

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

L'IMPACT DES PRATIQUES AGRICOLES NÉCESSITANT
L'USAGE D'HERBICIDES À BASE DE GLYPHOSATE SUR DES
PROCESSUS PHYSIOLOGIQUES ET ADAPTATIFS DU SOJA
(*Glycine max* [L.] Merr.) ET DU MAÏS (*Zea mays* L.) RR AU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ COMME EXIGENCE PARTIELLE

POUR LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

JÉRÔME BERNIER BRILLON

MAI 2019

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

J'aimerais premièrement remercier mon directeur de recherche, le professeur Marc Lucotte. Il y a de grandes chances que je ne serais pas où j'en suis aujourd'hui dans mon cheminement académique sans la confiance qu'il a eue en moi dès le début de notre relation. En grande partie grâce à lui, j'ai eu la possibilité d'exploiter ma curiosité et mon autonomie à travers mes projets de recherche. Je lui suis entièrement reconnaissant pour toute son implication.

J'aimerais particulièrement remercier Élise Smedbol. Tu as été une mentore et une amie pour moi dès mon cheminement du baccalauréat à la maîtrise. J'ai eu la possibilité d'apprendre beaucoup avec toi et d'être en confiance dans ce que j'entreprenais. Tu as toujours été une bonne alliée et une personne sur qui compter. Tu es une personne formidable et toujours digne de faire partie de la communauté de l'Anneau. Je te souhaite le meilleur pour l'avenir.

J'aimerais aussi remercier mes amis et collègues de travail Stéphane Petit, Mathieu Moingt, Émile Samson-Brais, Serge Paquet, Pierre Caryer, Antonin St-Jean et Martin Bourque pour toutes les bonnes discussions qu'on a partagées et pour tous les coups de main que vous m'avez rendus. Vous avez tous contribué à ce que mon parcours à la maîtrise fût des plus enrichissant.

De plus, je remercie Gilles Tremblay, Gabrielle Chevrier, Daniel Rivest, Caroline Grou, Simon Paradis, Julien Gogot, Ola Grignon, Francis Lamothe, Pierre Rouquette, Louis Pérusse et les producteurs du Réseau SCV, Mike Verdonck et René Têtu pour leurs temps, leurs nombreux et valeureux conseils et soutiens techniques. Sans vous, la réalisation des différentes campagnes qui ont amené à ce mémoire n'aurait jamais pu être possible.

Enfin, j'aimerais remercier ma famille et plus spécifiquement Patricia Ibarra Berrios et Xavier Brillon Ibarra. Vous êtes mes soleils au quotidien et faites de moi l'homme et le père que je suis aujourd'hui avec une énorme fierté. Je vous adore plus que tout.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire fut réalisé dans le cadre du projet CRSNG en partenariat stratégique MYFROG (Maintaining high Yields in Québec Field crops while Reconsidering the Option of using Glyphosate) sous la supervision du professeur Marc Lucotte, détenteur de la Chaire de recherche sur la durabilité des grandes cultures au Québec. Pour chacun des chapitres 2 et 3, j'ai effectué les échantillonnages sur le terrain, les analyses en laboratoire, les traitements statistiques et la rédaction. Les coauteurs ont supervisé les échantillonnages sur le terrain et les analyses en laboratoire et ont révisé le texte.

Chapitre 2 : Bernier Brillon, J., Lucotte, M., Tremblay, G., Smedbol, É., Paquet, S. et Samson Brais, É. Les effets du glyphosate sur la densité stomatique foliaire et sur la production de biomasse de variétés de soja (*Glycine max* [L.] Merr.) et de maïs (*Zea mays* L.) transgéniques. Le volet expérimental de ce chapitre a été possible grâce à la collaboration du Centre de Recherches sur les grains (CEROM) à Saint-Mathieu-de-Beloil et l'implication de Gilles Tremblay, conseiller agronome en grandes cultures du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ). Cet article sera soumis dans sa version anglaise dans la revue *Canadian Journal of Plant Science*.

Chapitre 3 : Bernier Brillon, J. et Lucotte, M. Couverture végétale permanente: une alternative pour optimiser le potentiel adaptatif des grandes cultures transgéniques à leur environnement dans un contexte d'exposition au glyphosate. Le volet expérimental de ce chapitre a été possible grâce à la collaboration de Louis Pérusse, conseiller agronome en approche systémique agricole et la participation de Mike Verdonck, entrepreneur agricole de Sainte-Marthe en Montérégie Ouest. Cet article sera soumis dans sa version anglaise dans la revue *Physiologica Plantarum*.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	v
LISTE DES FIGURES.....	xi
LISTE DES TABLEAUX.....	xiii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES.....	xv
RÉSUMÉ.....	xix
CHAPITRE I : INTRODUCTION.....	1
1.1 Problématique générale	
1.1.1 L’usage des herbicides à base de glyphosate dans les grandes cultures.....	1
1.1.2 L’impact des HBG sur l’activité des stomates des plantes RR.....	3
1.1.3 Les pratiques agricoles.....	5
1.2 Approche méthodologique.....	9
1.2.1 Site du CEROM à Saint-Mathieu-de-Beloeil, Qc.....	10
1.2.2 Site de Sainte-Marthe, Qc.....	10
CHAPITRE II : LES EFFETS DU GLYPHOSATE SUR LA DENSITÉ STOMATIQUE FOLIAIRE ET SUR LA PRODUCTION DE BIOMASSE DE VARIÉTÉS DE SOJA (<i>Glycine max</i> [L.] Merr.) ET DE MAÏS (<i>Zea mays</i> L.) TRANSGÉNIQUES.....	13
2.0 Résumé.....	14
2.1 Introduction.....	15
2.2 Méthodologie	

2.2.1	Présentation du site et du design expérimental	17
2.2.2	Échantillonnage des plants de soja et maïs.....	18
2.2.3	Impression de la surface foliaire et comptage des stomates....	20
2.2.4	Analyses statistiques.....	20
2.3	Résultats	
2.3.1	Densités stomatiques.....	20
2.3.2	Poids frais et secs.....	23
2.4	Discussion	
2.4.1	La densité stomatique, un indicateur de production de biomasse.....	24
2.4.2	Effets des PGA sur le développement des stomates et des cultivars RR.....	26
2.5	Conclusion.....	29
2.6	Remerciements.....	29
2.7	Références.....	29
CHAPITRE III : COUVERTURE VÉGÉTALE PERMANENTE : UNE ALTERNATIVE POUR OPTIMISER LE POTENTIEL ADAPTATIF DES GRANDES CULTURES TRANSGÉNIQUES À LEUR ENVIRONNEMENT DANS UN CONTEXTE D'EXPOSITION AU GLYPHOSATE.....		35
3.0	Résumé.....	36
3.1	Introduction.....	37
3.2	Méthodologie	
3.2.1	Site à l'étude.....	39

3.2.2	Échantillonnage.....	40
3.2.3	Analyse de l'activité physiologique des cultivars RR.....	43
3.2.4	Analyse des traits foliaires.....	43
3.2.5	Analyses statistiques.....	45
3.3	Résultats	
3.3.1	Traits stomatiques du soja.....	47
3.3.2	Traits stomatiques du maïs.....	53
3.4	Discussion.....	54
3.4.1	Analyse comparative des plantes en C3 et en C4 sur leur développement et activité stomatique.....	55
3.4.2	Impact des PGA sur les traits stomatiques.....	57
3.5	Conclusion.....	59
3.6	Remerciements.....	60
3.7	Références.....	60
	CONCLUSION.....	67
	LISTE DES RÉFÉRENCES.....	71

LISTE DES FIGURES

Figure 2.1 :	Comparaison des moyennes (n= 12) des densités stomatiques des plants de soja en fonction des traitements et des surfaces foliaires aux différents stades de développement (V2, R1 et R4)	21
Figure 2.2 :	Comparaison des moyennes (n= 12) des densités stomatiques des plants de maïs en fonction des traitements et des surfaces foliaires aux différents stades de développement (V4, R8 et R2)	23
Figure 3.1 :	Données météorologiques de l'été 2017 (moyennes journalières des températures (°C) et précipitations totales) provenant de la station Rigaud 2 d'environnement Canada situé à environ 20km du site de Sainte-Marthe.....	42
Figure 3.2 :	Photos des stomates prises sur les feuilles provenant de la campagne 2.....	44
Figure 3.3 :	Exemple de modèle linéaire généralisé construit à l'aide des valeurs de Gs et Vpd obtenues lors des deux campagnes d'échantillonnage.....	46
Figure 3.4 :	Modèle GLM de prédiction de Gs sur les surfaces foliaires adaxiales (Ad) pour le soja et maïs en fonction d'un changement de Vpd.....	51
Figure 3.5 :	Modèle GLM de prédiction de Gs sur les surfaces foliaires abaxiales (Ab) pour le soja et maïs en fonction d'un changement de Vpd.....	52

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 : Liste d'adventices résistantes aux HBG en Amérique du Nord	3
Tableau 2.1 : Paramètres du sol des parcelles expérimentales lors de la récolte au site du CEROM à Saint-Mathieu-de-Beloeil (Québec, Canada) pour l'échantillonnage de l'été 2015.....	18
Tableau 2.2 : Présentation des différents traitements pour les cultivars de maïs (P9675AMXT [®]) et soja (P10T91R [®]) incluant la date, le type d'HBG et la quantité appliquée (L. ha ⁻¹) aux différents stades de développement.....	19
Tableau 2.3 : Résultats des moyennes et erreurs standards de PF (n=12), de PS (n=8) et du contenu (%) des plants en eau (n=8) pour les cultivars de soja (P10T91R TM) et de maïs (P9675AMXT TM) à 51 et 81 jours après semis (JAS) pour chacun des traitements (M.W., Gly1x et Gly2x).....	24
Tableau 3.1 : Pratiques de gestion des adventices effectuées dans chacune des parcelles durant l'été 2017 sur le site de Sainte-Marthe, Qc.....	41
Tableau 3.2 : Valeurs des différentes coordonnées en lien avec les points d'intérêt (MaxFit et PoI) calculées à partir des fonctions obtenues par les GLM dans le maïs et le soja.....	48
Tableau 3.3 : Comparaison des différents traits liés aux stomates, des paramètres sur les plants et leur rendement en fonction des traitements a) chez le maïs et b) chez le soja.....	49

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

Ab	Surface foliaire abaxiale
ABA	Acide abscissique
Ad	Surface foliaire adaxiale
Al	Aluminium
AMPA	Acide aminométhylphosphonique
ATP	Adénosine triphosphate
i.a.	Ingrédient actif
C	Carbone
Ca	Calcium
CO ₂	Dioxyde de carbone
Cu	Cuivre
DenSto	Densité stomatique
DM	Désherbage mécanique
ÉUA	États-Unis d'Amérique
Err. Std.	Erreur standard
Fe	Fer
EPSPS	5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase
Gly1x	Semis direct avec une application d'HBG

Gly2x	Semis direct avec deux applications d'HBG
GLM	Modèle linéaire généralisé
Gs	Conductance stomatique
ha	Hectare
HBG	Herbicide à base de glyphosate
H ₂ O	Eau
JAS	Jours après semis
K	Potassium
MEB	Microscope électronique à balayage
Mn	Manganèse
Mg	Magnésium
N	Azote
n.d.	Non défini
P	Phosphore
<i>P</i>	Valeur <i>p</i> (<i>p</i> -value)
PC	Pratique de conservation
PF	Poids frais
PGA	Pratique en gestion des adventices
pH	Potentiel hydrogène
PS	Poids sec
PoI	Point d'inflexion

ROS	Espèces oxygénées réactives
O ₂	Oxygène
RR	RoudupReady®
RR1	Semences RoundupReady® de 1 ^{ère} génération
RR2	Semences RoundupReady® de 2 ^{ème} génération
S	Soufre
SD	Semis direct
SD1	Variante 1 en semis direct
SD2	variante 2 en semis direct
SCV	Semis direct sous couverture végétale vivante
St dev	Déviatiion standard
StoIndex	Index stomatique
StoLng	Longueur des stomates
StoLrg	Largeur des stomates
StoSuperficie	Superficie des stomates
T	Température en degrés Celsius
t	Tonne métrique
Vpd	Déficit de pression de vapeur
Zn	Zinc

RÉSUMÉ

L'étude actuelle effectuée sur deux sites en grande culture de soja et maïs transgénique (RR) au Québec, a pour but de démontrer que les HBG peuvent avoir des impacts négatifs sur l'activité stomatique des cultivars RR et que le jumelage de ces derniers avec les HBG n'est pas un gage de meilleurs rendements. Dans cette étude, on a utilisé trois types d'indicateurs (développement et activité des stomates, gain de biomasse aérien des plants) pour mettre en perspective les facteurs qui ont influencé la croissance et le rendement des différents cultivars de soja et maïs dans deux contextes agronomiques réels. La singularité de cette étude repose principalement sur le fait qu'elle vise à expliquer les répercussions *in situ* de certaines pratiques de gestion des adventices (PGA) nécessitant l'usage d'HBG sur le développement des plantes RR. Sur le premier site, il a été possible d'observer qu'une PGA effectuant un désherbage mécanique à travers un labour peut avoir des répercussions négatives plus importantes sur la densité foliaire des stomates et la biomasse sèche de plants de soja (P10T91_RTM) comparativement à ceux en semis direct conventionnel (SD) ayant été exposés aux HBG (Roundup Factor540[®]). Toutefois, il n'a pas été possible d'observer de différences entre ces PGA dans le maïs où l'application d'HGB ne semble pas avoir nuit ou favorisé la croissance des plants. Sur le second site, on a observé que l'usage d'HBG (Roundup WeatherMax[®]) pouvait avoir des impacts négatifs sur la performance des cultivars de soja et maïs à travers des PGA en SD ou en semis direct sous couverture végétale (SCV). En modélisant la conductance stomatique en fonction de V_{pd} et en analysant les traits stomatiques et le gain des plants durant la période d'exposition des plantes aux HBG, on observe que le jumelage d'une couverture végétale dans les parcelles a permis de diminuer la sensibilité des plants de soja (Pioneer 90Y90[®]) et de maïs (P9526AMX[®] et P9188AM[®]). Cette diminution de sensibilité a permis des échanges gazeux et une production de biomasse et des rendements plus importantes dans les deux types de cultures.

Mots clés : traits stomatiques, glyphosate, stress abiotique, pratique de gestions des adventices, soja, maïs

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Problématique générale

1.1.1 L'usage des herbicides à base de glyphosate en grandes cultures

Ici, comme ailleurs dans le monde, l'utilisation d'herbicides à base de glyphosate (HBG) ne cesse d'augmenter depuis les années 1990 (Benbrook, 2016). Ce type d'herbicides est le plus vendu dans le monde depuis l'arrivée des organismes génétiquement modifiés dans les pratiques agricoles (Benbrook, 2016). L'usage d'herbicides pour contrer la prolifération des adventices restes à ce jour le paradigme le plus envisagé et fortement encouragé par l'industrie semencière. Les formulations de type Roundup® sont les plus répandues et ont l'avantage d'être jumelables avec des cultivars d'intérêt cultural, génétiquement modifié de type Roundup Ready® (RR) et résistants à l'agent actif des herbicides.

Les HBG sont des herbicides non sélectifs appliqués en champs au niveau foliaire. Une fois en contact avec les feuilles, l'ingrédient actif (i.a.) s'introduit principalement dans la plante via les cellules épithéliales, les stomates et les trichomes (Zabkiewicz, 2000). Les herbicides se déplacent par la suite à l'intérieur du mésophylle accédant ainsi aux vaisseaux (phloème et xylème) ce qui favorisera son potentiel de dispersion et d'exposition à travers tous les compartiments de la plante. La quantité d'herbicides ne se retrouve pas uniquement sur la plante après son application, mais peut aussi entrer en contact avec le sol où une partie du glyphosate peut s'accumuler ou être métabolisé par les microorganismes en acide aminométhylphosphonique (AMPA) (Gomes *et al.*, 2014; Grandcoin *et al.*, 2017).

En temps normal, le glyphosate est reconnu pour agir sur la voie de synthèse de l'acide shikimique dans les chloroplastes en inhibant l'activité enzymatique de 5-énolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase (EPSPS) et rendant impossible la production des acides aminés aromatiques (e.g tyrosine, phénylalanine, tryptophane) indispensables pour l'activité métabolique des plantes (Gomes *et al.*, 2017). Les plantes RR ont la particularité de produire une voie alternative à EPSPS et métaboliser le glyphosate en produit secondaire modifiant ainsi son interaction une fois à l'intérieur de la plante (Cerdeira *et al.*, 2007; Gao *et al.*, 2014). Bien que les plantes RR soient tolérantes au glyphosate, elles ne sont pas génétiquement modifiées pour résister à l'AMPA (Reddy *et al.*, 2004; Ding *et al.*, 2011). Ce métabolite du glyphosate peut induire une toxicité dans les plantes comme le "yellow flashing" des feuilles fréquemment observé (Ding *et al.*, 2011).

L'usage de glyphosate ne semble pas apporter que des bénéfices pour les agriculteurs, mais au contraire semble devenir un fardeau considérable autant du point de vue santé environnementale et humaine, mais aussi pour la sécurité alimentaire qui est menacée globalement. La lutte contre les adventices est globalement une problématique préoccupante qui influence le rendement des récoltes malgré l'usage grandissant d'herbicides à chaque année (Duke et Powless, 2009). En dépit de l'augmentation d'HBG, on observe une augmentation du nombre d'adventices devenues résistantes au glyphosate tel que l'*Amaranthus palmeri* qui cause de graves problèmes environnementaux et économiques au Canada et aux États-Unis (Duke et Powless, 2009). Depuis la découverte, en 1996, de la première espèce résistante au HBG, le *Lolium rigidum*, on en dénombre à ce jour près de 38 espèces réparties sur 37 pays (Heap et Duke, 2018). Le Tableau 1.1 présente les 20 adventices résistantes au glyphosate retrouvées en Amérique du Nord. Ce scénario oblige dorénavant les producteurs à augmenter la quantité d'HBG dans les champs, mais aussi de jumeler ces derniers avec d'autres types d'herbicides avec des ingrédients actifs et des mécanismes d'action différents (Duke et Powless, 2009; Heap et Duke, 2018).

Tableau 1.1 : Liste d'adventices résistantes aux HBG en Amérique du Nord. Les données ont été obtenues de www.weedscience.org (récupéré le 22 décembre 2018).

Famille	Espèces	Pays
Amaranthaceae	<i>Amaranthus palmeri</i>	ÉUA, Canada
	<i>Amaranthus tuberculatus</i> (= <i>A.rudis</i>)	ÉUA, Canada
	<i>Amaranthus spinosus</i>	ÉUA
	<i>Kochia scoparia</i>	ÉUA, Canada
	<i>Salsola tragus</i>	É-U
Asteraceae	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	ÉUA, Canada
	<i>Ambrosia trifida</i>	ÉUA, Canada
	<i>Bidens pilosa</i>	Mexique
	<i>Conyza canadensis</i>	ÉUA, Canada
	<i>Conyza bonariensis</i>	ÉUA
	<i>Helianthus annuus</i>	ÉUA
	<i>Parthenium hysterophorus</i>	ÉUA
Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> (= <i>B.Campestris</i>)	Canada
Poaceae	<i>Eleusine indica</i>	ÉUA
	<i>Echinochloa colona</i>	ÉUA
	<i>Leptochloa virgata</i>	Mexique
	<i>Lolium perenne ssp.multiflorum</i>	ÉUA
	<i>Lolium rigidum</i>	ÉUA
	<i>Poa annua</i>	ÉUA
	<i>Sorghum halepense</i>	ÉUA

Avec les changements climatiques envisagés au cours des prochaines années, cette problématique sera plus criante si on considère que la modification de certains climats locaux pourra offrir une plus grande opportunité pour certaines adventices d'augmenter leur aire de distribution. Ceci augmentera la complexité des pratiques de gestion des adventices (PGA) et créera un défi d'envergure pour les producteurs. De plus, les changements climatiques risquent d'affecter la performance de certaines cultures ce qui pourrait aussi avoir un impact sur leur aptitude à rester compétitives face aux adventices.

1.1.2 L'impact des HBG sur l'activité des stomates des plantes RR

Des études ont démontré que les HBG pouvaient avoir des effets indésirables sur les plantes RR. Le glyphosate a tendance à réduire la nodulation au niveau racinaire (Zobiolo *et al.*, 2011) ainsi que diminuer la conductance stomatique chez le soja (Zobiolo *et al.*, 2010a) et le coton RR (Wasfi et Eltahir, 2011). La nodulation est très importante pour le processus d'assimilation et d'accumulation de l'azote (N) atmosphérique et peut avoir des répercussions directes sur l'activité stomatique. Lorsque la nodulation diminue, la plante peut se retrouver avec un déficit d'azote ce qui peut entraîner une augmentation de la sensibilité des stomates à la sécheresse et à l'acide abscissique (ABA) (Pirasteh-Anoshen *et al.*, 2016).

