Influence de la température des racines sur la croissance de jeunes plants d'aubergine (*Solanum melongena* L.) et de piment (*Capsicum annuum* L.).

Pierre CORNILLON

avec la collaboration technique de Magali AUGÉ & Paul FLORENT

I.N.R.A., Station d'Agronomie, Centre de Recherches d'Avignon, F 84140 Montfavet

RÉSUMÉ

De jeunes plants d'aubergine et de piment sont cultivés en solution nutritive maintenue à 4 températures différentes : 13, 18, 23 et 28 °C.

Ces deux espèces réagissent fortement à une faible modification de la température racinaire puisque l'accumulation de matières sèches est multipliée par un facteur supérieur à 2,5 quand on passe de 13 à 18 °C au niveau des racines. A 23 et à 28 °C, la croissance est très comparable à celle observée à 18 °C.

La moindre croissance observée à 13 °C s'accompagne ou résulte d'une consommation réduite en eau et surtout d'une modification importante de la nutrition minérale. En particulier, il apparaît à 13 °C une accumulation d'azote nitrique et d'azote organique dans les racines par rapport à 18, 23 et 28 °C. Nous notons le phénomène inverse dans le limbe. Ces observations permettent la mise en évidence d'un seuil situé entre 13 et 18 °C pour lequel le transfert d'azote vers la partie aérienne est particulièrement affecté.

Mots clés additionnels : Nutrition hydrique, nutrition minérale, absorption de l'azote, réduction de NO_3^- , migration de l'azote.

SUMMARY

*Effect of root temperature on the growth of young plants of eggplant (*Solanum melongena* L.) and sweet pepper (*Capsicum annuum* L.).*

Young plants of eggplant and pepper were grown in nutrient solution at 4 constant root temperatures : 13, 18, 23 and 28 °C.

The two species reacted strongly to the change in root temperature, plant dry weight increasing by more than 2.5 from 13 to 18 °C. At 23 and 28 °C, plant dry weight was comparable with that observed at 18 °C. The poor growth at 13 °C was accompanied by and possibly due to low water uptake and greatly modified mineral nutrition. At 13 °C nitrate and organic nitrogen accumulated in the roots, while at 18, 23 and 28 °C they accumulated in the leaves. These observations suggest a distinct threshold between 13 and 18 °C below which nitrogen transfer from root to shoot is particularly reduced.

Additional key words : Water supply, mineral nutrition, nitrogen absorption, NO_3^- reduction, nitrogen transport.

I. INTRODUCTION

La diversification des cultures légumières de plein champ et sous abri s'accélère dans les diverses zones maraîchères du Midi méditerranéen. Cette évolution impose aux agronomes de nouvelles études pour connaître la réaction de nombreuses espèces aux facteurs du milieu et, en particulier, aux facteurs édaphiques dont la température des racines constitue l'une des principales composantes. Ainsi, une température des racines insuffisante pendant une vingtaine de jours

après la mise en place provoque une réduction importante de la production chez la tomate (CORNILLON, 1974). Mais il est bien connu qu'il existe de grandes différences parmi les espèces pour leur tolérance aux basses températures des racines (KRAMER, 1942 ; HIGGINS & SPOMER, 1976).

Aussi, avons-nous étudié la réaction de l'aubergine et du piment à différentes températures des racines au cours d'un essai conduit sous abri. Les observations sont d'autant plus nécessaires que la réaction de ces 2 espèces à la température des racines n'a pas été étudiée jusqu'à présent.

Après avoir fixé les conditions expérimentales, nous présenterons successivement les résultats concernant la croissance (production de matières sèches et consommation en eau) et la nutrition minérale (azote, phosphore, potassium, calcium et magnésium).

II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

A. Températures

Nous avons comparé 4 températures des racines : 13, 18, 23 et 28 °C.

Les températures constantes maintenues au niveau des racines tiennent compte des températures relevées dans le sol ou les substrats aux diverses époques de mise en place des cultures. Cet essai nous a permis d'observer l'influence d'une élévation de 10 °C de la température des racines selon la zone de température étudiée.

