

CHRISTIAN GAUVRIT

efficacité et sélectivité des herbicides

DU LABO AU TERRAIN



 **INRA**
EDITIONS

efficacité et sélectivité des herbicides

CHRISTIAN GAUVRIT

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
147, rue de l'Université – 75338 Paris Cedex 07

DU LABO AU TERRAIN

Ouvrages parus dans la même collection :

Combattre les ravageurs des cultures : enjeux et perspectives

G. RIBA, Christine SILVY
1989, 230 p.

Ennemis et maladies des prairies

G. RAYNAL, J. GONDRAN,
R. BOURNOVILLE, M. COURTILOT éd.
1989, 252 p., 39 pl. couleur

Cultures florales de serre en zone méditerranéenne française

Éléments climatiques et physiologiques
Coédition INRA-PHM Revue Horticole
E. BERNINGER
1990, 208 p.

Cultures en pots et conteneurs

Principes agronomiques et applications
Coédition INRA-PHM Revue Horticole
F. LEMAIRE, A. DARTIGUES,
L.-M. RIVIERE, S. CHARPENTIER
1990, 184 p.

Le canard de Barbarie

B. SAUVEUR, H. de CARVILLE éd.
1990, 182 p.

L'escargot *Helix aspersa*

Biologie-élevage
J.C. BONNET, P. AUPINEL, J.L. VRILLON
1990, 124 p.

Les herbicides : mode d'action et principes d'utilisation

R. SCALLA, éd.
1991, 464 p.

Les maladies des plantes maraîchères, 3^e édition

C.M. MESSIAEN, D. BLANCARD,
F. ROUXEL, R. LAFON
1991, 552 p.

Nutrition et alimentation des volailles

M. LARBIER, B. LECLERCQ
1992, 355 p.

Les *Allium* alimentaires reproduits par voie végétative

C.M. MESSIAEN, J. COHAT, J.P. LEROUX,
M. PICHON, A. BEYRIES
1993, 244 p.

Agrométéorologie des cultures multiples en régions chaudes

C. BALDY, C.J. STIGTER
1993, 250 p.

Écopathologie animale

Méthodologie, applications en milieu tropical
B. FAYE, P.C. LEFEVRE, R. LANCELOT,
R. QUIRIN
1994, 120 p.

Ravageurs des végétaux d'ornement

Arbres - Arbustes - Fleurs
D.V. ALFORD
Version française : M.C. COMMEAU,
R. COUTIN, A. FRAVAL
1994, 464 p.

© INRA, 1996

ISBN : 2-7380-0617-5

ISSN : 1150-3564

© Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 3, rue Hautefeuille, Paris 6^e.

AVANT-PROPOS

De l'avis des praticiens, il fallait un prolongement à l'ouvrage *Les herbicides, mode d'action et principes d'utilisation* publié en 1991 par l'INRA. Ce livre expose les bases physiologiques et biochimiques de l'action des herbicides, c'est-à-dire les mécanismes de leur pénétration et de leur migration dans les plantes, leurs effets physiologiques et les principes biochimiques de leur action et de leur dégradation. Cependant, il délaisse les facteurs qui affectent ces différentes étapes, aspect capital dans la pratique puisque de lui dépendent les résultats du désherbage. Or ceux-ci peuvent présenter d'énormes variations, comme l'a illustré en 1987 une étude de Fabre et Jouy (ITCF), portant sur 3 années et rassemblant 256 expérimentations d'herbicides de post-levée. Dans 16 % des cas, la dose recommandée par le fabricant était décevante alors que sa moitié et son quart étaient satisfaisants dans respectivement 48 et 25 % des cas. Une autre lecture des mêmes résultats montrait le caractère d'assurance de la pleine dose puisqu'il donnait lieu aux moindres variations alors que, sur une échelle de 1 à 10, l'efficacité du quart de dose se dispersait entre 2 et 10. Comment éviter les conditions défavorables et se placer en situations plus propices, tout en minimisant le risque qui leur est associé ? Tous les facteurs qui influencent l'efficacité des herbicides ne sont pas maîtrisables, mais apprendre à les reconnaître permet d'en éviter certains et d'en rechercher d'autres. Le but de ce livre est de les identifier, d'expliquer leur action et leur incidence sur l'efficacité et la sélectivité des herbicides.

Pour plusieurs raisons, l'accent a été mis sur les herbicides de post-levée. Tout d'abord, les utilisateurs (du moins en France) continuent de préférer ce type de produits qui permettent un traitement au vu de la cible. Ensuite, la majorité des nouvelles molécules qui apparaissent sur le marché s'administrent en post-levée. D'autre part, l'efficacité des produits de pré-levée est sous la dépendance essentielle de deux facteurs (le sol et sa teneur en eau) alors que pour les herbicides de post-levée, plus d'une dizaine interviennent. Les combinaisons sont multiples et le raisonnement sur les variations d'efficacité nécessite des développements plus importants. Enfin, l'agriculteur n'a aucune prise sur les facteurs d'efficacité des herbicides de pré-levée, alors qu'il peut agir sur certains ou choisir le moment où ils lui sont favorables dans le cas de la post-levée.