La conductance stomatique (G_s) est mesurable via les stomates et représente une donnée fiable pour interpréter leur activité (Roche, 2015). Elle représente le potentiel de la plante à effectuer des échanges gazeux tel que l'assimilation de CO_2 à travers les stomates (Zeiger et Taiz, 2010). Les stomates sont des petits pores se trouvant sur la surface des feuilles et sont largement impliqués dans la photorespiration de la plante. Ils sont parmi les principaux acteurs responsables de l'assimilation de CO_2 nécessaire à la photosynthèse, dans la transpiration et gestion en eau de la plante. Chez les plantes en C_3 tel que le soja, pour chaque molécule de CO_2 assimilé, la plante peut perdre jusqu'à 400 molécules d' H_2O sous forme de vapeur vers l'atmosphère (Zeiger et Taiz, 2010). L'humidité du sol, l'intensité lumineuse, la concentration atmosphérique en CO_2 et la pollution atmosphérique sont certains des facteurs abiotiques qui influencent la production et l'ouverture des stomates (Zeiger *et al.*, 1983). La conductance stomatique est très influencée par le nombre de stomates, leur taille et la grandeur de l'orifice des pores produit par l'ouverture des cellules de garde (Zhang *et al.*, 2015).

Zobiolo *et al.* (2010a) ont observé sur le soja RR que G_s diminue en fonction des concentrations de glyphosate appliqué. Une diminution de G_s représente un plus petit potentiel d'échanges gazeux au niveau foliaire. De plus, une perturbation de ces échanges gazeux peut nuire au développement et à la croissance des plants de certaines variétés (Roche, 2015). Les effets d'une exposition aux HBG semblent se résorber

après un certain temps (Duke, 2010), mais des applications successives d'HBG augmentent la sensibilité et retardent le temps de récupération des plantes suite aux expositions (Albrecht *et al.*, 2017). Une fois exposés aux HBG et potentiellement stressés, les cultivars peuvent être d'autant plus vulnérables face aux impacts d'un stress supplémentaire tel qu'un stress hydrique (Petter *et al.*, 2016). La quantité de matière active utilisée, la fréquence, le moment d'application sont des facteurs à sérieusement prendre en compte dans chaque scénario d'application. Une compréhension incomplète de ces facteurs peut entraîner un usage démesuré d'herbicides, retarder le développement des cultivars et nuire aux rendements des cultures et à la santé environnementale.

1.1.3 Les pratiques agricoles

Les herbicides ne sont pas les seuls responsables des impacts négatifs de l'agriculture sur l'environnement et sur les plantes. En effet, au Québec et ailleurs dans le monde, l'usage d'herbicides est souvent jumelé à des pratiques culturales intensives qui peuvent elles aussi fortement impacter la qualité des terres agricoles sur le long terme soit en perturbant les fonctions des sols, en augmentant la compaction du sol et en exacerbant leur érosion (Bogunovic *et al.*, 2018). Les plantes sont des acteurs importants dans le continuum sol-atmosphère (Williams *et al.*, 1996). Une perturbation de l'intégrité du sol est suffisante pour altérer ce continuum et du fait même le développement et l'activité des plantes. La compaction est certainement un des facteurs qui influence le plus l'intégrité du sol (Kramer et Boyer, 1995; de Carvalho *et al.*, 2015). Lorsque le sol offre une résistance trop élevée contre l'étalement des jeunes racines, la superficie du système racinaire est réduite ce qui diminue ultimement sa force d'ancrage au substrat et le rend plus vulnérable à se faire déchausser par le vent (Kramer et Boyer, 1995). Les plantes comptent aussi sur le développement de leurs racines pour leur permettre d'atteindre des ressources nutritives plus éloignées. C'est souvent le cas pour des ressources plus profondes où les racines et la rhizosphère

joueront un rôle pour les remonter vers la surface et ainsi les rendre plus accessibles pour le cultivar ou ceux à venir.

Un autre facteur majeur du sol qui peut influencer l'activité stomatique est l'impact d'une PGA sur le contenu et l'accessibilité en eau par la plante. L'ouverture des stomates représente un compromis et influence la gestion en eau des plantes. Une perturbation sur l'approvisionnement ou la gestion globale de l'eau par celles-ci se traduira par une augmentation de la production d'acide abscissique (ABA) qui va induire la fermeture des stomates (Wang *et al.*, 2013). L'ABA est une phytohormone produite principalement au niveau racinaire est transporté via les xylèmes pour se diriger vers les cellules de gardes des stomates où elle sert de messenger et coordonne l'information concernant l'environnement aérien de la plante et celui près des racines (Negin et Moshelion, 2016). La perte en eau peut se faire principalement par deux voies au niveau des feuilles chez la plante. La première se fait via l'accumulation d'eau sous forme gazeuse dans les cavités situées sous les cellules de garde qui régule l'ouverture des stomates. Lorsque le volume d'eau augmente, une pression est exercée sur les cellules en agissant comme un levier et forçant leur ouverture (Zeiger et Taiz, 2010). La seconde façon se produit lorsque les stomates sont ouverts pour permettre l'assimilation de CO₂ durant l'activité diurne des plantes. Durant cette période, chaque molécule de CO₂ entraîne une perte inévitable d'eau qui s'échappe sous forme de vapeur vers l'atmosphère. En temps normal, les plantes ont développé des traits morphologiques en fonction de leur demande métabolique et leur environnement ce qui fait qu'elles peuvent faire de la photosynthèse sans trop se soucier de la perte en eau. Les pratiques agricoles peuvent toutefois causer un stress supplémentaire en perturbant les conditions environnementales et rendre délicat le compris CO₂-H₂O pour les plantes. Dans le contexte de ce mémoire, il est question d'observer les effets des PGA chez le maïs et soja RR à travers trois types de PGA retrouvés en grande culture au Québec soit : le labour conventionnel, le semis direct (SD) et le semis direct sous couverture végétale (SCV).

1.1.3.1 Le labour conventionnel

Une des PGA les plus utilisées, et ce depuis des millénaires, est le labour. Ce travail mécanique du sol permet efficacement d'éradiquer les adventices dans les cultures. Le brassage du sol permet aussi une mobilisation des nutriments qui s'y trouve ce qui peut être avantageux avant l'implantation d'une nouvelle culture. En dehors de l'entretien de la machinerie, cette PGA nécessite peu de main-d'œuvre. De plus, le labour peut être combiné à l'usage d'herbicides ce qui n'est toutefois pas le cas dans les régions biologiques. Ces dernières sont tributaires de passages répétitifs de machineries dans la même récolte lors de la lutte contre les adventices. L'influence du labour sur l'intégrité du sol est considérable (Chaplot *et al.*, 2012) (Van Wie *et al.*, 2013). À chaque labour, le travail mécanique du sol détruit et remet à zéro le niveau de développement des écosystèmes qui se sont développés dans les sols entre temps (Navarro-Noya *et al.*, 2013). En plus de détruire les relations symbiotiques qui s'y trouvent, le passage de machineries augmente la compaction des sols et leur lessivage lors des fortes pluies, tout en accélérant la minéralisation de la matière organique des sols. La compaction influence fortement la perte de nutriments lors de l'érosion ce qui perturbe ultimement leur fertilité. Ce type de PGA n'inclut pas non plus systématiquement une rotation des cultures ce qui peut accélérer la diminution des nutriments dans les sols (Pittelkow *et al.*, 2015).

1.1.3.2 Le semis direct (SD) conventionnel

Le semis direct (SD) est une pratique dite de conservation (PC) puisqu'elle préconise un travail réduit du sol ce qui se traduit par une diminution de l'usage de machinerie. Le SD a permis d'élargir des zones agricoles dans certains pays du sud là où le labour conventionnel ne le permettait pas (Scopel *et al.*, 2013). Un autre aspect du SD est de maintenir les résidus des cultures antérieurs sur le sol. La couverture végétale morte sert de paillis au sol permettant de conserver son humidité, maintenir sa température et ainsi limiter les impacts de la chaleur ou d'une sécheresse qui pourrait subvenir lors de

la période de production (Scopel *et al.*, 2005a). En maintenant les résidus entre les rangs, généralement nus et vulnérables ce paillis permet de produire un obstacle supplémentaire pour les adventices qui tenteraient de vouloir s'y coloniser (Scopel *et al.*, 2013). Bien que cette PGA nécessite un usage important de pesticides, elle reste néanmoins vulnérable aux infestations d'adventices puisqu'elle est généralement jumelée à des monocultures (Hendrix *et al.*, 1992; Shannan et Grant, 2007). Toutefois, le SD met de l'avant l'idée d'effectuer des rotations de cultures ce qui peut favoriser le maintien des nutriments dans le sol lorsque le cycle interannuel des cultures inclut par exemple une légumineuse qui peut assimiler l'azote provenant de l'atmosphère.

1.1.3.3 Le semis direct sous couverture végétale (SCV)

Depuis quelques décennies au Brésil et par la suite, ailleurs dans le monde, des producteurs en grande culture ont adopté l'approche des modèles de PGA en semis direct sur couverture végétale vivante (SCV) (Scopel *et al.*, 2005a). Au Québec, ce type d'approche est plus beaucoup plus récent et reste à ce jour peu répandu et peu documenté comparativement au SD et au labour conventionnel. Le SCV est aussi une PC. Tout comme le SD, cette PGA encourage un travail réduit du sol, une rotation des cultures et le maintien d'une couverture végétale entre les rangs (AFD, 2006). Contrairement au paillis retrouvé dans les SD, la couverture végétale des SCV est principalement composée de plantes vivantes. En plus, le jumelage des variétés culturales d'intérêts avec une couverture végétale vivante dans les parcelles va favoriser les processus symbiotiques entre les plantes et la microfaune (microorganismes), les mycorhizes et la macrofaune (insectes, nématodes) permettant une meilleure irrigation des sols et en limitant des maladies fongiques ou autres de se développer (Scopel *et al.*, 2013). Les méthodes SCV ne mettent toutefois pas de côté l'usage d'herbicides dans les cultures, mais visent plutôt une diminution de leur usage après les trois premières années d'implantation (AFD, 2006). L'idée d'appliquer des HBG n'est pas de tuer les plantes de couverture, mais plutôt de ralentir la croissance

de certaines d'entre d'elles afin de valoriser la variété d'intérêt culturelle résistante aux HBG en ralentissant le développement de la couverture végétale (AFD, 2006).

Selon la littérature scientifique, on s'attend à observer une diminution du développement et de l'activité des stomates à travers les mesures de Gs lorsque les plantes sont exposées à des HBG. On prévoit que cette diminution d'activité sera négativement corrélée avec la quantité d'HBG appliquée dans les parcelles dû à une augmentation de la toxicité induite par ces herbicides. On considère que les pratiques agricoles en soit devraient avoir un impact sur le développement et la performance des cultivars de soja et maïs à l'étude. Ceci suggère qu'indépendamment de l'usage d'HBG, le choix d'une bonne PGA est primordial pour limiter le stress des plantes cultivées. Avec les changements climatiques actuels et à venir, on peut s'attendre à ce que la sensibilité des plantes cultivées à certains facteurs abiotiques augmente avec le temps. Les PGA pouvant offrir des bénéfices supplémentaires tels que des conditions de croissance permettant une meilleure réhabilitation des cultures après une période de stress obtiendront certainement les meilleurs rendements. Ultiment, on s'attend à ce que l'impact des PGA sur les plantes varie selon le stade de développement des cultures. Lorsque les cultures sont à un stade de développement plus avancé (ex : stade V plus tardif), leur réhabilitation après une exposition aux HBG ou à une perturbation liée à une PGA est plus difficile ce qui peut entraîner des répercussions sur leur performance en fin de récolte et peut se traduit par des rendements plus faibles.

1.2 Approche méthodologique

Le but de ce mémoire en Sciences de l'Environnement est d'augmenter la compréhension actuelle sur la relation entre l'application d'HBG et le développement des plantes RR lors de certaines pratiques culturelles dans un contexte réel de grandes cultures au Québec. Dans le cadre de ce mémoire, on s'est principalement intéressé à l'impact potentiel des applications foliaires d'herbicides à court terme sur certains processus physiologiques de plantes RR, notamment ceux qui sont en lien avec le

développement et l'activité des stomates. L'information obtenue à travers ces indicateurs devrait permettre d'évaluer les répercussions des HBG sur la conductance stomatique (Gs) du soja et du maïs cultivés ainsi que sur la superficie d'échange gazeux disponible et représentée en autres par la densité stomatique (DenSto). Les échantillonnages pour le chapitre 2 ont été effectués durant l'été 2015 dans des champs expérimentaux du Centre de recherche sur les Grains (CEROM) à St-Mathieu-de-Beloil et pour le Chapitre 3 durant l'été 2017 dans des parcelles expérimentales d'un producteur de grandes cultures à Sainte-Marthe.

1.2.1 Site du CEROM à Saint-Mathieu-de-Beloil, Qc

Le site expérimental du CEROM a permis de comparer l'impact de deux types de PGA dans des grandes cultures de maïs RR et de soja RR nécessitant l'usage d'HBG (SD) ou non (labour conventionnel) sur le développement des stomates (DenSto). Comme l'impact des HBG peut rester perceptible durant plusieurs jours, ceci peut laisser le temps à la plante de développer une réponse physiologique face au stress induit qui se traduit à travers DenSto (Zhao *et al.*, 2015). Afin de diminuer la variabilité interspécifique, les cultivars RR utilisés avaient le même génotype indépendamment des PGA. Les différentes DenSto obtenues à l'aide d'une empreinte foliaire et observées aux microscopes optiques ont servi d'indicateur pour faciliter l'interprétation des gains de biomasse par les cultivars. Si les HBG sont en mesure d'impacter le développement des stomates, on devrait pouvoir aussi l'observer à travers les mesures de biomasse en fonction des PGA.

1.2.2 Site de Sainte-Marthe, QC

Le site expérimental de Sainte-Marthe chez un producteur de grandes cultures fait partie d'un projet CRSNG en partenariat stratégique MYFROG (Maintaining high Yields in Field crops while Reconsidering the Option of using Glyphosate) dirigé par le professeur Marc Lucotte, détenteur de la Chaire de recherche vers la durabilité en grandes cultures au Québec. L'objectif de ce projet est de comparer l'impact de deux

types de PGA nécessitant tous les deux des applications d'HBG sur l'activité et le développement des stomates des plants de soja et maïs RR lors d'une période estivale comportant des épisodes de stress hydriques. Dans ce contexte, les PGA étaient soit en SD ou en SCV. En plus de DenSto, nos observations sur le développement des stomates incluent leur superficie (StoSuperficie) afin d'obtenir une idée plus juste sur la proportion de superficies foliaires attribuable aux échanges gazeux. Cette superficie est par la suite représentée par l'index stomatique (StoIndex). Les superficies foliaires du soja et maïs ont été observées au microscope électronique à balayage (MEB) (Hi-SEM S-3400N, Hitachi®) et interprétées grâce au logiciel ImageJ 1.0 (NIH) afin d'obtenir DenSto et StoSuperficie.

L'activité stomatique qui se traduit par les données de Gs obtenues à l'aide d'un poromètre à état de diffusion stationnaire (SC-1 Leaf porometer, Decacon Devices®) va permettre d'obtenir un profil de l'aptitude des plantes d'intérêts à effectuer ses échanges gazeux en mi-journée. Il est question d'observer d'une part si l'application d'HBG impacte l'ouverture des stomates ce qui peut être interprété à l'aide des mesures de Gs. De plus, il est question de voir si l'application d'HBG peut augmenter la sensibilité des plantes à un autre stress comme un stress hydrique lors d'une modification d'une courte période des conditions environnementales présentes. Un suivi de ces échanges gazeux est effectué sur deux campagnes entourant le moment où les HBG ont été appliqués sur les parcelles. Les mesures de la biomasse aérienne et de la taille des plants ont été effectuées à chaque campagne afin de pouvoir interpréter les gains sur le développement des plants entre ces périodes en fonction des PGA. En fin, les rendements obtenus lors de la récolte vont permettre de traduire le potentiel de compétitivité d'un cultivar en fonction des PGA.

CHAPITRE II

LES EFFETS DU GLYPHOSATE SUR LA DENSITÉ STOMATIQUE FOLIAIRE ET SUR LA PRODUCTION DE BIOMASSE DE VARIÉTÉS DE SOJA (*Glycine max [L.] Merr.*) ET DE MAÏS (*Zea mays L.*) TRANSGÉNIQUES

*JÉRÔME BERNIER BRILLON¹, MARC LUCOTTE¹, GILLES TREMBLAY²,
ÉLISE SMEDBOL¹, SERGE PAQUET¹, ÉMILE SAMSON BRAIS¹

¹ Université du Québec à Montréal, GEOTOP & Institut des Sciences de
l'environnement, Succ. Centre-Ville, C.P. 8888, H3C 3P8, Montréal, Québec,
Canada.

² Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation (MAPAQ), Succ.
Montérégie Est, 1355 rue Daniel-Johnson Ouest, bureau 3300, J2S 8WT, St-
Hyacinthe, Québec, Canada.

Ce chapitre sera soumis, dans sa version anglaise, pour publication dans la revue
Canadian Journal of Plant Science

2.0 Résumé

Les grandes cultures de maïs et soja transgéniques dominent l'ensemble des superficies agricoles du Québec. Cette étude a été effectuée dans des parcelles ouvertes en champs cultivées en soja et maïs transgéniques (RR). Les parcelles ont été soumises à trois programmes de gestion des adventices (PGA), soit un labour suivi d'un désherbage mécanique et des semis directs avec une ou deux applications d'herbicides à base de glyphosate (HBG). L'effet comparé des différentes pratiques de gestion des adventices a été mesuré sur la densité stomatique (DenSto), la production de biomasse fraîche (PF) et de biomasse sèche (PS) des plants. En semis direct, chaque application d'HBG (Roudup540® à 540 g i.a. ha⁻¹) était de 1,67 L ha⁻¹. Les traitements ont été effectués à des stades de développement différents des plantes (soja : V4 et V8; maïs : V2 et R1). Les résultats obtenus pour le soja indiquent que les applications uniques d'HBG correspondent à des DenSto et des PS plus élevés comparativement aux autres traitements. Toujours pour les plants de soja, le désherbage mécanique correspond à des valeurs de DenSto, PF et PS significativement inférieures lorsque mesurées au stade R4. Dans le cas du maïs, aucune différence entre les traitements n'a été observée. L'application d'HBG dans cette culture ne semble ni favoriser la performance des plants, ni nuire à leur développement par rapport à un désherbage mécanique. De plus, un désherbage mécanique effectué à un stade de développement végétatif plus hâtif permettrait de réduire l'impact d'un stress supplémentaire sur les cultures contrairement à ce qui a été observé dans cette étude pour la culture du soja.

Mots clés : densité stomatique, biomasse, glyphosate, désherbage mécanique, soja, maïs

2.1 Introduction

Au cours des dernières décennies, l'usage des herbicides à base de glyphosate (HBG) pour le contrôle des adventices dans les grandes cultures a drastiquement augmenté à travers le monde (Benbrook, 2016). Cette augmentation est en grande partie due au jumelage d'HBG avec des cultivars génétiquement modifiés et résistants aux HBG de type RoundupReady® (RR). Le secteur agricole au Québec ne fait pas exception à cette tendance. Aujourd'hui ces pratiques de gestion des adventices (PGA) dans les grandes cultures représentent une solution facile et rentable permettant d'obtenir des rendements intéressants. Selon les données de l'année de production 2015-2016 de l'Institut de la statistique au Québec (l'ISQ), 419000 ha de maïs et 325000 ha de soja ont été cultivés sur un total de 987000 ha ensemencés dans la province. Dans 72% des productions de maïs et 65% de celles du soja, on retrouvait des semences transgéniques (ISQ, 2016). Avec la prolifération grandissante des adventices résistantes aux HBG et les effets des changements climatiques, les doses d'application d'herbicides, la diversité des composés actifs et les fréquences d'application nécessaires pour effectuer une bonne gestion des adventices s'intensifient avec le temps. Cette situation risque d'augmenter à la fois la charge d'herbicides dans l'environnement et l'exposition d'organismes non ciblés, mais aussi, potentiellement le coût de production et la rentabilité de certaines cultures (Heap, 2013).

La relation entre les HBG et les plantes RR n'est pas sans faille. Zobiolo *et al.* (2010a) ont démontré que le glyphosate avait des effets négatifs sur l'activité physiologique et le développement de certains cultivars de soja transgéniques de première et seconde génération, les RR1 et RR2. Alors que les stomates constituent la principale porte par laquelle circulent le CO₂, l'O₂ et l'H₂O impliqués dans la photosynthèse et la gestion en eau de la plante (Jarvis, 1976; Zeiger, 1983), les stomates lorsqu'ils sont ouverts durant le jour peuvent aussi faciliter le passage des HBG à travers la barrière cuticulaire des couches épithéliales des feuilles et impacter l'activité foliaire (Zabkiewicz, 2000).

Plusieurs études ont ainsi montré que des applications d'HBG ont des impacts sur différents processus dépendants des stomates tels que la conductance stomatique, le taux de transpiration et le taux de photosynthèse (Zobiolo *et al.*, 2010b; Zobiolo *et al.*, 2012; Krenchiski *et al.*, 2017).

