 21 jours appliquée à 5 périodes successives de mai à septembre ont montré que :

- le nombre de baies est affecté d'une part par l'effet direct d'une sécheresse pendant la période floraison – nouaison, et d'autre part par l'arrière-effet de l'environnement pendant les années précédentes.
- la croissance des baies subit les effets de la contrainte hydrique au cours de ces deux phases : le poids d'une baie est réduit de 10% au cours de la phase de multiplication et d'agrandissement cellulaire qui s'étend de la nouaison à la véraison et de 12% après la véraison, lorsque la croissance est due à l'accumulation des sucres et de l'eau.
- la teneur en sucres des baies est réduite de 8% par un stress hydrique à la véraison. Le pourcentage pondéral de pulpe dans la baie étant en moyenne de 75% (Cabernet-Sauvignon), la diminution pondérale de sucres est de l'ordre de 11%, ce qui représente la quasi-totalité de la réduction de poids de 12% d'une baie : c'est donc essentiellement le transfert des sucres qui est affecté par la sécheresse à cette période.

Ces résultats ont été confirmés ultérieurement et les mécanismes impliqués dans ces variations « aléatoires » ont été précisés. Ainsi, Becker et Zimmerman (1984) ont montré une baisse plus importante du rendement par souche pour une sécheresse dans la période floraison – véraison (-25%) par rapport à la période véraison – maturité (-18%). En revanche, la concentration en sucre reste constante pour la période floraison – véraison (-2%) et diminue faiblement (-12%) pour la 2ème période. Si la sécheresse est continue depuis la floraison à la maturité, le rendement baisse de 27%, étant pratiquement égal au rendement obtenu suite à une sécheresse uniquement dans la période pré-véraison, mais la concentration en sucres continue de baisser (-17%). De plus, une sécheresse intense est préjudiciable non seulement au rendement mais aussi à sa qualité. Ojeda et al. (2001) ont apporté une explication biologique à ces résultats en précisant qu'une sécheresse floraison – véraison ne change pas le nombre des cellules du péricarpe évalué par la quantité d'ADN, mais diminue fortement et de manière irrécupérable l'agrandissement cellulaire et ainsi le volume et la masse de la baie. Par contre, la concentration en sucres reste relativement stable car les sucres sont accumulés dans un volume plus faible (22,6 brix en irrigué et 21 en sécheresse selon Ojeda et al. (2002)). Elle pourrait même augmenter si la source en C n'est pas limitante. L'importance de la période véraison – maturation dans le déterminisme de la teneur en sucres en relation avec l'état hydrique a été confirmée par l'analyse à la récolte de l'isotope $\delta\ ^{13}C$ des sucres, qui est une intégration du fonctionnement hydrique de la plante, modifiée par l'année, le génotype, le sol et les techniques de culture (Gaudillère et al, 2002). Au point de vue pratique, concernant la relation sucres - sécheresse, on peut conclure en affirmant qu'un stress hydrique, dans la mesure où il évite des rendements excessifs, est un élément qui permet d'obtenir des raisins potentiellement plus concentrés en sucres. La période de stress hydrique est importante : un stress arrivant après la véraison modifie peu le rendement. La concentration finale est le résultat d'un équilibre entre le volume de baies à remplir et la capacité de la plante à synthétiser des sucres en fin de cycle (Duchêne 2005, communication personnelle). Cependant, si le stress hydrique, souvent associé aux températures élevées, est très important il pourrait altérer profondément le fonctionnement de la plante entière en bloquant l'activité de la

photosynthèse et la croissance et même le développement de la baie. C'était souvent le cas en 2003 (Payant et Salançon, 2004). Pour ces raisons, les préoccupations actuelles sont dirigées surtout vers l'évaluation des potentialités et de l'intensité d'une contrainte hydrique « in situ » avec des indicateurs physiologiques du fonctionnement de la plante (potentiel hydrique foliaire de base et de la tige, discrimination isotopique du carbone, etc.) et vers l'intégration des connaissances par la modélisation des effets complexes (Chone et al., 2001 ; Gaudillère et al., 2002 ; Lebon et al. 2003 ; Deloire et al., 2004).

L'acidité

L'acidité est la 2ème composante majeure de la qualité chez la vigne car elle détermine en grande partie certaines qualités organoleptiques ainsi que la capacité de conservation du vin (Huglin, 1986). Elle est due essentiellement à deux acides organiques, malique et tartrique. Le premier (30 à 130 g/l) détermine l'acidité totale durant la maturation. Malgré son goût désagréable et âpre, une certaine quantité est nécessaire pour la qualité de la baie et du vin. Dans la baie, il est produit principalement avant la véraison à partir du saccharose importé depuis les feuilles. Il peut aussi provenir de l'oxydation du glucose au cours de la respiration ou de la transformation de l'acide citrique formé dans les racines l'année précédente. Sa quantité dans la baie est maximale à la véraison (20-25 g/l ou 250-350 meq/l) et ensuite, étant utilisé comme substrat respiratoire à la place du saccharose, sa teneur diminue. Ceci conduit à une corrélation négative à maturité entre la teneur en malate et celle en sucres d'une part et avec la température d'autre part. Notons aussi que la plus grande partie d'acide malique est souvent éliminée par la fermentation malo-lactique. Le second acide, l'acide tartrique (30-90 g/l), est essentiel car il participe à l'élaboration des propriétés organoleptiques. Par rapport à d'autres végétaux, la vigne en contient une quantité importante dans les baies et feuilles, et principalement dans les organes en croissance. Contrairement à l'acide malique dont la quantité par baie diminue après la véraison, la quantité d'acide tartrique reste relativement stable car il n'est pas métabolisé après sa synthèse ; en conséquence elle n'est pas corrélée au taux de sucres (Ruffner et al., 1983). En pratique, l'acidité d'un moût est mesurée en tant qu'acidité titrable (g acide tartrique/l), totale (g H_2SO_4/l) ou réelle (pH des moûts variant de 2,9 à 3,4 selon l'équilibre H^+/K^+). Enfin, notons que le seuil optimal d'acidité est fonction du type de vin. Par exemple, pour produire des vins blancs de qualité dans la région bordelaise, on recommande une acidité titrable de 7.5 g/l d'acide tartrique.

