HAL
open science

Elaboration du nombre d'epis d'un peuplement de ble d'hiver en situation de competition pour l'azote. I : mise en evidence d'un stade critique pour la montee d'un talle

Josette Masle-Meynard

▶ **To cite this version:**

Josette Masle-Meynard. Elaboration du nombre d'epis d'un peuplement de ble d'hiver en situation de competition pour l'azote. I : mise en evidence d'un stade critique pour la montee d'un talle. Agronomie, 1981, 1 (8), pp.623-632. hal-02723857

HAL Id: hal-02723857

https://hal.inrae.fr/hal-02723857

Submitted on 2 Jun 2020

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

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

Agronomie, 1981, **1** (8), 623-632

Élaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote
I. — Mise en évidence d'un stade critique pour la montée d'une talle

Josette MASLE-MEYNARD

I.N.R.A., Laboratoire de recherches de la chaire d'Agronomie de l'I.N.A. Paris-Grignon, 16, rue Claude-Bernard, F 75231 Paris Cedex 05

RÉSUMÉ

Blé d'hiver, Pied isolé, Nutrition azotée, Arrêt du tallage herbacé, Croissance des talles, Elongation racinaire, Stade critique pour la montée, Extrapolation à un peuplement.

L'évolution d'un peuplement en conditions de compétition pour l'azote se révèle très dépendante de la date d'apparition de cette compétition par rapport au stade de développement de la culture (MASLE-MEYNARD, 1981). Dans ce mémoire, nous analysons la croissance et le développement de pieds soumis, en pots, à différents régimes de nutrition azotée qui se distinguent par le stade auquel l'azote devient limitant.
Une alimentation azotée limitante pour la plante se manifeste simultanément par l'interruption du processus de tallage herbacé et par une réduction de la croissance des talles existantes, d'autant plus accusée qu'elles sont plus jeunes. Nous mettons en évidence un stade critique par rapport à la montée : seules montent les talles ayant au moins 3 feuilles lorsque l'azote devient limitant. Ce stade foliaire correspond, pour la plupart d'entre elles, à l'acquisition d'au moins une racine de 15 à 30 mm, c'est-à-dire, nous le supposons, à l'acquisition de son autonomie nutritionnelle.
Ces comportements sont tout à fait cohérents avec les comportements constatés en peuplement, au champ ; les valeurs des états critiques observées en pots ne peuvent cependant être extrapolées sans précaution.
Ces résultats montrent l'importance de la « structure du peuplement » au moment où s'instaurent des relations de compétition. Ils fournissent par ailleurs, un outil très performant pour un diagnostic des conditions de nutrition azotée d'un peuplement : le(s) rang(s) de la (des) dernière(s) talle(s) émise(s) permet(tent) une datation biologique, *a posteriori*, de la première intervention d'une compétition pour l'azote.

SUMMARY

Winter wheat, Isolated plant, Nitrogenous nutrition, Interruption of the tillering process, Growth of tillers, Roots elongation, Critical stage for a tiller elongation, Extrapolation to a stand.

Elaboration of the ears number of a winter wheat submitted to competition for nitrogen. I. Importance of a critical stage for a tiller, relevant to its elongation.

The evolution of a winter wheat stand under competition for nitrogen reveals to be very dependent on the stage on which this competition begins (MASLE-MEYNARD, 1981). We analyse the growth and development of plants submitted to different nitrogenous alimentation in pots : the treatments differ by the stage of the plant when nitrogen becomes limiting for its growth.
A limiting alimentation as regards nitrogen results in the interruption of the tillering process and in the slowing down of the existent tillers' growth ; this slowing down is all the more pronounced as the tiller is young. We state that there is a critical stage for a tiller, relevant to its elongation : only the tillers with 3 leaves when nitrogen became limiting produce an ear. This foliar stage has been related to a minimal root elongation.
In most cases, when its third leaf is completely unfurled a tiller has at least one root of 15 to 30 mm length. We suppose that this elongation is the minimal one to confer to the tiller a certain autonomy for its mineral alimentation.
These behaviours are quite in agreement with those observed in field ; the critical stage value stated in pots cannot however be transposed to natural conditions without care.
These results show the importance of the « stand structure » on the moment when the competition relations are setting up. They also give an efficient tool to make a diagnosis about nitrogenous nutrition conditions of a wheat stand : the ontogenic rank(s) of the youngest tiller(s) allows a biological datation made *a posteriori* of the first intervention of a competition for nitrogen.

