

« LE POTASSIUM, REMEDE CONTRE LA SECHERESSE ? »

Martineau E. Jordan-Meille L. Domec JC.

1. Introduction

Dans les années à venir, il faut s'attendre à une augmentation de températures de plusieurs degrés à la surface du globe, corrélée à une augmentation de la fréquence des sécheresses estivales (rapport IPCC, Pachauri et al., 2014). Les régions tempérées d'Europe de l'Ouest ne seront pas épargnées, et connaîtront des perturbations au niveau de leurs productions agricoles. Les espèces d'été telles que le maïs devraient subir des répercussions négatives sur leur production (Pachauri et al., 2014). Par exemple, dans le Sud Ouest de la France, région berceau de la production de maïs, les précipitations devraient diminuer durant l'été dans les années 2050 d'où une augmentation du nombre de jours consécutifs sans pluie (Lehner et al., 2006; Lobell et al., 2011; Pachauri et al., 2014). La force économique de cette filière pousse les agriculteurs à chercher des adaptations de leurs itinéraires techniques plutôt qu'à supprimer cette plante de leurs cultures. La nutrition potassique peut être un de ces leviers.

L'idée que la nutrition potassique puisse agir sur la résistance des plantes au stress hydrique n'est pas récente (Blanchet et al., 1962; Evans et al., 1977; Hsiao and Lauchli, 1986). Mais ces dernières années, la littérature consacrée à ce sujet s'est faite plus importante : depuis 2010, une quarantaine d'articles ont été consacrés à la relation entre le potassium (K) et l'eau en agriculture et en écophysiologie. Ce constat est aujourd'hui au centre des revues les plus récentes sur la question du rôle du K en agriculture (Cakmak, 2005; Römheld and Kirkby, 2010; Sardans and Peñuelas, 2015; Zörb et al., 2014). Les plantes manquant de K développeraient une sensibilité accrue au stress hydrique, et inversement pour celles dont l'alimentation est confortable (Aslam et al., 2013). Au moins trois raisons soutiennent l'importance de la nutrition potassique des peuplements végétaux dans leur capacité à résister à un stress hydrique (Wang et al., 2013).

A) Le K est le cation principal des plantes et uniquement sous forme soluble dans l'eau des tissus. Il est étroitement lié aux composantes du potentiel hydrique (Mengel and Arneke, 1982). A ce titre, il participe à la turgescence des cellules en croissance, maintient leur teneur en eau, et tient une place de premier ordre dans l'osmorégulation (Fournier et al., 2005) ainsi que dans la régulation stomatique (Arquero et al., 2006; Benlloch-González et al., 2008; Hsiao et al., 1976).

B) Une alimentation correcte en K favorise la croissance racinaire, notamment des racines latérales (Armengaud et al., 2004; Cakmak et al., 1994; Claassen et al., 1986; Egilla et al., 2001; Ericsson, 1995) et rallongerait la durée de vie des racines (Egilla et al., 2001). Cela participe à l'augmentation de la réserve utile par prospection accrue du sol. De plus, des résultats sur les propriétés physiques des sols montrent que, à l'instar du calcium, le potassium participe aussi à l'amélioration de la capacité de rétention en eau du sol (Damm et al., 2013).

C) Le K rallonge la durée de vie des feuilles en permettant l'élimination des radicaux libres dont la formation est souvent consécutive à des épisodes de stress hydriques et thermiques (Cakmak, 2005). Le maintien d'une surface foliaire photosynthétiquement active malgré un manque d'eau est un des principaux avantages relevés par Christina et al. (2015) sur culture d'Eucalyptus, à l'origine d'une meilleure productivité des plantes fertilisées en K.

La quantification de l'effet de la nutrition potassique sur la manière dont les plantes utilisent l'eau peut se faire à travers le calcul d'un indicateur intégratif, l'efficacité d'utilisation de (WUE), définie comme le rapport d'une quantité d'eau nécessaire à une production de biomasse. Compte tenu des difficultés expérimentales, les études intégrant sur le long terme la production de biomasse et le cumul des quantités d'eau transpirées, au champ, sont rares (Andersen et al., 1992; Battie-Laclau et al., 2016), ou alors reposent sur de la modélisation (Grzebisz et al., 2013; Yu et al., 2004). Il ressort de ces études un net avantage des cultures recevant une dose correcte de potassium.

La plupart des études traitant d'interactions "eau/potassium" ont longtemps focalisé sur quelques mécanismes physiologiques isolés (fonctionnement stomatique, Arquero et al., 2006, neutralisation des radicaux libres, Cakmak 2005). Les approches plus intégratives en conditions réelles de terrain sont plus rares, car expérimentalement plus difficiles à mener et climatiquement plus aléatoires. Au champ, l'obtention de régimes hydriques différenciés peut se faire par exclusion d'une part des précipitations (voir à ce sujet l'excellent site expérimental d'Itatinga sur plantation d'Eucalyptus, au Brésil, Battie-Laclau et al., 2014) ou par des apports d'eau d'irrigation différenciés (Fanaei et al., (2009) sur une culture de moutarde). Les études auxquelles nous nous référons sur cette culture sont réalisées en conditions contrôlées (Jordan-Meille and Pellerin, 2008), ou alors fondées sur une part de modélisation (Grzebisz et al., 2013) ou d'études bibliographiques (Aslam et al., 2013).

Ce manque de références au champ nous a poussé à tester en vraie grandeur, lors d'une année à forte contrainte hydrique (2015) l'effet d'une fertilisation différenciée en K sur la réponse d'une culture de maïs (*Zea mays*) soumise à des apports différenciés d'eau. L'objectif de cette étude est de traiter de la question suivante : l'alimentation potassique d'une culture de maïs a-t-elle un effet sur sa capacité à résister au stress hydrique, tout au long de son cycle de développement ? Lors de cette expérimentation, la mesure et l'analyse de plusieurs variables-clés du développement, de la croissance et de l'état physiologique de la plante de maïs ont été réalisées. D'un point de vue opérationnel, les retombées de cette recherche concernent l'amélioration des pratiques de fertilisation en fonction des régimes hydriques.