Nous avons déjà mentionné le rôle important du climat, notamment de la température et de la sécheresse, sur l'acidité et sur la teneur en sucres, ce qui a conduit à l'utilisation du rapport sucres / acidité comme critère de maturité du raisin et de détermination de la date de récolte. Peyrot des Gachons et al., (2005) en analysant l'effet de l'alimentation hydrique sur la qualité du Sauvignon blanc, ont confirmé ces traits généraux. Sur huit conditions (2 années d'expérimentation et 4 vignobles) en utilisant le critère " $\delta^{13}C$" les huit conditions ont été classées selon l'intensité du stress hydrique: une condition sévère, une faible, une modérée et cinq sans stress. Une forte variation des composantes du rendement a été enregistrée : poids d'une baie, 1.19 à 2.21g ; sucres totaux, 163 à 214g/l ; acidité titrable (exprimée en g/l acide tartrique) 5.0 à 7.7 g/l, acide malique, 1.34 à 2.48 g/l ; acide tartrique 5.5 à 6.8 g/l. Ces résultats montrent qu'une sécheresse sévère induit une croissance faible de la baie, avec une concentration faible en sucres et une faible acidité titrable car la teneur en acide malique est très faible. Pour ces huit conditions, des corrélations fortes ont été enregistrées entre le $\delta^{13}C$ et le poids d'une baie (R^2= 0.81), la concentration en sucres (R^2=0.59) et l'acidité titrable (R^2=0.74). Enfin citons aussi le millésime 2003, sec et torride, qui se caractérise par une faible acidité et un pH élevé, conséquence des teneurs faibles en acide malique. Dans les conditions de cette année, l'acide malique a été dégradé fortement pendant la maturation du raisin, tandis que l'acide tartrique est resté relativement stable.

8. Sécheresse et composition secondaire

Les trois composants majeurs, hydrates de carbone, lipides et protéines, stockés dans les organes de réserves ne sont pas des composants homogènes. Ils ont une composition et une structure complexe, variable avec le génotype et l'environnement. Dans le chapitre précédent, nous avons vu que, chez les fruits, les protéines et les lipides sont quantitativement faiblement représentés et que le composant principal, les glucides solubles, ont une composition variable et nous avons analysé leur composition en saccharose, glucose, fructose, etc.. Contrairement aux fruits, les composants accumulés dans les grain(e)s sont souvent polymérisés, stockés à l'état déshydraté. S'agissant des composants complexes, on peut les caractériser non seulement quantitativement, mais aussi qualitativement, en analysant leur composition et leurs propriétés fonctionnelles. Concernant la composition, on peut affirmer qu'elle est relativement bien connue et qu'elle est principalement contrôlée génétiquement. En revanche, l'environnement et donc la sécheresse influent sur les accumulations quantitatives, dépendantes de la source en C et N au niveau de l'organe. Malgré un changement de la composition et des rapports entre les différents composants signalé de longue date (Branlard et Triboi, 1983), l'origine de ces changements n'a été conceptualisée que relativement récemment, durant ces dix dernières années (Triboi et Triboi-Blondel, 1998 ; Triboi-Blondel et Triboi, 2000 ; Triboi et al., 2003). Le changement de la composition d'un composant majeur est induit par trois paramètres que sont la date d'initiation et d'arrêt de la synthèse et du coefficient d'allocation de C ou de N entre les différents composants. Comme exemple, nous analysons le changement de structure, composition et propriétés fonctionnelles de l'amidon et des protéines chez le blé et des lipides chez le colza et tournesol.

8.1) La structure et la composition de l'amidon

Chez les céréales, l'amidon est un polymère de deux polysaccharides, amylose et amylopectine. En tant que structure, l'amidon se trouve organisé en grains d'amidon de différentes tailles. Le rapport amylose /amylopectine et la distribution de taille de granules d'amidon déterminent en grande partie les propriétés fonctionnelles telles que le gonflement et la solubilité et finalement le pouvoir épaississant et gélifiant. La quantité d'amidon par grain varie avec la disponibilité en saccharose par grain, modulée par le génotype et par l'environnement, notamment par la température et la sécheresse, à travers le nombre de grains et la production d'assimilats C. Peu de résultats sont disponibles actuellement sur l'effet environnemental, notamment sur l'interaction sécheresse * température. Les résultats obtenus chez le blé dans le cadre du projet GRAINCO– AIP-Agraf (Triboi et al., résultats non publiés) sur l'interaction température – sécheresse nous tracent le cadre général des changements envisagés : une augmentation de la quantité d'amidon par grain d'environ 30 mg/grain est accompagnée par une augmentation de la proportion de petits grains, de 70% environ à 85%, et par une baisse de la teneur en amylose de 30 à environ 25% A l'origine de ces modifications, on trouve le développement du grain. En effet, les granules A de grande taille sont initiées précocement, contrairement aux granules B - de faible taille, initiées ultérieurement. Si la durée du développement du grain est diminuée par un stress, tel que la température ou la sécheresse (Daniel et Triboi, 2002), alors, le nombre de granules B diminue. Etant donné que la teneur en amylose (AM) des granules A et B est différente (Morrison, 1993 : $AM_A = 12.3 + 0.019$ LP et $AM_B = 8.7 + 0.019$LP, avec LP= lysophospholipide), il en résulte qu'une diminution de la quantité d'amidon par un stress augmente le rapport A/B et donc la teneur en amylose. De plus, ces changements structuraux et de composition ont une répercussion sur les propriétés fonctionnelles avec augmentation de la cristallinité et enthalpie de fusion et de gélatinisation.

8.2) La structure et la composition des protéines

Chez le blé, hormis la quantité de protéines, leur composition est un critère important de qualité car elle détermine les propriétés fonctionnelles du gluten et rhéologiques de la farine. Le déterminisme

génétique du polymorphisme des protéines et leur rôle dans l'élaboration des propriétés fonctionnelles sont relativement bien connus. En bref, un grain de blé contient deux grandes familles de protéines, enzymatique ou métabolique de type albumine et globuline (AG) et de réserve, de type gliadines (GLI) et gluténines (GLU). Les recherches sur la dynamique de leur accumulation a mis en évidence une synthèse précoce des AG, pendant la période de multiplication et élongation cellulaire de l'albumen, suivie d'une accumulation des GLI et GLN. Ainsi, le rapport AG / (GLI+GLN) augmente avec la disponibilité en N au niveau du grain, donc avec la quantité totale des protéines synthétisées dans le grain (Triboi et Triboi-Blondel, 2001). D'autre part, les GLI et les GLN ne sont pas homogènes car ces fractions sont à leur tour composées de plusieurs sous-fractions, α-, β-, γ- et ω-GLI et gluténines de faible et haut poids moléculaire, respectivement FPM- et HPM-GLN. Parmi ces sous-fractions, les HPM-GLN sont les plus importantes dans le déterminisme des propriétés rhéologiques. En effet dotées d'au moins deux groupes de SH- libres, elles constituent un noyau central d'agrégation et de polymérisation donnant naissance au réseau gluténique. Ainsi, le déterminisme génétique se manifeste par le type de protéines de chaque fraction, leur composition et leur capacité d'agrégation / polymérisation.