I. INTRODUCTION

Différents travaux autorisent à penser que la détermination du nombre d'épis d'un peuplement de graminées en conditions naturelles est sous l'influence prépondérante des facteurs trophiques, en particulier de l'azote et des substrats carbonés issus de la photosynthèse (GILLET *et al.*, 1969 ; ONG, 1978 ; MASLE-MEYNARD, 1981). En d'autres termes, il apparaît que la satisfaction des exigences de vernalisation et de photopériode, caractéristiques de la variété, est une

condition certes nécessaire à l'initiation florale et à la montée d'une talle, mais qu'elle n'est pas suffisante. L'analyse de l'évolution des talles d'un peuplement de blé d'hiver que nous avons menée 2 années successives, dans des milieux variés, montre que, ces exigences étant satisfaites, le devenir effectif d'une talle dépend alors des conditions de nutrition du peuplement, c'est-à-dire met en cause des phénomènes de compétition.

Plusieurs auteurs, dont DONALD (1963), dégagent l'importance, pour les modalités de la compétition dans un peuplement mono- ou plurispécifique, des caractéristiques respectives des individus en présence : exigences par rapport aux facteurs et conditions de la croissance, dispositions relatives dans l'espace... Dans le cadre de ce mémoire, nous nous intéressons plus particulièrement à l'influence des conditions de nutrition azotée chez le blé d'hiver. Nous avons pu établir (MASLE-MEYNARD, 1981) qu'en situation de compétition pour l'azote, la possibilité de croissance d'une talle était liée à :

— son âge : les talles qui régressent sont systématiquement les talles de(s) rang(s) le(s) plus faible(s),

— la date d'apparition de la compétition par rapport au stade de la culture : une talle d'un rang donné régresse d'autant plus fréquemment que cette date est précoce.

Or nous avons, par ailleurs, mis en évidence le classement très net, à tout moment du cycle, des stades et des matières sèches des talles, selon leur âge (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981 - I).

L'ensemble de ces résultats amène à formuler l'hypothèse suivante.

Les différences de comportement — montée ou régression — observées en situation de compétition pour l'azote aussi bien entre talles de différents âges que, pour un même âge, entre talles de peuplements soumis à différents niveaux de compétition, sont imputables aux différences de leurs états initiaux, atteints au début de la phase de la compétition.

La vérification de cette hypothèse fait l'objet de ce premier mémoire ; nous cherchons à identifier les caractéristiques initiales de croissance et de développement des talles du peuplement qui sont prépondérantes pour leur évolution en situation de compétition, c'est-à-dire pour l'utilisation du facteur limitant azote.

Sur la base de cette étude analytique qui sera menée à l'échelle de l'individu, nous tenterons dans un second mémoire, d'établir un modèle de formation du nombre d'épis d'un peuplement, ensemble d'individus en interaction.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le dispositif expérimental et le protocole de mesures devaient permettre :

— d'une part, une caractérisation suffisamment précise tout au long du cycle, des conditions d'alimentation, en particulier azotée, de manière à déterminer sans ambiguïté la date de début de compétition ;

— d'autre part, de reconstituer l'histoire des différentes catégories d'individus, c'est-à-dire la succession de leurs états de croissance et de développement, de manière à pouvoir mettre en relation états observés au début de la phase de la compétition et évolution ultérieure.

A. Traitements expérimentaux

Face à de telles exigences, une expérimentation en conditions contrôlées s'avérait nécessaire. Nous avons travaillé en pots, sur des pieds de la variété « Talent » provenant d'un lot de grains calibrés, implantés après germination et vernalisation, à même profondeur, dans un substrat inerte, homogène (mélange en volumes équivalents de vermiculite, pouzzolane et tourbe désactivée). Le nombre de pieds par pot était limité à 2 (pot de 16,8 cm de diamètre ; pieds implantés à 10 cm l'un de l'autre) ; les pots, placés sous abri vitré, étaient soumis à une rotation journalière de manière à les mettre dans des conditions d'éclairement aussi identiques que possible et à éviter tout ombrage entre eux.

Nous avons ainsi :

— homogénéisé les principales caractéristiques du végétal et du micro-milieu dont l'interaction avec l'utilisation des facteurs nutritifs était apparue importante au champ (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981 - II) ;

— et limité les possibilités de compétition pour la lumière, à une compétition entre talles d'un même pied, qui s'est révélée négligeable pendant notre période d'observation.