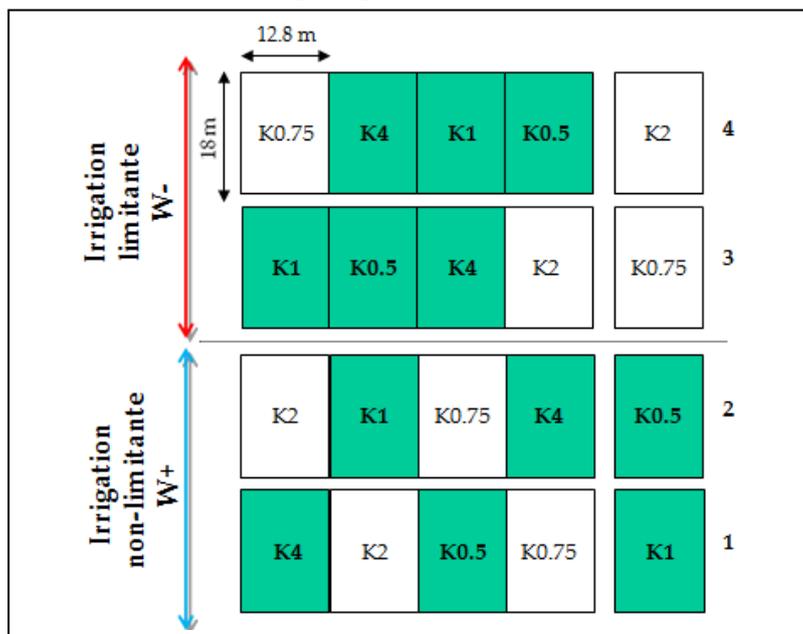


Figure 1. Dispositif expérimental, initialement constitué de 4 blocs et redivisé en deux modalités hydriques. Seuls les parcelles des traitements K0.5, K1 et K4 sont mesurées dans cette étude

2. Matériels et Méthodes

2.1. Dispositif expérimental

L'expérimentation de 2015 s'est déroulée sur un essai de fertilisation potassique de longue durée du domaine de l'INRA de Cestas-Pierroton (France). Dès sa mise en place en 1996, l'essai n'a été cultivé qu'avec du maïs. Le sol est un podzol comprenant 2.1% de limon, 4.7% d'argile, et de 93.3% de sable; le taux de matière organique du sol est de 3.9% et le pH oscille entre 5.3 et 6.5 selon la saison et l'ancienneté du chaulage. L'humidité volumique à la capacité au champ et au point de flétrissement, établis expérimentalement, étaient de 19.7 et 4.4 % respectivement, soit une réserve utile de 15.3%.

A l'origine, cet essai comporte 4 blocs contigus au sein desquels des apports différenciés de K sont pratiqués et répartis de manière aléatoire au sein de microparcelles élémentaires de 12.8 m * 18m. L'expérimentation de 2015 a utilisé trois traitements contrastés (K0.5 – K1 – K4), correspondant respectivement à des bilans de K déficitaires, équilibrés et excédentaires (Fig. 1). En 2015, les doses appliquées ont été de 0, 40 et 80 kg de K.ha⁻¹. Les apports de K ont été faits sous forme de KCl (60% K₂O) épandus manuellement avant chaque semis (mars). Les teneurs en potassium échangeable (NFX31-108) de l'horizon 0-50 valaient 22, 31 et 69 mg.kg⁻¹ respectivement.

Deux traitements hydriques, ajustés avec de l'irrigation en complément des précipitations ont été imposés : une alimentation optimale (W+) et un état de stress hydrique répété au cours de la saison de culture (W-). L'irrigation de la parcelle a été faite par l'utilisation d'une rampe d'irrigation couvrant toute la longueur d'un bloc, et se déplaçant de manière perpendiculaire aux blocs. Chaque modalité, croisant un traitement K (K0.5 – K1 – K4) et un traitement eau (W+, W-) était donc répétée deux fois. L'irrigation des plantes de la modalité W- était déclenchée lorsque la teneur volumique en eau du sol atteignait 5% (bas de la réserve utile) et s'y maintenait pendant 4 jours consécutifs. Les quantités d'eau reçues par irrigation entre le semis et la récolte atteignent 289 et 102 mm pour les modalités W+ et W- respectivement, auxquels s'ajoutent 236 mm de précipitations. Au total, la restriction d'eau s'élève à 36% des apports totaux de la modalité W+.

Le maïs (variété DKC5784) a été semé le 06/05/2015 et récolté le 28/09.

2.2. Mesures et caractéristiques du climat et du statut hydrique du sol

Tous les paramètres climatiques ont été enregistrés sur place par une station. La teneur en eau pondérale du sol a été mesurée directement par prélèvements de terre, sur trois horizons (0-25, 25-50, 50-75 cm) au démarrage et en fin de campagne culturale. Parallèlement, l'humidité a été mesurée en continu sur chacune des 6 modalités (3 traitements K X 2 traitements hydriques) par l'utilisation de sondes volumétriques mises en place après le semis, en surface et à plusieurs profondeurs (20, 40 et 60cm). La saison 2015 a connu une période estivale particulièrement sèche. Globalement, entre le semis et la récolte, le déficit hydrique cumulé se hisse au rang de la quatrième année la plus sèche sur les 20 dernières années. La période sans pluies significatives a démarré peu après l'induction florale, au stade 12 feuilles visibles, et s'est prolongée sur 6 semaines (13/06 au 27/07), incluant donc la seconde partie de la croissance végétative, les floraisons femelle et mâle, la fécondation, ainsi que le stade de début de remplissage des grains. Les teneurs en eau dans le sol des parcelles W- avoisinaient 5% d'humidité relative, tandis que l'irrigation de la modalité W+ parvenait à maintenir l'humidité volumique du sol entre 12 et 15% (Fig. 2).

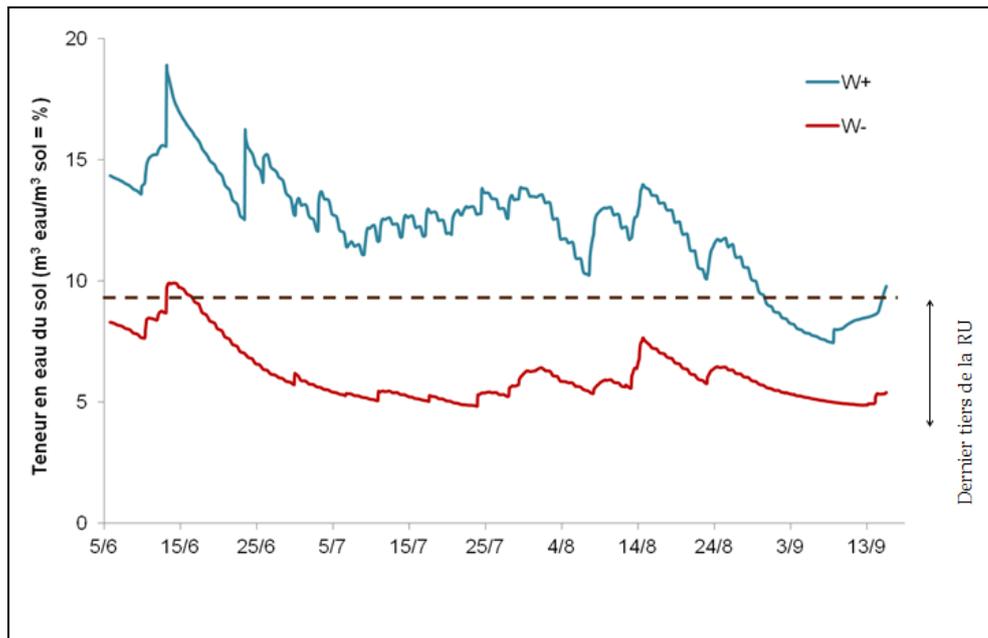


Figure 2. Evolution des teneurs en eau volumiques sous les parcelles des modalités irriguées normalement (W+) ou en déficit hydrique (W-), mesurées avec des sondes de type TDR.