Concernant l'environnement, on connaissait l'effet de la nutrition azotée, mais d'importantes interrogations restaient sur l'effet climatique, notamment celui de la température et de la sécheresse, car, pour une même teneur en protéines, les propriétés rhéologiques présentaient une variation "aléatoire" importante. Une percée importante dans la compréhension de ces variations a été effectuée ces dix dernières années. En effet, en étudiant la dynamique d'accumulation des différentes fractions protéiques sous l'effet de l'azote, de la température et de la sécheresse, Triboi et al. (2001, 2003) ont montré des règles communes d'accumulation en fonction de la quantité totale de protéines du grain. De même, l'allocation entre les sous-fractions des gliadines ou des gluténines est peu variable et les quantités stockées dépendent seulement de la quantité totale de GLI ou GLN (Daniel et Triboi, 2001). Il en résulte que le rapport entre les différentes fractions et sous-fractions est dépendant principalement de la quantité de protéines accumulées dans le grain, contrôlée par la source en N au niveau du grain. Ces recherches ont conduit à l'élaboration du premier modèle de prévision de l'effet environnemental sur la quantité et la composition des protéines du blé (Martre et al., 2003). Les recherches récentes ont confirmé ces données et ont montré que le même processus est aussi à l'origine de l'effet génétique quantitatif (Martre et al., 2004). *Ainsi, l'effet de la sécheresse, de la température et de leurs interactions s'explique en plus grande partie par la diminution de la quantité totale de protéines par grain, car l'allocation entre les différentes fractions reste relativement constante.* Rappelons que ces deux facteurs du climat agissent principalement au niveau de la production d'assimilats C par la diminution de la durée en jours de la photosynthèse, et secondairement sur la synthèse de protéines dans le grain, car entre la durée en jours et la vitesse de synthèse par jour existe une forte compensation.

8.3) La structure et la composition des lipides

La biodiversité des lipides et de leur synthèse, même au niveau moléculaire, sont aujourd'hui bien connues et décrites dans d'excellentes synthèses (Voelker et Kinney, 2001). Ces connaissances ont contribué à un profond changement de la composition des lipides végétaux, en éliminant des acides gras toxiques (colza) et en favorisant la synthèse des acides gras à haute valeur santé (colza, tournesol). Cependant, comme chez les autres composantes, l'expression du potentiel génétique est modulée par l'environnement qui en modifiant la disponibilité en assimilats C, induit une variation importante de la quantité de lipides par grain(e) et même de leur composition en acides gras. Si l'effet climatique thermique était relativement bien connu (Trémolières et al, 1982), peu de travaux ont été consacrés à l'effet de la sécheresse et à l'interaction avec la température. Triboi-Blondel et Renard (1999) en étudiant le déterminisme climatique (interaction température * sécheresse pendant la période post-floraison) et génétique chez le colza ont enregistré une diminution de la masse d'une graine, de sa teneur en huile et un changement de la composition en acides gras de l'huile. L'étude de la dynamique d'accumulation de l'huile a montré une initiation et un dépôt relativement tardif au cours du

développement. A 200 degrés-jours après la fécondation, quand la graine de colza atteint environ 10% de sa taille finale, la teneur en huile est de 5 – 10%, composée de 50-70% d'acides gras saturés (C16:0 et C18:0, palmitique et stéarique respectivement) et une plus grande proportion de C18:2 (15-27% de linoléique) que de C18:1 (6-12% d'oléique). La composition en acides gras change alors rapidement au cours des jours suivants et les différentes proportions approchent celles observées dans la graine mure. A maturité, des températures élevées conduisent à une augmentation de l'acide oléique (C18:1) et une diminution de l'acide linolénique (C18:3). Ceci confirme les résultats obtenus par Trémolières et al. (1982). Des résultats similaires ont été obtenus aussi chez le tournesol (augmentation de la proportion de C18:1 et diminution du dernier maillon de la chaîne, l'acide linoléique (C18:2), ce qui montre bien une analogie de fonctionnement de ces deux espèces pour le métabolisme des acides gras (Triboi-Blondel et al, 2000). L'ensemble de ces modifications (diminution des acides gras saturés, augmentation de l'oléique et diminution de linolénique), inférieur à 3% pour l'huile de colza correspond à une amélioration de la qualité de l'huile. En revanche, à basse température et en conditions de stress hydrique, la teneur en acide oléique diminue et le linolénique augmente, ce qui dénote une détérioration qualitative. Enfin, notons que tous ces effets sont dus au changement de la croissance de l'embryon par rapport au péricarpe d'une part et par l'altération des mécanismes de synthèse des acides gras, d'autre part. Ainsi, la modification génétique de certaines désaturases, la désaturase linoléique du colza et oléique du tournesol sont d'un grand intérêt pour la compréhension de l'interaction génotype * environnement et l'augmentation de la stabilité de qualité de l'huile dans des conditions environnementales défavorables.

9. Micronutriments, composants issus du métabolisme secondaire, valeur santé.

Hormis la trilogie majeure glucides, protéines, lipides, certains composants mineurs par leur quantité sont présents dans les organes récoltés et sont dotés de propriétés fonctionnelles intéressantes pour la santé et /ou pour la transformation du produit. Il s'agit des minéraux et de composés organiques de type vitamines ou issus du métabolisme secondaire. De même sur les 15 vitamines, seules les B12 et D ne sont pas contenues dans le règne végétal. A celles–ci, ajoutons d'autres composés organiques souvent appelés "phytochemicals", avec des propriétés antioxydantes et protectrices faisant référence à leur rôle dans la nutrition humaine (Grusak et DellaPenna, 1999).

9.1) Les minéraux

Parmi les minéraux, hormis l'azote et le soufre qui sont contenus dans les protéines, 15 autres macro- et oligo-éléments sont essentiels pour la nutrition humaine, en ordre décroissant des besoins : K, Ca, P, Cl, Na, Mg, Fe, Zn, Mn, F, Cu, Mo, Cr, I, Se. Leur dynamique dans le système sol – plante est relativement bien connue. Leur concentration dans l'organe récolté est fonction de la biodisponibilité dans le sol et du fonctionnement de la plante (absorption, stockage et transfert dans l'organe récolté; Fageria et al., 2002). Ainsi, nous faisons référence seulement à la relation source – puits et à l'effet eau. L'eau intervient dans les deux aspects. Elle modifie la biodisponibilité dans le sol par des phénomènes d'oxydoréduction, solubilisation / précipitation, et de mobilité dans le sol. C'est le cas du P, Se, Mn, Fe. Au niveau de la plante, le contrôle de l'acquisition, l'allocation et le stockage est réalisé au niveau du fonctionnement du système racinaire, de la remobilisation des pools intermédiaires, de transport entre les organes, par des mécanismes complexes qui nécessitent d'être mieux connus (Grusack et al., 1999). Concernant l'effet de l'eau, même en absence d'une carence minérale, la sécheresse en modifiant la croissance et la quantité des composants majeurs induit un phénomène de dilution par rapport à d'autres composants moins altérés, d'autant plus importants que l'élément est localisé dans le compartiment moins affecté, par exemple dans le péricarpe chez les grain(e)s et que la remobilisation et le transport vers le puits n'est pas limitant. Pour cette raison, le poids d'un grain de blé est souvent

corrélé négativement avec la teneur en P, Mg, Se, Mn, Ca, K, Sr, Fe. D'autre part, bien que la teneur en protéines soit souvent corrélée négativement avec le poids de l'organe, car la source en N est moins diminuée par la sécheresse ou la température que celle en C, certains minéraux présentent une corrélation positive avec la teneur en protéines, surtout s'ils entrent dans la composition protéique (par exemple le S) ou s'ils sont déposés dans le compartiment de stockage. C'est le cas du S, P, Mn. Enfin, l'absorption de certains éléments s'arrête ou ralentit après la floraison et d'autres, comme le Ca, continuent d'être transportés avec le flux d'eau vers l'organe, grain(e) ou fruit, car ils ont un rôle important dans le métabolisme général de l'organe.