Les traitements appliqués visaient à créer une carence en azote pour le pied à différents stades de développement jugés critiques par rapport à la croissance, les autres éléments nutritifs étant à un niveau non limitant. En début de végétation, les pieds étaient soumis au même traitement ; ils recevaient une quantité d'azote largement excédentaire par rapport à leurs besoins même pendant la période de besoins maximums, sous forme d'une solution coulante, très concentrée : tous les 2 jours, chaque pot (volume = 3,1 dm^3) recevait 1 l d'une solution nutritive voisine de celle utilisée par COÏC & LESAINT (1975) et contenant 15 meq d'azote/l. Au fur et à mesure du déroulement du cycle, au moment où le brin-maître atteignait les stades retenus, des pots étaient extraits de ce lot de base, et après lessivage, à l'eau étaient définitivement alimentés par une solution très appauvrie en azote (concentration = 2,5 meq d'azote/l), théoriquement insuffisante pour couvrir une croissance normale des pieds ; les compositions complètes des 2 solutions utilisées sont données au tableau 1.

Les différents traitements ainsi réalisés seront codés :

N : alimentation azotée riche pendant tout le cycle ;

N_A : alimentation azotée riche jusqu'au stade A du brin-maître, pauvre ensuite ;

N_B : alimentation azotée riche jusqu'au stade B du brin-maître, pauvre ensuite.

Ces conditions d'expérience étant très différentes de celles du champ, en particulier quant au mode d'alimentation, il importait de pouvoir discuter les possiblités d'extrapolation des résultats obtenus à des situations culturales. Nous avons donc parallèlement observé la même variété au champ 2 années consécutives (1977 et 1978) (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981 - I ; MASLE-MEYNARD, 1981).

B. Protocole de mesures en pots

Sur ces 3 traitements, depuis le semis jusqu'à l'épiaison, nous avons procédé à un suivi de la croissance et du développement des talles des différents rangs (talles identifiées d'après le numéro de leur feuille axillante sur la talle-mère : T_i = talle primaire de $i^{ème}$ feuille ; T_{ij} = talle secon-

TABLEAU 1

Concentrations ioniques des deux solutions nutritives utilisées (meq/litre)

Ionic concentrations of the two nutritive solutions

	Solution nutritive riche (traitement N)	Solution nutritive pauvre (traitements N_A & N_B)
Anions		
NO_3^-	12	2
$H_2PO_4^-$	1	1
SO_4^{2-}	0,75	1,5
Cl^-	—	3
Total	13,75	7,5
Cations		
K^+	5	3
Ca^{2+}	2,5	2
Mg^{2+}	0,75	1
NH_4^+	3,0	0,5
Total	11,25	7,5
Concentration ionique totale	25,0	15,0
pH	4,9	5,0

daire de la $j^{ème}$ feuille ; T_{ip} = talle secondaire de la préfeuille de la talle T_i) :

— d'une part, par des prélèvements destructifs de 10 pieds par traitement, échelonnés tous les 5 à 10 j à partir du stade A. Etaient observés ou mesurés pour chaque pied : le nombre de feuilles, le stade de l'apex, la longueur de tige, les longueurs des racines, enfin la matière sèche de chaque talle. Les teneurs moyennes en azote total des talles des différents rangs ont, de plus, été dosées à chaque date de prélèvement par la méthode Kjeldahl (sans réduction des nitrates) ;

— d'autre part, par des observations de pieds en place effectuées tous les 2 à 3 jours, consistant principalement en une description de la séquence de tallage du pied (nature des différentes talles, nombre de feuilles).

Une talle était considérée comme « émise », ou « apparue », et donc notée et observée, lorsque sa première feuille devenait visible au-dessus de la ligule de sa feuille axillante.

III. RÉSULTATS

Nous constatons en pots, une forte hétérogénéité de comportement entre pieds d'un même traitement qui, comme au champ, se révèle pour une large part imputable à l'existence de pieds de différents types. Les comportements et origines de ces différents types ont été analysés par MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE (1981, I et II). Nous nous limiterons à rappeler qu'ils se discriminent tout au long du cycle, par l'ensemble de leurs caractéristiques de croissance et de développement. L'analyse de l'effet des conditions d'alimentation azotée qui nous intéresse ici devait donc reposer sur la comparaison de pieds de même type appartenant aux traitements N_A, N_B, N. Nous présentons les résultats relatifs aux pieds de type V (caractérisés par la séquence de tallage BM-T_1 ... T_n), qui sont les plus fréquents, en pots comme au champ, et seuls suffisamment représentés dans notre expérimentation (86 pieds pour le traitement N, 56 pour chacun des traitements N_A et N_B).

A. Croissance et développement sur le traitement N

Par hypothèse, le traitement N est censé assurer des conditions d'alimentation non limitantes. Les comportements observés sur ce traitement semblent autoriser à conclure à la satisfaction effective de cette hypothèse. En effet :

— les teneurs en azote dans la plante sont très élevées tout au long du cycle (5,96 p. 100 au stade B du brin-maître ; 4,65 p. 100 au stade D), largement supérieures à celles mesurées aux mêmes stades par JONARD & ODENT (1967) sur des blés n'ayant « jamais manqué d'azote » (respectivement 5 et 1,5 p. 100).