Les régies agricoles en semis direct (SD) nécessitent généralement de grandes quantités d'HBG dans les champs soit par des applications uniques ou séquentielles (Derpsch, 2000). Bien que les plantes RR soient tolérantes aux HBG, ils se pourraient qu'elles ne le soient pas à l'acide aminométhylphosphonique (AMPA), le principal métabolite du glyphosate (Grandcoin *et al.*, 2017). En fait, un brusque jaunissement (*yellow flashing*) est le principal impact visuel observé sur la surface foliaire des plantes tolérantes suite à une application d'HBG et serait attribuable à la présence d'AMPA (Reddy *et al.*, 2004). Le changement de couleur et la dénaturation de la feuille laissent suggérer une phytotoxicité, un stress oxydatif et une destruction des pigments chlorophylliens (Couée *et al.* 2006). Une perturbation dans la production et la régulation des espèces oxygénées réactives (ROS) et des phytohormones de croissance telle que l'acide abscissique (l'ABA) pourrait induire une fermeture des stomates diminuant ainsi la conductance stomatique et le potentiel d'échanges gazeux (Neill *et al.*, 2002, 2008; Hung *et al.*, 2005). Les désherbages mécaniques (DM) quant à eux, ne requièrent pas l'usage d'herbicides, mais, dû aux passages fréquents de machineries peuvent toutefois avoir des impacts considérables entre autres sur la compaction, l'érosion, la disponibilité des nutriments pour les plantes, la minéralisation de la matière organique des sols et la biodiversité des microorganismes du sol (Chaplot *et al.*, 2012; Navarro-Noya *et al.*, 2013). Ces différentes perturbations peuvent avoir des répercussions sur la fertilité des sols et leur contenu en eau ainsi que sur le rendement des cultures à court et long termes.

Le but de cette recherche vise à comprendre si l'application d'HBG a des répercussions sur le développement de stomates sur les surfaces foliaires à différents stades de

développement des plants de maïs et de soja RR. Dans la foulée, il est proposé d'utiliser la densité stomatique (DenSto) comme indicateur pour le suivi de production de biomasse. Alors qu'il existe peu d'information sur les effets des applications d'HBG sur l'activité physiologique impliquant les stomates du soja RR en champs, il en existe encore moins pour le maïs RR (Zhao *et al.*, 2015). La présente étude a été effectuée dans des champs expérimentaux de soja et de maïs soumis à des PGA couramment employés au Québec, soit le SD avec usage d'HBG ou le DM effectué en production biologique.

2.2 Méthodologie

2.2.1 Présentation du site et du design expérimental

Le volet expérimental s'est déroulé en champs ouverts en 2015, au Centre de Recherche sur les grains (CÉROM) à St-Mathieu-de-Beloil (Québec, Canada), le type de sol étant un loam limono-argileux contenant 3.7% de matière organique. Les caractéristiques du sol, les semences utilisées et le design expérimental sont identiques à ceux de l'expérience conduite par Smedbol *et al.* (2018) et Samson-Brais *et al.* (2018) (Tableau 2.1). Les semences utilisées étaient des variétés résistantes au glyphosate dans le cas du soja (PIONEER, P10T91_RTM) et du maïs (PIONEER, P9675_{AMXT}TM). Elles ont été respectivement plantées le 17 mai et le 4 mai 2015 avec une densité de 330 000 et 81 140 semences par hectare. Le labour fut effectué durant l'automne 2014 dans les parcelles de soja sur une profondeur de 20 cm et un cultivateur fut utilisé dans les parcelles de maïs. Chacune des parcelles, d'une dimension de 6m x 18m, était constituée de quatre rangs espacés de 76 cm. Le design expérimental consistait en 3 PGA: un DM et deux variantes de SD soient avec une application (Gly1x) ou deux applications (Gly2x) d'HBG. Ces traitements étaient répliqués quatre fois et distribués aléatoirement selon une disposition des parcelles en bloc (Tableau 2.2).

Tableau 2.1 : Paramètres du sol des parcelles expérimentales lors de la récolte au site du CEROM à Saint-Mathieu-de-Beloeil (Québec, Canada) pour l'échantillonnage de l'été 2015 (tiré de Smedbol et al., 2018). L'* concerne les parcelles de maïs seulement.

Type sol:	Loam limono-argileux	
Caractéristique: (%)	Sable	19
	Limon	50
	Argile	31
	Matière organique	3,7
	pH	7,06 ±0,22
Contenu moyen en nutriments: ($\mu\text{g g}^{-1}$)	K	274
	Fe	223,8
	Mn	15,3
	Zn	1,3
	Mg	906,7
	Al	539,8
	Ca	3387,5
	Cu	8,7
Fertilisation*: (Kg ha ⁻¹)	N	170
	P	60

2.2.2 Échantillonnage des plants de soja et maïs

L'échantillonnage s'est échelonné sur trois campagnes durant l'année 2015. Trois plants ont été récoltés à trois stades de développement dans les parcelles pour tous les traitements et leurs répliqués. L'échantillonnage des plants s'est fait aux stades de développement V4, V8 et R2 pour le maïs et, aux stades V2, R1 et R4 pour le soja (Tableau 2.2). Afin d'obtenir le poids frais (PF) des plants, chacun d'eux fut pesé sur le terrain durant la 2^{ième} et 3^{ième} campagne de terrain. Les plants ont été par la suite mis au four à 60°C entre 48h et 7 jours pour obtenir leur poids sec (PS).

Tableau 2.2 : Présentation des différents traitements pour les cultivars de maïs (P9675AMXT®) et soja (P10T91R®) incluant la date, le type d'HBG et la quantité appliquée (L. ha⁻¹) aux différents stades de développement. Les traitements étaient soit un désherbage mécanique (DM) ou en semis direct (SD) nécessitant une application (Gly1x) ou deux applications (Gly2x) d'HBG.

PGA	Traitements					Échantillonnage	
	Date	Nom commercial	Ingrédient actif (i.a.)	Quantité appliquée	Stade de croissance	Date	Stade de croissance
Maïs	DM	N/A	N/A		V8	10-juin-15	V4
	Gly1x	Roundup 540®	Glyphosate	1,67 L ha ⁻¹	V4	22-juin-15	V8
	Gly2x	Roundup 540®	Glyphosate	1,67 L ha ⁻¹	V4 et V8	30-juil-15	R2
Soja	DM	N/A	N/A		R1	15-juin-15	V2
	Gly1x	Roundup 540®	Glyphosate	1,67 L ha ⁻¹	V2	09-juil-15	R1
	Gly2x	Roundup 540®	Glyphosate	1,67 L ha ⁻¹	V2 et R1	06-août-15	R4

2.2.3 Impression de la surface foliaire et comptage des stomates

Sur chacun des plants échantillonnés lors des campagnes, une feuille fut prélevée pour le calcul de DenSto. Chacune des feuilles prélevées avait le même stade de développement et une position similaire dans la canopée. Une empreinte de chaque feuille de maïs fut obtenue à l'aide de la technique du vernis transparent (Sampson, 1961). Dans le cas du soja, on a opté pour des impressions avec une super colle à base de cyanoacrylate (LePage®) afin d'obtenir une meilleure qualité d'impression due à la présence de trichomes sur les surfaces foliaires. Les diverses applications des substances adhésives ont été effectuées sur les surfaces adaxiale et abaxiale des feuilles de maïs et soja. Les impressions ont été par la suite montées sur une lame afin des observer au microscope optique (Leica ATC2000®). Les DenSto ont été calculées ($n=3$) pour chaque lame à un grossissement oculaire de 400x. Les densités stomatiques observées ont été extrapolées par la suite afin d'être représentées en mm^{-2} .

2.2.4 Analyses statistiques

Dans le but de comparer la biomasse (PF et PS) et DenSto entre chacun des traitements et aux différents stades de développement, un test de variance ANOVA fut utilisé avec le logiciel JMP12 (SAS®). De plus, afin d'obtenir par la suite une comparaison des moyennes appariées, un test de t Student fut effectué. La tolérance utilisée pour ces tests est de 95% et les différences sont jugées significatives avec $p < 0,05$.

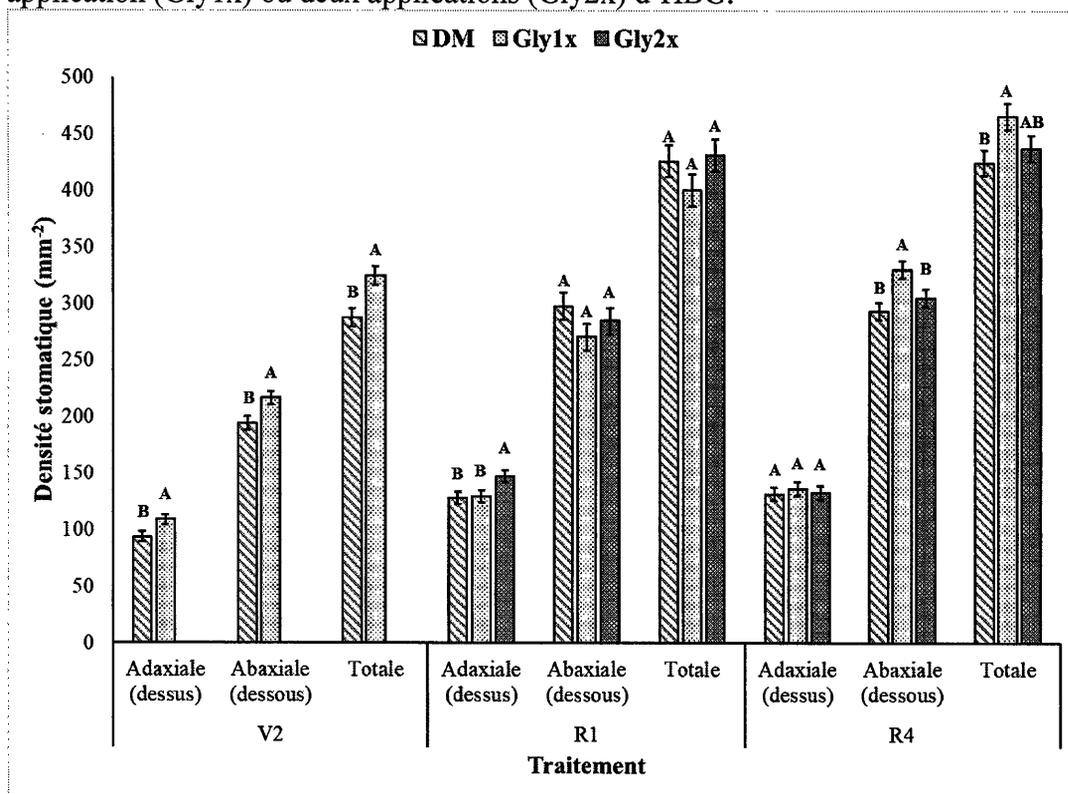
2.3 Résultats

2.3.1 Densités stomatiques

Les DenSto dans le soja varient entre les traitements tout le long de la période culturale (Figure 2.1). Toutefois, ces différences ne sont pas exprimées similairement selon le stade de développement, mais semblent plus importantes aux stades V2 et R4. Au stade V2, des différences significatives de DenSto sont observées sur les surfaces foliaires adaxiales ($p = 0,0198$), abaxiales ($p = 0,0160$) et la somme des deux ($p = 0,0031$) entre

les deux types de PGA (DM et SD). Les parcelles ayant subi l'application d'HBG présentent des DenSto totales significativement plus élevées ($324,8 \pm 8,5 \text{ mm}^{-2}$) comparativement à celles obtenues avec DM ($287,5 \pm 7,4 \text{ mm}^{-2}$). À ce stade, une seule application d'HBG avait été effectuée même dans les parcelles en SD dont le design expérimental comprenait deux applications (Gly2x). Le désherbage mécanique n'avait pas encore été effectué ce qui laissait les parcelles DM sans perturbation (Tableau 2.2).

Figure 2.1 : Comparaison des moyennes (n= 12) des densités stomatiques des plants de soja en fonction des traitements et des surfaces foliaires aux différents stades de développement (V2, R1 et R4). Les résultats ont été obtenus à la suite d'un test univarié (ANOVA) et un test de *t*-Student pour l'appariement des lettres ($p < 0,05$). Les traitements étaient soit un désherbage mécanique (DM) ou en SD avec une application (Gly1x) ou deux applications (Gly2x) d'HBG.

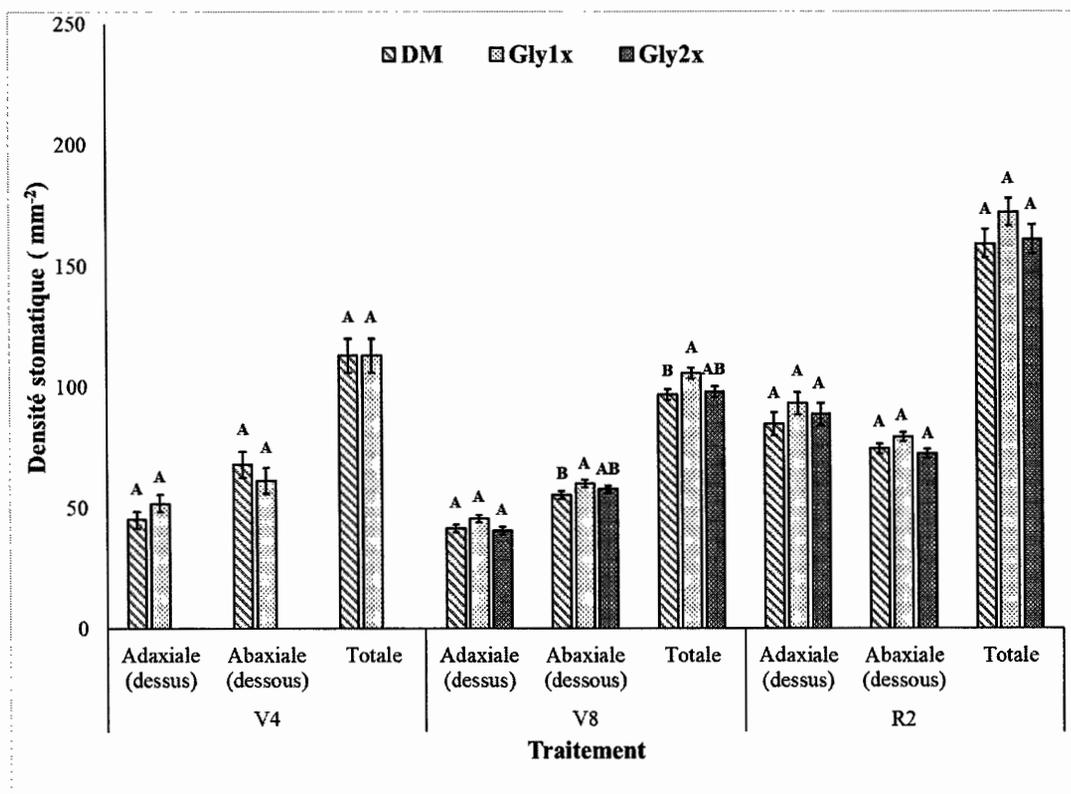


Au stade R1, les différences entre les DenSto sont moins marquantes. En fait, on observe des différences uniquement sur les surfaces foliaires adaxiales ($p = 0,0305$) où

Gly1x présente les résultats significativement plus élevés comparativement à DM et Gly2x. À ce stade, toutes les parcelles avaient subi des perturbations, un désherbage mécanique et une seconde application d'HBG dans les parcelles DM et Gly2x respectivement. Dans les SD, il n'a pas de différence significative entre Gly1x et Gly2x. Au stade R4, les DenSto adaxiales ($p = 0,8692$) ne varient pas entre les traitements, mais on observe des différences significatives sur la surface abaxiale ($p = 0,0058$) et sur DenSto totale ($p = 0,474$). Comme on n'a observé aucune différence sur les surfaces adaxiales, l'influence des DenSto abaxiales est très importante à ce stade entre les PGA (Figure 2.1).

Les différences sont significatives entre les DenSto abaxiales DM ($293,3 \pm 6,8 \text{ mm}^{-2}$) et ceux des parcelles SD avec une application d'HBG ($330,2 \pm 9,9 \text{ mm}^{-2}$) ($p = 0,0018$). Sur cette même surface foliaire, on observe aussi une distinction significative entre les traitements SD Gly1x et Gly2x ($305,2 \pm 5,7 \text{ mm}^{-2}$) ($p = 0,0274$). À ce stade, les plants provenant des parcelles DM ont des densités stomatiques foliaires faibles, mais qui ne varient pas statistiquement de ceux provenant des traitements SD Gly2x. Dans le cas des résultats recueillis dans les parcelles de maïs, le scénario est nettement différent que celui du soja. En fait, on n'observe pas de différence significative entre les PGA pour les DenSto pour les deux surfaces foliaires durant toute la période culturale (Figure 2.2), en particulier aux stades V4 et R2. La seule exception est observée au stade de développement R1 sur les DenSto abaxiales ($p = 0,0472$) entre DM et Gly1x. Avec les DenSto totales, on observe aussi des différences significatives à la fois entre DM et Gly1x ($p = 0,0108$), mais aussi entre Gly1x et Gly2x ($p = 0,0294$). Comme dans le cas du soja, à ce stade, tous les traitements ont été effectués. (Tableau 2.2).

Figure 2.2 : Comparaison des moyennes (n= 12) des densités stomatiques des plants de maïs en fonction des traitements et des surfaces foliaires aux différents stades de développement (V4, V8 et R2). Les résultats ont été obtenus à la suite d'un test univarié (ANOVA) et un test de t-Student pour l'appariement des lettres ($p < 0,05$). Les traitements étaient soit un désherbage mécanique (DM) ou en SD nécessitant une application (Gly1x) ou deux applications (Gly2x) d'HBG.



2.3.2 Poids frais et secs

Dans le soja, des PF et PS plus petits ont été mesurés dans les parcelles DM aux deux stades de développement, R1 ($p = 0,0280$) et R4 ($p = 0,0005$) (Tableau 2.3). Les plants provenant des parcelles Gly1x avaient un PF plus élevé et cette différence est significative pour toutes les PGA à R1, mais pas à R4. Pour les PF mesurés dans le maïs, on n'observe aucune différence significative entre les traitements aux stades R1 et R2 (Tableau 2.3). Les poids obtenus dans les plants provenant des PGA en SD (Gly1x et Gly2x) étaient similaires à ceux des parcelles DM.

Tableau 2.3 : Résultats des moyennes et erreurs standards de PF (n=12), de PS (n=8) et du contenu (%) des plants en eau (n=8) pour les cultivars de soja (P10T91R™) et de maïs (P9675AMXT™) à 51 et 81 jours après semis (JAS) pour chacun des traitements (M.W., Gly1x et Gly2x). Ceci correspond aux stades R1 et R4 dans le soja et aux stades V8 et R2 dans le maïs. L'analyse comparative entre les traitements a été effectuée avec un test univarié (ANOVA) ($p < 0.05$) *. Un test ad hoc de t-Student a été effectué pour l'appariement des lettres ($p < 0.05$) entre les traitements.

		51 JAS				81 JAS			
		DM	Gly1x	Gly2x	p-value	M.W.	Gly1x	Gly2x	p-value
Soja	PF (g)	15,43 ^B ± 3,42	24,24 ^A ± 2,84	23,18 ^A ± 2,87	0,028*	68,58 ^B ± 10,04	133,20 ^A ± 9,27	111,60 ^A ± 12,42	0,0005*
	PS (g)	3,22 ^A ± 0,24	4,25 ^A ± 0,69	4,37 ^A ± 0,56	0,2682	16,91 ^B ± 1,34	29,11 ^A ± 3,06	23,73 ^{AB} ± 3,09	0,0130*
	Contenu en eau (%)	79,15 ^A ± 0,46	82,47 ^A ± 0,56	81,15 ^A ± 1,33	0,3343	75,34 ^A ± 13,47	78,15 ^A ± 0,19	78,74 ^A ± 3,68	0,2763
Maïs	PF (g)	68,61 ^A ± 4,88	69,58 ^A ± 4,62	72,51 ^A ± 7,91	0,8918	582,83 ^A ± 23,40	586,13 ^A ± 15,91	573,21 ^A ± 31,32	0,9326
	PS (g)	7,72 ^A ± 0,65	7,29 ^A ± 0,42	7,74 ^A ± 1,02	0,8909	115,15 ^A ± 7,62	118,54 ^A ± 2,21	110,62 ^A ± 9,33	0,7255
	Contenu en eau (%)	88,76 ^A ± 0,32	89,52 ^A ± 0,45	89,32 ^A ± 0,50	0,6583	80,24 ^A ± 2,13	79,78 ^A ± 0,52	80,70 ^A ± 1,04	0,6165

2.4 Discussion

2.4.1 La densité stomatique, un indicateur de production de biomasse

L'analyse des densités stomatiques s'est révélée être un indicateur fiable dans le suivi du développement des plantes d'intérêts culturales dans le contexte agrologique de champ ouvert de notre étude. Les traits foliaires observés peuvent cependant différer d'un cultivar à l'autre en fonction des conditions environnementales. La capacité d'une plante à s'acclimater à son environnement dépend de son potentiel à réguler ses échanges de CO₂ et optimiser sa gestion en eau (Xu et Zhou, 2008; Tanaka et Shiraiwa, 2009). Ces deux processus sont positivement corrélés entre eux ce qui dans un contexte

de stress hydrique, peut représenter un compromis d'envergure pour la plante (Zeiger, 1983). Au même titre que les cultivars avec une forte densité stomatique ont un potentiel photosynthétique plus élevé, ceux avec une densité plus faible ont une meilleure gestion en eau due à une limitation des pertes potentielles par les stomates (Xu et Zhou, 2008). Selon ce qui a été observé pour le soja, les densités stomatiques varient beaucoup au niveau des deux surfaces foliaires selon le type de cultivars. Ciha et Brun (1975) ont comparé les densités stomatiques entre 43 cultivars américains de soja ce qui a permis d'observer que la densité moyenne était de 130 mm^{-2} sur la surface adaxiale (variation entre 81 et 174) et de 316 mm^{-2} sur la surface abaxiale (variation entre 246 et 345). Malgré que le cultivar utilisé dans cette étude ne figure pas dans l'étude de Ciha et Brun (1975) et d'autres similaires (Santos, 1978), cela nous permet néanmoins de mieux contextualiser les densités stomatiques observées. On réalise qu'au stade R4 où les feuilles sont pleinement matures, les densités stomatiques sur la surface adaxiale se situent dans ces moyennes pour tous les traitements. Par contre, sur la surface abaxiale des feuilles issues des traitements DM et Gly2x, les densités stomatiques sont légèrement plus faibles, mais restent situées dans la gamme rapportée.