9.2) Métabolites secondaires

Les *composants organiques* issus du métabolisme secondaire présentent une très forte diversité (> 100 000 composés) et des teneurs souvent faibles, ce qui rend difficile leur étude. Leur rôle dans la vie de la plante et dans l'utilisation des récoltes est de plus en plus souligné (Gachon et al., 2005). Par exemple, les composés phénoliques représentent un groupe majeur de "phytochemicals" bien connus par leur activité antioxydante dont l'importance dans le fonctionnement de la plante et dans l'élaboration des principales caractéristiques organoleptiques des organes, graines ou fruits, comme la couleur, la saveur et les arômes a été depuis longtemps mise en évidence.

Au point de vue biochimique, ils sont répartis en quatre groupes : composés non-flavonoïdes, tannins, flavonoïdes et caroténoïdes. Parmi les premiers, citons les acides phénoliques (C6) (cyanamiques, benzoïque, ..) qui, suite à l'oxydation par les phénoloxydases sont impliqués dans le *brunissement* et qui participent au déterminisme de la flaveur et moins du goût ; les flavanes ($C_{15}H_{14}O$) qui ont des propriétés tannantes donnant l'astringence, et dont l'activité diminue avec le degré de polymérisation et au cours de la maturation des fruits. Polymérisés sous forme de flavolanes et oxydés, ils participent aussi au brunissement des fruits. Le second groupe, les flavonoïdes ou polyphénols proviennent de la polymérisation des acides phénoliques. Nombreux (>4 000), ils sont répartis en 14 classes dont six (anthocyanes, flavonols, flavanols, isoflavonoids, flavones, flavonones) ont des propriétés « santé » bien connues. Entre autres, ils sont à l'origine de la couleur. Enfin, les caroténoïdes sont présents sous différentes formes (phytoène, α-, β-, γ-carotène) en quantités relativement importantes dans les végétaux. Les pigments caroténoïdes sont impliqués dans le déterminisme de la coloration des fruits, légumes et même des grain(e)s. Leur dégradation conduit à la formation des composants aromatiques volatiles. Ainsi, le lycopène, le pigment rouge majeur chez la tomate et la pastèque, est à l'origine de nombreux arômes tels que le géranial.

Il en résulte donc que le monde végétal contient une pléthore de composants dont l'impact sur la valeur d'utilisation du produit sera de plus en plus déterminant non seulement par les aspects visuels mais aussi par les arômes et les propriétés fonctionnelles, à valeur santé ou économique (Berna et al., 2005). Pour plus d'informations sur leur composition biochimique, structure et propriétés fonctionnelles, nous indiquons quelques excellentes récentes synthèses : Yilmaz et Toledo (2004), Stintzing et Carle (2004), Skerget et al. (2005), Gachon et al. (2005), Lewinshon et al. (2005), Omoni et Aluko (2005). Les recherches dans ce domaine sont en plein développement. Il s'agit surtout d'approches biochimiques, nutritionnelles et génétiques, voire moléculaires. Les aspects environnementaux sont encore très peu étudiés, malgré l'importance évidemment croissante de ce domaine. Cependant, quelques données pertinentes, souvent disparates, existent aujourd'hui chez quelques espèces "traditionnelles" comme la vigne et le vin, la tomate, les céréales et les oléagineux, notamment le soja.

Chez *la vigne,* les composés phénoliques sont localisés essentiellement dans la pellicule (flavonols-quercitrin, anthocyanes) et dans la graine (flavan-3-ols). Ainsi, la taille de la baie, en modifiant le rapport surface / volume, est un premier facteur de variation de la concentration du moût de raisin en phénols. Il en résulte que des facteurs environnementaux comme l'eau, en modifiant la taille, changent indirectement la composition du moût et finalement du vin. Ojeda et al. (2002) en étudiant l'effet de la

sécheresse en fonction de son intensité et de sa date d'intervention ont mis en évidence les deux voies de variation de la concentration en composés phénoliques :

a) Augmentation de la proportion de la pellicule dans la masse de la baie car la diminution de la taille de la baie est due exclusivement à l'effet négatif de la sécheresse sur la taille du péricarpe. Dans cette expérimentation, la taille de la baie diminue de 47 et 68 % pour un déficit hydrique sévère (S1) ou modéré (S2) pendant la période floraison – véraison et de 85% pour un stress après la véraison (S3). Ainsi le rapport pellicule/ masse de la baie augmente depuis 0.108 dans le témoin irrigué à : 0.120 pour S2 et S3 et 0.125 pour S1.

b) Modification de la synthèse des différents constituants :

- un stress hydrique précoce (avant véraison) augmente la synthèse des flavonols et diminue celle des flavan-3-ols (tannin total)
- un stress après la véraison augmente les proanthocyanes et les anthocyanes
- le degré de polymérisation augmente dans tous les cas. Ainsi, l'astringence et peut-être l'amertume due aux monomères de catéchine et épicatéchine diminuent.

Ces données ont été confirmées par Deloire *et al*. (2004) qui, en analysant la teneur en anthocyanes de la pellicule en fonction du type de sol, montrent qu'une contrainte hydrique moyenne à forte (potentiel foliaire de base entre -0.4 et -0.6 MPa) et progressive durant la maturation est favorable à la synthèse des anthocyanes. De plus, en tenant compte de l'interaction anthocyanes - tannins dans la qualité finale, la sécheresse après la véraison parait la plus favorable pour l'élaboration de la qualité. Ces auteurs signalent aussi en un effet variétal, car le Grenache noir répond différemment du Syrah. Il est évident aussi que, pour les cépages blancs, d'autres composants comme les arômes (par exemple les terpènes : linalol, géraniol, nérol, terpinéol, citronellol, etc) sont pris en compte dans l'élaboration de la qualité à la place des composés phénoliques qui produisent une instabilité de la couleur et un goût amer. Sur le cépage Sauvignon blanc, Peyrot des Gachons et al. (2005), en étudiant l'effet de l'eau sur trois précurseurs (p-4MM : genêt, bois ; p-4MMPOH : agrumes, citron ; et p-3MH : grapefruit, fruit de la passion) des thiols volatils, ont montré qu'un déficit hydrique sévère limite le potentiel aromatique ; en revanche, un déficit modéré est favorable au développement aromatique surtout si la récolte est effectuée au pic maximal ou légèrement après pour le composant le plus variable p-4MMP. Notons aussi les résultats de Medrano et al. (2003) qui, synthétisant 10 années de recherche sur deux cépages en Espagne, concluent à une étroite relation entre le rendement et la sécheresse, due à l'effet sur la photosynthèse. En revanche, la relation sécheresse - qualité implique "la disponibilité" en eau au niveau de l'organe, mais n'est pas liée au rendement ou à la photosynthèse.