On remarquera l'abondance des références tirées de la littérature anglo-saxonne. Elle ne résulte pas d'un parti pris mais d'un état de fait : bien que notre pays soit le troisième marché mondial pour les herbicides, les recherches sur leur action y sont peu nombreuses, et plus rares encore y sont les travaux sur les phé-

nomènes auxquels l'agriculteur est confronté dans la pratique. On est contraint de prendre les résultats où ils sont produits, essentiellement en Grande-Bretagne et aux États-Unis. Cependant, toutes les fois où cela a été possible, des articles rédigés en français ont été cités, même s'ils avaient un antécédent dans une autre langue ou s'ils faisaient l'objet d'une publication plus détaillée en anglais. Pour ne pas trop charger la bibliographie, il a été décidé de ne pas donner la référence de toutes les informations données dans ce livre. Deux critères ont présidé au choix des références retenues : d'une part leur importance, d'autre part, qu'il s'agisse de revues ou non, elles citent elles-mêmes les autres résultats présentés dans le texte.

Certaines informations apparaissent à deux endroits différents de l'ouvrage. Cette redondance est volontaire car elle correspond à deux façons d'aborder les problèmes et, selon les circonstances, le lecteur peut privilégier l'une ou l'autre. D'une part, on peut chercher à comprendre sur un plan général les phénomènes qui interviennent dans l'action herbicide : pénétration, transport, dégradation, etc. D'autre part, on peut désirer suivre les étapes de l'action d'herbicides particuliers. Pour que les deux lectures soient autonomes, il a fallu par exemple évoquer la migration des herbicides dans les plantes à la fois dans le chapitre général traitant du mode d'action et dans celui où sont évoqués les graminicides et les hormones.

Je dois enfin remercier toutes les personnes qui m'ont aidé pour la réalisation de cet exposé. Ce dernier a été construit au fil des ans, à partir de questions que m'ont posées des agriculteurs ou des techniciens chargés de leur conseil. En ordonnant les réponses que je pouvais leur fournir (pas toujours sur le champ !) et à partir d'une réflexion entamée par Paul Gaillardon, j'ai pu élaborer ce texte. Cette entreprise a été nourrie d'un dialogue constant avec les spécialistes de désherbage à l'ITCF, que l'on ne s'étonnera pas de trouver parmi les personnes qui ont relu et critiqué le manuscrit avant son impression. Une grande reconnaissance va évidemment à ces dernières : Ferdinand Cabanne (INRA, Dijon), Reynold Chollet (Sandoz Agro, Bâle), Jean-Pierre Garrec (INRA, Nancy), Lionel Jouy et Danièle Orlando (ITCF, Boigneville), Jean-François Salembier (Station de Phytopharmacie, Gembloux). Je dois à ce propos souligner que l'exposé doit énormément à Reynold Chollet, tant sur le plan de l'exactitude scientifique, que sur celui de la rigueur de l'expression. Peter Holloway (Station de Long Ashton, Bristol), un grand nom de l'étude des cuticules végétales et qui a récemment publié des travaux très éclairants sur le mode d'action des adjuvants, a fourni les photographies de cuticules en microscopie électronique à balayage. Jean-Claude Gaudry (INRA, Dijon) a réalisé les graphes et les croquis, travail dont les lecteurs apprécieront le soin qu'il y a porté.

SOMMAIRE

I. LES HERBICIDES ET LEURS MODES D'ACTION

Les étapes de l'action herbicide	1
La pénétration dans la plante	1
<i>La pénétration par les organes souterrains</i>	2
<i>La pénétration par les organes aériens</i>	3
La surface foliaire	3
La cuticule	8
Les stomates, voie de pénétration ?	11
Les phases de la pénétration foliaire	12
La migration dans la plante	14
<i>Les herbicides peu mobiles</i>	14
<i>La migration dans le xylème</i>	15
<i>La migration dans le phloème</i>	16
<i>La migration dans le xylème et le phloème</i>	17
<i>Remarque</i>	18
L'action biochimique et physiologique	18
La dégradation de l'herbicide dans la plante	19
Les familles d'herbicides	19
Herbicides qui pénètrent par les organes souterrains	20
<i>Inhibiteurs de la photosynthèse</i>	20
<i>Inhibiteurs de la division cellulaire</i>	20
<i>Inhibiteurs de l'élongation cellulaire</i>	20
<i>Inhibiteurs de la synthèse de pigments</i>	20
<i>Herbicides dont le mode d'action est mal connu</i>	21
Herbicides qui pénètrent par les organes souterrains et aériens	21
<i>Inhibiteurs de la photosynthèse</i>	21
<i>Inhibiteurs de la synthèse d'acides aminés</i>	21
<i>Inhibiteurs de la synthèse de pigments</i>	21
<i>Inhibiteur de l'élongation cellulaire</i>	21
<i>Herbicides dont le mode d'action est mal connu</i>	21
Herbicides qui pénètrent par les organes aériens	21
<i>Herbicides qui agissent sur la photosynthèse</i>	21
<i>Herbicides qui perméabilisent les membranes biologiques</i>	22
<i>Herbicides à action auxinique (hormones)</i>	22
<i>Inhibiteurs de la synthèse d'acides aminés</i>	22