B. Conduite des essais

Les graines d'aubergine, variété « LF3 », et de piment, variété « Bastidon » sont semées le 19 avril. Elles ont levé entre le 29 et 30 avril pour l'aubergine et le 3 et 6 mai, pour le piment. Le repiquage a été effectué le 14 mai au stade 2 feuilles pour l'aubergine et 1 feuille pour le piment dans des pots de 1 litre. Nous avons mis en place 16 plantes par traitement mais ce dispositif ne permet pas une analyse statistique (RISSE *et al.*, 1978). L'essai s'est déroulé entre le 21 mai et le 9 juin dans des conditions normales et identiques de température de l'air pour les 4 traitements, soit 13 ± 1 °C la nuit, et $31,7 \pm 0,5$ °C le jour. La durée d'insolation a varié entre 0,2 et 14,2 h par jour avec une valeur du rayonnement global variant entre $9,0 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ et $29,5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$.

Les plantes sont élevées en culture hydroponique avec une solution nutritive de type ARNON & HOAGLAND (1940) comprenant par litre : 3,5 meq de KNO_3 , 3,0 meq de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 1 meq de MgSO_4 et 0,5 meq de $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$. Cette solution est complétée avec les oligo-éléments essentiels pour la croissance des plantes : B, Cl, Cu, Fe, Mn, Mo et Zn.

La consommation moyenne en eau des plantes de chaque traitement est relevée pendant la durée de l'essai en notant les quantités de solution nutritive ajoutées dans les pots de culture et celles qui y restent. Le renouvellement des solutions nutritives est assurée aux 4^e, 7^e, 10^e, 13^e, 15^e, 17^e et 19^e jours pour éviter la prolifération de microorganismes et pour réduire les variations de concentration en sels en fonction du stade phénologique.

C. Analyse minérale

A chaque renouvellement, des échantillons de solutions nutritives sont prélevés et analysés pour déterminer l'absorption globale de nitrate, de phosphate et de cations par intégration des quantités effectivement prélevées pendant chaque période.

A la fin de l'essai, le poids de matière sèche de chaque plante est déterminé après séchage de chaque organe à l'étuve à 80 °C pendant 48 h. L'azote nitrique et l'azote organique Kjeldahl sont analysés sur ces échantillons.

L'analyse du nitrate est réalisée avec une électrode spécifique et l'azote organique Kjeldahl par attaque acide, distillation et titrimétrie à pH = 3,88. Le phosphore est mesuré par colorimétrie au vanadomolybdate, le potassium par photométrie de flamme et le calcium et le magnésium par spectrophotométrie d'absorption atomique.

III. RÉSULTATS

A. Croissance

A la fin de l'essai, nous avons déterminé la production totale de matières sèches et sa répartition entre les divers organes pour des plantes ayant le même âge (fig. 1). Nous pouvons noter une réaction assez voisine de l'aubergine et du piment aux 4 traitements avec cependant une moindre croissance du piment par rapport à l'aubergine.

La plus grande différence de croissance se situe entre 13 et 18 °C de température racinaire puisque la production de matières sèches est multipliée par 3 pour l'aubergine et par plus de 2,5 pour le piment. En revanche, au-delà de 18 °C, l'influence de la température racinaire est plus faible. Cet effet se traduit sur la valeur du Q_{10} . Entre 13 et 23 °C, le Q_{10} est égal à 4,44 pour l'aubergine et à 3,33 pour le piment. En revanche, sa valeur s'établit respectivement à 1,33 et à 1,05 entre 18 et 28 °C.

L'évolution de la masse racinaire apparaît similaire pour les 2 espèces avec une réduction d'environ 100 p. 100 entre 18 et 13 °C. Pour la partie aérienne, ce sont tous les organes dont l'importance relative est

Figure 1

Influence de la température des racines sur la production de matière sèche par l'aubergine et le piment.

Influence of root temperature on plant dry weight of eggplant and pepper.

modifiée avec surtout une diminution du pourcentage de tige du piment entre 13 et 18 °C malgré une plus grande quantité de matières sèches à 18 °C.