2.3. Mesures de développement, de croissance végétative et de rendement en grains

Le développement de la culture est défini par un nombre moyen de feuilles visibles (stade végétatif), et par la date d'émission des soies de 50% de la population échantillonnée (stade floraison). Le phyllotherme calculé correspond à la pente de la relation entre le nombre de feuilles visibles et le temps thermique, et s'exprime en "feuilles par degrés-jours". L'évolution du nombre de feuilles sèches (nombre de feuilles sèches à plus de 50% de leur surface) a été mesurée.

Les variables de la croissance se concentrent sur la surface foliaire (mesurée par planimétrie à la floraison), sur la vitesse d'allongement foliaire (VAF) déterminée pour la feuille de rang 14, sur la hauteur finale des plantes ainsi que sur le rendement final. Les mesures de surface foliaire, de VAF et de hauteur sont réalisées sur un effectif de 7 plantes contigües par modalité. Les mesures de rendement-grains ont été effectuées sur 2 rangées de maïs, de 8m chacune, soit environ un effectif d'une centaine de plantes mesurées.

2.4. Mesures de la dynamique journalière d'échange gazeux

Des mesures de photosynthèse (A en $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), et de transpiration (E en $\text{mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ont été réalisées par un analyseur de gaz (LICOR-6400) tout au long de la journée du 09/07/2015 sur les plantes des traitements K0.5 et K4. La conductance stomatique est également déterminée (g_s en $\text{mol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Les mesures portaient sur les feuilles supérieures de 3 plantes de chaque traitement et étaient effectuées toutes les 1.5 heures, de 3:00 AM à 8:00 PM GMT. Les conditions climatiques imposées à l'intérieur de la chambre de mesure (température, humidité relative, rayonnement) étaient semblables à celles mesurées en conditions ambiantes. Ce jour-là, des mesures d'humidité volumique du sol (méthode gravimétrique) de la partie déficiente en eau de l'essai révélaient des valeurs égales à 5.8 et 4.9 % sur les traitements K0.5 et K4 respectivement.

2.5. Mesures de l'évapotranspiration des plantes et de l'efficacité d'utilisation de l'eau

Le calcul d'évapotranspiration (ET) des plantes a été basé sur le cumul des précipitations (naturelles + irrigation), en tenant compte de la variation de teneur en eau du sol sur la période étudiée, et en s'assurant de l'absence de drainage.

Sur chaque parcelle, le stock d'eau a été mesuré par la méthode gravimétrique à l'ouverture et à la fermeture du bilan hydrique sur une profondeur de 75 cm. La période de calcul se situe de juin (1 mois après le semis) à septembre (sénescence des feuilles, séchage des grains). Les sondes de profondeur (60 cm) ont révélé que l'humidité n'a jamais dépassé 13% (soit 65% de la capacité au champ), prouvant ainsi l'inexistence de drainage.

L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) (g MS. L^{-1}) est déduite du rapport de la biomasse produite (rendement-grains) à l'évapotranspiration de la culture.

2.6. Mesures relatives au statut hydrique de la plante

Afin de caractériser l'état de stress hydrique des plants, des mesures de potentiel hydrique (chambre à pression Scholander) ont été effectuées en continu le jour de la mesure des échanges gazeux sur trois plantes prélevées au hasard dans chaque microparcelle des traitements K0,5 et K4 irrigué ou limité.

Le degré d'enroulement foliaire est estimé avec quatre répétitions en utilisant les mêmes feuilles suivies que pour les mesures d'échange gazeux. La largeur de la partie médiane des feuilles a été mesurée à 2h d'intervalles de 7:00 à 14:00 GMT. Le degré d'enroulement foliaire a été calculé comme le pourcentage de réduction de la largeur de la feuille.

2.8. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 3.1.3). Les moyennes sont calculées pour $n=7$ avec \pm l'erreur standard (ES), sauf pour la dynamique journalière où $n=3$. Les paramètres et leurs interactions ont été testés avec des régressions linéaires et des analyses de variance à deux facteurs. Les deux tests ont été considérés comme significativement différents à $p < 0,05$. Un modèle linéaire a été utilisé pour analyser les différences entre traitements, suivant une ANOVA à deux voies pour tester les effets de la nutrition K, de l'effet de l'eau (W) et de leurs interactions (W X K).

3. Résultats et discussion

3.1. Teneurs en K dans les plantes

Les teneurs en K des parties aériennes des plantes, mesurées à la floraison (autour de 925°CJ), suivent fidèlement le gradient en K appliqué au sol. Les concentrations des plantes W- sont de 4.9, 16.2 et 26.3 mg.g⁻¹ pour les traitements K0.5, K1 et K4 respectivement, et 7.0, 14.0 et 25.0 mg.g⁻¹ pour les traitements K0.5, K1 et K4 des plantes W+ (Tab.1). La fourchette des concentrations en K mesurées est équivalente à celles trouvées dans des études également dédiées aux réponses des plantes à l'alimentation en K (5 à 20 mg.g⁻¹ pour du maïs (Jordan-Meille and Pellerin, 2004), 6.3 à 10 mg.g⁻¹ pour du tournesol (Benlloch-González et al., 2008), 3.4 à 39 mg.g⁻¹ pour du haricot (Cakmak et al., 1994), 8 à 20 mg.g⁻¹ pour du cotonnier (Gerardeaux et al., 2009). Ces valeurs témoignent à la fois d'une très faible variabilité entre plantes, et de l'absence d'effet du traitement hydrique sur l'alimentation en potassium des cultures, conformément à ce qui était recherché.

3.2. Effet du stress hydrique (K4 W+ vs K4 W-)

3.2.1. Un effet très net du stress hydrique sur la croissance végétale et le rendement

Avec les conditions climatiques exceptionnelles de l'été 2015, l'effet du stress hydrique s'est fortement fait ressentir sur tous les paramètres suivis. Le rythme d'émission des feuilles a ainsi diminué, passant d'environ 37.1 à 39.8 °CJ pour les traitements non limités en potassium (p<0.05), soit une différence d'environ 1.5 feuilles visibles en fin de période végétative (Tab.1).

La floraison femelle a été retardée de 10 jours pour les plantes du traitement K0.5 Le nombre final de feuille formées a diminué significativement (p<0.001) pour les plants de la modalité K4 subissant le stress hydrique passant de 20.5 feuilles visibles à 19.3 feuilles visibles (Tab.1). Compte tenu de la taille des dernières feuilles, ces différences n'impactent que très peu la surface foliaire totale.

Sous l'effet du stress hydrique, la surface foliaire verte a marqué une diminution de 16%, passant de 0.70 à 0.59 m² pour chaque plante du traitement (p<0.001). Cette moindre surface foliaire s'explique essentiellement par un très fort ralentissement de la vitesse d'allongement foliaire (VAF) des feuilles émises au plus fort du stress hydrique (24/06 au 10/07). La VAF est ainsi diminuée de 65% (p<0.001) pour les plantes du traitement K4 (chute de 0.71 à 0.25 cm.°CJ⁻¹) (Tab.1). Le nombre de feuilles sèches n'était pas significativement différent entre les modalités W+ et W-. Les diminutions longueurs d'entre-nœuds ont été diminuées de 40% (p<0.001). Les effets du stress hydrique sur la diminution de surface foliaire et sur la hauteur des plantes sont classiques et en représentent les premiers symptômes (Hsiao et al., 1976, Aslam et al., 2013).