<i>Inhibiteurs de la synthèse de lipides (graminicides spécifiques)</i>	22
<i>Inhibiteurs de la synthèse de pigments</i>	22
<i>Herbicides dont le mode d'action est mal connu</i>	22

II. L'EFFICACITÉ DES HERBICIDES AGISSANT PAR LE SOL

La pénétration de l'herbicide dans le sol	25
La distribution de l'herbicide entre les différents compartiments du sol	26
La répartition de l'herbicide dans le profil du sol	28
Les facteurs qui influencent l'efficacité	29
Les propriétés de l'herbicide	29
La texture du sol	30
L'humidité du sol	31
<i>Effet sur le positionnement des herbicides</i>	31
<i>Effet sur la disponibilité des herbicides</i>	32
<i>Effet sur la morphologie des plantes</i>	33
Autres facteurs	33
La persistance des herbicides	34
La nature des herbicides	34
La nature du sol	34
La température et l'humidité du sol	35

III. L'EFFICACITÉ DES HERBICIDES A PÉNÉTRATION FOLIAIRE

Les facteurs qui influencent la pénétration foliaire des herbicides	38
La plante	38
<i>L'âge de la plante ou de ses organes</i>	38
Le cas des dicotylédones	39
Le cas des graminées	40
<i>L'espèce végétale</i>	41
Incidence sur la rétention	41
Incidence sur la pénétration	44
Les conditions météorologiques	44
<i>Les conditions météorologiques avant le traitement</i>	45
L'alimentation en eau	45
Les basses températures	45
La lumière	46
La pluie	46

<i>Les conditions météorologiques au moment du traitement</i>	47
L'humidité de l'air	47
Le vent	48
La rosée	48
<i>Les conditions météorologiques après le traitement</i>	48
La température	49
L'humidité de l'air	49
La pluie	50
La rosée	51
La bouillie de traitement	52
<i>Les caractéristiques de la pulvérisation</i>	52
La vitesse des gouttes	52
La taille des gouttes	53
Le nombre d'impacts	55
Le volume d'application	56
<i>La formulation</i>	62
L'herbicide	62
L'eau, vecteur et disséminateur de la matière active	64
Les différents types de formulations	64
Les adjuvants	65
Les facteurs qui affectent la migration des herbicides	75
Le stade de la plante	75
Les conditions météorologiques	77
<i>L'alimentation en eau</i>	77
<i>L'humidité relative de l'air</i>	77
<i>La température</i>	77
<i>L'intensité lumineuse</i>	78
<i>Conclusion</i>	78
Les adjuvants	78
Les facteurs qui affectent l'activité physiologique des herbicides	79
Les conditions météorologiques	79
Les modifications du site d'action	80
Les facteurs qui affectent la métabolisation des herbicides	80
La température	80
L'alimentation en eau	81
Les antidotes et les synergistes	81
Les facteurs qui affectent l'efficacité des herbicides à pénétration foliaire	82
Les facteurs météorologiques	82
Autres facteurs	85

IV. LA SÉLECTIVITÉ DES HERBICIDES

Les mécanismes de sélectivité	90
La sélectivité de position	90
La sélectivité anatomique	93
<i>Différences de rétention</i>	93
<i>Différences de pénétration</i>	94
<i>Différences de morphologie</i>	94
La sélectivité physiologique et biochimique	95
<i>Différences de transport</i>	95
<i>Différences de métabolisme</i>	96
Les triazines	97
Les urées substituées	98
Les chloroacétamides et les thiocarbamates	99
Les hormones	99
Les graminicides spécifiques	100
Les sulfonylurées	100
Autres herbicides	100
Résistance multiple	101
<i>Différences de sensibilité du site d'action</i>	101
Les facteurs qui influencent la sélectivité des herbicides	102
Le sol	102
La plante	102
La météorologie	103
<i>La pluie</i>	103
La position des herbicides dans le sol	103
Les propriétés des surfaces foliaires	104
<i>La température</i>	104
Les basses températures	104
Les hautes températures	105
Les fortes alternances de température	105
<i>L'humidité relative</i>	105
Les formulations et les techniques d'application	105
Antidotes et synergistes	107
Conclusion	107

V. ÉTUDES DE CAS

Les triazines et les urées substituées	111
Propriétés générales	111
Action herbicide	114
Sélectivité	117
Facteurs d'efficacité et de sélectivité	118