— sur toute la période d'observation, les talles apparaissent à intervalles réguliers, de durée constante en degrés × jours, selon une chronologie très proche de la chronologie théorique décrite par MATSUSHIMA (1966) sur le riz ou FRANQUIN (1974) sur d'autres espèces (fig. 1). La

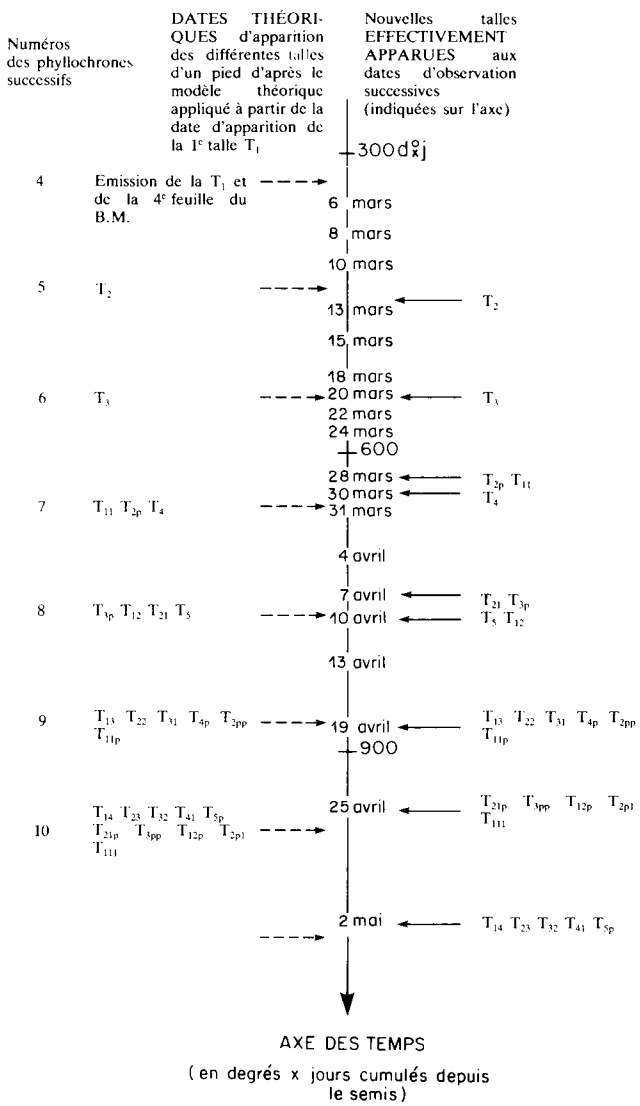

Figure 1

Confrontation entre la chronologie théorique d'apparition des talles et la chronologie effectivement observée (traitement N) (avec l'hypothèse d'un phyllochrone de 108 degrés × jours, durée moyenne observée entre les apparitions des feuilles successives du brin-maître).

Comparison between the theorical and the effective chronology of the successive leaves (with the hypothesis of a phyllochrone lasting 108 degree × days mean value observed between the appearances of two successive leaves of the main stem).

seule déviation observée réside dans l'apparition légèrement plus précoce, à l'intérieur d'un groupe de talles d'émissions théoriquement synchrones, des talles d'ordre(s) de ramification supérieur(s). On ne constate pas, en particulier, l'absence des talles les plus jeunes, notée au champ en situation de compétition (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981, I) ;

— on n'observe aucune régression de talles, phénomène que nous avons pu imputer sans ambiguïté à l'existence de conditions d'alimentation limitantes (MASLE-MEYNARD, 1981). Les rares talles qui finalement régresseront (14 p. 100 des talles émises au phyllochrone 10), entament ce processus postérieurement à la période qui nous intéresse ici, puisqu'à notre dernière date de prélèvement (2 mai), elles venaient tout juste d'apparaître (fig. 1).

Nous considérerons donc dans la suite le traitement N comme traitement de référence, correspondant à des conditions de nutrition pléthorique. En corollaire, les modifications de comportement, consécutives à l'application d'une solution pauvre en azote (traitements N_A et N_B), seront interprétées comme les effets d'une alimentation globalement limitante pour le pied.

B. Croissance et développement sur les traitements N_A et N_B

1. *Comportement global du pied*

Quinze jours environ après l'application d'une solution pauvre, on observe un *décrochement* de la matière sèche totale du pied par rapport à celle mesurée sur le traitement N et une chute de la teneur en azote dans la plante (fig. 2 et 3) : la quantité d'azote présente dans le substrat est devenue limitante. On peut situer ce changement des conditions d'alimentation du pied aux environs du stade B du brin-maître pour le traitement N_A (derniers jours de mars), du stade C_4 pour le traitement N_B (19 avril environ).