Des résultats similaires montrant un effet positif d'un léger stress hydrique sur certains composés du métabolisme secondaire impliqués dans la qualité ont été obtenus aussi chez d'autres espèces, comme *la tomate (*Dumas et al., 2003) et *la pêche* (Monet, 1983). De même, certains résultats obtenus chez *les grain(e)s* respectent les règles générales mises en évidence précédemment. Par exemple, étant donnée la composition spécifique des différents compartiments d'une graine, une simple modification du rapport entre compartiments induit un changement global dans la composition. Dans ce sens, *le blé* est un modèle exemplaire car les minéraux sont localisés dans les couches extérieures, le péricarpe (le son), les caroténoïdes et les phytates dans la couche à aleurone, les lipides essentiellement dans le germe, les vitamines dans le germe et le son. Chez le *soja*, les isoflavones, connus par leur propriétés « santé » (diminution des certains cancers, de l'ostéoporose, des maladies cardiovasculaires et des symptômes dus à la ménopause) sont localisés surtout dans le germe. Les cotylédons, qui représentent environ 90% de la masse de la graine, contiennent 0.2 à 1% isoflavones, tandis que le germe, 3% de la masse de la graine, possède une concentration de 4 à 10 fois supérieure. De plus leur composition est variable, car parmi les trois types d'isoflavones, daidzéine, génistéine et glycitéine, la dernière est contenue presque exclusivement dans le germe (30 à 50% du total d'isoflavones). En revanche, les

cotylédons sont plus concentrés en génistéine (Daydé et al, 2002). Comme chez d'autres espèces, leur teneur est contrôlée génétiquement, mais il existe une forte interaction génotype * environnement (G*E) : une irrigation pendant le remplissage des graines augmente significativement la teneur en isoflavones, d'autant plus que la température est basse. Ceci est dû à un effet direct sur le fonctionnement de la graine car sa masse est restée constante (Lozovaya et al., 2005). Si l'environnement modifie le poids de la graine (effet lieu par la date et l'intensité des stress), une corrélation positive de la teneur en isoflavones avec le poids de la graine et négative avec la teneur en protéines a été enregistrée. Ceci pourrait être dû, au moins en partie, au changement de la structure de la graine, car l'effet est plus marquant au niveau des cotylédons (+ 27 à 34 %) que du germe (+ 8 à 16 %) (Dayde et al., 2004). Une interaction G*E a été observée aussi sur la composition des isoflavones : l'augmentation de la quantité totale d'isoflavones par graine est accompagnée par une augmentation de la teneur en daidzéine chez la variété Queen et une diminution chez Imari. Ces résultats indiquent comme conditions les plus favorables pour l'accumulation des isoflavones, les températures « fraîches » tardives qui semblent agir de manière synergique avec une irrigation tardive

Soulignons aussi que le progrès dans le domaine analytique et moléculaire rend possible de plus en plus la compréhension des mécanismes impliqués dans ces variations. En attendant d'avoir des connaissances permettant une *modélisation fonctionnelle*, le développement des recherches sur l'expression selon l'environnement, et donc des modèles statistiques ou semi-fonctionnels représente un objectif important pour les futures recherches (Struik et al., 2005).

9.3) Composantes toxiques

Hormis ces effets d'un stress hydrique, qui sont essentiellement d'ordre économique et dans certains cas positifs au point de vue "santé", on peut s'interroger sur les effets "santé " négatifs. Doré et al. (2002), dans leur synthèse sur l'impact négatif des pratiques agricoles sur la sécurité sanitaire des aliments, mentionnent les contaminants possibles et les voies de contamination. Nous ne citerons que les deux catégories de contaminants qui semblent plus probables : les minéraux toxiques (éléments traces) et les mycotoxines.

La probabilité d'avoir des concentrations élevées en *minéraux* qui les rendent toxiques, notamment en métaux lourds, est très faible, car, d'une part, la plante possède « des filtres » entre les organes (exemple du passage vers le grain) et, d'autre part, les conditions édaphiques conduisant à une accumulation excessive (pollution par utilisation des boues riches en métaux, anciens sites industriels, etc.) sont très rares.

L'effet toxique des *mycotoxines*, composés du métabolisme secondaire des champignons, est connu depuis environ 50 ans. Elles sont produites principalement par l'Aspergillus, le Penicillium et le Fusarium. Ainsi, tous les végétaux pourraient être concernés, et ainsi les aliments produits et même le vin ! Cependant, les porteurs les plus fréquents sont les céréales. Chez le blé, la production de mycotoxines par le Fusarium sp. est fonction de la température et de l'humidité de l'air principalement à la floraison et les différentes espèces ont des exigences différentes (Hope et al., 2005). L'humidité élevée (brumisation) est un facteur favorisant le développement des champignons et la production de deoxynivlenol - DON (Lemmens et al., 2004). Cependant, comme l'accumulation du DON augmente pendant environ 6 semaines après l'infection et décroît ensuite, les résultats finaux sont apparemment variables. Ces auteurs mentionnent aussi un effet variétal et une bonne relation entre les symptômes visuels de contamination et la production de DON, mais seulement pour des niveaux modérés de contamination. Enfin, Champeil et al. (2004) dans leur synthèse sur l'effet des différents facteurs au niveau du système de culture, mentionnent comme favorables la profondeur du travail du sol, le précèdent, et le cultivar. Quant à l'effet de l'irrigation, elle favorise le développement du pathogène, la fréquence et la sévérité de l'attaque, mais l'effet sur la production des mycotoxines reste variable et difficile à prédire car en conditions naturelles il n'y a pas une bonne corrélation entre l'intensité de

l'attaque par Fusarium sp. et la production des DON. De même, chez le maïs il n'y a pas de corrélation entre l'attaque de *Fusarium poae* et la production de toxines, comme le nivalenol. Ainsi, la production de toxines dans un champ cultivé reste un mystère. Cependant, le climat à la floraison et les semaines qui suivent la floraison reste le principal facteur de risque, mais d'autres facteurs considérés comme 'secondaires' modulent l'effet pluie, et ce d'autant plus qu'ils sont nombreux (Grosjean et Barrier-Guillot, 2004).