Les sulfonylurées	119
Propriétés générales	119
Comportement dans le sol	121
Action herbicide	124
Sélectivité	124
Facteurs d'efficacité	125
Le diquat et le paraquat	126
Propriétés générales	126
Action herbicide	127
Facteurs d'efficacité	128
Les herbicides auxiniques ou hormones	128
Propriétés générales	128
Activité herbicide	130
Facteurs d'efficacité	131
<i>Le stade de la mauvaise herbe</i>	131
<i>Les conditions météorologiques</i>	132
Les graminicides spécifiques	133
Propriétés générales	133
Action herbicide	135
Facteurs d'efficacité	137
<i>Les conditions météorologiques</i>	137
La température	137
L'alimentation en eau	138
L'humidité relative de l'air	138
Effets combinés	139
<i>Les conditions d'application</i>	140
Les antagonismes	140
Le volume d'application	141
Les adjuvants	142
Le glyphosate	142
Propriétés générales	142
Action herbicide	144
Facteurs d'efficacité	144
<i>Les conditions météorologiques</i>	144
<i>Les conditions d'application</i>	146
Conclusion	149
Glossaire	151
Index	153

I

LES HERBICIDES ET LEURS MODES D'ACTION

Les étapes de l'action herbicide

On entend par mode d'action d'un herbicide tous les phénomènes qui concourent à la destruction d'une plante sensible. Ils comprennent la pénétration du produit dans le végétal, son déplacement vers son site d'action, son interaction avec sa cible biochimique et ses conséquences physiologiques jusqu'à la mort de la plante, sans oublier la métabolisation que peut subir l'herbicide une fois qu'il a pénétré dans le végétal.

La pénétration dans la plante

Dans la pratique, on distingue « pénétration racinaire » de « pénétration foliaire ». Il serait plus rigoureux d'employer « pénétration par les organes souterrains » et « pénétration par les organes aériens ». Dans le premier cas, l'entrée dans le végétal peut s'opérer par la graine en germination, par les racines ou encore, soit par la jeune tige (dicotylédones), soit par le coléoptile (graminées) avant qu'ils n'émergent du sol. Dans le second cas, les feuilles constituent l'organe le plus concerné mais les pétioles, les tiges, etc., interviennent aussi. Tous les herbicides peuvent en théorie emprunter les deux voies, aérienne et souterraine. Mais la plupart du temps, pour un herbicide donné, une des voies d'entrée permet d'obtenir la meilleure efficacité. Les raisons en sont diverses et tiennent entre autres à sa volatilité, sa formulation, son type de migration et sa dégradation dans le végétal, sa durée de vie et son comportement dans le sol. C'est cette voie d'entrée efficace que l'on cite dans la description du mode d'action de l'herbicide. On retrouve évidemment les produits « racinaires » en pré-levée et post-levée précoce, et les produits « foliaires » en post-levée.

Enfin, la pénétration des herbicides s'effectue dans des conditions très différentes selon qu'elle a lieu par voie aérienne ou par voie souterraine. Ils sont en effet présents dans le sol à faible concentration au contact de la plante et absorbés sur

une longue durée, qui peut varier de quelques semaines à plusieurs mois. Par contre, lors de la pénétration « foliaire », l'herbicide est très concentré et entre souvent en moins de 24 h.

La pénétration par les organes souterrains

Les herbicides pénètrent dans les organes souterrains des plantes en suivant les courants d'eau : eau d'imbibition lors de la germination, courant de transpiration ensuite. Une part importante de la pénétration des thiocarbamates, herbicides volatils, se produit par diffusion gazeuse. Ce processus a aussi été mis en évidence dans le cas de la trifluraline (elle est en outre très peu soluble dans l'eau, < 1 mg/l, ce qui contribue à renforcer la pénétration sous forme gazeuse).

A l'extrémité des racines, des cellules épidermiques appelées poils absorbants sont responsables de la prise d'eau par la plante. Le reste de l'organe est recouvert de subérine, substance imperméable à l'eau, qui limite les échanges avec le sol. On estime que la pénétration des herbicides à ce niveau est négligeable. Seule la zone des poils absorbants constitue une voie d'entrée dans la racine car on n'y trouve ni subérine ni barrière similaire à la cuticule des organes aériens. L'herbicide suit le liquide dans l'espace libre des racines sans rencontrer d'obstacle. Pour gagner le cylindre central, il lui faut traverser l'endoderme, assise de cellules dont les parois sont subérifiées et par conséquent imperméables à l'eau (anneau de Caspary). L'herbicide doit passer par le plasmalemme de ces cellules (fig. 1), membrane biologique de nature lipo-protéique ; s'il est lipophile, cette propriété l'aide lors de cette étape. Les flux d'eau étant importants à travers la zone des poils absorbants, même les herbicides peu solubles dans l'eau, présents à faible concentration dans la solution du sol, peuvent pénétrer de manière efficace par l'extrémité des racines.