Il est notable qu'à peu près en même temps, le nombre de talles du pied cesse d'augmenter : les dernières talles qui apparaissent sont, respectivement, sur les traitements N_A et N_B, T_5, T_{12}, T_{21}, T_{3p}, et T_{31}, T_{22}, T_{4p}, T_{13}, T_{2pp}. Ces talles deviennent visibles respectivement les 7 et 19 avril, mais elles ont commencé leur croissance environ 100 degrés × jours auparavant, soit tout juste avant que l'azote ne devienne limitant.

Un manque d'azote réduit donc le nombre de talles herbacées en empêchant l'entrée en croissance de nouveaux bourgeons et non en modifiant la durée du phyllochrone. L'étude du processus de tallage herbacé, couramment fondée sur l'évolution dans le temps du nombre de talles du pied moyen, est, à cet égard, trompeur. Le rang des dernières talles émises, c'est-à-dire la date d'arrêt du tallage herbacé, est en effet relativement variable entre pieds : on le constate en pots (cas de pieds de types différents), *a fortiori* au champ, milieu dans lequel les conditions de nutrition peuvent être localement variables et où les interruptions du tallage des différents pieds s'étalent sur au moins 200 degrés × jours. De ce fait, entre le moment où les pieds les plus défavorisés commencent à manquer d'azote et celui où tous les pieds du peuplement manquent d'azote, l'augmentation du nombre de talles moyen par pied se ralentit avant de s'annuler. Plusieurs auteurs (ASPINALL, 1961 ; AUSTIN, 1975) ont, de ce fait, parlé d'une réduction de la « vitesse du tallage » ou du « rythme du tallage », en situation de compétition. Ces expressions ont souvent été prises comme constituant une interprétation de l'effet des

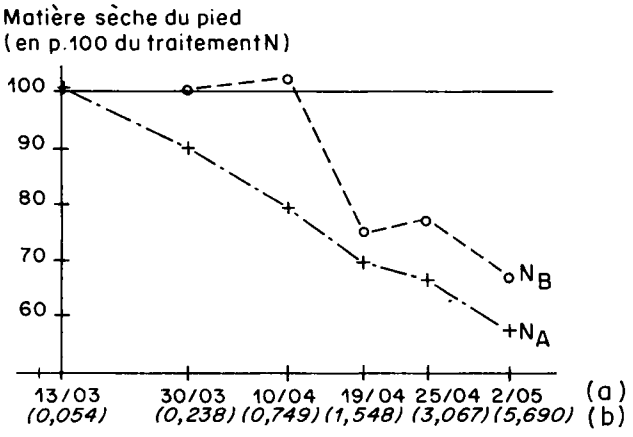

Figure 2

Evolution des matières sèches du pied des traitements N_A et N_B par rapport à celle du pied du traitement N (= 100 p. 100).
— Traitements N_A et N_B : application d'une solution nutritive appauvrie en N, le 13 mars, sur le traitement A, le 30 mars sur le traitement B.
a) *Date (degrés × jours).*
b) *Matière sèche du pied (en g) sur le traitement N.*

Evolution of the mean plant dry-weight on treatments N_A and N_B, compared with that measured on treatment N (100 p. 100).
— Treatments N_A and N_B : application of a N impovarished nutritive solution since the march 13th for the treatment A and since the march 30th for the treatment B.
a) *Date (degree × days).*
b) *Mean plant dry weight (in g) for the treatment N.*

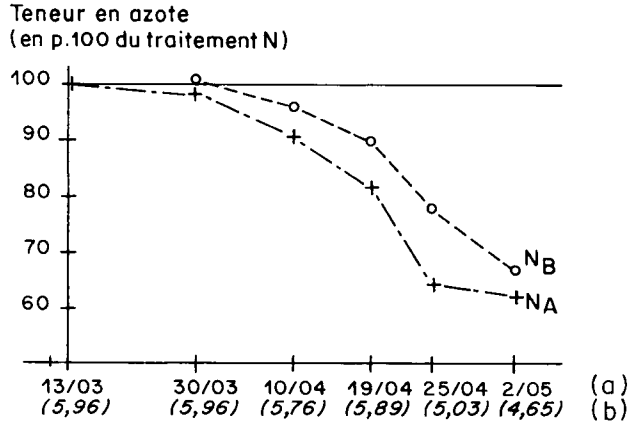

Figure 3

Evolution de la teneur en azote du pied des traitements N_A et N_B par rapport à celle du traitement N (= 100 p. 100).
a) *Date (degrés × jours).*
b) *Teneur en azote dans la plante sur le traitement N.*

Evolution of nitrogen percentage in the whole plant for the treatments N_A and N_B compared with treatment N (= 100 p. 100).
a) *Date (degree × days).*
b) *Mean N content in the plant for the treatment N.*

conditions de nutrition, alors qu'elles ne font que décrire l'évolution d'un peuplement et, nos résultats le montrent, masquent le déroulement réel du processus de tallage herbacé, en biaisant ainsi l'analyse.