10. Conclusions générales

A partir de l'analyse précédente, plusieurs conclusions générales peuvent être formulées sur l'effet la relation sécheresse - qualité:

1. D'une manière générale, une sécheresse diminue la production de biomasse principalement par deux mécanismes : diminution de la surface d'interception du rayonnement et de la durée de photosynthèse.
2. La production d'assimilats C étant plus touchée que les asimilats N, le rapport C / N diminue. Ainsi, la concentration des composants majeurs synthétisés à partir des assimilats C (amidon, lipides …) diminue et la concentration en protéines augmente.
3. Les répercussions au niveau d'un organe sont fonction du rapport source / puits, modifié par l'intensité de la sécheresse et la date d'intervention par rapport au développement de la plante et de l'organe. En général, la taille de l'organe et donc la quantité des composants stockés diminuent. Ces changements sont positifs ou négatifs selon l'utilisation du produit, évaluée par la teneur en protéines, lipides, amidon, etc.
4. Le changement quantitatif au niveau des composants majeurs (amidon, lipides, protéines) induit un changement qualitatif au niveau de leur constitution et structure, de leur propriétés fonctionnelles et donc technologiques.
5. La sécheresse étant un stress, elle induit des mécanismes de défense matérialisés entre autres par le changement des composés dits mineurs ou issus du métabolisme secondaire. La valeur santé et technologique de ces composés est fonction de l'espèce et de l'utilisation du produit. Ces modifications ont pour origine le changement du rapport entre les différents compartiments de l'organe récolté et la modification des processus de synthèse et d'accumulation.
6. L'irrigation en optimisant la production de biomasse n'est pas dans tous les cas synonyme de « qualité supérieure ». La prise en compte de ces changements au niveau de la composition nécessite chez certaines espèces, comme les fruits, un changement de la technologie de production, par l'utilisation des « sécheresses contrôlées » à certains stades de développement
7. Nos connaissances actuelles au niveau de la variation de la composition des organes sont encore très limitées. Les premiers modèles de l'élaboration de la masse d'un organe et de sa composition primaire viennent d'être élaborés (blé, pêche..). Ils nécessitent d'être complétés par le développement et la compartimentation des organes, ainsi que par leur croissance et composition spécifique en composants majeurs mais aussi en composants secondaires à valeur santé et technologique. La variabilité génétique et l'effet de l'environnement sur l'extériorisation du potentiel génétique sont les deux objectifs majeurs de ces futures recherches.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier vivement toutes les personnes qui les ont aidés dans la réalisation de cette synthèse en leur envoyant volontairement des tirés à part de leurs travaux, des commentaires ou par leurs discussions et observations: Monique Berger, Marc Bonhomme, Philippe

Bussière, Anne Chartier, Eric Duchêne, Yvon Dumas, Michel Génard, Françoise Lescouret, Pierre Martre, Nathalie Munier-Jolain, Hernan Ojeda, Philippe Vivien. Ils remercient aussi Christian Huyghe pour ses observations et son aide apportée à la publication de cette synthèse.

Références bibliographiques

Altenbach S.B., DuPont F.M., Kothari K.M., Chan R., Johnson E.L., Lieu D., 2003. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US Spring wheat. Journal of Cereal Science 37, 9-20.

Berna A., Lammertyn J., Buysens S., DiNatale C., Nicolaï B.M., 2005. Mapping consumer liking of tomatoes with fast aroma profiling techniques. Postharvest Biology and Technology 38, 115-127.

Bertin N., Guichard S., Leonardi C., Longuenesse J.J., Langlois D., Navez B., 2000. Seasonal evolution of the quality of fresh glasshouse tomatoes under Mediterranean conditions, as affected by air vapour pressure deficit and plant fruit load. Annals of Botany 85, 741-750.

Besset J.K, Génard M., Girard T., Serra V., Bussi C., 2001. Effect of water stress applied during the final stage of rapid growth on peach tree (cv. Big-Top). Scientia Horticulturae 91, 289-303.

Bindi M., Fibbi L., Migliette F., 2001. Free Air CO_2 Enrichment (FACE) of grapevine: II Growth and quality and wine in response to elevated CO_2 concentration. European Journal of Agronomy 14, 145-155.

Branlard G., Triboi E., 1983. Influence du milieu de culture sur les concentrations relatives des bandes de gliadines chez le blé tendre. Comptes Rendus Académie de Science. Paris, 297, série III, 229-233.

Bussières P., 2002. Water import in the young tomato fruit limited by pedicel resistance and calyx transpiration. Functional Plant Biology 29, 631-641.

Champeix A., Doré T., Fourbet J.F., 2004. Fusarium head blight: epidemiological origin of the effects of cultural practices on head blight attacks and the production of mycotoxins by Fusarium in wheat grains. Plant Science 166, 1389-1415.

Chalmers D.J., Mitchell P.D., Jerie P.H., 1985. The relation between irrigation, growth and productivity of peach tree. Acta Horticulturae 173, 283-288.

Champolivier L., Merrien A., 1996. Effects of water stress applied at different growth stages to Brassica napus L. var. oleifera on yield, yield components and seed quality. European Journal of Agronomy 5, 153-160.

Chone X., Van Leeuwen C., Du Bourdieu D., Gaudillères J.P., 2001. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. Annals of Botany 87, 477-483.

Daniel C., Triboi E., 2001. Effects of temperature and nitrogen nutrition on the accumulation of the gliadins analysed by RP-HPLC. Australian Journal of Plant Physiology 28, 1197-1205.

Daniel C., Triboi E., 2002. Changes in wheat protein aggregation during grain development: effects of temperatures and water stress. European Journal of Agronomy 16, 1-12.

Daydé J., Berger M., Theodorou V., 2002. Variation of soybean isoflavones content and composition. *International Soya Conference & Exhibition*, 06-09/11/2002, Beijing, China, Technical committee, 361-362.

Daydé J., Berger M., Theodorou V., 2004. Screening and breeding soybeans for isoflavone content and composition. In: Moscardi F., Hoffman-Crampo CB., Saraiva OF., Galerani PR., Krzyzanowski FC, Carrao-Panizzi MC (Eds*), IV International Soybean Processing and Utilization Conference (ISPUC IV),* 29/02-05/03/2004, Foz do Iguassu, PR, Brazil, Embrapa, 845-851.

Deloire A, Carbonneau A, Wang ZP, Ojeda H., 2004. Vine and water a short review. Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin 38, 1-13.

Doré T., Le Bail M., Verger P., 2002. Pratiques agricoles et sécurité des aliments en production végétale. Cahiers Agriculture 11, 177-185.

Duchêne E., Schneider C., 2000. Grapevine and climatic change: a glance at the situation in Alsace. Agronomy Sustainability Development 25, 93-99.

Dumas Y., Dadomo M., Di Lucca G., Grolier P., 2003. Effects of environnemental factors and agricultural techniques on antioxydant content of tomatoes. Journal of the Science of Food and Agriculture 83, 369-382.