Le rendement en grains (Tab.1) de la modalité K4W- ne vaut que 75% de la modalité irriguée (K4 W+ à 13 t.ha⁻¹). Les 3/4 de la diminution de rendement des plantes du traitement K4 dû au stress hydrique sont imputables au remplissage des grains (poids de mille grains), le quart restant à des défauts de fécondation (nombre de grains par épis).

3.2.2. *Ecophysiologie du stress hydrique : diminution des échanges gazeux instantanés, de l'évapotranspiration, hausse de son efficacité d'utilisation, enroulement des feuilles.*

L'impact de la sécheresse et du déficit de pression de vapeur a diminué la photosynthèse ($p < 0.05$) et la conductance stomatique maximales ($p < 0.05$) lors de la dynamique journalière de l'ordre de 80% pour les plantes du traitement K4 (Tab.1 ; Fig. 3a,b). L'écart maximum entre W+ et W- a eu lieu autour de 11h00 (GMT), au moment où le déficit de pression de vapeur atteignait une valeur de 4 kPa. A cette date, les teneurs en eau dans le sol des plantes du traitement W- étaient situées dans une même fourchette de valeurs très basses (5.8 et 4.9 % pour les traitements K0.5 et K4 respectivement), correspondant à des potentiels hydriques de la plante au minimum de la journée (Ψ_m) de l'ordre de -15 bars (Fig. 3c). La baisse de photosynthèse, par unité de surface foliaire, de plantes soumises à un fort stress hydrique est un phénomène connu et largement référencé. Dans notre cas, la diminution de photosynthèse est largement imputable à la seule diminution de conductance stomatique, l'altération des processus photochimiques ne venant pas aggraver les effets du stress hydrique. La teneur en eau des plantes du traitement K0.5 subit un décalage de 2% (83 vs 85%, Tab.1).

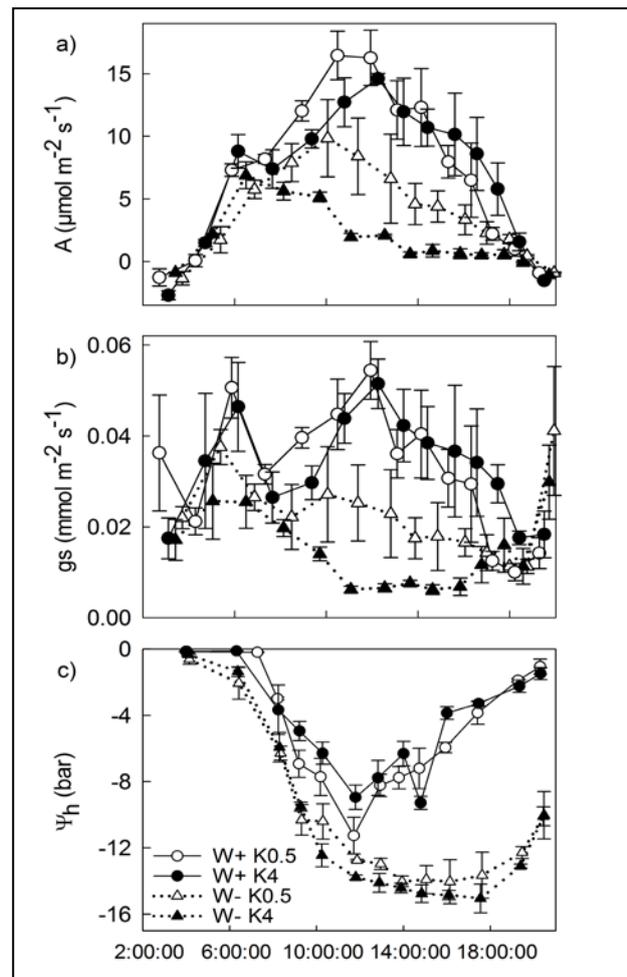


Figure 3. Dynamique journalière (heure locale) de la photosynthèse (a) et de la conductance stomatique (b) \pm ES (n=3) selon les traitements K0.5 et K4 et du traitement irrigué (W+) et stressé en eau (W-), mis en parallèle des potentiels hydriques foliaires

Sur le plan morphologique, le stress hydrique a également provoqué l'enroulement des feuilles ($p < 0.001$), uniquement visible sur les modalités W-, lorsque les réserves en eau du sol étaient minimum (Fig.4). L'enroulement atteint son apogée autour du midi solaire, avec une réduction moyenne de largeur de feuille atteignant 70%, pour un potentiel hydrique foliaire de -15 bars.

Les plantes de la modalité W- n'ont consommé que 60% du volume d'eau utilisé par les plantes de la modalité irriguée (321 vs 540 L.m^{-2} entre Juin et Septembre sur les K4). La différence d'évapotranspiration (ET) se fait uniquement le jour (données non montrées), ce qui est corroboré par des valeurs de conductances stomatiques mesurées avant le lever du soleil du même ordre de grandeur entre W+ et W- (Fig 3b).

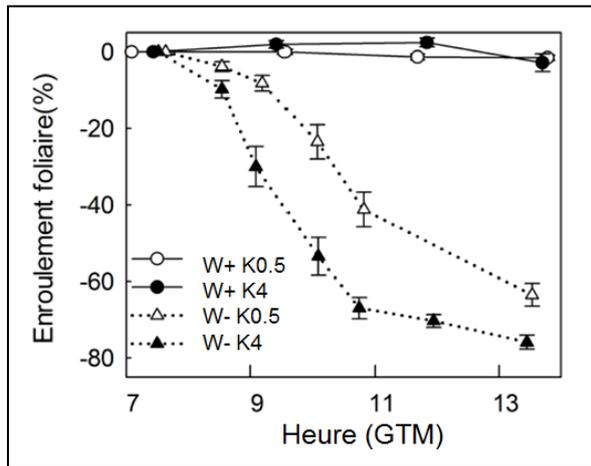


Figure 4. Dynamique d'enroulement des feuilles (% de réduction de la largeur) \pm ES (n=7) selon les traitements K0.5 et K4 et du traitement irrigué (W+) et stressé en eau (W-)

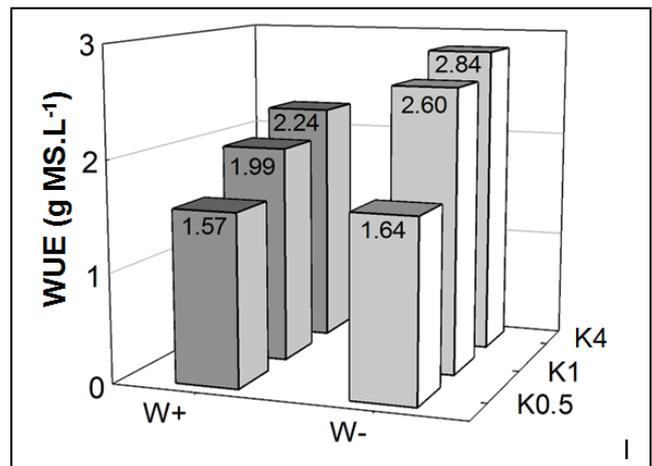


Figure 5. Efficacité d'utilisation de l'eau (WUE en g de grains par L d'eau évapotranspirée entre juin et septembre) exprimé en fonction des traitements K et du traitement irrigué (W+) et stressé en eau (W-).