2. *Effet talle*

La réduction de croissance du pied recouvre une forte hétérogénéité des réactions de ses différentes talles, aux conditions de nutrition azotée.

— Nous retrouvons l'importance du rang : les talles les plus jeunes ont, les premières, leur croissance ralentie et ceci, dans les proportions les plus importantes (fig. 4).

— Cependant, l'âge physiologique ne discrimine pas le comportement des différentes talles du pied de manière absolue : bien que d'âges différents, les BM, T_1 et T_2 sur N_A, BM, T_1, T_2 et T_3 sur N_B, ont en effet des croissances très comparables.

On est en fait amené à constater que le manque d'azote n'affecte, dans un premier temps, que :

— d'une part, les bourgeons axillaires : il bloque la croissance des bourgeons qui devaient alors théoriquement commencer à s'allonger ;

— d'autre part, les talles ayant moins de 3 feuilles (fig. 4) : il provoque une réduction de leur croissance, d'autant plus accusée que la talle est plus jeune.

La croissance des talles ayant 3 feuilles ou plus (BM à T_2 sur N_A, BM à T_{2p} sur N_B) n'est limitée qu'un peu plus tard (100 à 150 degrés × jours après, dans nos conditions), dans des proportions voisines (fig. 4).

L'observation des pieds à la récolte montre que ces dernières talles sont pratiquement toutes montées. C'est au contraire très rarement le cas des talles les premières affectées : le ralentissement de croissance de ces talles amorcé dès l'apparition du manque d'azote, correspondait donc au début d'un processus de régression. Ce processus n'a été interrompu que pour les talles qui ont acquis leur 3e feuille avant que la croissance de leur talle-mère ne soit limitée (c'est-à-dire T_3, T_4, T_1, T_{2p} sur N_A) et pour quelques rares talles plus jeunes.

En résumé, toutes les talles qui ont produit un épi avaient, à de rares exceptions près sur lesquelles nous reviendrons, 3 feuilles lorsque l'azote est devenu limitant pour la croissance de leur talle-mère.

IV. INTERPRÉTATION

Les résultats précédents amènent à considérer le stade 3 feuilles d'une talle, comme un *stade critique* par rapport à sa montée en conditions d'alimentation azotée limitantes. En effet, au-delà de ce stade, l'apparition pour une talle d'un manque d'azote ne provoque qu'une réduction de sa vitesse de croissance ; avant ce stade, elle entraîne généralement sa régression.

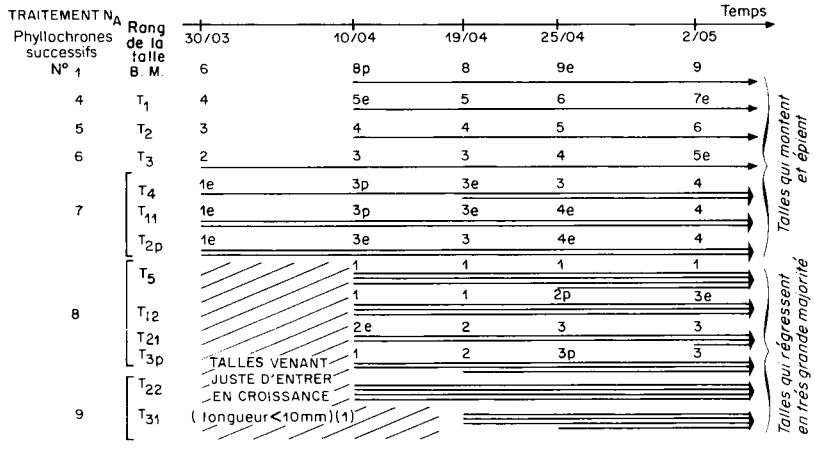

Figure 4

Croissance moyenne des talles des différents rangs sur le traitement N_A comparée à celle observée sur le traitement N (indice 100).
— Pour chaque talle, l'épaisseur de la flèche indique l'importance de l'écart de matière sèche, mesuré entre les traitements N_A et N aux différentes dates de prélèvement.
Infériorité du traitement N_A par rapport au traitement N.