Sur un même génotype, on observe que les plants qui présentent les densités stomatiques les plus grandes ont aussi une production de biomasse sèche plus importante. Ceci corrobore les observations antérieures de Tanaka *et al.* (2010) qui ont rapporté une corrélation étroite entre le nombre de stomates observables et la production de biomasse pour 77 cultivars de soja. En utilisant un nombre réduit de cultivars, Gaskell (1980) a rapporté des résultats similaires avec des plants de maïs. Dans ces études, les cultivars les plus performants présentent à la fois des densités stomatiques et une production de biomasse sèche plus élevées. Tanaka *et al.* (2008) ont aussi démontré que la densité stomatique est positivement corrélée avec la conductance stomatique soit le potentiel d'assimilation de CO_2 . Leurs résultats laissent sous-entendre que le nombre de stomates peut aussi nous informer de façon fiable sur les performances d'un cultivar à optimiser ses échanges gazeux et à limiter les pertes en

eau. Dans notre étude, la taille des stomates n'a toutefois pas été prise en compte. Considérant que le nombre de stomates est inversement proportionnel à leur taille (Hetherington et Woodward, 2003), des variations significatives de leur taille en fonction des traitements auraient pu expliquer en partie les différences observées entre les densités. Toutefois, l'utilisation du même génotype dans tous les traitements devait permettre de limiter ce type de variation.

2.4.2 Effets des PGA sur le développement des stomates et des cultivars RR

Bon nombre d'études effectuées dans le passé démontrent que les PGA peuvent affecter directement ou indirectement le développement des plantes cultivées dans les grandes cultures et leur rendement. Leur développement passe par plusieurs stades (végétatifs (V) et reproductifs (R)) dont certains sont des fenêtres de vulnérabilité aux stress. Ces stress sont généralement dus à des variations environnementales causées par des facteurs biotiques et abiotiques, mais peuvent être exacerbés une fois jumelés à des PGA.

Les résultats rapportés dans cette étude indiquent que les effets des PGA s'expriment différemment selon le stade de développement des plants. Dans le cas du soja, il semblerait que les plants soient plus fortement impactés à un stade précoce (V2) ou beaucoup plus tardif (R4) contrairement au maïs où les plants sont impactés de façon perceptible uniquement à un stade intermédiaire (V8) de développement. Pour le soja, les stades V2 et R4 sont considérés critiques pour le développement des plants et sont reconnus comme étant des fenêtres de vulnérabilité. Zobiolo *et al.* (2010a) ont remarqué qu'en appliquant du glyphosate (540 g i.a. L⁻¹) sur du soja à trois concentrations différentes (800, 1200 et 2400 g i.a. ha⁻¹), on observe une diminution significative de la conductance stomatique lorsque l'application a lieu sur les plants au stade le plus tardif (V6). Ceci concorde avec les observations de Albrecht *et al.* (2011) et Krenchinski *et al.* (2017) qui soulignent que des applications plus tardives diminuent le temps de rétablissement des plants qui ont absorbé du glyphosate et de l'AMPA.

Ding *et al.* en 2011 ont démontré que l'impact de l'AMPA sur des cultivars de soja RR suite à des applications de glyphosate semble se résorber avec le temps et revenir à un état normal 28 jours après un traitement. Le mécanisme d'action de l'AMPA semble en soi différent de celui du glyphosate et reste mal connu (Gomes *et al.*, 2014). Chose certaine, il est bien documenté que l'AMPA a des impacts directs et indirects sur l'activité photosynthétique et le développement des plantes tolérantes aux HBG tel que le soja RR (Reddy et Zablotowicz, 2003; Ding et al., 2011). Suivant cette même logique, le fait d'augmenter la fréquence d'application risque de provoquer un stress chronique et d'augmenter la sensibilité des plantes à des stades plus vulnérables. Zobiolo *et al.* (2010b) ont montré que des traitements répétitifs d'HBG réduisent davantage la photosynthèse, la production de biomasse et le potentiel de rétablissement des plants contrairement à ceux traités avec une application unique d'HBG. Ceci renforce l'idée que la densité stomatique intracultivar est positivement corrélée avec le potentiel d'échanges gazeux et photosynthétique (Tanaka et Shiraiwa, 2009). Dans la présente étude, DenSto abaxiale ($p = 0,0274$) est significativement plus élevée au stade R4 dans les traitements avec une application (stade V2) comparativement à deux applications (stade V2 et R1) (Figure 2.1; Tableau 2.3). Pour des plantes en C_3 telles que le soja, le nombre et l'activité des stomates se trouvant sur la surface abaxiale auront une plus grande importance sur leur potentiel global d'échanges gazeux et sur leur productivité (Roche, 2015). DenSto peut aussi constituer une indication du niveau éventuel de vulnérabilité d'un cultivar face à un changement environnemental ou à des expositions futures d'herbicides. En fait, Zabkiewicz (2000) a suggéré qu'un nombre de stomates plus élevé offre un potentiel de pénétration des HBG plus important et un potentiel d'intoxication chronique plus élevé pour la plante. La teneur d'ingrédients actifs d'HBG (901,8 g i.a. ha⁻¹) utilisée pour chaque application durant notre expérience en champs est similaire à celle utilisée dans les autres études. Cette teneur est semblable à la teneur minimale recommandée par les agronomes œuvrant dans les grandes cultures et indiquée dans les directives de la fiche signalétique du Factor540®.

Le labour des parcelles de soja en DM dans la présente étude a été effectué assez tardivement, soit au stade R1 de la période culturale, plus tard que la 1^{ère} application d'HBG effectuée au stade V2 en SD. La fenêtre d'opportunité pour lutter contre les adventices en DM a donc été dépassée de quelques jours, et a certainement favorisé la colonisation des parcelles par les mauvaises herbes. Il est certain que ces adventices ont exercé une pression plus grande sur les plants des parcelles DM comparativement à ceux en SD. Au moment du labour, les plants DM avaient la biomasse la plus faible, soit 63,7% du PF des traitements SD Gly1x. En plus des différents stress induits par la compétition avec les adventices, un labour tardif viendra ajouter un stress supplémentaire qui aura pour conséquence de diminuer le rétablissement des plants ce qui pourrait avoir des répercussions jusqu'à la récolte. Les DenSto plus faibles des plants DM seraient aussi un indice de l'historique de stress si on suppose que ces derniers ont régulé le développement de leurs stomates dans le but d'atténuer les perturbations.

Dans la présente étude, il n'a pas été possible d'observer une différence entre les traitements DM et SD dans le maïs. Comme il n'existe peu ou pas d'études portant sur l'impact du glyphosate sur les plantes de maïs RR, ceci rend difficile de contextualiser les résultats obtenus concernant l'impact des HBG sur le développement des cultivars de maïs. Hussain *et al.* (1999) et Pittelkow *et al.* (2015) ont observé que le maïs est une culture très vulnérable au changement des pratiques agricoles. Ces auteurs ont insisté sur le fait que les rendements en SD sont inférieurs à ceux en DM durant plusieurs années lors d'un changement de PGA. Le réchauffement printanier plus lent du sol dû à la présence de résidus de cultures antérieurs dans les parcelles de SD serait une des causes qui peut ralentir le développement des plantes d'intérêts culturales en début de production dans les régions tempérées du globe. Toutefois, rien de tel n'a pu être observé dans la présente étude. Le moment du labour fut plus approprié dans les parcelles DM de maïs comparativement à celles de soja. Comme la fenêtre

d'opportunité du PGA fut mieux respectée, l'impact de la compétition interspécifique se fit moins ressentir.

2.5 Conclusion

Les mesures de densité stomatique et de biomasse sèche ont montré que les cultivars de soja RR ont été favorisés par une PGA en SD comparativement au DM. Bien que l'on ait observé que le soja est sensible aux applications d'HBG durant des stades précoces ou plus tardifs de son développement, l'impact d'une déstructuration du sol par le labour reste plus néfaste pour les plants de soja. Toutefois, l'usage croissant d'herbicides dans les grandes cultures constitue une problématique mondiale. Il est donc souhaitable de trouver une PGA qui pourra, en plus de fournir des rendements intéressants, offrir la possibilité de diminuer globalement la charge d'herbicide utilisé, de permettre des conditions de croissance adéquates pour les plants et un contrôle efficace des adventices. Dans cette étude, on remarque l'importance de bien coordonner les PGA pendant la période estivale ce qui peut permettre une réduction d'HBG dans le maïs.

2.6 Remerciements

La rédaction de ce chapitre a pu être possible grâce à l'implication de mes collègues de l'Université du Québec à Montréal (UQAM), des techniciens du Centre de recherche sur les grains (CEROM) et l'expertise d'un conseiller agronome du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ).

2.7 Références

Albrecht, L.P., Barbosa, A.P., Silva, A.F.M., Mendes, M.A. et Maraschi-Silva, L.M. (2011). Performance of Roundup Ready soybean under glyphosate application at different stages. *Planta Daninha* 29 (3): 585-590

Benbrook, C.M. (2016). Trends in glyphosate herbicide use in the United States and globally. *Environmental Sciences Europe* (28):3-18

- Ciha, A.J. et Brun, W.A. (1975). Stomatal size and frequency in soybeans. *Crop Science* (15): 309-313
- Chaplot, V., McHunu, C.N., Manson, A., Lorentz, S. et Jewitt, G. (2012). Water erosion-induced CO₂ emissions from tilled and no-tilled soils and sediments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (159): 62-69
- Couée, I., Sulmon, C., Gouesbet, G. et Amranie, A.E. (2006). Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany* 57 (3): 449-459
- Derpsch, R. (2000). Historical review of no-tillage cultivation of crops. *JIRCAS working report*:1-18
- Ding, W.; Reddy, K. N.; Zablutowicz, R. M.; Bellaloui, N. et Bruns, H.A. (2011) Physiological responses of glyphosate-resistant and glyphosate-sensitive soybean to aminomethylphosphonic acid, a metabolite of glyphosate. *Chemosphere* (83): 593-8
- Gao, Y., Tao, B., Qiu, L., Jin, L. et Wu, J. (2014). Role of physiological mechanisms and EPSPS gene expression in glyphosate resistance in wild soybeans (*Glycine soja*). *Pesticide Biochemistry and Physiology* (109): 6–11
- Gaskell, M.L. (1980). Physiological observation of maize (*Zea mays* L.) hybrids differing in photosynthetic capability. Part III. Stomatal frequency and stomatal resistance of maize hybrids differing in photosynthetic capacity. *Ph.D. thesis*. Iowa State University, Ames, Iowa
- Gomes, M.P., Smedbol, E., Chalifour, A., Hénault-Ethier, L., Labrecque, M., Lepage, L., Lucotte, M. et Juneau, P. (2014). Alteration of plant physiology by glyphosate and its by-product aminomethylphosphonic acid: an overview. *Journal of Experimental Botany* 65 (17): 4691-4703

Grandcoin, A., Piel, S. et Baurès, E. (2017). AminoMethylPhosphonic acid (AMPA) in natural waters: Its sources, behavior and environmental fate. *Water Research* (117): 187-197

Heap, I. (2013). Global perspective of herbicide-resistant weeds. *Pest Management Science* (70): 1306–1315

Hetherington, A.M. et Woodward, F.I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* (424): 901-908

Hung, S.-H., Yu, C.-W. et Lin, C.H. (2005). Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* (46): 1-10

Hussain, I., Olson, K.R. et Ebelhar, S.A. (1999). Impacts of tillage and no-till on production of maize and soybean on an eroded Illinois silt loam soil. *Soil and Tillage Research* (52): 37-49

Institut de la statistique du Québec, (l'ISQ). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2016.

Récupérer le 27 avril 2017 de

http://www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/agriculture/grandes-cultures/gc_2016.htm

Jarvis, P.G. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society* (273): 593-610

Krenchinski F.H., Albrecht, L.P., Albrecht, A.Jr.P., Cesco, V.J.S., Rodrigues, D.M., Portz, R.L. et Zobiolo, L.H. (2017). Glyphosate affects chlorophyll, photosynthesis and water use of four Intacta RR2 soybean cultivars. *Acta Physiologica Plantarum* (39): 63-76

Navarro-Noya, Y.E., Gomez-Acata, S., Montoya-Ciriaco, N., Rojas-Valdez, A., Suarez-Arriaga, M.C., Valenzuela-Encinas, C., Jimenez-Bueno, N., Verhulst, N.,

- Govaerts, B. et Dendooven L. (2013). Relative impacts of tillage, residue management and crop-rotation on soil bacterial communities in a semi-arid agroecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* (65): 86-95
- Neill, S.V., Desikan, R., Clarke, A. et Hancock, J.T. (2002). Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells. *Plant Physiology* (128): 13-16
- Pittelkow, C.M., Linquist, B.A, Lundy, M.E, Liang, X., van Groenigen, K.J, Lee, J., van Gestel, N., Six, J., Venterea, R.T. et van Kessel, C. (2015). When does no-till yield more? A global meta-analysis. *Field Crops Research* (183): 156-168
- Reddy, K.N. et Zablotowicz, R.M. (2003). Glyphosate-resistant soybean response to various salts of glyphosate accumulation in soybean nodule. *Weed Science* 51 (4): 496-502
- Reddy, K.N, Rimando, A.M. et Duke, S.O. (2004). Aminomethylphosphonic acid, a metabolite of glyphosate, causes injury in glyphosate-treated, glyphosate-resistant soybean. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* (52): 5139-5143
- Roche, D. (2015). Stomatal conductance is essential for higher yield potential of C3 crops. *Critical Reviews in Plant Sciences* (34): 429–453
- Sampson J. (1961). A method of replicating dry or moist surfaces for examination by light microscopy. *Nature* (191): 932-933
- Samson-Brais, É., Lucotte, M., Moingt, M. Tremblay, G. et Paquet, S. (2018). Impact of Weed management practices on soil biological activity in open corn and soybean field crops in Quebec. En processus de publication
- Santos, E.O.D. (1978). Germplasm evaluation and inheritance studies of stomata density and other plant characteristics in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *Ph.D thesis*. Cornell University, Ithaca, NY

Smedbol, É., Lucotte, M., Tremblay, G., Moingt, M., Paquet, S., Bernier Brillon, J. et Samson-Brais, É. (2018). Does glyphosate-based herbicide applications Favor Yields to the detriment of nutritional content in glyphosate-resistant maize (*Zea Mays* L.) and soybean (*Glycine Max* [L.] MERR.)? En processus de publication

Tanaka, Y., Shiraiwa, T., Nakajima, A., Sato, J. et Nakazaki, T. (2008). Leaf gaz exchange activity in soybean as related leaf traits and stem growth habit. *Crop Science* (48): 1925-1932

Tanaka, Y. et Shiraiwa, T. (2009). Stem growth habit affects leaf morphology and gas exchange traits in soybean. *Annals of Botany* (104): 1293-1299

Tanaka, Y. Fujii, K. et Shiraiwa T. (2010). Variability of leaf morphology and stomatal conductance in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivars. *Crop Science* (50): 2525-2532

Xu, Z. et Zhou, G. (2008). Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany* 59(12): 3317–3325

Zobiolo, L.H., Kremer, R.J., de Oliveira Jr., R.S. et Constantin, J. (2010a) Glyphosate affects photosynthesis in first and second generation of glyphosate-resistant soybeans. *Plant and Soil* (336): 251-265

Zobiolo, L.H., de Oliveira Jr., R.S., Kremer, R.J., Constantin, J., Bonato, C.M. et Muniz, A.S. (2010b). Water use efficiency and photosynthesis of glyphosate-resistant soybean as affected by glyphosate. *Pesticide Biochemistry and Physiology* (97): 182–193

Zobiolo, L.H., Kremer, R.J., de Oliveira Jr., R.S. et Constantin, J. (2012). Glyphosate effects on photosynthesis, nutrient accumulation, and nodulation in glyphosate-resistant soybean. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* (175): 319-330

Zabkiewicz, J.A. (2000). Adjuvants and herbicidal efficacy: present status and future prospects. *Weed Research* (40): 139-149

Zhao W., Sun Y., Kjelgren R., Liu X. (2015). Respond of stomatal densities and bound gaz exchange in leaves of maize to soil water deficit. *Plants, soils and climate faculty publications*. Paper 732

Zeiger, E. (1983) The biology of stomatal guard cells. *Annual Review of Plant Physiology* (34): 441-75

CHAPITRE III

COUVERTURE VÉGÉTALE PERMANENTE : UNE ALTERNATIVE POUR OPTIMISER LE POTENTIEL ADAPTATIF DES GRANDES CULTURES TRANSGÉNIQUES À LEUR ENVIRONNEMENT DANS UN CONTEXTE D'EXPOSITION AU GLYPHOSATE

*JÉRÔME BERNIER BRILLON¹, MARC LUCOTTE¹

¹ Université du Québec à Montréal, GEOTOP & Institut des Sciences de
l'environnement, Succ. Centre-Ville, C.P. 8888, H3C 3P8, Montréal, Québec,
Canada.

Ce chapitre sera soumis dans sa version anglaise dans la *Physiologica plantarum*

3.0 Résumé

Cette étude effectuée en champs ouverts dans un contexte typique de cultures de soja et de maïs transgéniques (cultivars RR) au Québec (Canada) vise à comparer les effets de deux types de pratiques de gestion des adventices (PGA), les semis directs conventionnels (SD) et le semis direct sous couverture végétale (SCV) durant une période de croissance où les plantes peuvent subir des épisodes de stress hydriques. L'analyse du développement et de l'activité des stomates ont servi d'indicateurs pour obtenir un profil du potentiel d'assimilation de CO₂ et de gestion de H₂O lorsque le déficit de pression de vapeur (Vpd) augmente. Ces indicateurs ont aussi été utilisés pour observer l'impact des herbicides à base de glyphosate (HBG) sur les cultivars RR à travers les PGA. L'analyse du développement des stomates repose sur des mesures de densités stomatiques (DenSto) sur les deux surfaces foliaires (adaxiale (Ad) et abaxiale (Ab)), des superficies des stomates (StoSuperficie) et de l'index stomatique (StoIndex). Un modèle linéaire généralisé (GLM) a été utilisé pour obtenir un modèle prédictif des valeurs de conductance stomatique (Gs) en fonction de Vpd (en hPa) suite à l'exposition d'HBG. De plus, le gain en biomasse et la croissance des plantes ont été mesurés pour la même période de temps. On observe que les parcelles en régie SCV semblent favoriser des échanges gazeux élevés et une plus grande tolérance chez les plants face aux variations de Vpd ce qui se traduit sur des rendements plus élevés dans le maïs. Les résultats laissent aussi suggérer que le soja sera probablement plus sensible et influencé plus directement par les changements climatiques actuels et futurs. Toutefois, l'usage d'HBG peut venir exacerber le retard de développement des plants ce qui peut être évité dans le maïs en régie SCV en diminuant les quantités d'HBG appliquées.

Mots clés : Densité stomatique, conductance stomatique, déficit de pression de vapeur, glyphosate, stress abiotique, soja, maïs

3.1 Introduction

Le semis direct (SD) dans les grandes cultures est une pratique de gestion des adventices (PGA) qui incorpore les principes de conservation du sol, soit un travail du sol réduit, des rotations de variétés culturales et le maintien des résidus des cultures antérieures aux sols (Nichols *et al.*, 2015). Au Québec comme ailleurs dans le monde ce type de pratique s'est largement répandu depuis les deux dernières décennies dues à son efficacité (implantation facile, une diminution du travail du sol et moins de main-d'œuvre requise pour le contrôle des adventices) et une diminution des frais associés à l'usage de machinerie (main-d'œuvre, coût de l'essence et frais d'entretien) (Derpsch *et al.*, 2010). Entre 1999 et 2009, les superficies des régies SD dans les grandes cultures ont cru de 6 millions d'hectares par année à travers le monde. Cette expansion a été favorisée par l'augmentation de l'usage d'herbicides dans les systèmes de production (Derpsch *et al.*, 2010). La pratique la plus utilisée repose sur l'usage d'herbicides à base de glyphosate (HBG) jumelé à des semences de cultivars transgéniques de type Roundup Ready® (RR). En général, plusieurs applications d'herbicides sont nécessaires durant la période de croissance pour contrôler les adventices. Les régies SD ont fortement favorisé l'élargissement des zones en grandes cultures là où le labour conventionnel ne le permettait pas dû au trop grand risque d'érosion des sols (Scopel *et al.*, 2013). En diminuant aussi leur compaction, les régies SD comportent de nombreux avantages à long terme pour le maintien de la qualité des sols.