Tableau 1. Teneur en K foliaire (K_F), phyllochrone (P), nombre final de feuilles visibles (FV), vitesse d'allongement foliaire (VAF), surface foliaire (S_F), hauteur (H), matière sèche (MS) mesurée à stade constant (floraison), et non pas à date fixe, teneur en eau foliaire (TE_F), enroulement foliaire (E_F); les valeurs représentent les moyennes et leurs erreurs standard (n=7) par traitement. Assimilation (A_m), transpiration (T_m), conductance stomatique (g_{sm}), potentiel hydrique foliaire (Ψ_m) à midi ; les valeurs représentent les moyennes et leurs erreurs standard (n=3) par traitement. Rendement (R) et efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) les valeurs sont les moyennes et leurs erreurs standard (n=2) par traitement. L'effet de la fertilisation potassique (K) et du régime hydrique (W) et leur interaction (W X K) sont testés à l'aide d'une analyse de variance à deux facteurs en utilisant un test paramétrique ou non paramétrique. (P values < 0.05).

		analyse de variance (aov)									
W	K	K_F (mg.g ⁻¹)	P (°C)	FV	VAF (cm.°C ⁻¹)	S_F (m ²)	H (cm)	MS (g)	TE_F (%)	E_F (%)	
W-	K0.5	4.9 ± 0.3	41.9 ± 1.0	19.1 ± 0.1	0.28 ± 0.01	0.45 ± 0.03	123 ± 4	94.5 ± 9.7	79.6 ± 0.5	63.5 ± 2.9	
W-	K1	16.2 ± 0.3	39.7 ± 0.7	19.2 ± 0.2	0.26 ± 0.00	0.57 ± 0.01	154 ± 2	99.7 ± 3.9	82.2 ± 0.3	NA	
W-	K2	26.3 ± 0.3	39.8 ± 0.5	19.3 ± 0.2	0.25 ± 0.01	0.59 ± 0.01	149 ± 2	102.1 ± 4.1	83.0 ± 0.4	75.9 ± 1.8	
W+	K0.5	7.1 ± 0.2	39.5 ± 1.0	19.6 ± 0.3	0.58 ± 0.01	0.62 ± 0.02	231 ± 5	130.5 ± 5.9	84.0 ± 0.1	1.6 ± 0.7	
W+	K1	14.0 ± 0.4	37.3 ± 0.6	20.6 ± 0.1	0.60 ± 0.01	0.67 ± 0.02	253 ± 2	130.6 ± 5.7	83.9 ± 0.2	NA	
W+	K2	25.0 ± 0.7	37.1 ± 0.8	20.5 ± 0.1	0.71 ± 0.01	0.70 ± 0.01	274 ± 3	130.1 ± 4.8	85.0 ± 0.2	2.8 ± 2.3	
Effet-W		ns	***	***	***	***	***	***	***	***	
Effet-K		***	**	**	***	***	***	ns	***	**	
W X K		***	ns	*	***	ns	***	ns	***	*	

		non-paramétrique aov						
W	K	A_m (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	T_m (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	g_{sm} (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	Ψ_m (bar)	R (t.ha ⁻¹)	WUE (g _{MS} .L ⁻¹)	
W-	K0.5	8.4 ± 3.1	1.24 ± 0.35	0.025 ± 0.008	-13.0 ± 0.3	6.8	1.64	
W-	K1	NA	NA	NA	NA	9.8	2.60	
W-	K2	2.0 ± 0.3	0.41 ± 0.05	0.006 ± 0.001	-14.1 ± 0.6	10.7	2.84	
W+	K0.5	16.5 ± 1.9	1.45 ± 0.15	0.045 ± 0.008	-8.2 ± 0.7	10.3	1.57	
W+	K1	NA	NA	NA	NA	12.5	1.99	
W+	K2	12.7 ± 2.0	1.38 ± 0.12	0.044 ± 0.005	-7.8 ± 1.1	14.2	2.24	
Effet-W		*	*	*	*			
Effet-K		*	ns	ns	ns			
W X K		ns	ns	ns	ns			

$P < 0.1$; * $P < 0.05$;
** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

La combinaison des effets du stress hydrique sur le rendement et sur l'évapotranspiration montre une efficacité de l'eau (WUE) meilleure pour les W-, de l'ordre de +0.6 g DM. L⁻¹ pour les K4 (Fig.5), à l'échelle de plusieurs mois. Ces valeurs d'efficacité d'utilisation de l'eau (comprises entre 1.57 et 2.84 g MS. L⁻¹) (Tab.1) sont plutôt basses mais cohérentes avec le fait que la mesure intègre de l'eau évaporée en début de cycle et que seuls les grains sont pris en compte pour le calcul (Bahrani et al., 2012; Barrière, 2001; Singh et al., 2014)).

3.3. Effets du potassium (sur les plantes correctement irriguées K4 W+ vs K0.5 W+)

3.3.1. Un effet de la déficience en K sur la croissance moins marqué que pour l'eau

En conditions non limitantes en eau, le déficit en potassium présente les symptômes classiques de ralentissement du développement et de diminution de la croissance foliaire du maïs (Jordan-Meille and Pellerin, 2004). La plante répond par une augmentation de 6% en moyenne du phyllochrone ($p < 0.001$). Le nombre final de feuilles est aussi diminué de 20.5 et 19.6 pour les K4 et K0.5 respectivement, ($p < 0.001$). En revanche, on n'observe pas plus de mortalité de feuilles sur les modalités K0.5 (données non montrées). Pour les feuilles dont la croissance se déroule en fin de cycle végétatif (feuille 14), la VAF est diminuée de 18% ($p < 0.001$, Tab.1). Le résultat de ces effets combinés se traduit par une diminution de 11% de la surface foliaire finale ($p < 0.001$) passant de 0.70 à 0.62 m², entre K4 et K0.5 sur les W+ (Tab.1). La nutrition en K retarde de 4 jours en moyenne la date de la floraison femelle (données non montrées). L'effet d'une carence en K sur la diminution de surface foliaire, que ce soit par diminution de la durée de vie des feuilles, ou par un ralentissement des vitesses de croissance, est un mécanisme largement repris dans la littérature (Arquero et al., 2006; Battie-Laclau et al., 2013; Lindhauer, 1985).

Le rendement est différent entre les traitements potassiques avec une diminution relative (K0.5 / K4) de 28% sur les W+ (Tab.1). Cet effet est presque entièrement imputable à un défaut de remplissage des grains (données non montrées). Ceci est à relier au rôle que joue le K sur la translocation de sucres vers les zones en croissance (Tohidloo et al., 2012).