Egli D.B., 2004. Seed-fill duration and yield of grain crops. Advances in Agronomy 83, 243-279.

Egli D.B., Bruening W.P., 2004. Water stress, photosynthesis, seed sucrose levels and seed growth in soybean. Journal of Agricultural Science 142, 1-8.

Escoffier I., 2005. Qualité du soja. Piloter l'irrigation pour viser la protéine. *La France agricole*, 03/06/2005

Fageria N.K., Baligar V.C., Clark R.B., 2002. Micronutriments in crop production. Advances in Agronomy 77, 185-267.

Faust M., 1989. Physiology of temperate zone fruit trees. John Willey & Sons Eds, 206-260.

Fishman S., Génard M., 1998. A biophysical model of fruit growth: simulation of seasonal and diurnal dynamics of mass. Plant, Cell and Environment 21, 739-752.

Fonseca A.E., Westgate M.E., 2005. Relationship between desiccation and viability of maize pollen. Field Crops Research 94, 114-125.

Gachon C.M.M., Janglois-Meurinne M, Saindrenan P., 2005. Plant secondary metabolism glycosyltransferases: the emerging functional analysis. Trends in Plant Science 10, 542-549.

Garnon V., Merrien A., 2004. Pénurie d'huile dans les graines de tournesol en 2003. Oléoscope 76, 4-5.

Gaudillère J.P., Van Leeuwen C., Ollat N., 2002. Carbon isotope composition of sugars in grapevine an integrated indicator of vineyard water status. Journal of Experimental Botany 53, 369, 757-763.

Génard M., Huguet J.G., 1996. Modelling the response of peach fruit growth to water stress. Tree Physiology 16, 407-415.

Génard M., Lescouret F., 2004. Modelling fruit quality: ecophysiological, agronomiccal and ecological perspectives. In : Dris R and Jain SM (eds)., *Production practices and quality assessment of food crops, Vol 1, "Preharvest practice*", Kluwer Academic Publisher, Netherlands, 47-82.

Girona J., Mata M., Arbones A., Alegre S., Rufat J., Marsal J., 2003. Peach tree response to single and combined regulated deficit irrigation regimes under shallow soilsJournal of the American Society for Horticultural Science 128, 432-440.

Gelly M., Recasens I., Mata M., Arbones A., Rufat J., Girona J., Marsal J., 2003. Effects of water deficit during stage II of peach fruit development and postharvest on fruit quality and ethylene production. Journal of Horticultural Science & Biotechnology 78, 324-330.

Guichard S., Bertin N., Leonardi C., Gary C., 2001. Tomato fruit quality in relation to water and carbon fluxes. Agronomie 21, 385-392.

Gooding M.J., Ellist R.H., Shewry P.R., Schofield J.D., 2003. Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. Journal of Cereal Science 37, 295-309.

Gonzales - Altozano P., Castel J.R., 1999. Regulated deficit irrigation in Clemantina de Nules citrus tree: I. Yield and fruit quality effects. Journal of Horticultural Science & Biotechnology 74, 706-713.

Gonzales - Altozano P., Castel JR., 1999. Regulated deficit irrigation in Clemantina de Nules citrus tree: II. Vegetative growth. Journal of Horticultural Science & Biotechnology 75, 388-392.

Grosjean F., Barrier-Guillot B., 2004. Facteurs de variation et évaluation de la teneur en mycotoxines des céréales françaises. Dans « Action transversale «Mycothoxines » , Séminaire Bilan Toulouse 25-26 oct, INRA, 32-35.

Grusak M.A., Della Penna D., 1999. Improving the nutrient composition of plants to enhance human nutrition and health. Annual Review Physiology Plant Molecular Biology 50, 133-161.

Grusack M.A., Pearson J.N., Marentes E., 1999. The physiology of micronutrient homeostasis in field crops. Field Crops Research 60, 41-51.

Hiler E.A., Van Bavel C.H.M., Hossain M.M., Jordan W.R., 1972. Sensivity of southern peas to plant water deficit at three growth stages. Agronomy Journal 64, 60-64.

Hockerna B.R., Etxeberria E., 2001. Metabolic contributors to drought-enhanched accumulation of sugars and acids in oranges. Journal of the American Society for Horticultural Science 126, 599-605.

Hocking P.J., Kirkegaard J.A., Angus J.F., Gibson A.H., Koetz E.A., 1997. Comparison of canola, Indian mustard and Linola in two contrasting environments. I. Effects of nitrogen fertilizer on dry-matter production, seed yield and seed quality. Field Crops Research 49, 107-125.

Hope R., Aldred D., Magan N., 2005. Comparison of environmental profiles for growth and deoxynivalenol production by *Fusarium culmorum* and *F graminearum* on wheat grain. Letters in Applied Microbiology 40, 295-300.

Huglin P., 1986. Biologie et écologie de la vigne. INRA (ed), Payot Lausanne, Technique &Documentation, Paris, 125-151.

Kays SJ., 1999. Preharvest factors affecting appearance. Postharvest Biology and Technology 15, 233-247.

Lebon E., Dumas V, Pieri P., Schultz H.R., 2003. Modelling the seasonal dynamics of soil water balance of vineyard. Functional Plant Biology 30, 699-710.

Lemmens M, Buerstmaryr H., Krska R., Schuhmacher R., Grausgruber H., Ruckenbauer P., 2004. The effect of inoculation treatment and long-term application of moisture on *Fusarium* head blight symptoms and deoxynovalenol contamination in wheat grains. European Journal of Plant Pathology 110, 299-308.

Lescourret F., Blecher N., Habib R., Chadoeuf J., Agostini D., Pailly O., Vaissière B., Poggi I., 1999. Development of a simulation model for studying kiwi fruit orchard management. Agricultural Systems 59, 215-239.

Lescourret F., Génard M., 2005. A virtual peach fruit model simulating changes in fruit quality during the final stage of fruit growth. Tree Physiology 25, 1303-1315.

Lozovaya V.V., Lygin A.V., Ulanov A.V., Nelson R.L., Dayde J., Widhohn J.M., 2005. Effect of temperature and soil moisture status during seed development on soybean isoflavone seed concentration and composition. Crop Science 45, 1934-1940.

Lewinsohn E., Sitrit Y, Bar E, Azulay Y., Ibdah M., Meir A., Yosef E., Zamir D., Tadmor Y., 2005. Not just colors - carotenoid degradation as a link between pigmentation and aroma in tomato and watermelon fruit. Trends in Food Science & Technology 16, 407-415.

Lawlor D.W., 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. Journal of Experimental Botany 53, 370, 773-787.

Martre P., Samoil V., Triboi E., Branlard G., 2004. Grain protein composition for hexaploid bread wheat (Triticum aestivum). and related diploid and tetraploid species. A general scheme. *VIII ESA Congress: European agriculture in a global context*, 11-15/07 2004, LVL Copenhagen, Denmark, Oral presentation et Book of Proceedings, 535-536.