Les semis directs sous couverture végétale vivante (SCV) diffèrent des SD conventionnels par le fait qu'ils n'utilisent pas que les résidus des années antérieures pour couvrir le sol. Dans les régies SCV, il est d'usage de jumeler les plantes d'intérêts culturales à des plantes intercalaires pour que celles-ci colonisent les zones restées découvertes. Comparativement aux régies SD, les régies SCV restent une pratique marginale au Québec et représentent un PGA plus complexe. Il a été démontré dans des pays du sud que les régies SCV permettaient d'être plus résilient durant les épisodes de stress hydrique que les régies SD (Scopel *et al.*, 2004). Le choix des plantes de

couverture peut se faire en fonction de leurs propriétés allélopathiques avec certaines adventices ce qui favorise une diminution de l'usage d'herbicides et de leur potentiel à assimiler et stocker certains nutriments (N, P, Ca, Mg et K) (Scopel *et al.*, 2004; AFD, 2006). Les systèmes racinaires des plantes de couverture peuvent contribuer à la décompaction des sols entre les rangs sur plusieurs dizaines de centimètres de profondeur, favorisant de fait le développement des racines des plantes de soja et de maïs (Hall *et al.*, 1953). Un système racinaire moins développé offre une surface de contact plus faible pour la plante avec son environnement immédiat (Itoh et Barber, 1983) tout en diminuant aussi sa force d'ancrage au substrat, la rendant plus vulnérable à se faire déraciner par le vent (Kramer et Boyer, 1995).

L'accessibilité et la gestion en eau sont des processus essentiels pour les plantes. Une perturbation des sols peut affecter le continuum sol-plante-atmosphère, ce qui peut être suivi avec la mesure de la conductance stomatique (G_s) des feuilles (Williams *et al.*, 1996) alors que les stomates constituent les principales portes par où s'effectuent les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère (CO_2 , O_2 et H_2O) (Zeiger, 1983). L'assimilation de CO_2 et la transpiration sont étroitement influencées par le développement et l'activité des stomates (Zhao *et al.*, 2015).

Le but de cette recherche est d'observer l'aptitude d'un cultivar à gérer le compromis CO_2/H_2O dans différents contextes de PGA durant un épisode d'exposition au HBG en champs ouverts. La modélisation de la relation du déficit de pression de vapeur (V_{pd}) avec G_s devrait nous permettre d'obtenir l'information nécessaire pour illustrer et faciliter l'interprétation des effets de l'environnement sur l'activité stomatique (Krober et Bruelheide, 2014). Le déficit de pression de vapeur est certainement le principal facteur environnemental qui influence les stomates et la perte en eau par ces derniers en mi-journée (Domec *et al.*, 2009). Il représente la différence entre la pression de vapeur d'eau dans l'environnement immédiat à une certaine température et la pression de vapeur d'eau dans la feuille (Sinclair *et al.*, 2017). Lorsque V_{pd} augmente, la plante ferme ses stomates pour éviter une perte d'eau excessive ce qui impacte aussi

l'assimilation de CO₂ (Sinclair *et al.*, 2017). Les HBG peuvent aussi impacter l'activité stomatique des cultivars RR (Zobiolo *et al.*, 2010; Krenchinski *et al.*, 2017). Le jumelage de différentes sources de stress pourrait venir exacerber les effets négatifs sur le développement des plants et les rendements des cultures. L'analyse du développement des stomates sert d'outils pour renforcer et faciliter l'interprétation de l'information recueillie sur l'activité stomatique à travers les PGA. De plus, ces traits foliaires peuvent nous servir d'indicateur d'historique de stress dans les cultures (Zhao *et al.*, 2015). Cela peut nous informer étroitement sur le potentiel d'implantation d'une pratique et sur ses bénéfices sur la tolérance des plantes face au stress lors d'un stade de développement crucial.

3.2 Méthodologie

3.2.1 Site à l'étude

L'étude s'est déroulée dans des champs ouverts de maïs et de soja durant l'été 2017 à Sainte-Marthe au Québec (45°40,05,12''Nord; 74° 34,82,92''Ouest) dans un sol argileux de type Saint-Rosalie (Medjo Eko, 1999). Chacune des 9 parcelles d'une superficie d'environ 200m² a représenté un couple cultivar - traitement PGA différent. Un démarreur (6-24-6 + Zn à 57L/ha) et de l'engrais (28-0-0 + S à 620 kg/ha) ont été ajoutés dans les parcelles de maïs au printemps.

Les traitements en PGA étudiés étaient soit en régie SCV ou selon deux variantes en régie SD. Ces dernières sont nommées semis direct 1 (SD1) et semis direct 2 (SD2) en fonction des cultures de l'année précédente et de choix de cultivar différents dans le cas des plantations de maïs (Tableau 3.1). Les parcelles SD1 ont été effectuées sur retour de soja et les parcelles SD2 sur retour de blé. Toutes les parcelles de soja ont été cultivées sur retour de maïs. Dans les parcelles de maïs et soja en régie SCV, des semences de luzerne ont été semées à la volée pour former la couverture végétale au début de l'automne 2016.

Les semences utilisées étaient des variétés résistantes au glyphosate soit dans le cas du maïs RR (PIONEER, P9526_{AMX}[®] ou P9188_{AM}[®]) et dans le soja RR (PIONEER, P90Y90[®]) (Tableau 3.1). Le maïs a été semé le 7 mai (SCV et SD1) et le 21 mai (SD2) à une densité de 82 500 plants/hectare et le soja le 4 juin pour toutes les parcelles à une densité de 382 000 plants/hectare. L'HBG utilisé dans toutes les parcelles en régie SCV et en régie SD était du Roundup WeatherMax[®] avec comme ingrédient actif (i.a.) du glyphosate. Du Classic[®], un autre herbicide granulaire avec comme ingrédient actif des sulfonilurées, a été ajouté au mélange d'HBG pour les parcelles de soja uniquement. Les applications d'herbicides ont toutes été effectuées en post-semis. Les fréquences et les doses appliquées sont rapportées au Tableau 3.1.

Les conditions météorologiques journalières (températures moyennes et précipitations totales) ont été enregistrées par la station météorologique Rigaud 2 (45°28,57,000''Nord; 74°17,33,000''Ouest) d'Environnement Canada pendant tout l'été 2017 (Figure 3.1).

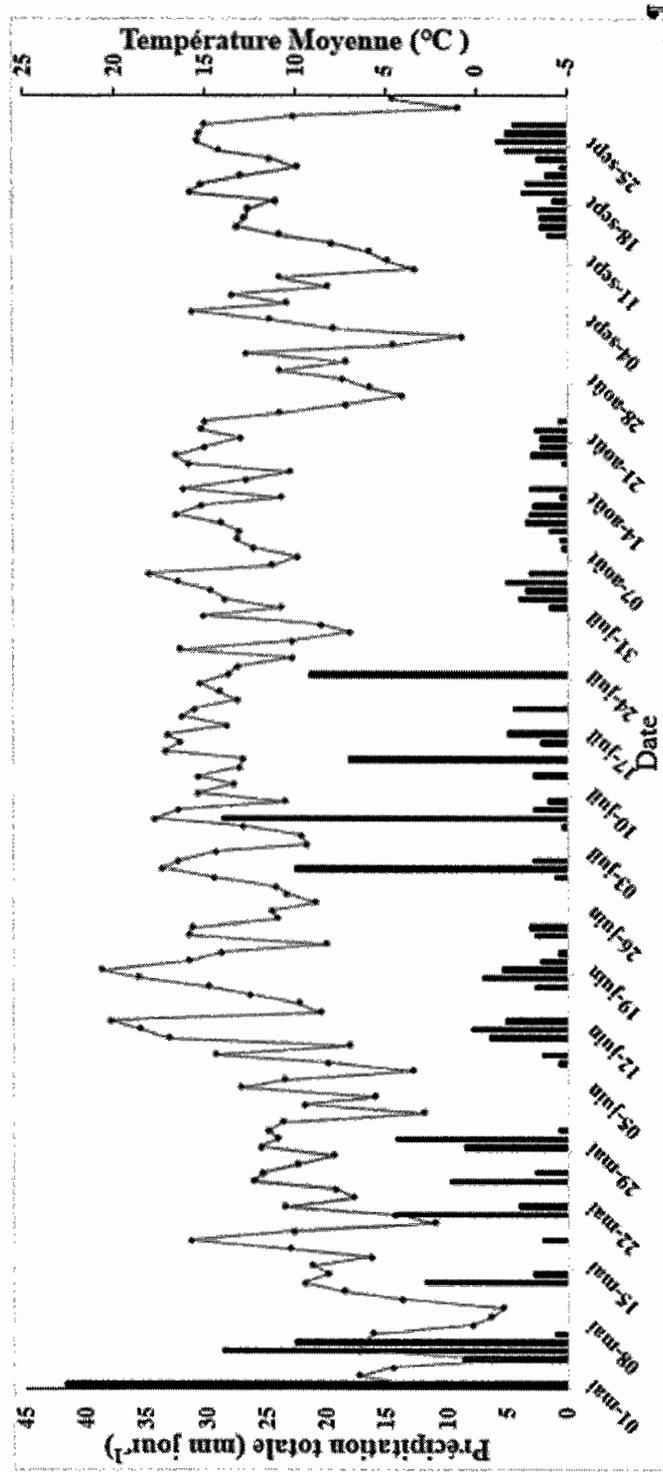
3.2.2 Échantillonnage

La période d'échantillonnage a été effectuée sur deux campagnes durant l'année 2017 (Tableau 3.1). Six plants ont été récoltés aléatoirement à deux stades de développement répartis sur l'ensemble de chacune des parcelles de 200m². Ces deux stades représentent le moment avant et après l'application d'HBG. L'échantillonnage des plants s'est fait aux stades de développement V4 et V12 pour le maïs et aux stades V1 et V3 pour le soja. Ces stades correspondent avec les périodes avant et après traitements d'HBG. La biomasse aérienne fraîche et la croissance des plants ont été mesurées sur le terrain en excluant le système racinaire.

Tableau 3.1 : Pratiques de gestion des adventices effectuées dans chacune des parcelles durant l'été 2017 sur le site de Sainte-Marthe.

Parcelles	Cultivars	Date des semis	Type d'herbicides	Taux d'application	Date des traitements	1er échantill.	2ième échantill.
Soja	SCV	04-06-2017	Weather-max	1,35 (L/ha)	07-07-2017	29-06-2017	13-07-2017
			+Classic	0,032 (kg/ha)			
	SD1	04-06-2017	Weather-max	1,35 (L/ha)	07-07-2017	29-06-2017	13-07-2017
			+Classic	0,032 (kg/ha)			
	SD2	04-06-2017	Weather-max	1,35 (L/ha)	07-07-2017	29-06-2017	13-07-2017
			+Classic	0,032 (kg/ha)			
Maïs	SCV	07-05-2017	Weather-max	1,35 (L/ha)	24-05-2017	13-06-2017	13-07-2017
	SD1	07-05-2017	Weather-max	1,35 (L/ha)	24-05-2017	13-06-2017	13-07-2017
	SD2	21-05-2017	Weather-max	1,35 (L/ha)	24-05-2017	13-06-2017	13-07-2017

Figure 3.10: Données météorologiques de l'été 2017 (moyennes journalières des températures (°C) et précipitations totales) provenant de la station Rigaud 2 d'environnement Canada située à environ 20 km du site de Sainte-Marthe. Les données ont été récupérées de <http://climat.meteo.gc.ca> le 23 avril 2019.



3.2.3 Analyse de l'activité physiologique des cultivars RR

La conductance stomatique fut mesurée à l'aide d'un poromètre à état de diffusion stationnaire (SC-1 Leaf porometer, Decacon Devices®) sur six feuilles disposées de façon similaire dans la canopée pour chaque traitement. Chacune des feuilles provenait d'un des plants échantillonnés. La conductance stomatique fut mesurée en mi-journée entre 10h et 15h sur les deux surfaces foliaires. La température (T) de l'air (en Celsius) à proximité des feuilles fut aussi enregistrée afin de pouvoir calculer le Vpd associé. Celui-ci fut obtenu à l'aide de la formule d'August-Roche Magnus : $Vpd = 6,1094^{17,625T/T+243,04}$. Les données de Gs obtenues lors des deux campagnes ont été normalisées entre elles pour chacun des traitements en fonction de la valeur de Gs la plus élevée (G_{smax}). Ces valeurs normalisées ont été par la suite utilisées pour construire le modèle de l'activité stomatique spécifique à chaque PGA.

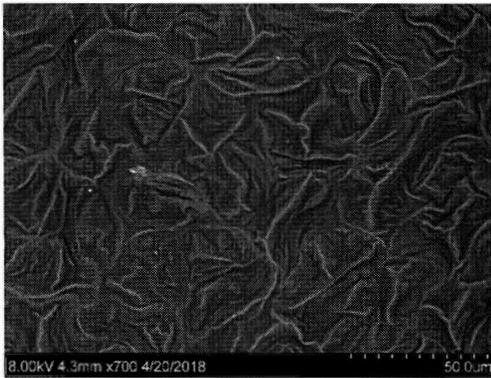
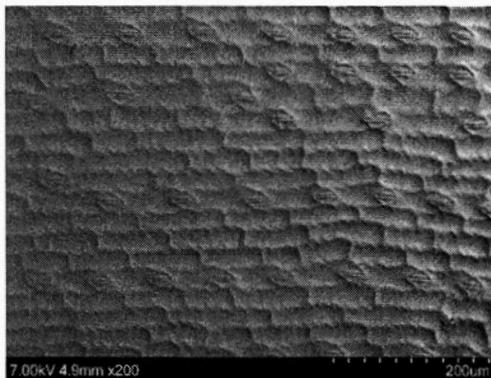
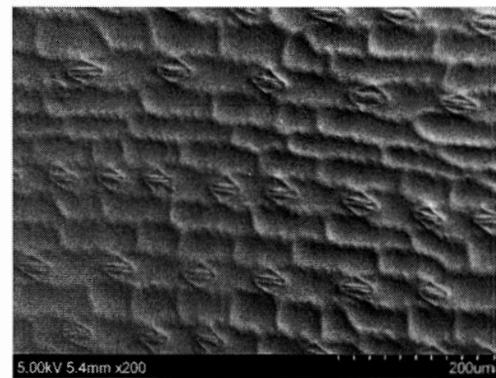
3.2.4 Analyse des traits foliaires

Les différents traits foliaires ont été obtenus à partir des mêmes feuilles de la seconde campagne utilisées pour mesurer Gs. Ces derniers sont: la densité des stomates (DenSto), leur longueur (StoLng), leur largeur (StoLrg) et leur superficie totale (StoSuperficie)), l'index stomatique (StoIndex) et la dimension de la feuille. Comme les stomates de maïs et ceux de soja ont des formes différentes, leur superficie (en μm^2) a été respectivement calculée en se basant soit sur la forme d'un trapèze soit d'une ellipse. Les stomates ont été analysés pour les deux surfaces foliaires, soit adaxiale (Ad) et abaxiale (Ab) dans tous les cas.

Afin de calculer DenSto, les feuilles prélevées sur le terrain ont été observées au microscope électronique à balayage (MEB) (Hi-SEM S-3400N, Hitachi®) (Figure 3.2). Le nombre de stomates a été calculé à trois reprises sur des surfaces foliaires similaires ($\pm 1 cm^2$) provenant de la partie médiane de la feuille, soit au même endroit où Gs a été mesuré. Ces surfaces foliaires ont été soigneusement choisies afin d'éviter les nervures foliaires. Le nombre de stomates pour chaque surface foliaire a été calculé par μm^2 et

extrapolé par mm^2 . Une photo des stomates de chaque zone a été prise afin de pouvoir calculer DenSto et mesurer StoLrg, StoLng, à l'aide du logiciel ImageJ 1.0 (NIH). L'index stomatique a été calculé par la suite en multipliant la taille des stomates par leur densité (par μm^2).

Figure 3.2 : Photos des stomates prises sur les feuilles provenant de la campagne 2. Exemples de surfaces foliaires observées au microscope électronique à balayage (MEB) (Hi-SEM S-3400N, Hitachi®). Ces surfaces foliaires proviennent du **a)** maïs en régie semis direct (SD) **b)** maïs en régie semis direct sous couverture végétale (SCV) **c)** soja en régie SD et **d)** soja en régie SCV. Chacune des photos est donnée avec une échelle similaire dans le soja ($50 \mu\text{m}$) et dans le maïs ($200 \mu\text{m}$).

a)**b)****c)****d)**

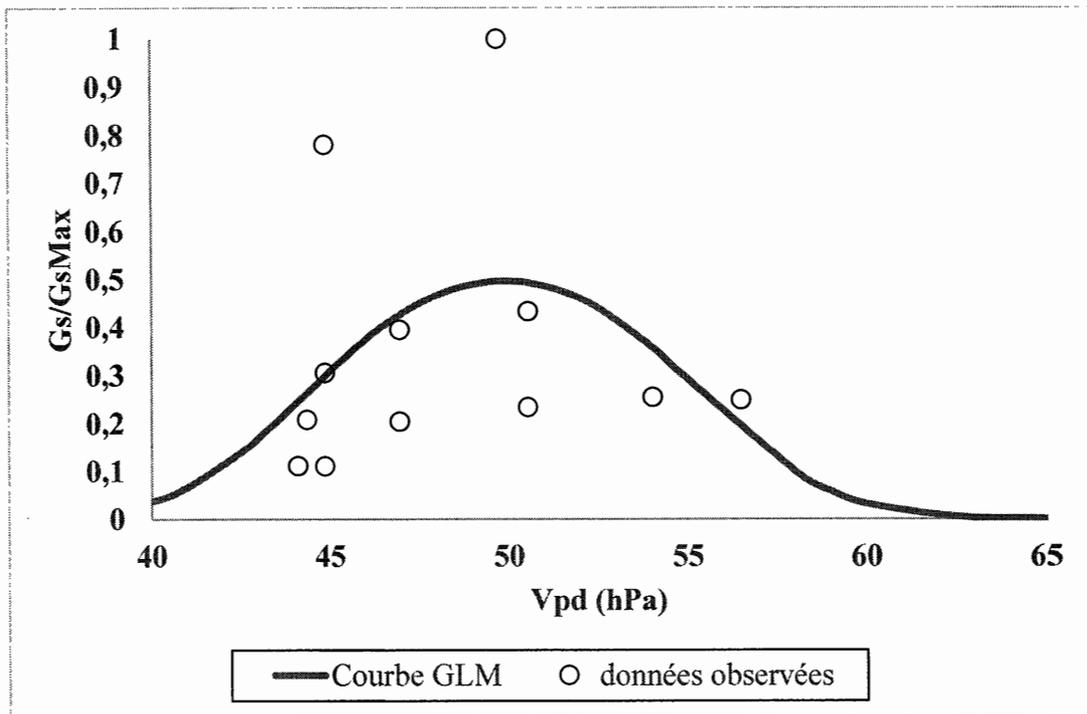
3.2.5 Analyses statistiques

Les valeurs normalisées ($G_s/G_{s_{\max}}$) ont été intégrées au logiciel statistique (JMP13, SAS®) afin d'obtenir un modèle linéaire généralisé (GLM) avec distribution binominale (avec *Logits*) en fonction du V_{pd} associé (Figure 3.3a). La courbe obtenue pour chacun des modèles suit une fonction de type: $\ln(G_s/G_{s_{\max}}) = aV_{pd}^2 + bV_{pd} + c$. Les valeurs optimales (MaxFit) et les points d'inflexion (PoI) de chacune des courbes ont été obtenus en calculant la première dérivée et le second terme quadratique des fonctions. Les points intéressants à observer sur la courbe sont notamment ceux représentés par les coordonnées ($V_{pd_{\text{MaxFit}}}$; Con_{MaxFit}) qui représentent MaxFit, la condition probable d'échanges gazeux optimale, et ($V_{pd_{\text{PoI}}}$; Con_{PoI}) qui représentent le point d'inflexion (PoI) à la valeur de V_{pd} où la plante induit la fermeture des stomates (Figure 3.3b). Le développement des GLM a été effectué en suivant l'approche méthodologique prônée par Krober et Bruelheide (2014).

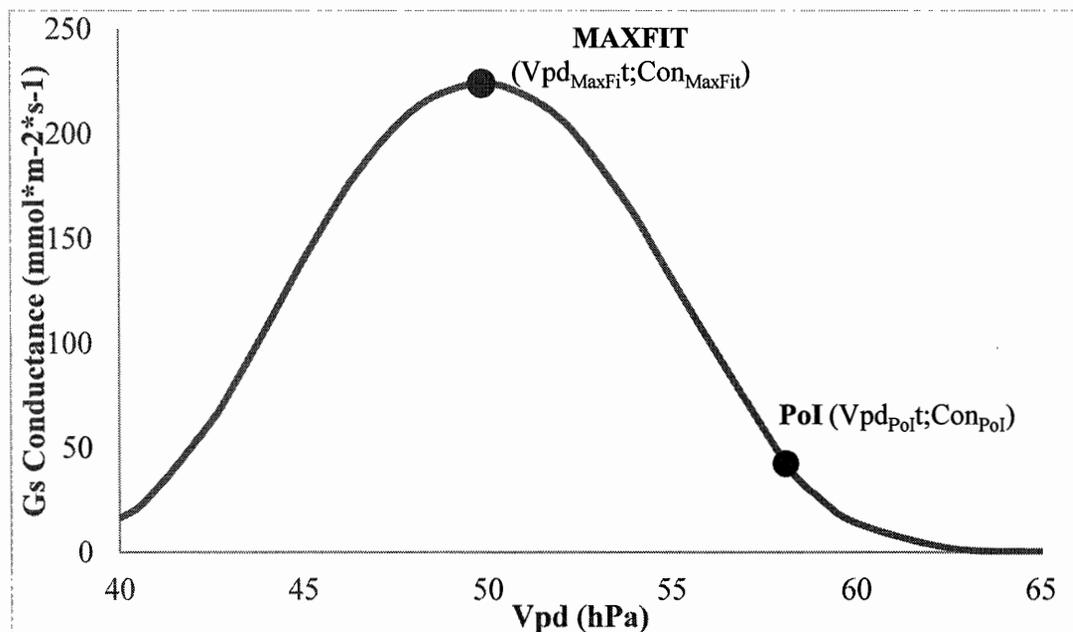
Tous les traits foliaires obtenus lors de la campagne 2 ainsi que les données relatives aux caractéristiques des plants (gain de hauteur des plants et gains de biomasse aérienne fraîche représenté par la différence entre les mesures de la campagne 2 et 1) ont été analysés avec le logiciel statistique JMP13 (SAS®) afin de comparer les résultats en fonction des traitements. Un test de variance ANOVA fut utilisé dans le cas où toutes les données suivaient une distribution normale. Un test de Wilcoxon fut utilisé lorsque les données exigeaient un test non paramétrique ce qui était le cas pour DenSto du soja. Par la suite, une comparaison des moyennes appariées fut effectuée avec test de *t* Student et un test Wilcoxon de chaque paire pour les données paramétrique ou non paramétrique respectivement. La tolérance utilisée pour ces tests est de 95% et les différences sont jugées significatives si la valeur $p < 0,05$.