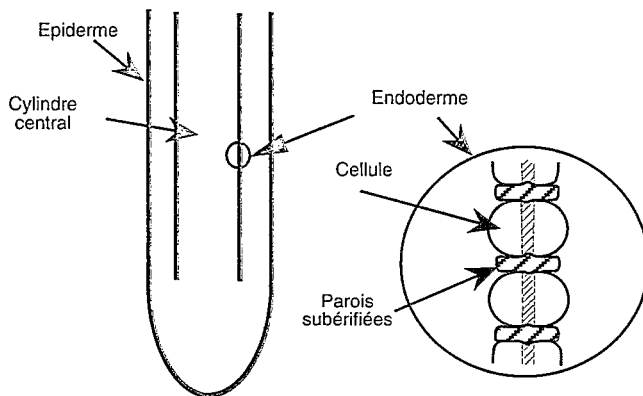


Figure 1. – Pénétration des herbicides dans les racines.

La pénétration par les organes aériens

La surface foliaire

Les surfaces foliaires présentent des reliefs observables à plusieurs échelles : nervuration, pilosité, cellules épidermiques et cires épicuticulaires.

- *Les nervures*

De dimension de l'ordre du mm, elles forment parfois des reliefs. C'est le cas de la moutarde, du rumex, de la stellaire ou de la véronique, ainsi que de la plupart des graminées chez qui elles sont parallèles. La surface réelle de la feuille s'en trouve augmentée. Certains auteurs estiment que la nature de la cuticule est différente au niveau des nervures.

- *La pilosité*

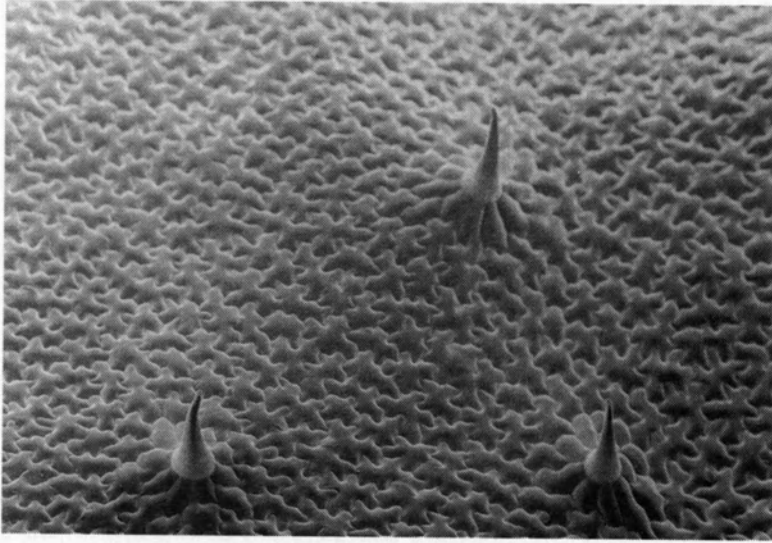
On trouve des surfaces glabres (vulpin, matricaire, pensée, stellaire, luzerne, panic, liseron), des poils épars (amarante, folle avoine), des poils abondants (blé, maïs, face supérieure des feuilles du chiendent, gaillet, moutarde, véronique). Ces poils (ou trichomes) peuvent être crochus (gaillet, pomme de terre), sphériques (chénopode) ou acérés (beaucoup de graminées). Leur longueur est variable : moins de 50 μm chez le haricot ; plus de 200 μm chez le melon. Au-dessus de 50 μm , ils sont généralement pluricellulaires. La pilosité est généralement plus dense chez les plantes poussant dans des conditions de déficit hydrique ou d'éclairement intense.

- *Les cellules épidermiques*

De dimensions comprises entre 10 et 50 μm , les cellules épidermiques forment chez la plupart des espèces de légers bombements délimitant des dépressions à leur frontière ; elles sont ordonnées en lignes chez les monocotylédones (fig. 2). Les stomates sont des ouvertures limitées par deux cellules épidermiques particulières, les cellules de garde. Celles-ci sont réniformes chez les dicotylédones et en forme d'haltère chez les graminées (fig. 3). Quelques expériences ont montré que, au cours de la dessiccation des gouttelettes, les dépôts de poudres mouillables ont tendance à se rassembler dans les dépressions entre les cellules épidermiques. Par contre, les dépôts d'émulsions semblent se répartir plus uniformément sur les bombements formés par les cellules.