3.3.2. Pas d'effet K sur les échanges gazeux des plantes correctement irriguées, mais une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau sur la durée

Le niveau de nutrition potassique ne semble pas intervenir sur le fonctionnement des échanges gazeux du maïs en conditions hydriques non limitantes. En effet, la dynamique de photosynthèse et de la conductance stomatique ne fluctuent pas entre les traitements K au cours d'une journée pour les plantes du traitement W+ (Fig.3a,b). Ce type de non-réponse du maïs à différents niveaux de nutrition en K est un résultat observé il y a longtemps (Peaslee and Moss, 1966) mais remis en question dans des expérimentations plus récentes (Pervez et al. 2004, Egilla et al. 2005). L'efficacité d'utilisation de l'eau, mesurée sur le long terme (Fig.3) est en revanche augmentée avec l'apport de potassium, sur le traitement irrigué, passant de 1.57 à 2.24 g MS. L⁻¹ (+ 30%).

3.4. Interaction Eau * Potassium

3.4.1. Les effets du stress hydrique et de la carence en K se cumulent-ils ?

L'effet du stress hydrique s'additionne à celui de la déficience en K sur les critères de développement, le phyllotherme des plantes du traitement K0W- s'élevant à 41.9 °CJ (Tab.1), soit une différence relative de 9% par rapport aux plantes du traitement de référence

(K4W+). Un retard de floraison lié à l'effet du K de 5 jours s'ajoute ainsi au retard de 10 jours consécutifs à l'effet du stress hydrique. L'application simultanée des deux stress n'a en revanche pas aggravé la diminution du nombre final de feuilles déjà constatée.

Certains critères de croissance montrent un effacement de l'effet de la carence en K uniquement sur les traitements stressés en eau, d'où l'apparition d'une interaction (Tab.1). La croissance des entre-nœuds (représentée par la hauteur des plantes) et la vitesse de croissance des cellules (représentée par la vitesse d'allongement détaillée des feuilles) dépendent du statut hydrique des plantes (Aslam et al., 2013; Hsiao et al., 1976) à tel point que l'effet du K est masqué. Pourtant le K intervient bien dans la croissance cellulaire, non seulement par sa participation à la pression de turgescence (Mengel and Arneke, 1982; Premachandra et al., 1993) mais aussi à travers la taille des zones de croissance (Triboulot et al., 1997). Cependant, à l'échelle de la plante et sur la durée, les effets du K et de l'eau semblent bien s'additionner sur les variables intégratives (surface foliaire, rendement), d'où l'absence d'interaction (Tab. 1). Peut-être faut-il y voir le résultat d'actions décalées dans le temps, le potassium agissant précocement sur la surface des 10 premières feuilles, suivi d'un effet croissant du stress hydrique s'amplifiant progressivement à partir du stade 12 feuilles et éclipsant l'effet K comme en témoigne le résultat sur la VAF de la feuille 14. On aurait pu s'attendre à un résultat plus négatif, compte tenu des valeurs de teneurs en eau, à l'échelle de la plante, nettement plus faibles au sein des plantes de la modalité K0.5W- (79%), qui va nettement en deçà des effets cumulés K et eau. Pour le rendement, dont les composantes s'étalent aussi sur une large période et dont les mécanismes sont de nature différente (initiation florale, floraison, fécondation, remplissage des grains), tout se passe comme si les effets combinés des deux stress ($-3.37 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ d'effet K, $-2.9 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ d'effet eau) s'additionnaient ($-6.3 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ d'effet global). L'aggravation due aux effets de la carence en K sur des plantes déjà très marquées par le stress hydrique est sûrement liée aux 2 semaines de décalage de la floraison qui représente un net raccourcissement de la période de remplissage des grains : 60% de la diminution de rendement sur les plantes du traitement K0W- est imputable à un défaut de remplissage des grains. Nous pouvons donc conclure que l'existence d'une contrainte hydrique limitante et non contrôlable (par exemple -30% de disponibilité) ne doit pas aboutir à abaisser dans les mêmes proportions l'offre en K, au risque de voir la culture accumuler les effets dépressifs du K et de l'eau.

3.4.2. La nutrition en K atténue-t-elle les effets du stress hydrique ?

Les rôles physiologiques du K sur la gestion de l'eau nous permettent de penser que la dose maximale de K utilisée dans notre expérience (K4) peut atténuer les effets du stress hydrique. Sur le plan physiologique, ces plantes répondent à un apport de K en diminuant leur conductance stomatique (Fig. 3b). La diminution de conductance stomatique s'accompagne d'une baisse, dans les mêmes proportions, de photosynthèse. Il ne semble pas y avoir d'effet dépressif supplémentaire, comme la présence de radicaux libres ou l'excès de sucres qui agiraient par rétro-action négative sur la photosynthèse (Cakmak, 2005). Une expérimentation de même nature, sur tournesol (Arquero et al., 2006) avait donné le même type de résultats sur la conductance stomatique. Parallèlement à cette fonction "osmorégulatrice", les plantes du traitement K4 ont également présenté un enroulement des feuilles significativement plus important ($p < 0.01$), dont le premier effet est de diminuer les pertes en eau (Kadioglu and Terzi, 2007), avec un écart, en valeur absolue, de +10% de réduction de largeur lors des 8 heures de mesures (Fig 4).

En conditions hydriques limitantes, l'ensemble des résultats contribue à appuyer la thèse d'un effet nettement positif du K sur l'économie d'eau, sans pour autant que le rendement n'en

pâtisse, grâce à une augmentation du WUE (Tab.1). L'évapotranspiration ($\text{mL.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) reste globalement identique entre les plantes des traitements K0.5W- et K4W-, mais le même calcul, ramené aux pertes par unité de surfaces foliaires, montre au contraire une évapotranspiration diminuée de 17% sur les plantes du traitement K4, sur la durée de la culture, imputables aux seules heures du jour (données non montrées). Globalement, tout se passe comme si la présence du K était la condition du fonctionnement isohydrique de la plante. Le déficit hydrique vécu par les plantes est vécu comme une contrainte par les plantes du traitement K4 (la plante garde son intégrité, notamment sa teneur en eau) et comme un stress pour les plantes du traitement K0.5 dont la teneur en eau et les principales composantes du rendement, fécondation et remplissage des grains, sont nettement diminués.