Martre P., Porter J.R., Jamiesson P., Triboi E., 2003. Modelling Grain Nitrogen Accumulation and Protein Composition to Understand the Sink/Source Regulations of Nitrogen Remobilization for Wheat. Plant Physiology 133, 1959-1967.

Marwede V., Schierholt A., Mollers C., Becker H.C., 2004. Genotype x environment interactions and heritability of tocopherol contents in canola. Crop Science 44, 728-731.

Medrano H., Escalona JM., Cifre J., Bota J., Flexas J., 2003. A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from photosynthesis to grape yield and quality. Functional Plant Biology 30 607-619.

Mériaux S., Rollin H., Rutten P., 1979. Effets de la sécheresse sur la vigne I. Etude sur Cabernet-Sauvignon. Annales Agronomiques, 30, 553-575.

Monet R., 1983. Le pêcher. Génétique et physiologie. INRA (ed), Masson, 86-96.

Morrisson W.R., 1993. Cereal starch granule development and composition. In: Shewry PR and Stobart K (ed.). *Seed Storage Compounds*. Oxford Science Publications, 175-206.

Ojeda H., Deloire A., Carbonneau A., 2001. Influence of water deficits on grape berry growth. Vitis 40, 141-145.

Ojeda H., Kraeva E., Deloire A., Carbonneau A., Andary C., 2002. Influence of pre and post-veraison water deficits on synthesis and concentration of skins phenolic compounds during the berry growth of Shiraz grapes (*Vitis vinifera* L.). American Journal of Oenology and Viticulture 53, 261-267.

Omoni A.O., Aluko R.E., 2005. The anti-carcinogenic effects of lycopene: review. Trends in Food Science & Technology 16, 344-350.

Payant J.C., Salançon E., 2004. Comportement de la vigne face à la canicule et la sécheresse de 2003. Progrès Agricole et Viticole 121, 282-286

Peyrot des Gachons C., Van Leeuwen C.V., Tominaga T., Soyer J.P., Gaudillère J.P, Dubourdieu D., 2005. Influence of water and nitrogen deficit on fruit ripening and aroma potential of Vitis vinifera L cv Sauvignon blanc in field conditions. Journal of the Science Food and Agriculture 85, 73-85.

Richardson A.C., Marsh K.B., Boldingh H.L., Pikering A.H., Bulley S.M., Frearson N.J., Ferguson A.R., Thornber S.E., Bolitho K.M., Macrae E.A., 2004. High growing temperature reduces fruit carbohydrate and vitamin C in kiwifruit. Plant, Cell and Environment 27, 423-435.

Robelin M., 1963. Contribution à l'étude du comportement du maïs-grain vis-à-vis de la sécheresse. Journées internationales de l'irrigation, AGPM Ed, 69-76.

Ruffner H.P., Brem S., Malpiero U., 1983. The physiology of acid metabolism in grape berry ripening. Acta Horticulturae 139, 123-127.

Skerget M., Kotnik P., Hadolin M., Hras A.R., Simonic M., Knez Z., 2005. Phenols, proanthocyanidins, flavones and flavonols in some plant materials and their antioxidant activities. Food Chemistry 89, 194-198.

Sofield I., Evans L.T., Cook M.G., Wardlaw I.F., 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. Australian Journal of Plant Physiology 4, 785-797.

Stintzing F.C., Carle R., 2004. Functional properties of anthocyanins and betalains in plants, food, and in human nutrition. Trends in Food Science & Technology 15, 19-38.

Struick P.C., Yin X., de Visser P., 2005. Complex quality traits: now time to model. Trends in Plant Science 10, 513-516.

Torrecillas A., Domingo R., Galego R., Ruiz-Sanchez M.C., 2004. Apricot tree response to withholding irrigation at different phenological periods. Scientia Horticulturae 85, 201-205.

Trémolières A., Dubacq J., Drapier D., 1982. Unsaturated fatty acids in maturing seeds of sunflower and rape: regulation by temperature and light intensity. Phytochemistry 21, 41-45.

Triboi-Blondel A.M., 1978. Effets de différents régimes d'alimentation hydrique sur l'activité in vivo de la nitrate-réductase dans les feuilles de Dactyle. Comptes Rendus Académie Science, Paris, 286, Série D, 1795-1798.

Triboi-Blondel A.M., Renard M., 1999. Effects of temperature and water stress on fatty acid composition of rapeseed oil. *10th International Rapeseed Congress,* 26-29/09 1999, Canberra, Australia, 4 p.

Triboi-Blondel A.M., Triboi E., 2000. A modelling approach to integrate the effects of post-anthesis temperature and water stress on grain growth and composition of wheat, rapeseed and sunflower. Proc ESA, *3rd International Crop Science Congress,* 17-22/08 2000, Hambourg (Germany)

Triboi-Blondel A.M., Bonnemoy B., Falcimagne R., Martignac M., Messaoud J., Philippon J., Vear F., (2000). The effect of temperature from flowering to maturity on seed composition of high oleic sunflower inbred and mid-oleic hybrids. In: *Proceedings of 15th International Sunflower Conference,* 12-15/06 2000, Toulouse, France, A66-72.

Triboi E., Triboi-Blondel A.M., 1998. Concept for the analysis of environmental and agronomical effects on grain quality. *5th ESA Congress*, 28/06 - 02/07 1998, Nitra, Poster et Résumé, ESA - Short communication, vol I, 251-252.

Triboi E., Triboi-Blondel A.M., 2001. Environmental effects on wheat grain growth and composition. Aspects of Applied Biology 94, 91-101.

Triboi E., Triboi-Blondel A.M., 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem – invited paper. European Journal of Agronomy 16, 163-186.

Triboi E., Colonna P., Gallant D., 2000. Déterminisme climatique et agronomique du poids du grain et de sa composition protéique chez le blé d'hiver. GRAINCO, Projet AIP Agraf, CR résultats

Triboi E., Martre P., Triboi A.M., 2003. Environmentally-induced changes of proteins composition for developing grain of wheat are related to changes in total protein content. Journal of Experimental Botany 84, 1731-1742.

Triboi E., Martre P., Girousse C., Ravel C., Triboi-Blondel A.M., 2006. Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat. European Journal of Agronomy 25, 505-513.

Voelker T., Kinney A., 2001. Variations in the biosynthesis of seed – storage lipids. Annual Review of Plant Molecular Biology 52, 335-361.

Westwood M.V., 1978. Temperate - zone pomology. Freeman WH and Company, Eds, New York, 200-203.

Wu B.-H., Génard M., Lescourret F., Gomez L., Li S.-H., 2002. Influence of assimilate and water supply on seasonal variation of acids in peach (cv Suncrest). Journal of the Science of Food and Agriculture 82, 1829-2002.

Yilmaz Y., Toledo R.T., 2004. Health aspects of functional grape seed constituents. Trends in Food Science & Technology 15, 422-443.