- *— de moins de 5 p. 100* — *pas de flèche*
- *— de 5 à 30 p. 100*
- *— de 30 à 55 p. 100*
- *— de 55 à 80 p. 100*
- *— supérieure à 80 p. 100*

— Les nombres portés sur chaque flèche sont les nombres de feuilles de la talle correspondante, aux différentes dates de prélèvement :
— x_p : la xième feuille dépasse la ligule de la feuille engainante de 10 mm au plus.
— x_e : la xième feuille est encore enroulée.
— (1) Ces talles avaient une matière sèche encore trop faible pour que, même avec une précision au 1/10 mg, une différence de leur croissance entre les traitements N_A et N puisse être mise en évidence.

Mean growth of tillers of different ages on the treatment N_A compared with that observed on treatment N.
— For each tiller, the thickness of the arrow indicates the importance of the dry-weights difference between treatments N_A and N, for the successive dates of observation :

- *— less than 5 p. 100* — *no arrow*
- *— between 5 and 30 p. 100*
- *— between 30 and 55 p. 100*
- *— between 55 and 80 p. 100*
- *— more than 80 p. 100*

— Numbers on arrows are the leaves numbers of the corresponding tiller, for the successives dates of observation.
— (1) The dry-weights of these tillers were still too weak to see a difference of their growths between treatments N_A and N (even with a precision of 1/10 mg in the measure).

TABLEAU 2

Elongation des racines adventives d'une talle en fonction de son nombre de feuilles, pour le traitement N de l'essai en pots (les traitements N, N_A et N_B donnent des résultats comparables)

Relation between the adventitious roots lengths of a tiller and its leaves number, in the N treatment in the pot trial (the N, N_A and N_B treatments give similar results)

Longueur de la racine adventive la plus longue (mm) *Lenght of the longest adventitious root (mm)*	Nombre de feuilles de la talle (1) *Number of the leaves of the tiller (1)*								
	< 1	2p	2c	2	3p	3e	3	4p	> 4
0	100 %	100	100	67	33	41	5	0	0
]0,5 mm]	0	0	0	13	27	18	4	0	0
]5,15]	0	0	0	11	13	9	9	0	0
]15,30]	0	0	0	4	13	9	11	0	0
> 30	0	0	0	5	13	23	71	100	100
Total %	100	100	100	100	100	100	100	100	100
(*Effectif de talles*)	(168)	(26)	(32)	(82)	(15)	(22)	(55)	(68)	(87)

(1) — x_p : la xième feuille dépasse la ligule de la feuille engainante de 10 mm au plus.
— x_e : la xième feuille est encore enroulée.
(1) — x_p : the trip of the xth leaf surpass the ligule of the $(x-1)^{th}$ leaf of 10 cm or less.
— x_e : the xth leaf remains twisted round.

Le caractère critique de ce stade foliaire, que constate également ONG (1978) sur ray-grass, semble devoir être relié aux caractéristiques du système racinaire des talles : avant 2 feuilles déroulées, aucune talle, quel que soit son rang, n'a de racines ; elle est alors totalement dépendante de sa talle-mère pour son alimentation minérale. Lorsque la 3e feuille pointe, ses premières racines sont, dans la plupart des cas, apparues (tabl. 2). Dans notre protocole, nous n'avions pas les moyens d'établir la part d'autonomie ainsi acquise par la talle. Il semble cependant que très rapidement, les transferts entre talles deviennent négligeables ou ont une action très transitoire (THORNE, 1962 ; BREMNER, 1969). Selon plusieurs auteurs (GILLET, 1969 ; AUSTIN, 1975), l'indépendance nutritionnelle talle-mère/talle-fille serait pratiquement totale lorsque cette dernière aurait 4-5 feuilles. WIEBE & KRAMER (1954) montrent sur orge, par utilisation d'éléments marqués, qu'une racine contribue de façon importante à l'alimentation de sa talle lorsqu'elle a 10 à 30 mm de longueur. Les chiffres donnés par WARDLAW (1975), citant ROVIRA & BOWEN (1968 et 1970), sont du même ordre.

Or, dans nos conditions, c'est au stade 3 feuilles pleinement déroulées que :

— 71 p. 100 des talles ont, quel que soit leur rang, au moins une racine de longueur supérieure à 30 mm,

— 82 p. 100 des talles, une racine de longueur supérieure à 15 mm (tabl. 2).

Ces observations suggèrent l'interprétation suivante :

Le pied serait un ensemble d'unités fonctionnelles, pour une large part indépendantes pour leur alimentation minérale. Chaque unité se composerait d'une talle de plus de 3 feuilles ayant des racines fonctionnelles et de toutes ses talles-filles de moins de 3 feuilles.

Tout se passe comme si la croissance de ces talles-filles et, *a fortiori,* celle des bourgeons axillaires en instance de croissance, n'était assurée que dans la mesure où la quantité d'azote absorbée par la talle-mère est excédentaire par rapport aux besoins de cette talle.