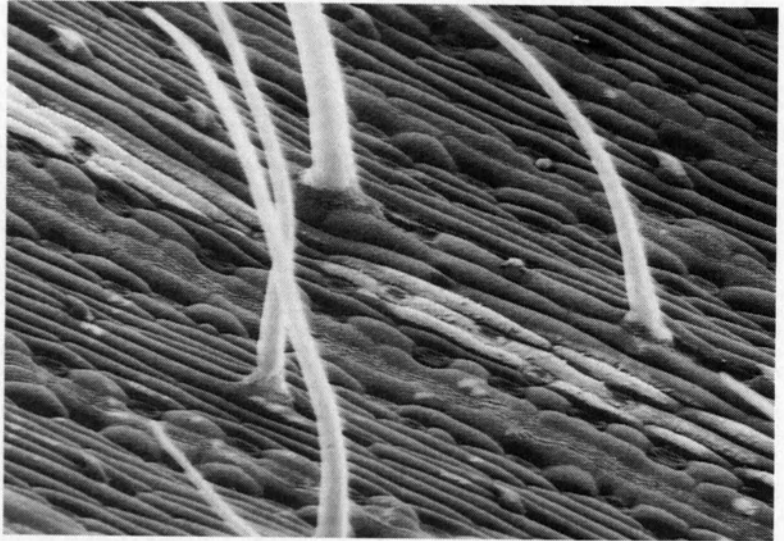
Les cellules stomatiques présentent évidemment une structure particulière. Les stomates sont réputés plus abondants sur la face inférieure des feuilles. Cela est vrai de plantes telles que le pommier, le lilas, le chêne ou le houx. Cependant, si l'on s'intéresse à des plantes plus agronomiques, on constate que les situations sont diverses, comme en témoignent les valeurs suivantes (nombre de stomates relevés par mm^2 respectivement sur les faces supérieure et inférieure) : blé, 33 et 14 ; maïs, 52 et 68 ; tomate, 12 et 130 ; pomme de terre, 50 et 160 ; luzerne, 170 et 140. La cuticule des cellules stomatiques est souvent plus épaisse sur le bord externe mais y serait plus perméable que celle des autres cellules épidermiques.

A



1 mm

B



0,1 mm

Figure 2. – Observation au microscope électronique à balayage des faces foliaires adaxiales (ou « supérieures ») du gaillet (A) et du chiendent (B). On remarque la présence de poils dans les deux cas et l'absence de stomates chez le gaillet. Les cellules épidermiques sont ordonnées en rangées chez la graminée (photo P.J. Holloway).