3.4.3. Schéma de fonctionnement d'une plante soumise à un déficit hydrique en fonction de son alimentation en K

La réponse classique des plantes aux situations de déficits hydriques (Hsiao et al., 1976) est de diminuer les pertes en eau, en diminuant la surface foliaire, la conductance stomatique, la hauteur des plantes, la transpiration nocturne, en avançant la date de floraison (stratégie d'évitement), en augmentant sa prospection racinaire et en évitant la déshydratation par ajustement osmotique (Fig.6). La nutrition K du peuplement de maïs a renforcé les mécanismes de défense contre les pertes d'eau (Fig. 6) en renforçant la baisse de conductance stomatique, l'enroulement des feuilles, la vitesse de développement, l'ajustement osmotique (pas directement mesuré mais relié à la teneur en eau). A l'opposé, le potassium a favorisé la croissance foliaire. Sur les autres critères de contrôle des pertes (hauteur, nombre final et durée de vie des feuilles), l'effet du K a été peu discriminant (Tab.1). On peut donc conclure que le potassium a en effet participé à augmenter le risque de stress hydrique, à travers l'augmentation de surface foliaire, et à la fois diminué celui-ci en permettant aux plantes placées en situation de stress hydrique de limiter les échanges gazeux. Globalement, le résultat penche en faveur d'un apport en K, les bénéfices l'emportant sur les préjudices potentiels. Dans le cadre d'un essai où l'irrigation aurait été complètement proscrite, la plus grande surface évaporante aurait peut être été fatale au maïs, notamment du fait des pertes nocturnes apparemment incontrôlables. A de tels niveaux de déficits hydriques (250 mm), quelle culture d'été peut encore produire ? A ce niveau-là, la nutrition minérale n'est de loin plus suffisant!

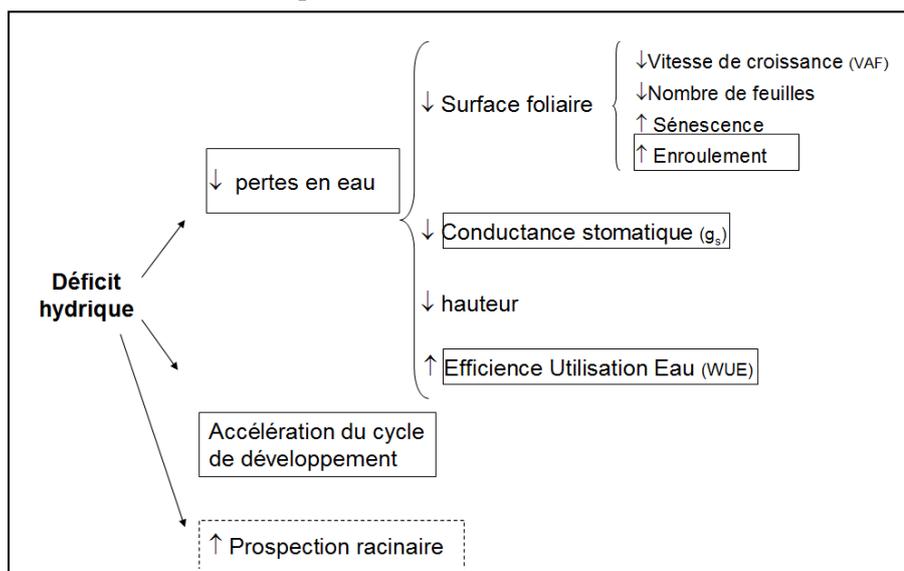


Figure 6 : Réponse théorique des plantes au déficit hydrique et superposition (carrés) avec les effets observés (carrés, lignes continues) ou revendiqués (carré en pointillés) de la nutrition K.

Remerciements

K+S KALI France et Bordeaux Sciences Agro pour les financements de la thèse en cours sur le sujet

L'unité expérimentale de l'INRA de Pierroton et les techniciens de l'UMR ISPA pour le soutien technique (Sylvie Niollet, Cathy Lambreau, Sandra Debesa)

Pascal Denoroy pour ses conseils avisés tout au long de l'expérimentation, ainsi que pour son action continue de longue haleine sur l'essai de longue durée

Adama Tounkara, Corentin Pétusso and Jean-Baptiste Valjan, valeureux stagiaires

El Nino pour la jolie sécheresse

Références bibliographiques

- Andersen, M.N., Jensen, C.R., Lösch, R., 1992. The interaction effects of potassium and drought in field-grown barley. II. nutrient relations, tissue water content and morphological development. *Acta Agric. Scand. Sect. B - Soil Plant Sci.* 42, 45–56. doi:10.1080/09064719209410198
- Armengaud, P., Breitling, R., Amtmann, A., 2004. The Potassium-Dependent Transcriptome of Arabidopsis Reveals a Prominent Role of Jasmonic Acid in Nutrient Signaling. *PLANT Physiol.* 136, 2556–2576. doi:10.1104/pp.104.046482
- Arquero, O., Barranco, D., Benlloch, M., 2006. Potassium starvation increases stomatal conductance in olive trees. *HortScience* 41, 433–436.
- Aslam, M., Zamir, I., Afzal, I., Yaseen, M., Mubeen, M., Shoaib, A., 2013. Drought Tolerance in Maize Through Potassium Drought Stress, Its Effect on Maize Production and Development of Drought Tolerance Through Potassium Application. *Cercet. Agron. în Mold.* XLVI.
- Bahrani, A., Pourreza, J., Madani, A., Amiri, F., 2012. Effect of PRD irrigation method and potassium fertilizer application on corn yield and water use efficiency. *Bulg. J. Agric. Sci.* 18, 616–625.
- Barrière, Y., 2001. Le maïs et l' eau : une situation aujourd' hui paradoxale , mais des progrès génétiques à attendre d' un idéotype redéfini 1–9.
- Battie-Laclau, P., Delgado-Rojas, J.S., Christina, M. et al. 2016. Potassium fertilization increases water-use efficiency for stem biomass production without affecting intrinsic water-use efficiency in Eucalyptus grandis plantations. *For. Ecol. Manage.* 364, 77–89. doi:10.1016/j.foreco.2016.01.004
- Battie-Laclau, P., Laclau, J.P., Domec, J.C., et al. 2014. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in Eucalyptus grandis plantations. *New Phytol.* 203, 401–413. doi:10.1111/nph.12810
- Battie-Laclau, P., Laclau, J.P., Piccolo, M. de C., Arenque, B.C., Beri, C., Mietton, L., Muniz, M.R.A., Jordan-Meille, L., Buckeridge, M.S., Nouvellon, Y., Ranger, J., Bouillet, J.P., 2013. Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in Eucalyptus grandis trees. *Plant Soil* 371, 19–35. doi:10.1007/s11104-013-1663-7
- Benlloch-González, M., Arquero, O., Fournier, J.M., Barranco, D., Benlloch, M., 2008. K⁺ starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. *J. Plant Physiol.* 165, 623–630. doi:10.1016/j.jplph.2007.05.010
- Blanchet, R., Studer, R., Chaumont, C., 1962. Quelques aspects des interactions entre l'alimentation potassique et l'alimentation hydrique des plantes. *Ann Agron* 13, 93.
- Cakmak, I., 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 168, 521–530. doi:10.1002/jpln.200420485