Figure 3.3 : Exemple de modèle linéaire généralisé construit à l'aide des valeurs de Gs et Vpd obtenues lors des deux campagnes d'échantillonnage. a) Modèle linéaire généralisé (GLM) avec distribution binominale des données normalisées $G_s/G_{s_{max}}$ en fonction de l'augmentation de Vpd avec distribution des données obtenues dans cette étude, b) GLM) avec distribution binominale des données normalisées Gs en fonction de l'augmentation de Vpd avec représentation des points MaxFit, PoI et leurs coordonnées associées.

a)



b)



3.3 Résultats

3.3.1 Traits stomatiques du soja

Les résultats obtenus entre la campagne 1 et 2 démontrent plusieurs différences entre les surfaces foliaires adaxiales (Ad) et abaxiales (Ab). Une différence est observable pour l'activité stomatique à travers la conductance stomatique (Gs) ($p = 0,0004$) où les mesures de Gs sur Ad sont 34% plus faibles que celles obtenues sur Ab (Tableau 3.2). On observe qu'indépendamment des traitements, le développement des stomates représenté par leurs longueurs (StoLng) ($p < 0,0001$), leurs largeurs (StoLrg) ($p < 0,0001$), leurs superficies totales (StoSuperficie) ($p < 0,0001$), leurs densités (DenSto) ($p < 0,0001$) et leurs index (StoIndex) ($p < 0,0001$) est significativement plus important sur les surfaces Ab comparativement à Ad. DenSto Ad représente 40,67% des valeurs de DenSto Ab (Tableau 3.3).

Tableau 3.2 : Valeurs des différentes coordonnées en lien avec les points d'intérêt (MaxFit et PoI) calculées à partir des fonctions obtenues par les GLM dans le maïs et le soja. La conductance moyenne (G_{SMoy}) en $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ est obtenue à l'aide d'un test de variance des valeurs de G_s en fonction des PGA (non significative, $p > 0,05$).

		Maïs			Soja		
Surface Adaxiale		SD1	SD2	SCV	SD1	SD2	SCV
MaxFit	Con _{MaxFit}	226	224	208	803	472	570
	Vpd _{MaxFit}	51	50	45	0	25	12
PoI	Con _{POI}	70	58	48	455	336	377
	Vpd _{POI}	32	42	40	22	37	29
G _{SMoy}		180	161	166	355	349	318
Err. Std. G _{SMoy}		43	35	44	72	72	75
Surface Abaxiale							
MaxFit	Con _{MaxFit}	280	235	334	524	507	781
	Vpd _{MaxFit}	46	50	53	26	33	28
PoI	Vpd _{POI}	74	88	65	360	418	466
	Con _{POI}	49	39	11	42	40	46
G _{SMoy}		265	232	235	514	517	523
Err. Std. G _{SMoy}		22	22	25	122	113	213

Tableau 3.3 : Comparaison des différents traits liés aux stomates, des paramètres sur les plants et leur rendement en fonction des traitements a) chez le maïs et b) chez le soja. Les traits des stomates représentés pour les surfaces foliaires adaxiales (Ad) et abaxiales (Ab) sont leur largeur (StoLrg), leur longueur (StoLng), leur superficie totale (StoSuperficie), leur densité (DenSto) et leur index stomatique (StoIndex). Le gain en hauteur, de biomasse aérienne et la superficie des feuilles représentent la différence entre les valeurs de la campagne 2 et celles de la campagne 1. Les p-value sont significative (< 0,05) avec un test ANOVA* ou de Wilcoxon**.

a)

Maïs	Moyenne			p-value
	SD1	SD2	SCV	
Traits des stomates				
StoLng Ab (μm)	34,206 ^A	35,263 ^A	36,328 ^A	0,4488
StoLng Ad(μm)	36,921 ^B	36,566 ^B	41,565 ^A	0,0131*
StoLrg Ab (μm)	23,332 ^B	25,467 ^B	31,067 ^A	0,0004*
StoLrg Ad (μm)	24,911 ^B	26,662 ^B	29,114 ^A	0,0021*
StoSuperficie Ab (μm^2)	415,638 ^B	455,888 ^B	578,358 ^A	<0,0001*
StoSuperficie Ad (μm^2)	441,650 ^B	499,937 ^C	614,843 ^A	<0,0001*
DenSto Ab (mm^{-2})	111.430 ^A	79.140 ^B	82.270 ^B	<0,0001*
DenSto Ad (mm^{-2})	91.818 ^A	56.379 ^C	72.668 ^B	<0,0001*
StoIndex Ab	0.04891 ^A	0.03925 ^B	0.05039 ^A	0,0022*
StoIndex Ad	0.03775 ^A	0.02576 ^B	0.04087 ^A	<0,0001*
Paramètres Plants				
Gain hauteur (cm)	122,437 ^A	116,572 ^A	103,144 ^B	0,0028*
Gain biomasse aérienne (g)	295,523 ^A	302,97 ^A	215,018 ^B	0,0101*
Taille des feuilles (cm^2)	87,259 ^B	95,269 ^B	125,693 ^A	0,0132*
Rendement sec $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$	11,34	11,53	12,11	n.d.

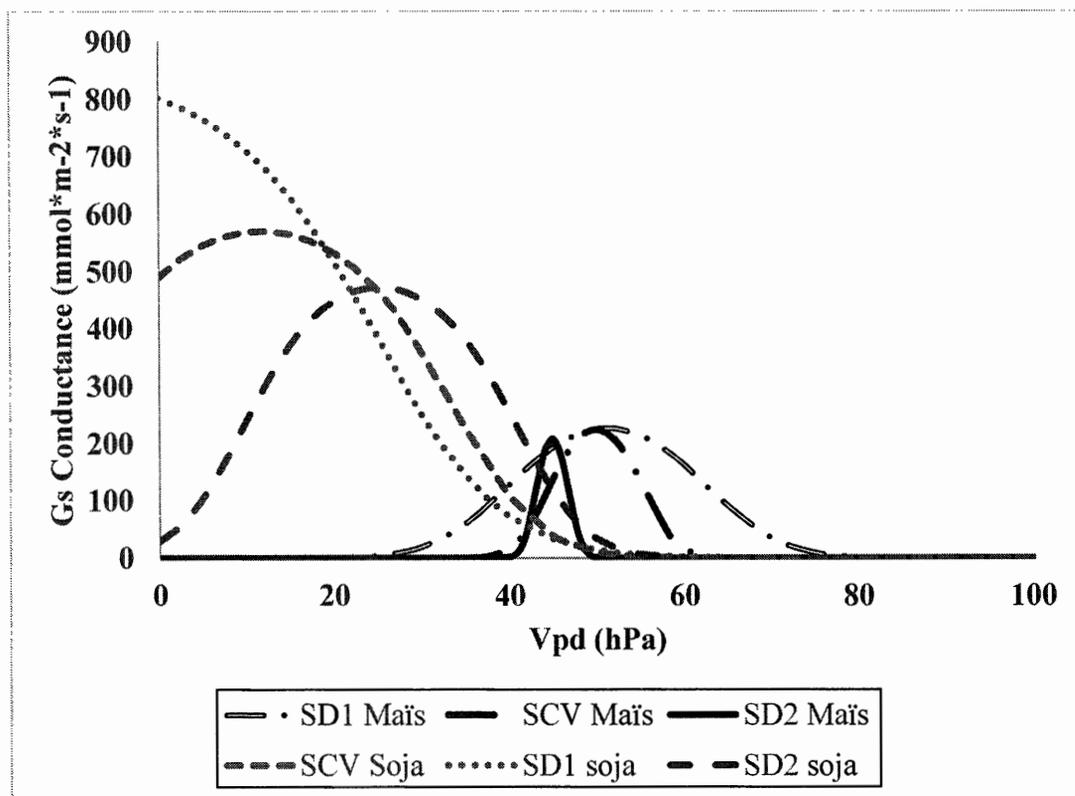
b)

Soja Traits des stomates	Moyenne			p-value
	SD1	SD2	SCV	
StoLng Ab (μm)	12,170 ^A	12,019 ^A	13,098 ^A	0,1040
StoLng Ad(μm)	10,951 ^A	11,317 ^A	11,536 ^A	0,5525
StoLrg Ab (μm)	2,142 ^C	2,631 ^B	3,200 ^A	0,0001*
StoLrg Ad (μm)	1,630 ^C	2,102 ^B	2,584 ^A	<0,0001*
StoSuperficie Ab (μm^2)	20,749 ^B	25,247 ^B	33,428 ^A	0,0001*
StoSuperficie Ad (μm^2)	14,032 ^C	19,063 ^A	23,688 ^A	0,0002*
DenSto Ab (mm^{-2})	352,616 ^A	373,328 ^A	332,016 ^A	0,9760
DenSto Ad (mm^{-2})	124,442 ^B	165,956 ^A	145,193 ^A	0,0081**
StoIndex Ab	0,00711 ^B	0,00916 ^{AB}	0,01142 ^A	0,0041*
StoIndex Ad	0,00167 ^B	0,00297 ^A	0,00350 ^A	<0,0001*
Paramètres Plants				
Gain hauteur (cm)	13,088 ^A	13,590 ^A	13,350 ^A	0,9880
Gain biomasse aérienne (g)	0,448 ^A	0,741 ^A	0,429 ^A	0,3110
Taille des feuilles (cm^2)	11,264 ^A	12,472 ^{AB}	9,344 ^B	0,0820
Rendement sec t^*ha^{-1}	2,80	2,69	2,98	n.d.

On observe que les données de Gs les plus élevées ont été obtenues dans les parcelles SD1 ($905 \text{ mmol}^*\text{m}^{-2}*\text{s}^{-1}$) pour les surfaces foliaires Ad et SCV ($932 \text{ mmol}^*\text{m}^{-2}*\text{s}^{-1}$) pour les surfaces foliaires Ab. Les courbes de Gs en fonction des valeurs du déficit de pression de vapeur (Vpd) obtenues à partir des modèles linéaires généralisés (GLM) sont représentées à la Figure 3.4 pour les surfaces Ad et à la Figure 3.5 pour les surfaces Ab. Les valeurs des différents points MaxFit, PoI et leurs coordonnées associées (Vpd_{MaxFit} ; Con_{MaxFit} et Vpd_{PoI} ; Con_{PoI}) ont été calculées à partir des courbes pour chacun des traitements et sont présentées dans le Tableau 3.2. Lorsqu'on compare les valeurs de G_{Smax} avec celles des Con_{MaxFit} , on observe que ces dernières sont largement inférieures pour tous les traitements indépendamment de la surface foliaire adaxiale ou abaxiale. Toutefois, le rang d'importance entre les traitements est similaire pour G_{Smax}

et Con_{MaxFit} où on observe sur la surface Ab que les Con_{MaxFit} les plus élevés ont été obtenus dans les régions SCV ($741,82 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

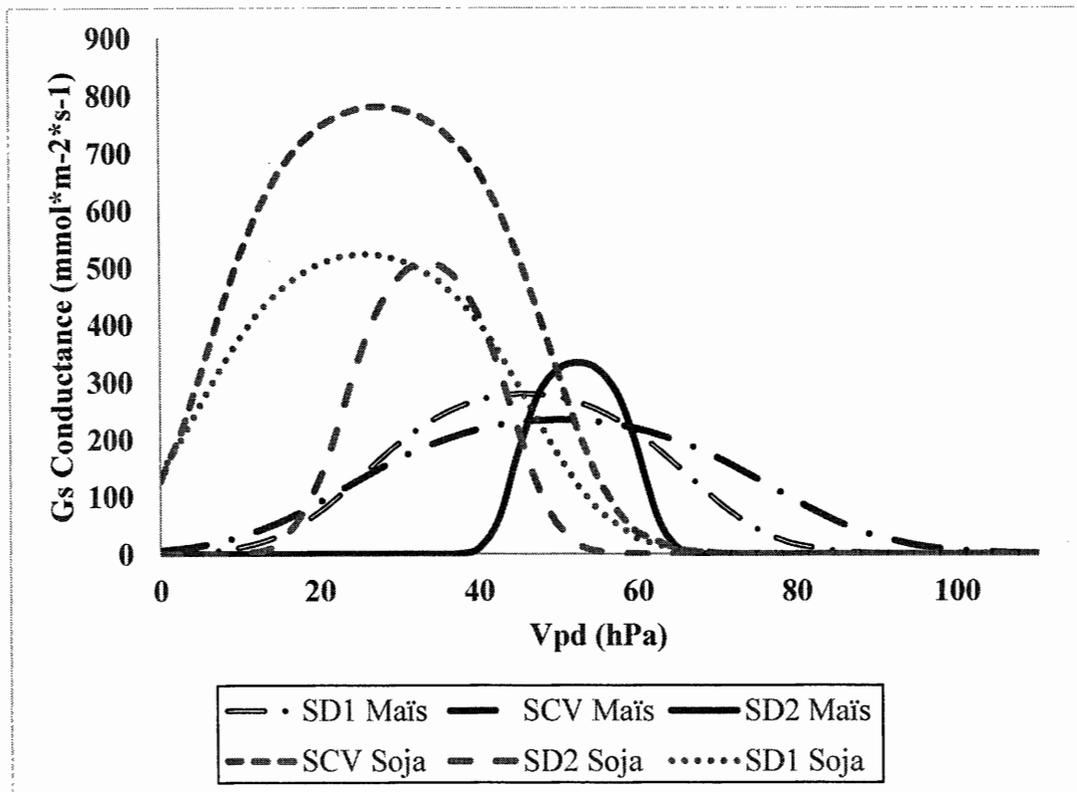
Figure 3.4 : Modèle GLM de prédiction de G_s sur les surfaces foliaires adaxiales (Ad) pour le soja et maïs en fonction d'un changement de V_{pd} . Courbes des distributions binomiales des valeurs normalisées $G_{Smax} \cdot (G_s/G_{Smax})$ en fonction des valeurs de V_{pd} associées pour tous les PGA.



L'analyse des traits foliaires nous permet d'observer des différences significatives entre les traitements. Ces résultats sont représentés dans le Tableau 3.3b. Comparativement aux autres traitements, StoLrg et StoSuperficie sur les surfaces Ad et Ab des plants en région SCV étaient plus importants. Dans le cas de DenSto, on observe des différences significatives uniquement sur la surface Ad où SD1 a les valeurs les plus faibles. On observe que StoLrg sur les deux surfaces foliaires sont différentes entre SD1 (Ad : $1,630 \mu\text{m}$, Ab : $2,142 \mu\text{m}$) et SD2 (Ad : $2,102 \mu\text{m}$, Ab :

2,631 μm), mais qu'une différence significative est observée pour StoSuperficie uniquement sur la surface Ab entre ces mêmes traitements (Tableau 3.3b).

Figure 3.5 : Modèle GLM de prédiction de Gs sur les surfaces foliaires abaxiales (Ab) pour le soja et maïs en fonction d'un changement de Vpd. Courbes des distributions binomiales des valeurs normalisées $G_{s_{\max}} \cdot (G_s/G_{s_{\max}})$ en fonction des valeurs de Vpd associées pour tous les PGA.



Pour ce qui est de StoIndex Ad, les feuilles SD1 ont les valeurs significativement les plus faibles (0,17%) comparativement à SCV (0,35%) et SD2 (0,3%). Lorsqu'on compare StoIndex qui représente la proportion de la surface foliaire attribuée aux stomates, on observe sur la surface Ad que les feuilles SD1 ont des valeurs significativement plus faibles (0,17%) comparativement à SCV (0,35%) et SD2 (0,3%) (Tableau 3.3b). Sur la surface Ab, même si SD1 (0,71%) est encore plus faible que SCV (1,14%), on n'observe aucune différence significative avec SD2 (0,92%). On n'observe aucune différence entre les traitements sur le gain en hauteur ($p = 0,9880$) et

le gain en biomasse aérienne fraîche ($p = 0,3110$). Toutefois, les feuilles SCV avaient la superficie foliaire la plus petite ($9,344 \text{ cm}^2$) lors de la campagne 2 quand on la compare avec ceux de SD1 ($11,264 \text{ cm}^2$).

3.3.2 Traits stomatiques du maïs

On observe encore des différences entre les surfaces foliaires adaxiales (Ad) et abaxiales (Ab) dans le maïs. Indépendamment des traitements, le développement des stomates est significativement plus important sur les surfaces Ab (Tableau 3.3a). Cela a été observé à travers la mesure des différents traits des stomates StoLng ($p = 0,0043$), DenSto ($p = 0,0006$) et StoIndex ($p < 0,0001$). En fait, les DenSto Ad représentaient 80,95% des DenSto de la surface Ab. Les résultats démontrent aussi que Gs est plus élevé de 31% sur la surface Ab entre la campagne 1 et 2 ($p\text{-value} = 0,0060$).

Entre toutes les pratiques de gestion des adventices (PGA), on a enregistré dans les parcelles SD2 les données de Gs les plus élevées ($614 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) pour les surfaces Ad et SD1 ($430 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) dans le cas des surfaces Ab (Tableau 3.2). Les courbes des GLM de Gs en fonction de Vpd représentées à la Figure 3.4 et Figure 3.5 pour les surfaces adaxiale et abaxiale respectivement présentent aussi des différences entre les traitements. Lorsqu'on compare les valeurs de Gsmax avec celles des Con_{MaxFit} représentées dans le Tableau 3.2, on observe encore que ces dernières sont largement inférieures pour tous les traitements. Il a été aussi permis d'observer sur la surface Ab que Con_{MaxFit} le plus élevé a été obtenu dans la région SCV ($334,13 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Dans le cas de l'analyse des traits stomatiques, on observe des différences significatives entre les traitements. Ces différences sont observables à travers toutes les variables analysées et représentées dans le Tableau 3.3a. Pour la surface Ad, les stomates des cultivars en SCV étaient significativement les plus gros ($p < 0,0001$). Les surfaces foliaires SCV avaient toutefois des DenSto significativement plus faibles ($p < 0,0001$) comparativement aux régions SD. De façon similaires, sur la surface Ab, il a été permis d'observer que les stomates SCV étaient plus gros avec une densité plus faible

comparativement aux SD. Toutefois, on observe que DenSto est significativement plus élevé sur les surfaces foliaires en régie SD1 (Ad : 91,88 mm⁻², Ab : 111,43 mm⁻²) comparativement à celles en régie SD2 (Ad : 56,37 mm⁻², Ab : 79,14 mm⁻²). Lorsqu'on compare StoIndex, ceux des feuilles en régie SD2 sont les plus faibles comparativement aux autres traitements à la fois pour les surfaces Ad (2,58%) et Ab (3,93%).

En ce qui concerne l'analyse des différentes variables des plants récoltés, on observe des différences plus significatives entre les traitements dans le cas du maïs comparativement au soja. On observe dans le maïs que même si les feuilles en régie SCV avaient la superficie la plus importante (125,693 cm²), ces plants sont toutefois ceux qui ont obtenu les gains de hauteur ($p = 0,0028$) et de biomasse aérienne ($p = 0,0101$) entre les deux campagnes significativement les plus faibles.

3.4 Discussion

Il est établi depuis longtemps que les stomates jouent un rôle crucial dans le potentiel d'implantation des plantes dans leur environnement (Jarvis, 1976). Les différents processus qui entourent les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère sont fortement dépendants de leur développement (superficie, densité et index stomatique) et de leur conductance stomatique. En plus de contribuer à une grande quantité d'activités physiologiques de la plante, ces échanges gazeux sont nécessaires au maintien des différents cycles biogéochimiques (hydrologique, carbone et azote) locaux et planétaires (Beerling, 2015). La perte d'eau lors de la transpiration est certainement un des processus physiologiques qui dépend le plus des stomates si on considère que près de 95% de l'eau absorbée au niveau du sol par les racines sera évacué hors de la plante principalement par ces pores (Tesar *et al.*, 2007). L'efficacité des plantes à utiliser l'eau selon leur environnement est définie par le gain en carbone en fonction de la quantité d'eau utilisée pour fixer ce carbone. Cette donnée est d'une grande importance lorsque vient le temps de choisir ou d'hybrider des cultivars à des

fins de productions agricoles (Gilbert *et al.*, 2011). Avec les changements climatiques anticipés au cours des prochaines années, le potentiel de rendement d'un type de cultivar sera principalement défini en fonction de son aptitude à gérer le compromis CO₂/H₂O.