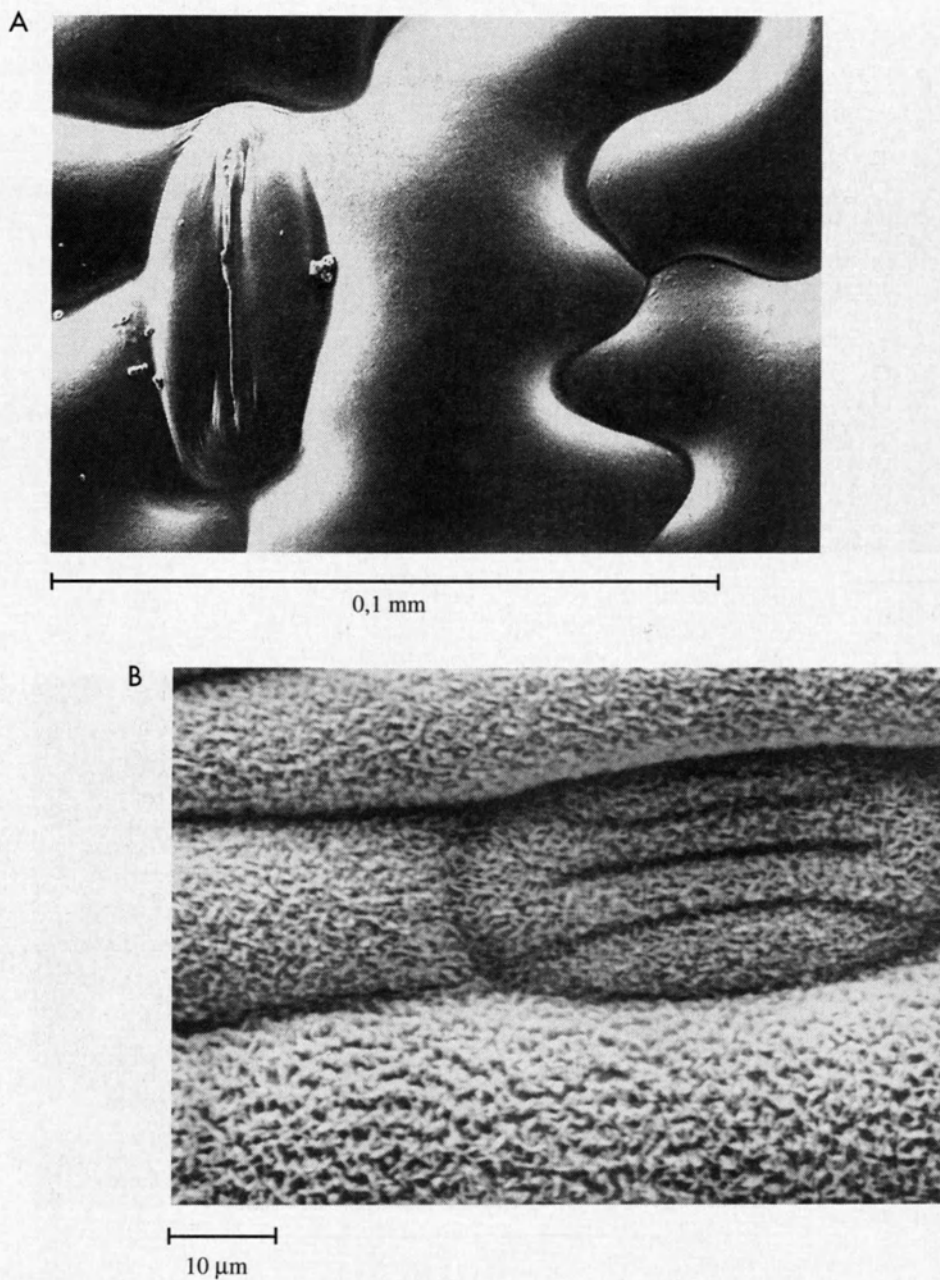
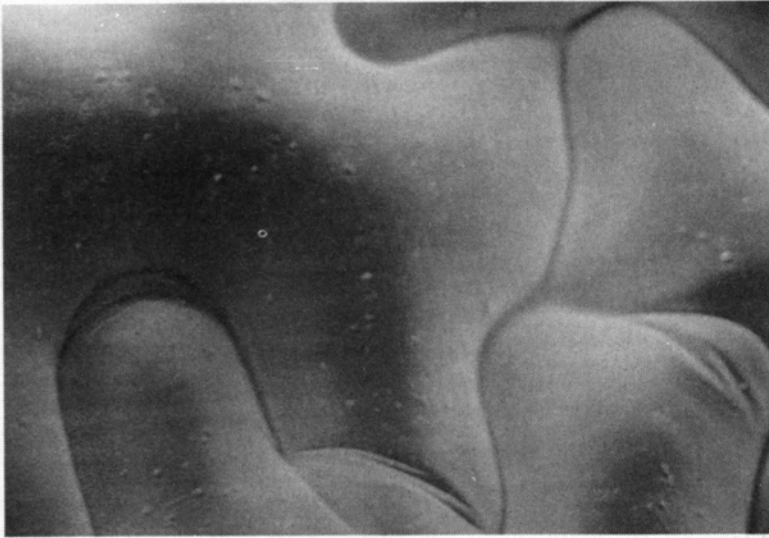
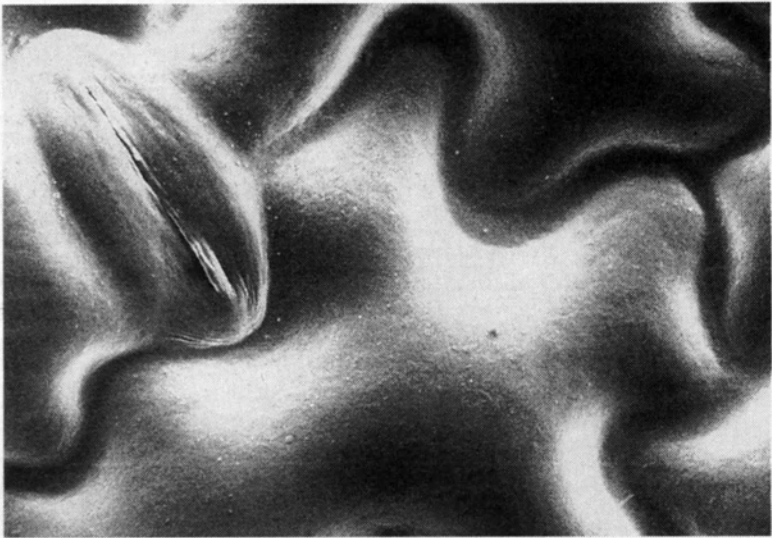


Figure 3. – Observation au microscope électronique à balayage des stomates du haricot (A) et du chiendent (B). Les cellules stomatiques sont réniformes chez la dicotylédone et en haltères chez la graminée (photo P.J. Holloway).