- Cakmak, I., Hengeler, C., Marschner, H., 1994. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J. Exp. Bot.* 45, 1251–1257. doi:10.1093/jxb/45.9.1251
- Christina, M., Le Maire, G., Battie-Laclau, P. et al. 2015. Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2022–2039. doi:10.1111/gcb.12817
- Claassen, N., Syring, K.M., Jungk, A., 1986. Verification of a mathematical model by simulating potassium uptake from soil. *Plant Soil* 95, 209–220. doi:10.1007/BF02375073
- Damm, S., Hofmann, B., Gransee, A., Christen, O., 2013. The Effect of Potassium on selected soil Physical properties and Root draft Arable crops. *Arch. Agron. SOIL Sci.* 59, 1–19.
- Davies, W., Zhang, J., 1991. Root Signals And The Regulation Of Growth And Development Of Plants In Drying Soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 55–76. doi:10.1146/annurev.arplant.42.1.55
- Egilla, J.N., Davies, F.T., Boutton, T.W., 2005. Drought stress influences leaf water content, photosynthesis, and water-use efficiency of *Hibiscus rosa-sinensis* at three potassium concentrations. *Photosynthetica* 43, 135–140. doi:10.1007/s11099-005-5140-2
- Egilla, J.N., Davies, F.T., Drew, M.C., 2001. Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant Soil* 229, 213–224. doi:10.1023/A:1004883032383
- Erel, R., Yermiyahu, U., Ben-Gal, A., Dag, A., Shapira, O., Schwartz, A., 2015. Modification of non-stomatal limitation and photoprotection due to K and Na nutrition of olive trees. *J. Plant Physiol.* 177, 1–10. doi:10.1016/j.jplph.2015.01.005
- Ericsson, T., 1995. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant Soil* 168–169, 205–214. doi:10.1007/BF00029330
- Evans, P., Uriu, K., Pearson, J., 1977. Some effects of potassium deficiency on water relations of French prune. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 102, 648–650.
- Fanaei, H.R., Galavi, M., Kafi, M., Bonjar, A.G., 2009. Amelioration of water stress by potassium fertilizer in two oilseed species. *Int. J. Plant Prod.* 3, 41–54.
- Fournier, J.M., Roldán, Á.M., Sánchez, C., Alexandre, G., Benlloch, M., 2005. K⁺ starvation increases water uptake in whole sunflower plants. *Plant Sci.* 168, 823–829. doi:10.1016/j.plantsci.2004.10.015
- Gerardeaux, E., Saur, E., Constantin, J., Porté, A., Jordan-Meille, L., 2009. Effect of carbon assimilation on dry weight production and partitioning during vegetative growth. *Plant Soil* 324, 329–343. doi:10.1007/s11104-009-9950-z
- Grzebisz, W., Gransee, A., Szczepaniak, W., Diatta, J., 2013. The effects of potassium fertilization on water-use efficiency in crop plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 176, 355–374. doi:10.1002/jpln.201200287
- Hsiao, T., Lauchli, A., 1986. Role of potassium in plant-water relations, in: *In Advances in Plant Nutrition*. Praeger Publishers, New York.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E., Fereres, E., Henderson, D.W., 1976. Water Stress, Growth, and Osmotic Adjustment. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 479–500. doi:10.1098/rstb.1976.0026
- Jones, H.G., 1992. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Jordan-Meille, L., Pellerin, S., 2008. Shoot and root growth of hydroponic maize (*Zea mays* L.) as influenced by K deficiency. *Plant Soil* 304, 157–168. doi:10.1007/s11104-007-9534-8
- Jordan-Meille, L., Pellerin, S., 2004. Leaf area establishment of a maize (*Zea Mays* L.) field crop under potassium deficiency. *Plant Soil* 265, 75–92. doi:10.1007/s11104-005-0695-z
- Kadioglu, A., Terzi, R., 2007. A dehydration avoidance mechanism: Leaf rolling. *Bot. Rev.* 73, 290–302. doi:10.1663/0006-8101(2007)73[290:ADAMLR]2.0.CO;2
- Lehner, B., Döll, P., Alcamo, J., Henrichs, T., Kaspar, F., 2006. Estimating the Impact of Global Change on Flood and Drought Risks in Europe: A Continental, Integrated Analysis. *Clim. Change* 75, 273–299. doi:10.1007/s10584-006-6338-4

- Lindhauer, M.G., 1985. Influence of K nutrition and drought on water relations and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenk.* 148, 654–669. doi:10.1002/jpln.19851480608
- Lobell, D.B., Schlenker, W., Costa-Roberts et al. 2011. Climate trends and global crop production since 1980. *Science* 333, 616–20. doi:10.1126/science.1204531
- Mengel, K., Arneke, W., 1982. Effect of Potassium on the Water Potential, the Pressure Potential, the Osmotic Potential and Cell Elongation in Leaves of *Phaseolus-Vulgaris*. *Physiol. Plant.* 54, 402–408. doi:10.1111/j.1399-3054.1982.tb00699.x
- Pachauri, R.K., Allen, M.R., Barros et al. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*
- Peaslee, D.E., Moss, D.N., 1966. Photosynthesis in K- and Mg-Deficient Maize (*Zea mays* L.) Leaves I. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 30, 220. doi:10.2136/sssaj1966.03615995003000020023x
- Pervez, H., Ashraf, M., Makhdom, M.I., 2004. Influence of potassium nutrition on gas exchange characteristics and water relations in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Photosynthetica* 42, 251-255
- Plénet, D., Mollier, A., Pellerin, S., 2000. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components. *Plant Soil* 224, 259–272. doi:10.1023/A:1004835621371
- Premachandra, G.S., Saneoka, H., Fujita, K., Ogata, S., 1993. Water Stress and Potassium Fertilization in Field Grown Maize (*Zea mays* L.): Effects on Leaf Water Relations and Leaf Rolling. *J. Agron. Crop Sci.* 170, 195–201. doi:10.1111/j.1439-037X.1993.tb01075.x
- R Core Team, 2014. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing.
- Römheld, V., Kirkby, E.A., 2010. Research on potassium in agriculture: Needs and prospects. *Plant Soil* 335, 155–180. doi:10.1007/s11104-010-0520-1
- Sardans, J., Peñuelas, J., 2015. Potassium: a neglected nutrient in global change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 261–275. doi:10.1111/geb.12259
- Singh, A., Madramootoo, C., Smith, D., 2014. Impact of Different Water Management Scenarios on Corn Water Use Efficiency. *Trans. ASABE* 1319–1328. doi:10.13031/trans.57.10005
- Tohidloo, G., Chegin, M.A., Ghalebi, S., 2012. Evaluation of Interaction between Different Levels of Potassium and Water on Sugar Yield of Sugar Beet 37, 114–120.
- Triboulot, M.B., Pritchard, J., Levy, G., 1997. Effects of potassium deficiency on cell water relations and elongation of tap and lateral roots of maritime pine seedlings. *New Phytol.* 135, 183–190. doi:10.1046/j.1469-8137.1997.00647.x
- Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q., Guo, S., 2013. The critical role of potassium in plant stress response. *Int. J. Mol. Sci.* 14, 7370–7390. doi:10.3390/ijms14047370
- Yu, G.-R., Wang, Q.-F., Zhuang, J. i. e., 2004. Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. *J. Plant Physiol.* 161, 303–318. doi:10.1078/0176-1617-00972
- Zörb, C., Senbayram, M., Peiter, E., 2014. Potassium in agriculture – Status and perspectives. *J. Plant Physiol.* 171, 656–669. doi:10.1016/j.jplph.2013.08.008