3.4.1 Analyse comparative des plantes en C₃ et en C₄ sur leur développement et activité stomatique :

On a constaté qu'indépendamment de la sensibilité intrinsèque à chacun des groupes fonctionnels C₃ (soja) et C₄ (maïs), les plantes répondent systématiquement à l'augmentation du déficit de pression de vapeur (Vpd) observée en mi-journée en diminuant leur conductance stomatique. Cela vient renforcer les observations de Ocheltree *et al.* (2014) sur les façons distinctes dont les plantes en C₃ ou C₄ gèrent leur surplus d'eau. Il est reconnu que les plantes en C₄ ont des stomates plus gros et une densité plus faible comparativement à celles en C₃ (Zhao *et al.*, 2015). Ceci concorde aussi avec ce qu'on a observé et représenté dans le Tableau 3.3a et b. En temps normal, les stomates de grande superficie se régulent plus lentement et sont moins sensibles aux courts épisodes de sécheresse ce qui peut les rendre vulnérables face à d'éventuels dysfonctionnements hydrauliques dans la plante et au niveau des racines. Toutefois, ils offrent la possibilité d'avoir des échanges gazeux plus importants ce qui peut être très bénéfique pour l'assimilation de carbone par la plante, son développement et son potentiel de compétitivité. À l'inverse, les stomates plus petits sont généralement plus nombreux et se régulent plus rapidement. Ceci permet une étroite sensibilité avec les variations environnementales et permet de limiter rapidement la perte en eau (Aasamaa *et al.*, 2001).

Les modèles linéaires généralisés (GLM) obtenus dans cette étude ont permis de mettre en perspective que le soja est beaucoup plus sensible à l'augmentation du Vpd comparativement au maïs (Figure 3.4 et Figure 3.5), ce qui peut se traduire par les valeurs de Vpd_{PoI} chez le soja jusqu'à 52% plus faibles dépendamment de la surface

foliaire. Ocheltree *et al.* (2014) mentionnent que le Vpd crée une force qui agit sur les feuilles pour stimuler l'ascension de l'eau à travers les xylèmes. En théorie, rendu à un certain Vpd (Vpd_{Pol}), la plante ferme ses stomates pour stopper la perte d'eau excessive, éviter la perte de turgescence, le repliement des feuilles ainsi que les risques d'embolies créés par l'entrée d'air involontaire dans les vaisseaux (Whitehead, 1998). Il était prévisible que la sensibilité à Vpd allait varier entre les différents groupes fonctionnels, mais ceci laisse néanmoins suggérer que le soja sera probablement plus sensible et influencé plus directement par les changements climatiques actuels et futurs. Sage et Monson (1999) ont observé que les plantes en C_4 stockaient le CO_2 avec une conductance stomatique plus faible que les plantes en C_3 , ceci leur conférant une meilleure efficacité de gestion de l'eau.

La disposition naturelle des feuilles à l'horizontale fait en sorte que chez les plantes en C_3 telles que le soja, la surface adaxiale est nécessairement celle qui sera la plus exposée entre autres à l'intensité lumineuse, l'augmentation de température et l'humidité de l'air. La variation environnementale entre celle de l'air et celle de la surface adaxiale peut rapidement être importante et entraîner une perte d'eau excessive ce qui peut augmenter la sensibilité des plantes sur leur régulation des stomates présents sur cette surface (Zeiger et Taiz., 2010). Cela concorde avec nos résultats (Figure 3.2 et Figure 3.3) et vient renforcer l'étude de Roche, 2015 qui suggère que la majorité des échanges gazeux nécessaires au développement des plantes en C_3 se font via l'activité des stomates sur la surface abaxiale. Dans le cas du maïs, bien que cette différence de sensibilité entre les surfaces ne soit pas perceptible dans le cas de SD1, elle reste toutefois apparente pour les autres traitements de notre étude. Les feuilles de maïs sont disposées plus à la verticale ce qui peut offrir une exposition similaire des deux surfaces foliaires à leur environnement. Probablement, dans le but de pallier à la problématique d'exposition environnementale, on observe que la variation de la densité stomatique est moins importante entre les surfaces foliaires dans le cas du maïs comparativement au soja.

3.4.2 Impact des PGA sur les traits stomatiques

Contrairement à l'analyse de l'activité des stomates, celle sur la densité stomatique a été moins utilisée dans la littérature scientifique pour faire un suivi de la performance des plantes dans un contexte agronomique réel. Dans le chapitre 2, on a pu observer dans un contexte géographique similaire sur le maïs et le soja que les cultivars qui avaient une densité stomatique plus élevée avaient aussi une biomasse fraîche plus importante. Cette corrélation avait aussi été observée par Gaskell (1980) dans le maïs et par Tanaka *et al.* (2010) dans le soja. Dans le cas de la présente étude, il a été possible d'observer qu'il existait une relation étroite entre la densité stomatique foliaire, le gain de biomasse aérienne et la hauteur des plants (Tableau 3.3a et b). Comme les stomates continuent à se développer sur une même feuille durant toute la période de production, la comparaison des densités stomatiques nous permet d'obtenir des informations pertinentes sur le profil d'adaptation et sur l'historique d'avènement de stress hydrique chez une plante (Zhao *et al.*, 2015), des carences azotées ou des expositions à des herbicides. Dans cette étude, on observe que les régions SCV comparativement aux régions SD ont favorisé le développement de stomates plus gros et moins nombreux dans le maïs (Tableau 3.3a). Dans le cas du soja, bien que les stomates étaient plus gros dans les régions SCV, on n'observe pas de différence sur leur densité avec les autres pratiques (Tableau 3.3b). Ultimement, la proportion de superficies foliaires totale attribuée aux échanges gazeux était plus importante sur les feuilles issues des régions SCV ce qui est observable à travers les résultats d'index stomatique dans le maïs et le soja (Tableau 3.3a et b). Le développement de stomates plus gros peut certainement être interprété comme une plus grande tolérance de la plante face aux variations environnementales de son milieu d'implantation comme l'ont proposé Zhao *et al.* (2015). Aasamaa *et al.* (2001) ont aussi suggéré que des stomates plus petits indiquaient une adaptation de la plante à un environnement qui offrait moins d'accessibilité à l'eau.

Dans la présente étude, on observe que les plantes cultivées en région SCV semblent moins sensibles face à l'augmentation de V_{pd} comparativement à celles issues des

régies SD (Figure 3.4 et Figure 3.5). Scopel *et al.* (2005) ont suggéré que les couvertures végétales vivantes en plus de créer une zone tampon qui permet de capter l'humidité entre le sol et l'air ont aussi l'avantage d'aider les variétés culturales d'intérêt à accéder à des ressources qui peuvent être hors de leur portée ce qui a pu être bénéfique dans notre cas dans les parcelles de maïs et soja. Entre les régies SD1 et SD2, SD1 est celle qui a favorisé le mieux les échanges gazeux chez le cultivar comparativement à SD2 ce qui se traduit par des valeurs de Con_{MaxFit} et Vpd_{PoI} plus faibles pour ce dernier. Une des explications dans le cas du maïs peut provenir du fait que les cultivars utilisés entre les parcelles en régie SD étaient différents (Tableau 3.1). Il a été observé par Tanaka *et al.*, (2008) et par Sadok et Sinclair (2009) que l'activité stomatique pouvait varier significativement entre des cultivars provenant d'une génétique différente bien que ces derniers se retrouvent dans des conditions environnementales similaires. Le point MaxFit provenant des GLM permettait d'obtenir la plus haute valeur de conductance stomatique (Con_{MaxFit}) prédite par le modèle. De plus, Vpd_{PoI} avait un lien direct avec la tolérance des plants face à une limitation en eau. Dans les deux cas, on observe sur la surface abaxiale dans la régie SCV des valeurs plus hautes comparativement aux deux variantes de régie SD (Tableau 3.2). En fait, les valeurs de Con_{MaxFit} dans la régie SCV sont 19% plus élevées dans le maïs et 49% dans le soja comparativement à la régie SD1. Dans le cas de Vpd_{PoI} , des valeurs plus élevées peuvent être interprétées par une sensibilité plus faible au stress hydrique. Elle peut aussi aider à prédire l'aptitude d'un cultivar à gérer l'eau en fonction de la quantité de celle-ci disponible sur le moment et utilisable dans le futur pour soutenir sa productivité à travers des stades de développement plus tardifs (Sinclair *et al.*, 2005). Dans le cas des cultivars utilisés dans cette étude, ceci s'est avéré bénéfique pour les régies SCV ce qui s'est traduit par de plus hauts rendements lors de la récolte dans les parcelles de maïs (Tableau 3.3a) et de soja (Tableau 3.3b).

Scopel *et al.* (2005) ont observé que dans des régies SCV bien implantées, les rendements des grandes cultures augmentent d'une année à l'autre grâce à un meilleur

usage des nutriments et de l'eau par les plantes, jusqu'à 170-190% supérieur à des PGA plus conventionnels comme le labour. L'usage d'HBG est un autre facteur qui a pu influencer le développement des plants et le rendement des cultures dans notre étude. Dans le cas du maïs, la parcelle en régie SCV a nécessité une application unique d'HBG comparativement aux parcelles en régie SD qui en ont nécessité deux (Tableau 3.1). D'autres études comme celles de Zobiolo *et al.* (2010) et Krenchinski *et al.* (2017) ont démontré que l'utilisation de glyphosate sur des cultivars RR n'est pas sans risque. En fait, Reddy *et al.* (2004) ont suggéré que l'AMPA, le principal métabolite du glyphosate, pourrait être toxique même pour les plantes RR. L'usage répété d'HBG induit une toxicité chronique chez les plantes RR ce qui augmente l'état de stress et impacte le temps de récupération après chaque exposition (Duke, 2010). Durant cette réhabilitation, il a été observé que la présence du glyphosate diminue la conductance stomatique et que ce dernier est négativement corrélé avec l'augmentation successive de la quantité d'HBG appliquée (Zobiolo *et al.*, 2010). De plus, les effets jumelés d'un stress hydrique vont exacerber la sensibilité du cultivar (Petter *et al.*, 2016) durant cette période de récupération. Cette dernière sera donc plus longue, fera prendre du retard sur le développement du cultivar RR et le rendra ainsi moins compétitif (Duke, 2010). Dans le cas de la régie SCV, l'application répétée d'HBG n'est pas à recommander, car les plantes de couverture ne sont pas tolérantes aux herbicides. Des applications successives auront certainement des répercussions considérables sur l'intégrité de ces plantes, sur leur viabilité, sur les bénéfices que celles-ci apportent au sol et leur efficacité contre des adventices. Un mauvais usage d'HBG peut se résumer par des impacts négatifs directs sur le potentiel d'implantation de ce type de PGA.

3.5 Conclusion

Actuellement, le nombre d'études sur les régies SCV dans un contexte québécois de grandes cultures est quasiment inexistant. Ceci est principalement dû au fait que cette pratique reste marginale comparativement aux régies SD. Dans un contexte où les cultures de soja risquent d'être sévèrement influencées par les changements

climatiques, les régies SCV pourraient constituer une pratique avantageuse pour ce type de production. En effet, il a été observé dans cette étude que les régies SCV apportent des bénéfices sur la dynamique des sols qui se traduisent par des échanges gazeux plus importants et une plus grande tolérance des plantes d'intérêts culturales face aux variations environnementales journalières. Les régies SCV laisse aussi envisager une transition vers des PGA nécessitant moins d'HBG comme le laisse suggérer les résultats des rendements dans le maïs et le soja. L'analyse sur le développement et sur l'activité des stomates a permis de renforcer l'idée qu'un usage trop important d'HBG n'est pas un gage de meilleure performance des cultures. Les stomates offrent aussi la possibilité d'obtenir un historique de stress des cultivars ce qui permet de cibler plus facilement les facteurs à travers les PGA qui ont pu influencer plus étroitement leur développement. Bien qu'en agronomie son importance reste souvent sous-estimée, l'analyse des traits stomatiques reste un indicateur fiable qui permet de mettre en perspective l'importance de bien choisir une PGA.

3.6 Remerciements

La production de ce chapitre a pu être possible grâce au soutien financier et la participation dévouée des collaborateurs du projet MYFROG (Maintaining high Yields in Québec Field crops while Reconsidering the Option of using Glyphosate) en lien avec la Chaire de recherche sur la durabilité des grandes cultures au Québec.

3.7 Références

- Aasamaa, K., Söber, A. et Rahi, M. (2001) Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* 28(8):765–774
- Agence Française de Développement, AFD. (2006). Le semis direct sous couverture végétale permanente (SCV). *Paris, France*.

- Albrecht, L.P., Barbosa, A.P., Silva, A.F.M., Mendes, M.A., Maraschi-Silva, L.M. (2011). Performance of Roundup Ready soybean under glyphosate application at different stages. *Planta Daninha* 29 (3): 585-590
- Beerling, DJ. (2015). Gas valves, forests and global change: a commentary on Jarvis (1976) 'The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (370): 1-9
- Derpsch, R., Friedrich, T., Kassam, A. et Hongwen, L. (2010). Current status of adoption of no-till farming in the world and some of its main benefits. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering* 3 (1): 1-25
- Domec, J.C., Noormets, A., King, J.S., Sun, G., McNulty, S.G., Gavazzi, M.J., Boggs, J.I. et Treasure, E.A. (2009). Decoupling the influence of leaf and root hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation. *Plant, Cell and Environment* (32): 980-991
- Duke, S.O. (2010). Glyphosate degradation in glyphosate-resistant and -susceptible crops and weeds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* (59): 5835-5841
- Environnement Canada (2017). Données historiques. « Rigaud 2 ». Récupéré le 23 avril 2019 de <http://climat.meteo.gc.ca>
- Gaskell, M.L. (1980). Physiological observation of maize (*Zea mays* L.) hybrids differing in photosynthetic capability. Part III. Stomatal frequency and stomatal resistance of maize hybrids differing in photosynthetic capacity. *Ph.D. thesis*. Iowa State University, Ames, Iowa
- Gao, Y., Tao, B., Qiu, L., Jin, L. et Wu, J. (2014). Role of physiological mechanisms and EPSPS gene expression in glyphosate resistance in wild soybeans (*Glycine soja*). *Pesticide Biochemistry and Physiology* (109): 6-11

Gilbert, M.E., Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A., Sadok, W. et Sinclair, T.R. (2011). Field confirmation of genetic variation in soybean transpiration response to vapor pressure deficit and photosynthetic compensation. *Field Crops Research* (124): 85-92

Hall, A.E., Chandler, W.F., van Bavel, C.H.M., Reid, P.H. et Anderson, J.H. (1953). A tracer technique to measure growth and activity of plants root systems. Raleigh, N.C.: *Technical Bulletin of the North Carolina Agricultural Experiment Station*

Institut de la statistique du Québec, (l'ISQ). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2016.

Récupérer le 03 décembre 2018 de

http://www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/agriculture/grandes-cultures/gc_2017.htm

Itoh, S. et Barber, S.A. (1983). Phosphorus uptake by six plant species as related to roots hair. *Agronomy Journal* (75): 457-461

Jarvis, P.G. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society* (273): 593-610

Kramer, P.J. et Boyer, J.S. (1995). Water relations of plants and soil. *Academic Press*

Krenchinski F.H., Albrecht, L.P., Albrecht, A.Jr.P., Cesco, V.J.S., Rodrigues, D.M., Portz, R.L. et Zobiolo, L.H. (2017). Glyphosate affects chlorophyll, photosynthesis and water use of four Intacta RR2 soybean cultivars. *Acta Physiologica Plantarum* (39):63-76

Krober, W. et Bruelheide, H. (2014). Transpiration and stomatal control: a cross-species study of leaf traits in 39 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species. *Trees* (28): 901-914

Medjo Eko, R. (1999). Compactage de l'argile de Sainte-Rosalie : Étude expérimentale dans un cadre élastoplastique et analyse numérique par la méthode des

éléments finis. *Thèse Ph.D.* Département des sols et de génie agroalimentaire.
Université Laval.

Nichols, V., Verlhulst, N., Cox, R. et Govaerts, B. (2015). Weed dynamics and conservation agriculture principles: A review. *Field Crops Research* (183): 56-68

Ocheltree, T.W., Nippert, J.B. et Prasad, P.V.V (2014). Stomatal responses to changes in vapor pressure deficit reflect tissue-specific differences in hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment* (37): 132-139

Petter, A.F., Zuffo, A.M., de Alcântara Neto, F., Pereira Pacheco, L., de Almeida, F.A., Ribeiro Andrade, F. et Zuffo Jr., J.M. (2016). Effect of glyphosate and water stress on plant morphology and nutrient accumulation in soybean. *Australian Journal of Crop Science* 10(2):251-257

Pittelkow, C.M., Linquist, B.A, Lundy, M.E., Liang, X., van Groenigen, K.J., Lee, J., van Gestel, N., Six, J., Venterea, R.T. et van Kessel, C. (2015). When does no-till yield more? A global meta-analysis. *Fields Crop Research* (183): 156-168

Reddy, K.N, Rimando, A.M. et Duke, S.O. (2004). Aminomethylphosphonic acid, a metabolite of glyphosate, causes injury in glyphosate-treated, glyphosate-resistant soybean. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* (52): 5139-5143

Roche, D. (2015). Stomatal conductance is essential for higher yield potential of C3 crops. *Critical Reviews in Plant Sciences* (34): 429–453

Sadok, W. et Sinclair, T.R. (2009). Genetic variability of transpiration response to vapor pressure deficit among soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes selected from a recombinant inbred line population. *Fields Crops Research* (113): 56-160

Sage, R.F. et Monson, R.K. (1999). *C₄ Plant Biology*. Academic Press

Scopel, E., Triomphe, B., de Fatima dos Santos Ribeiro, Séguy, M.L., Denardin, J.E. et Kochhann, R.A. (2004). Direct seeding mulch-based cropping systems (DMC) in Latin America. *4th International Crop Science Congress*

Scopel, E., Findeling, A., Chavez Guerra, E. et Corbeels, M. (2005). Impact of direct sowing mulch-based cropping systems on soil carbon, soil erosion and maize yield. *Agronomy for Sustainable Development* (25): 425-432

Scopel, E., Triomphe, B., Affholder, F., Da Silva, F.A.M., Corbeels, M., Xavier, J.H.V., Lahmar, R., Recous, S., Bernoux, M., Blanchart, E., Mendes, I.D. et De Tourdonnet, S. (2013). Conservation agriculture cropping systems in temperate and tropical conditions, performances and impacts. A review. *Agronomy for Sustainable development* (33): 113-130.

Sinclair, T.R., Hammer, G.L. et van Oosterom, E.J. (2005). Potential yield and water-use efficiency benefits in sorghum from limited maximum transpiration rate. *Functional Plant Biology* (32): 945-952

Sinclair, R., Devi, A., Shekoofa, A., Choudhary, S., Sadok, W., Vadez, V., Riar, M., et Rufty, T. (2017). Limited-transpiration response to high vapor pressure deficit in crop species. *Plant Science* (260): 109-118

Tanaka, Y., Shiraiwa, T., Nakajima, A., Sato, J. et Nakazaki, T. (2008). Leaf gas exchange activity in soybean as related leaf traits and stem growth habit. *Crop Science* (48): 1925-1932

Tanaka, Y., Fujii, K., Shiraiwa T. (2010). Variability of leaf morphology and stomatal conductance in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivars. *Crop Science* (50): 2525-2532

Tesar, M., Sir, M., Lichner, L. et Cermak, J. (2007). Plant transpiration and net entropy exchange on the Earth's surface in a Czech watershed. *Biologia, Bratislava* 5 (62): 547-551

Whitehead, D. (1998). Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology* (18): 633-644

Williams, M., Rastetter, E.B., Fernandes, D.N., Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Shaver, G.R., Melillo, J.M., Munger, J.W., Fan, S.M. et Nadelhoffer, K.J. (1996). Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a Quercus-Acer stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. *Plant, Cell and Environment* (19): 911-927

Zeiger, E. (1983) The biology of stomatal guard cells. *Annual Review of Plant Physiology* (34): 441-75

Zeiger, E. et Taiz, L. (2010). *Plant Physiology*. La 5e édition, Sinauer Associates inc

Zhao, W., Sun, Y., Kjelgren, R. et Liu, X. (2015). Response of Stomatal Density and Bound Gas Exchange in Leaves of Maize to Soil Water Deficit. *Plants, Soils, and Climate Faculty Publications*. Papier 732.

Zobiolo, L.H., Kremer, R.J., de Oliveira Jr., R.S. et Constantin, J. (2010) Glyphosate affects photosynthesis in first and second generation of glyphosate-resistant soybeans. *Plant and Soil* (336): 251-265

CONCLUSION

Dans cette étude il a été principalement question d'observer l'impact des HBG sur le développement et l'activité des stomates. Dans le chapitre 2, on visait l'observation de l'impact d'un HBG, le Roundup Factor 540® (540 g i.a. L⁻¹) sur le développement des stomates et la production de biomasse de soja (*Glycine max* [L.] Merr.) et de maïs (*Zea mays* L.) transgéniques à trois stades de développement différents. Dans ce contexte, les PGA utilisés étaient soit un désherbage mécanique (DM) en régie biologique ou des applications uniques ou successives d'HBG en semis direct (SD). Dans ce chapitre, on a observé que les cultivars ayant les densités stomatiques les plus élevées ont aussi la production de biomasse sèche la plus grande. Dans le soja RR, il a été possible d'observer que le développement des plants a été favorisé par le SD comparativement au DM. On a pu constater aussi qu'un traitement contre les adventices plus tardif, soit un labour ou une application d'HBG, pouvait avoir des répercussions néfastes sur le développement des plants. Durant cette période, les plants sont à des stades de développement très vulnérable où toute leur énergie est mise sur l'éventuelle production de grain. Un épisode de stress à ce moment peut impacter directement le potentiel des plantes à optimiser ces échanges gazeux et sa gestion en eau ce qui peut se traduire à travers les densités stomatiques. L'application successive d'HBG augmente la sensibilité des plantes RR au glyphosate ce qui retarde la période de récupération et ultimement, retarde leur développement. Dans le cas d'un labour tardif, une déstructuration du sol peut se définir par une diminution de l'accès aux ressources nécessaires au maintien des demandes métaboliques des plants ce qui peut se traduire par une production de biomasse plus faible. Ce chapitre met en perspective l'importance de bien coordonner les PGA avec le stade développement des cultivars et

suggère qu'il est possible de diminuer le nombre d'applications d'HBG dans les cultures de maïs.