Nous observons une influence comparable des divers traitements sur la consommation d'eau des 2 espèces (fig. 2). L'absorption d'eau est très réduite à 13 °C, alors qu'elle est très voisine à 18, 23 et 28 °C. Pour l'aubergine les besoins en eau augmentent fortement entre le 13^e et le 15^e j, cette augmentation se situe entre le 15^e et le 17^e j pour le piment. Ce décalage paraît provenir de la vitesse de croissance différente pour les 2 espèces. Nous retrouvons des besoins en eau 2 fois plus importants pour l'aubergine, comparés à ceux du piment ce qui est dû à leur différence de vitesse de croissance. Quant nous calculons la consommation en eau de la période en fonction de l'unité de poids de limbe, nous trouvons des quantités d'eau absorbées légèrement supérieures pour le piment :

	13 °C	18 °C	23 °C	28 °C
Aubergine (ml . g ⁻¹ limbe)	505	532	523	556
Piment (ml . g ⁻¹ limbe)	528	566	543	577

A 13 °C, la quantité d'eau évaporée est beaucoup plus réduite que celle notée aux autres températures. Nous devons noter qu'après 19 j de traitement, il se produit un ajustement de la croissance aux conditions édaphiques.

Des caractéristiques hydriques du limbe soulignent l'opposition entre les traitements 13 et 18 °C, 23 et 28 °C (tabl. 1). A 13 °C, il y a surtout une forte accumulation de matières sèches qui peut être due à un moindre grandissement cellulaire et à une accumulation des produits de la photosynthèse dans le limbe.

B. Nutrition minérale

Le tableau 2 donne les quantités globales d'éléments minéraux absorbés par les plantes pendant toute la durée de l'essai et les figures 3, 4, 5 et 6 permettent de suivre l'évolution de caractéristiques plus spécifiques concernant l'azote et le phosphore.

Pour l'absorption des éléments minéraux, nous retrouvons la différence de comportement entre le traitement 13 °C et les autres traitements : 18, 23 et 28 °C (tabl. 2). Les prélèvements sont 4 à 6 fois plus importants à 18 °C qu'à 13 °C pour l'aubergine. Cette différence est moindre pour le piment mais elle reste supérieure à un facteur 2,5 pour tous les éléments minéraux. Ce comportement se traduit sur la valeur du Q_{10} calculé pour l'absorption globale des différents éléments minéraux pour 2 plages de température, Q_1 = absorption à 23 °C/absorption à 13 °C et Q_2 = absorption à 28 °C/absorption à 18 °C.

Ainsi, pour le phosphate, nous obtenons pour l'aubergine Q_1 = 7,0 et Q_2 = 1,5 et pour le piment Q_1 = 5,0 et Q_2 = 1,3. Nous retrouvons cette opposition pour le nitrate avec Q_1 = 5,8 et Q_2 = 1,3 dans le cas de l'aubergine et Q_1 = 4,3 et Q_2 = 1,1 pour le piment.

LÜTTGE & HIGINBOTHAM (1979) ont calculé la relation qui existe entre l'énergie d'activation μ_e et le Q_{10} .

$$\mu_e = \frac{R \cdot t_1 \cdot t_2}{10} \ln Q_{10}$$

Figure 2

Influence de la température des racines sur la consommation en eau de l'aubergine et du piment.

Influence of root temperature on water uptake by eggplant and pepper.

TABLEAU 1

Influence de la température des racines sur la teneur en eau et en matière sèche du limbe de l'aubergine et du piment.

Influence of root temperature on the water content and dry weight of eggplant and pepper blades

Températures	Eau surfacique mg . cm ⁻²		Matière sèche surfacique mg . cm ⁻²	
	Aubergine	Piment	Aubergine	Piment
13 °C	18,2	16,3	5,07	4,53
18 °C	17,9	17,3	2,96	2,28
23 °C	19,7	18,9	2,96	2,26
28 °C	20,0	19,0	2,86	2,39

où R est la constante des gaz, et t_1 et t_2 les températures de réaction.

Cette expression permet de calculer l'énergie d'activation pour l'absorption du nitrate entre 13 et 23 °C,

TABLEAU 2

Influence de la température des racines sur l'absorption en éléments minéraux par l'aubergine et le piment (meq plante l⁻¹ pour la durée de l'essai).