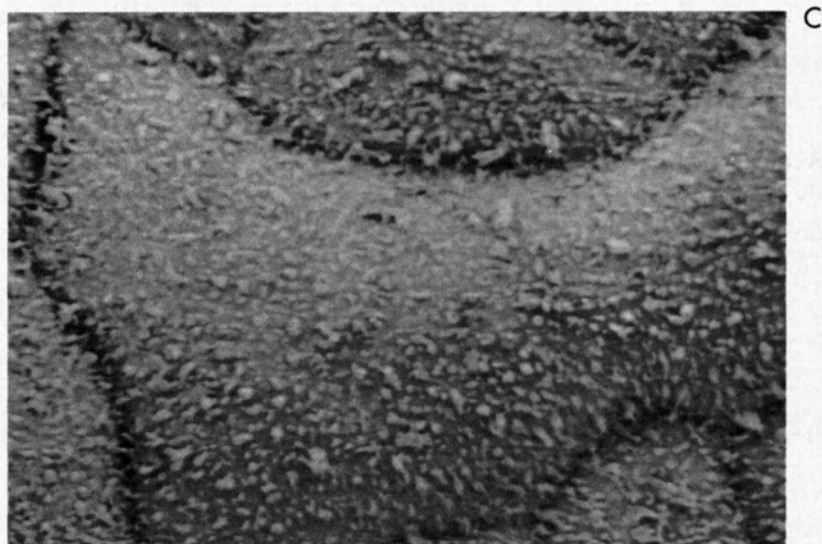
A

10 μ m



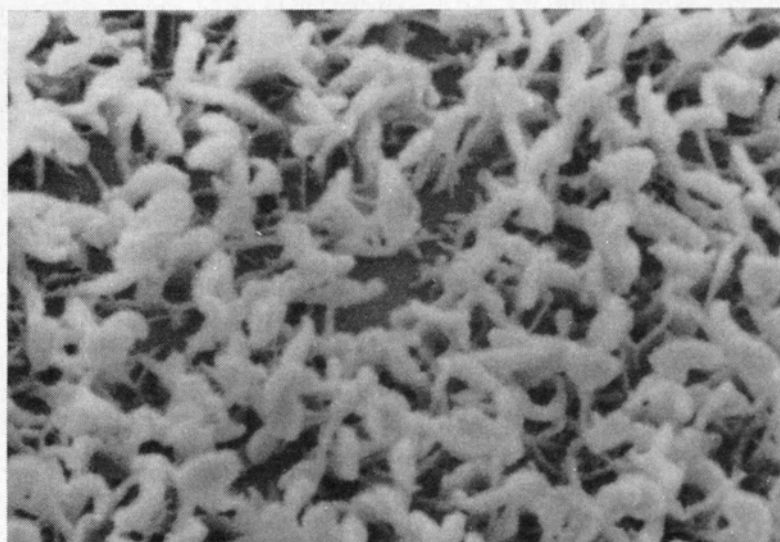
B

0,1 mm



C

10 μm



D

1 μm

Figure 4. – Observation au microscope électronique à balayage des cires épicuticulaires sur les faces foliaires adaxiales (supérieures) du gaillet (A), du haricot (B) et du colza (C et D). Les cires épicuticulaires sont amorphes chez le gaillet et le haricot, cristallines chez le colza (photo P.J. Holloway).

• *Les cires épicuticulaires*

Enfin, aux dimensions 1 à 5 μm , on découvre les cires épicuticulaires qui constituent la structure superficielle de la cuticule. Chez beaucoup de dicotylédones (gaillet, haricot, tournesol, véronique), elles forment une couche amorphe ; chez d'autres (chénopode, colza, pois), elles présentent des structures qui ont l'apparence de cristaux (fig. 3 et 4). A l'exception du raygrass, les feuilles des graminées de nos régions sont couvertes de cires cristallines. Celles-ci sont les principales responsables de l'augmentation de la surface réelle de la feuille : on estime que chez des graminées comme l'avoine ou l'orge, cette surface réelle est 30 fois supérieure à la surface projetée telle qu'on peut l'estimer à partir d'une photographie. Nous verrons plus loin le rôle des cires épicuticulaires dans les phénomènes d'adhésion des gouttelettes de pulvérisation. Certains des solvants utilisés dans les formulations de produits phytosanitaires peuvent altérer leur structure.

La cuticule

La cuticule recouvre les parties aériennes de tous les végétaux supérieurs. Sous nos latitudes, son épaisseur va de 0,1 à 10 μm , les fruits ayant généralement des cuticules épaisses. Sa structure varie avec l'espèce végétale, le développement de la plante et les conditions de l'environnement. Elle présente souvent plusieurs couches, parfois bien délimitées. On considère que la couche de pectines constitue la frontière basale de la cuticule ; cependant, chez de nombreuses espèces, celle-ci n'est pas nette car des fibrilles assurent une imprégnation réciproque de la cuticule et de la paroi (fig. 5). Une description très documentée des cuticules végétales a été donnée par Holloway (1982^a).

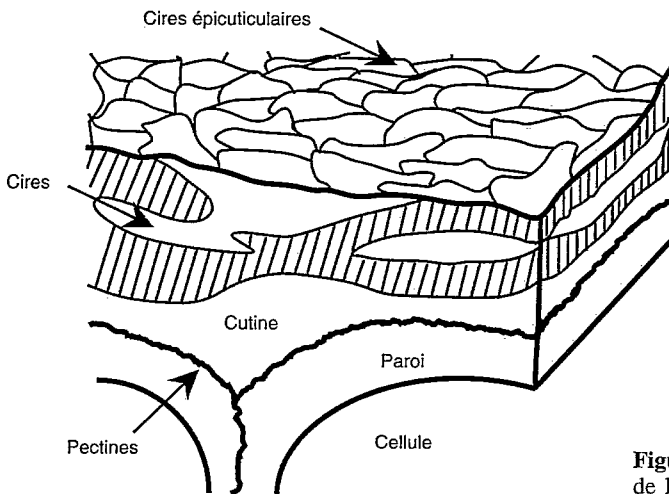


Figure 5. – Schéma général de la cuticule.