Dans le chapitre 3, on a envisagé les couvertures végétales permanentes comme alternative pour optimiser le potentiel adaptatif des grandes cultures transgéniques à leur environnement dans un contexte d'exposition au glyphosate. Dans ce cas-ci, le but principal a été de comprendre les effets de deux PGA différentes nécessitant l'usage d'HBG (Roundup WeatherMax[®]) (540 g i.a. L⁻¹) sur le développement des cultivars de soja et maïs transgénique. Le choix des PGA repose sur des pratiques en semis direct conventionnel (SD) ou en semis direct sous couverture végétale (SCV). Dans les parcelles expérimentales de maïs, il a été question d'utiliser une application unique d'HBG dans le SCV et deux applications successives en SD sur l'étendue de la période culturale. Dans le soja, on a opté pour une application de concentration similaire entre les PGA. L'activité et le développement des stomates ont servi d'indicateur d'historique de stress chez les cultivars pour une période où ces derniers ont été exposés aux HBG. On a observé dans le cas du soja que les plants issus des SCV ont un potentiel d'échange gazeux plus important comparativement à ceux en SD. Ceci est traduit par une conductance stomatique (G_s) plus grande provenant de stomates plus gros. On observe qu'en plus d'avoir des superficies foliaires attribuables aux stomates (StoIndex) plus importants, les plants de maïs et soja en SCV avaient aussi une plus grande tolérance face à une augmentation du déficit de pression de vapeur (V_{pd}). Cela peut se définir par une sensibilité plus faible aux épisodes de stress journaliers induits par divers facteurs abiotiques. En temps normal, l'exposition à des stress jumelés tel que l'exposition à des HBG et un dysfonctionnement hydraulique induit par un stress hydrique vient exacerber l'impact global sur l'activité physiologique et le temps de récupération des plants à ces derniers. Dans le cas du soja, on constate que c'est une culture qui est plus sensible comparativement au maïs ce qui laisse envisager une vulnérabilité accrue face aux changements climatiques actuels et futurs. On suggère que la présence d'une couverture végétale a pu apporter indirectement des bénéfices

aux cultures ce qui a dû les rendre plus tolérants et plus performants durant période estivale. Les rendements obtenus ont été plus importants dans la parcelle de maïs en SCV comparativement à celles en SD, mais ceci n'est pas observable chez le soja où les rendements étaient tous similaires.

On réalise dans cette étude comment il est critique de bien choisir une PGA. Une transition vers de nouvelles pratiques agricoles tournées vers une approche plus écosystémique et soucieuse de l'environnement pourrait permettre de maintenir la fertilité des sols et des productions agricoles mondiales actuelles. De plus, le maintien actuel du paradigme entourant l'usage des HBG en grande culture n'est pas soutenable à long terme d'un point de vue écologique, social et économique. Dans cette étude, on réalise qu'un usage trop important d'HBG n'est pas un gage de meilleur rendement. Envisager une telle transition à travers une diminution de ces herbicides pourrait permettre, en grande culture au Québec, la diminution de la charge et l'impact du glyphosate dans l'environnement. Dans le futur, il serait intéressant d'observer si une telle diminution est possible dans les productions en SCV pour différente variété culturale comme il a été le cas dans cette étude pour le maïs et le soja. Lorsqu'on considère que le soja est une production dominante et en plein essor au Québec dans les grandes cultures, il est urgent de revoir la situation entourant l'usage d'HBG.

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Aasamaa, K., Söber, A. et Rahi, M. (2001) Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* (28):765–774
- Agence Française de Développement, AFD. (2006). Le semis direct sous couverture végétale permanente (SCV). *Paris, France*.
- Albrecht, L.P., Barbosa, A.P., Silva, A.F.M., Mendes, M.A. et Maraschi-Silva, L.M. (2011). Performance of Roundup Ready soybean under glyphosate application at different stages. *Planta Daninha* 29 (3): 585-590
- Beerling, DJ. (2015). Gas valves, forests and global change: a commentary on Jarvis (1976) ‘The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field’. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (370): 1-9
- Benbrook, C.M. (2016). Trends in glyphosate herbicide use in the United States and globally. *Environmental Sciences Europe* (28): 3-18
- Bogunovic, I., Pereira, P., Kisic, I., Sajko, K. et Sraka, M. (2018). Tillage management impacts on soil compaction, erosion and crop yield in Stagnosols (Croatia). *Catena* (160): 376–384
- Cerdeira, A.L., Gazziero, D.L.P., Duke, S.O., Matallo, M.B. et Spadotto, C.A (2007). Review of potential environmental impacts of transgenic glyphosate-resistant soybean in Brazil. *Journal of Environmental Science and Health Part B* (42): 539–549

- Chaplot, V., Mchunu, C.N., Manson, A., Lorentz, S., Jewitt, G. (2012). Water erosion-induced CO₂ emissions from tilled and no-tilled soils and sediments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (159): 62– 69
- Ciha, A.J. et Brun, W.A. (1975). Stomatal size and frequency in soybeans. *Crop Science* (15): 309-313
- Chaplot, V., McHunu, C.N., Manson, A., Lorentz, S. et Jewitt, G. (2012). Water erosion-induced CO₂ emissions from tilled and no-tilled soils and sediments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (159): 62-69
- Couée, I., Sulmon, C., Gouesbet, G. et Amranie, A.E. (2006). Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany* 57 (3): 449-459
- de Carvalho, D.F., Eduardo, E.N, de Almeida, W.S., Santos, L.A.F. et Alves Sobrinho, T. (2015). Water erosion and soil water infiltration in different stages of corn development and tillage systems. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 19 (11): 1072-1078
- Derpsch, R. (2000). Historical review of no-tillage cultivation of crops. *JIRCAS working report*:1-18
- Derpsch, R., Friedrich, T., Kassam, A. et Hongwen, L. (2010). Current status of adoption of no-till farming in the world and some of its main benefits. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering* 3 (1): 1-25
- Ding, W.; Reddy, K. N.; Zablotowicz, R. M.; Bellaloui, N. et Bruns, H.A. (2011) Physiological responses of glyphosate-resistant and glyphosate-sensitive soybean to aminomethylphosphonic acid, a metabolite of glyphosate. *Chemosphere* (83): 593-8
- Domec, J.C., Noormets, A., King, J.S., Sun, G., McNulty, S.G., Gavazzi, M.J., Boggs, J.I. et Treasure, E.A. (2009). Decoupling the influence of leaf and root

hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation. *Plant, Cell and Environment* (32): 980-991

Duke, S.O. (2010). Glyphosate degradation in glyphosate-resistant and -susceptible crops and weeds. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* (59): 5835-5841

Duke, S.O et Powless, S.B (2009). Glyphosate-resistant crops and weeds: Now and in the future. *AgBio Forum* 12 (3 et 4): 346-357

Environnement Canada (2017). Données historiques. « Rigaud 2 ». Récupéré le 23 avril 2019 de <http://climat.meteo.gc.ca>

Gao, Y., Tao, B., Qiu, L., Jin, L. et Wu, J. (2014). Role of physiological mechanisms and EPSPS gene expression in glyphosate resistance in wild soybeans (*Glycine soja*). *Pesticide Biochemistry and Physiology* (109): 6–11

Gaskell, M.L. (1980). Physiological observation of maize (*Zea mays* L.) hybrids differing in photosynthetic capability. Part III. Stomatal frequency and stomatal resistance of maize hybrids differing in photosynthetic capacity. *Ph.D. thesis*. Iowa State University, Ames, Iowa

Gilbert, M.E., Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A., Sadok, W. et Sinclair, T.R. (2011). Field confirmation of genetic variation in soybean transpiration response to vapor pressure deficit and photosynthetic compensation. *Field Crops Research* (124) : 85-92

Gomes, M.P., Smedbol, E., Chalifour, A., Hénault-Ethier, L., Labrecque, M., Lepage, L., Lucotte, M. et Juneau, P. (2014). Alteration of plant physiology by glyphosate and its by-product aminomethylphosphonic acid: an overview. *Journal of Experimental Botany* 65 (17): 4691-4703

- Gomes, M.P., Le Manac'h, S.G., Hénault-Ethier, É., Labrecque, M., Lucotte, M. et Juneau, P. (2017). Glyphosate-dependent inhibition of photosynthesis in willow. *Frontiers in Plant Science* (8): Article 207
- Grandcoin, A., Piel, S. et Baurès, E. (2017). AminoMethylPhosphonic acid (AMPA) in natural waters: Its sources, behavior and environmental fate. *Water Research* (117): 187-197
- Hall, A.E., Chandler, W.F., van Bavel, C.H.M., Reid, P.H. et Anderson, J.H. (1953). A tracer technique to measure growth and activity of plants root systems. Raleigh, N.C.: *Technical Bulletin of the North Carolina Agricultural Experiment Station*
- Heap, I. (2013). Global perspective of herbicide-resistant weeds. *Pest Management Science* (70): 1306–1315
- Heap, I. (2018). The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Récupéré le 22 décembre 2018 de <http://www.weedscience.org>
- Heap, I. et Duke, S.O (2018). Overview of glyphosate-resistant weeds worldwide. *Pest Management Science* (74): 1040–1049
- Hendrix, J.W., Jones, K.J. et Nesmith, W.C. (1992). Control of Pathogenic Mycorrhizal Fungi in Maintenance of Soil Productivity by Crop Rotation. *Journal of Production Agriculture* 5 (3): 383-386
- Hetherington, A.M. et Woodward, F.I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* (424); 901-908
- Hung, S.-H., Yu, C.-W. et Lin, C.H. (2005). Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* (46): 1-10
- Hussain, I., Olson, K.R. et Ebelhar, S.A. (1999). Impacts of tillage and no-till on production of maize and soybean on an eroded Illinois silt loam soil. *Soil and Tillage Research* (52): 37-49

Institut de la statistique du Québec, l'ISQ (2017). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2016.

Récupérer le 27 avril 2017 de

http://www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/agriculture/grandes-cultures/gc_2016.htm

Institut de la statistique du Québec, l'ISQ (2018). Superficie des grandes cultures, rendement à l'hectare et production, par région administrative, Québec, 2017.

Récupérer le 03 décembre 2018 de

http://www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/agriculture/grandes-cultures/gc_2017.htm

Itoh, S. et Barber, S.A. (1983). Phosphorus uptake by six plant species as related to roots hair. *Agronomy Journal* (75): 457-461

Jarvis, P.G. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society* (273): 593-610

Kramer, P.J. et Boyer, J.S. (1995). Water relations of plants and soil. *Academic Press*.

Krenchinski F.H., Albrecht, L.P., Albrecht, A.Jr.P., Cesco, V.J.S., Rodrigues, D.M., Portz, R.L. et Zobiolo, L.H. (2017). Glyphosate affects chlorophyll, photosynthesis and water use of four Intacta RR2 soybean cultivars. *Acta Physiologica Plantarum* (39): 63-76

Krober, W. et Bruelheide, H. (2014). Transpiration and stomatal control: a cross-species study of leaf traits in 39 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species. *Trees* (28): 901-914

Medjo Eko, R. (1999). Compactage de l'argile de Sainte-Rosalie : Étude expérimentale dans un cadre élastoplastique et analyse numérique par la méthode des éléments finis. *Thèse Ph.D.* Université Laval. Département des sols et de génie agroalimentaire.

- Navarro-Noya, Y.E., Gomez-Acata, S., Montoya-Ciriaco, N., Rojas-Valdez, A., Suarez-Arriaga, M.C., Valenzuela-Encinas, C., Jimenez-Bueno, N., Verhulst, N., Govaerts, B. et Dendooven L. (2013). Relative impacts of tillage, residue management and crop-rotation on soil bacterial communities in a semi-arid agroecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* (65): 86-95
- Negin, B. et Moshelion, M. (2016). The evolution of the role of ABA in the regulation of water-use efficiency: From biochemical mechanisms to stomatal conductance. *Plant Science* (251): 82–89
- Neill, S.V., Desikan, R., Clarke, A. et Hancock, J.T. (2002). Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells. *Plant Physiology* (128):13-16
- Nichols, V., Verhulst, N., Cox, R. et Govaerts, B. (2015). Weed dynamics and conservation agriculture principles: A review. *Field Crops Research* (183): 56-68
- Ocheltree, T.W., Nippert, J.B. et Prasad, P.V.V (2014). Stomatal responses to changes in vapor pressure deficit reflect tissue-specific differences in hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment* (37): 132-139
- Petter, A.F., Zuffo, A.M., de Alcântara Neto, F., Pereira Pacheco, L., de Almeida, F.A., Ribeiro Andrade, F. et Zuffo Jr., J.M. (2016). Effect of glyphosate and water stress on plant morphology and nutrient accumulation in soybean. *Australian Journal of Crop Science* 10 (2): 251-257
- Pirasteh-Anosheh, H., Saed-Moucheshi, A., Pakniyat, H. et Pessarakli, M. (2016). Stomatal responses to drought stress. *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach*, Volume 1, 1ère édition. Publié par Parvaiz Ahmad.
- Pittelkow, C.M., Linquist, B.A, Lundy, M.E, Liang, X., van Groenigen, K.J, Lee, J., van Gestel, N., Six, J., Venterea, R.T. et van Kessel, C. (2015). When does no-till yield more? A global meta-analysis. *Field Crops Research* (183): 156-168

Reddy, K.N. et Zablutowicz, R.M. (2003). Glyphosate-resistant soybean response to various salts of glyphosate accumulation in soybean nodule. *Weed Science* 51 (4): 496-502

Reddy, K.N, Rimando, A.M. et Duke, S.O. (2004). Aminomethylphosphonic acid, a metabolite of glyphosate, causes injury in glyphosate-treated, glyphosate-resistant soybean. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* (52): 5139-5143

Roche, D. (2015). Stomatal conductance is essential for higher yield potential of C3 crops. *Critical Reviews in Plant Sciences* (34): 429–453

Sadok, W. et Sinclair, T.R. (2009). Genetic variability of transpiration response to vapor pressure deficit among soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes selected from a recombinant inbred line population. *Fields Crops Research* (113): 56-160

Sage, R.F. et Monson, R.K. (1999). C₄ Plant Biology. Academic Press

Sampson J. (1961). A method of replicating dry or moist surfaces for examination by light microscopy. *Nature* (191): 932-933

Samson-Brais, É., Lucotte, M., Moingt, M. Tremblay, G. et Paquet, S. (2017). Impact of Weed management practices on soil biological activity in open corn and soybean field crops in Quebec. En processus de publication

Santos, E.O.D. (1978). Germplasm evaluation and inheritance studies of stomata density and other plant characteristics in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *Ph.D thesis*. Cornell University, Ithaca, NY

Scopel, E., Triomphe, B., de Fatima dos Santos Ribeiro, Séguy, M.L., Denardin, J.E. et Kochhann, R.A. (2004). Direct seeding mulch-based cropping systems (DMC) in Latin America. *4th International Crop Science Congress*

Scopel, E., Douzet, J-M., Macena da Silva, F.A, Cardoso, A., Alves Moreira, J.A., Findeling, A. et Bernoux, M. (2005a). Impacts des systèmes de culture en semis

direct avec couverture végétale (SCV) sur la dynamique de l'eau, de l'azote minéral et du carbone du sol dans les cerrados brésiliens. *Cahiers Agricultures* 14 (1): 71-75

Scopel, E., Findeling, A., Chavez Guerra, E. et Corbeels, M. (2005b). Impact of direct sowing mulch-based cropping systems on soil carbon, soil erosion and maize yield. *Agronomy for Sustainable Development* (25): 425-432

Scopel, E., Triomphe, B., Affholder, F., Da Silva, F.A.M., Corbeels, M., Xavier, J.H.V., Lahmar, R., Recous, S., Bernoux, M., Blanchart, E., Mendes, I.D. et De Tourdonnet, S. (2013). Conservation agriculture cropping systems in temperate and tropical conditions, performances and impacts. A review. *Agronomy for Sustainable development* (33): 113-130

Shannan, M. et Grant, R.D. (2007). The Importance of Biodiversity in Crop Sustainability: A Look at Monoculture. *Journal of Hunger & Environmental Nutrition* (2): 101-109

Sinclair, T.R., Hammer, G.L. et van Oosterom, E.J. (2005). Potential yield and water-use efficiency benefits in sorghum from limited maximum transpiration rate. *Functional Plant Biology* (32): 945-952

Sinclair, R., Devi, A., Shekoofa, A., Choudhary, S., Sadok, W., Vadez, V., Riar, M., et Rufty, T. (2017). Limited-transpiration response to high vapor pressure deficit in crop species. *Plant Science* (260): 109–118

Smedbol, É., Lucotte, M., Tremblay, G., Moingt, M., Paquet, S., Bernier Brillon, J. et Samson-Brais, É. (2018). Does glyphosate-based herbicide applications Favor Yields to the detriment of nutritional content in glyphosate-resistant maize (*Zea Mays* L.) and soybean (*Glycine Max* [L.] MERR.)? En processus de publication

Tanaka, Y., Shiraiwa, T., Nakajima, A., Sato, J. et Nakazaki, T. (2008). Leaf gas exchange activity in soybean as related leaf traits and stem growth habit. *Crop Science* (48): 1925-1932

- Tanaka, Y. et Shiraiwa, T. (2009). Stem growth habit affects leaf morphology and gas exchange traits in soybean. *Annals of Botany* (104): 1293-1299
- Tanaka, Y. Fujii, K. et Shiraiwa T. (2010). Variability of leaf morphology and stomatal conductance in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivars. *Crop Science* (50): 2525-2532
- Tesar, M., Sir, M., Lichner, L. et Cermak, J. (2007). Plant transpiration and net entropy exchange on the Earth's surface in a Czech watershed. *Biologia, Bratislava* 5 (62): 547-551
- Van Wie, J.B., Adam, J.C. et Ullman, J.L. (2013). Conservation tillage in dryland agriculture impacts watershed hydrology. *Journal of Hydrology* (483): 26–38
- Wang, P., Du, Y., Hou, Y-J., Zhao, Y., Hsu, C-C., Yuan, F., Zhu, X., Tao, W.A., Song, C-P. et Zhu, J-K. (2015). Nitric oxide negatively regulates abscisic acid signaling in guard cells by S-nitrosylation of OST1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112 (2): 613-618
- Wasfi M.A. et Elthair E., (2011). Changes in stomatal conductance and turgor pressure in *Gossypium hirsutum* L. in response to foliar application of four herbicides. *Mansoura Journal of Plant Production* (2): 151-155
- Whitehead, D. (1998). Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology* (18): 633-644
- Williams, M., Rastetter, E.B., Fernandes, D.N., Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Shaver, G.R., Melillo, J.M., Munger, J.W., Fan, S.M. et Nadelhoffer, K.J. (1996). Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. *Plant, Cell and Environment* (19): 911-927

Xu, Z. et Zhou, G. (2008). Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany* 59 (12): 3317–3325

Zabkiewicz, J.A. (2000). Adjuvants and herbicidal efficacy: present status and future prospects. *Weed Research* (40): 139-149

Zang, Q., Wang, M., Hu, J., Wang, W., Fu, X. et Liu, j-H. (2015). PtrABF of *Poncirus trifoliata* functions in dehydration tolerance by reducing stomatal density and maintaining reactive oxygen species homeostasis. *Journal of Experimental Botany* 66 (19): 5911–5927

Zeiger, E. (1983) The biology of stomatal guard cells. *Annual Review of Plant Physiology* (34): 441-75

Zeiger, E. et Taiz, L. (2010). *Plant Physiology*. La 5e édition, Sinauer Associates inc

Zhao, W., Sun, Y., Kjelgren, R. et Liu, X. (2015). Respond of stomatal densities and bound gaz exchange in leaves of maize to soil water deficit. *Plants, soils and climate faculty publications*. Paper 732

Zobiolo, L.H., Kremer, R.J., de Oliveira Jr., R.S. et Constantin, J. (2010a) Glyphosate affects photosynthesis in first and second generation of glyphosate-resistant soybeans. *Plant and Soil* (336): 251-265

Zobiolo, L.H., de Oliveira Jr., R.S., Kremer, R.J., Constantin, J., Bonato, C.M. et Muniz, A.S. (2010b). Water use efficiency and photosynthesis of glyphosate-resistant soybean as affected by glyphosate. *Pesticide Biochemistry and Physiology* (97): 182–193

Zobiolo, L.H., Kremer, R.J., Oliveira Jr., R.S. et Constantin, J. (2011). Glyphosate affects chlorophyll, nodulation and nutrient accumulation of “second generation”

glyphosate-resistant soybean (*Glycine max* L.). *Pesticide Biochemistry and Physiology* (99): 53–60

Zobiolo, L.H., Kremer, R.J., de Oliveira Jr., R.S. et Constantin, J. (2012). Glyphosate effects on photosynthesis, nutrient accumulation, and nodulation in glyphosate-resistant soybean. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* (175): 319-330