Influence of root temperature on mineral nutrient uptake for eggplant and pepper (meq . l⁻¹ . assay⁻¹).

Espèce	Aubergine				Piment			
	13 °C	18 °C	23 °C	28 °C	13 °C	18 °C	23 °C	28 °C
NO ₃ ⁻	6,5	30,4	37,7	39,0	4,3	15,3	18,6	16,6
H ₂ PO ₄ ⁻	0,1	0,6	0,7	0,9	0,1	0,3	0,5	0,4
K ⁺	3,5	17,4	20,8	21,9	3,4	10,4	12,8	11,6
Ca ⁺⁺	2,1	11,2	13,5	14,5	1,6	3,5	4,2	3,7
Mg ⁺⁺	0,9	3,6	4,3	4,6	0,6	1,6	2,2	2,1

soit pour l'aubergine 29,5 kcal et pour le piment 24,5 kcal. Entre 18 et 28 °C, nous obtenons respectivement 4,5 kcal et 1,6 kcal. Si ces valeurs ne constituent pas un critère sans équivoque de la participation de réactions métaboliques au processus d'absorption, elles représentent un élément en faveur de la dépendance métabolique de l'absorption.

Connaissant la consommation en eau et les quantités d'éléments minéraux absorbés par les plantes, nous pouvons effectuer une comparaison de l'intensité de la nutrition hydrique et de la nutrition minérale. Les figures 3 et 4 permettent de suivre au cours du temps l'absorption du nitrate par l'aubergine et celle du phosphate par le piment en fonction de l'eau utilisée par la plante. Les résultats indiquent pour ces 2 éléments une action forte et complexe de la température des racines sur leur absorption. Le rapport entre la quantité de nitrate absorbé et d'eau consommée est supérieur à la concentration en NO₃⁻ du milieu de culture. C'est l'inverse pour le phosphate.

La basse température (13 °C) diminue cet écart dans le cas de NO₃⁻ et l'accentue au contraire dans le cas du phosphate. Ce qui signifie que le prélèvement des ions par la plante est plus fortement influencé que la consommation de l'eau par la température au niveau des racines.

Il se superpose à cet effet du traitement une action du rayonnement global sur la consommation de l'eau et du nitrate (fig. 3). Au 15^e et au 17^e j, la réduction du rayonnement global pour la période précédente masque complètement l'influence de la température des racines. Nous retrouvons cet effet pour la consommation du phosphore (fig. 4). L'influence de la valeur du rayonnement global avait déjà été notée sur la nutrition du melon (RISSE *et al.*, 1978).

Les figures 5 et 6 fournissent respectivement la teneur en nitrate des racines et des limbes de l'aubergine et du piment et le pourcentage d'azote organique de ces mêmes organes pour les 2 espèces. Les résultats obtenus permettent de différencier le comportement du nitrate et de l'azote organique et celui des racines et des limbes.

L'évolution de la teneur en azote organique est opposée quand on compare les pourcentages obtenus dans les racines à ceux du limbe. Il apparaît une accumulation très importante d'azote réduit dans les racines à basse température pour les 2 espèces avec une action plus marquée pour l'aubergine. En revanche,

Figure 3

Influence de la température des racines sur l'absorption du nitrate par l'aubergine (meq/l d'eau consommée).

Effect of root temperature on nitrate absorption by eggplant (meq . l⁻¹ of water uptake).

Figure 4

Action de la température des racines sur l'absorption du phosphate par le piment (meq/l d'eau consommée).

Influence of root temperature on phosphate absorption by pepper (meq . l⁻¹ of water uptake).

dans le limbe, nous observons un phénomène inverse, l'azote organique s'accumule dans le limbe des plantes dont la température des racines est maintenue à 18, 23 et 28 °C. Dans le limbe il existe un coefficient de corrélation égal à 0,977 entre les taux de nitrate et ceux d'azote organique. Nous retrouvons à travers cette forte corrélation l'influence de l'apport du nitrate au limbe sur son activité nitrate réductase (SHANER & BOYER, 1976).

Figure 5

Influence de la température des racines sur la teneur en nitrate des racines et des limbes au 19^e j pour l'aubergine et le piment.

Effect of root temperature on nitrate content of roots and blades for eggplant and pepper.

Figure 6

Influence de la température des racines sur la teneur en azote organique des racines et des limbes au 19^e j pour l'aubergine et le piment.

Influence of root temperature on Kjeldahl nitrogen content of roots and blades for eggplant and pepper.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Nos essais ont porté uniquement sur de jeunes plants d'aubergine et de piment avant floraison ; nos observations se limitent donc au début de la croissance végétative. Mais cette période correspond à celle de la mise en place des plantes au champ qui est particulièrement importante pour le déroulement ultérieur de la culture.

L'accumulation de la matière sèche synthétisée montre clairement que ces 2 espèces ont des exigences élevées pour la température des racines puisqu'il faut un minimum de 18 °C pour obtenir une croissance normale en température continue. Il apparaît en outre que la croissance maximum du piment s'effectue dans une plage de température assez réduite autour de 23 °C. Dans les conditions de plein champ ou de culture sous serre, le praticien doit mettre en place ces cultures dans un sol chaud.

La moindre croissance observée à 13 °C s'accompagne ou résulte d'une absorption réduite en eau et surtout d'une modification profonde de la nutrition minérale. Les basses températures diminuent sans aucun doute les processus de diffusion passive de l'eau et des solutés à travers les différentes structures cellulaires à cause de l'augmentation de leur viscosité et on sait par exemple que la composition biochimique des membranes est modifiée sous l'influence de ce facteur (CORNILLON, 1977). Mais la diminution de l'activité métabolique, entraînant un déficit de l'énergie disponible dans les racines, est vraisemblablement responsable de la plupart des phénomènes observés au cours de ces expériences.

Les basses températures diminuent surtout l'absorption des anions : compte tenu des gradients de concentrations et de la polarité électrique des cellules végétales, cette absorption est forcément une absorption active. En revanche, l'absorption des cations est facilitée du fait du potentiel transmembranaire négatif et des charges négatives de la paroi pectocellulosique. FROTA & TUCKER (1972) sur laitue, CLARKSON & WARNER (1979) sur ray-grass avaient déjà noté que l'absorption du nitrate était plus affectée que celle de l'ammonium.

Il apparaît que l'absorption d'eau est moins affectée que celle des ions par le déficit d'énergie au niveau des racines quand leur température descend au-dessous d'un certain seuil (fig. 3 et 4). Ce comportement peut être en relation avec les phénomènes d'osmorégulation qui dépendent de l'absorption ionique, du transfert des ions vers la partie aérienne et de l'accumulation des produits de la photosynthèse. Les membranes, en particulier le plasmalemme, sont sensibles aux variations de pression hydraulique ou osmotique ce qui doit modifier la nutrition hydrique.

Les valeurs du Q_{10} obtenues en fonction de la plage de température étudiée subissent de fortes variations, ce qui indique que les modifications d'absorption des éléments minéraux sont surtout importantes entre 13 et 18 °C. De fortes discontinuités ont déjà été notées pour l'absorption des éléments minéraux en fonction de la température des racines (CAREY & BERRY, 1978).

Aux basses températures, la réduction du nitrate est sans doute proportionnellement moins affectée dans

les racines que dans les feuilles. La teneur élevée en nitrate des racines (fig. 5) et les écarts assez faibles entre la quantité de NO_3^- absorbée par litre d'eau consommée en fonction des températures (fig. 3) suggèrent en effet que l'absorption du NO_3^- par les racines est encore importante à 13 °C, ceci permet sans doute un niveau d'activité nitrate et nitrite réductase non négligeable. Comme les transports par le xylème sont sans doute très diminués, comme le suggèrent les faibles consommations d'eau (fig. 2), il en résulte une accumulation du nitrate et des produits de sa réduction dans les racines.

Cette observation correspond à celles effectuées par ALJOCHIMA & KLVIKOVA (1981) sur des racines de blé et de maïs. Ces auteurs ont montré que l'activité nitrate réductase et glutamine synthétase était plus importante à 12 °C qu'à 25 °C en présence de nitrate dans la solution nutritive. SAHULKA (1981) a montré que l'activité de ces enzymes était favorisée par une augmentation de la concentration en sucres et en ions H^+ du milieu. Dans notre expérimentation, le milieu de culture s'acidifie et les sucres s'accumulent dans les racines à basse température. Par contre, MENGEL *et al.* (1983) ont montré que l'activité nitrate réductase était favorisée par l'élévation du pH.

En revanche, le transfert de l'azote vers la partie aérienne est particulièrement affecté par une basse

température. Les résultats comparés concernant la teneur en nitrates et en azote organique des racines et du limbe (fig. 5 et 6) suggèrent la présence d'un seuil de température au-dessous duquel la migration de l'azote vers la partie aérienne du végétal constitue l'un des freins essentiels pour obtenir une croissance normale des plantes. RISSER *et al.* (1978) avaient déjà noté l'accumulation d'azote organique dans les racines de melon à basse température avec le phénomène inverse pour la partie aérienne.

Ultérieurement, il paraît intéressant de confirmer le comportement de l'azote dans le système racinaire. Des observations concomitantes permettront de comparer l'activité respiratoire et celle de la nitrate réductase à différentes températures pour analyser la compétition possible pour l'utilisation du NADH par ces deux processus physiologiques.

Reçu le 4 octobre 1983.
Accepté le 28 février 1984.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à exprimer les plus vifs remerciements à M. L. SALSAC (Chef du Département de Biochimie et Physiologie végétale et Professeur à l'ENSA de Montpellier) pour l'intérêt qu'il a manifesté à ce mémoire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aljochima N. D., Klvikova A. I., 1981. Nitrogen assimilation in wheat in relation to the root zone temperature. In « *Structure and function of plant roots* », M. Nijhoff, The Hague, 339-341.
- Annon D. I., Hoagland D. R., 1940. Crop production in artificial culture solutions and in soils with special reference to factors influencing yields and absorption of inorganic nutrients. *Soil Sci.*, **50**, 463-485.
- Carey R. W., Berry J. A., 1978. Effects of low temperature on respiration and uptake of rubidium ions by excised barley and corn roots. *Plant Physiol.*, **61**, 858-860.
- Clarkson D. T., Warner A. J., 1979. Relationships between root temperature and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian and perennial rye grass (*Lolium multiflorum* and *Lolium perenne*). *Plant Physiol.*, **64**, 557-561.
- Cornillon P., 1974. Effet d'une couverture plastique du sol sur une culture de tomate. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **60**, 857-866.
- Cornillon P., 1977. Influence de la température du substrat sur la composition des racines et des limbes de tomate. Implication concernant l'absorption hydrique. *Ann. Agron.*, **28**, 409-423.
- Frota J. N. E., Tucker T. C., 1972. Temperature influence on ammonium and nitrate absorption by lettuce. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **36**, 97-100.
- Higgins P. D., Spomer G. G., 1976. Soil temperature effects on root respiration and the ecology of alpine and subalpine plants. *Bot. Gaz.*, **137**, 110-120.
- Kramer P. J., 1942. Species differences with respect to water absorption by plants at low soil temperature. *Am. J. Bot.*, **29**, 828-832.
- Lüttge V., Higinbotham M., 1979. Biophysical relation. In *Transport in plants*, Ed. Springer Verlag., New York, 8-53.
- Mengel K., Robin P., Salsac L., 1983. Nitrate reductase activity in shoots and roots of maize seedlings as affected by the form of nitrogen nutrition and the pH of the nutrient solution. *Plant Physiol.*, **71**, 618-622.
- Risser G., Cornillon P., Rode J.-C., Augé M., 1978. Effet de la température des racines sur la croissance de jeunes plants de diverses variétés de melon (*Cucumis melo* L.). *Ann. Agron.*, **29**, 453-473.
- Sahulka J., 1981. Regulation of enzymes involved in inorganic N metabolism in pea roots. In « *Structure and function of plant roots* », M. Nijhoff edit., The Hague, 119-121.
- Shaner D. L., Boyer J. S., 1976. Nitrate reductase activity in maize (*Zea mays* L.) leaves. I. Regulation by nitrate flux. *Plant Physiol.*, **58**, 499-504.