Cette interprétation des comportements observés en termes « d'unités fonctionnelles », n'exclut pas la possiblité d'échanges de nutriments entre les différentes unités d'un pied ; mais il semble que lorsque l'azote est limitant pour leur croissance totale, ces échanges soient très réduits.

Elle n'est pas contradictoire avec la montée d'un certain nombre de talles qui avaient pourtant en moyenne moins de 3 feuilles lorsque l'azote est devenu limitant (13 à 40 p. 100 des T_4, T_{3p}, T_{21}, T_5 sur N_A et T_5, T_{21}, T_{3p}, sur N_B). Ce nombre de feuilles moyen recouvre en effet dans certains cas, une hétérogénéité importante entre talles, de plus ou moins une feuille (cas des T_5 et T_{3p}, notamment). De plus, on constate que parmi les talles ayant 2 feuilles, 5 à 7 p. 100 ont une racine d'au moins 30 mm et 10 à 15 p. 100, une racine d'au moins 15 mm (tabl. 1).

La possession par une talle d'au moins une racine de longueur supérieure à 15-30 mm, c'est-à-dire nous le supposons, fonctionnelle, serait ainsi dans nos conditions d'expérience, une condition nécessaire et suffisante à sa montée. Cette longueur minimale serait atteinte pour la plupart des talles au stade 3 feuilles, stade de ce fait « critique ».

V. DISCUSSION-EXTRAPOLATION AU CHAMP

A. Confrontation des manifestations de la compétition pour l'azote au champ et en pots

L'ensemble de nos résultats a été obtenu pour des conditions, en particulier d'alimentation azotée, différentes de celles du champ : substrat artificiel inerte, apport d'azote pratiquement continu, réparti de manière homogène dans le milieu colonisé par les racines.

Il faut maintenant envisager l'extrapolation de ces résultats aux conditions naturelles ; il ne s'agit pas, bien sûr, de comparer dans l'absolu les comportements de pieds en pots et au champ, mais de comparer les *sens de variation des phénomènes* observés. Les manifestations d'une compétition pour l'azote observées dans les conditions du champ sont tout à fait en accord avec celles décrites en pots (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981-I et II ; MASLE-MEYNARD, 1981). Nous les rappelons ici brièvement :

— Plus la compétition pour l'azote est forte et intervient tôt, plus le rang de la dernière talle émise est faible, plus les matières sèches des différentes talles sont, à un stade donné, faibles et plus la régression des talles herbacées est précoce et concerne un nombre de talles important.

— Par comparaison de parcelles témoins et de parcelles fertilisées d'une même densité, nous avons pu, en 1977, établir au champ la chronologie approximative des 3 phénomènes : interruption du tallage herbacé, réduction de la croissance du pied, régression d'un certain nombre de talles. Elle se révèle très comparable à celle mise en évidence en pots :

L'arrêt du tallage et le ralentissement de la croissance du pied se manifestent en premier, à des dates très proches, puisque dans un suivi très régulier (observations espacées de 10 à 15 j) on les repère à la même date.

L'existence d'une sous-population de talles dont les états de croissance et de développement stagnent, n'apparaît nettement que 50 à 100 degrés × jours plus tard, dans nos conditions. Nous avons ainsi la borne supérieure de la date de début du processus de régression ; il est probable que l'entrée en sénescence se produit plus tôt, marquée par des modifications du métabolisme de la talle puis un ralentissement de sa croissance que la précision insuffisante de nos méthodes de mesure et d'observation ne nous a pas permis de déceler. Cependant, le retard constaté en pots entre le moment où l'azote devient limitant pour la croissance du pied et celui où le devenir de toute talle — montée ou en régression — est définitivement fixé, est du même ordre.

— L'interaction âge de la talle-traitement est forte et s'exprime de la même manière qu'en pots : les talles les plus jeunes sont les plus sensibles aux conditions de nutrition : elles peuvent être seules affectées lorsque la compétition est limitée, elles régressent en premier et le plus fréquemment.

Cette confrontation semble nous autoriser à conclure que les modalités d'utilisation de l'azote au champ sont comparables à celles mises en évidence en pots. Nous retiendrons en particulier :

— La très grande sensibilité aux conditions de nutrition azotée des bourgeons axillaires dont l'entrée en croissance est totalement bloquée très rapidement après l'apparition d'une compétition pour l'azote. De ce fait, l'observation des séquences du tallage herbacé des pieds d'un peuplement constitue un outil très pertinent de diagnostic des conditions d'alimentation de ce peuplement : en situation de compétition pour l'azote, le rang des dernières talles apparues permet de dater avec une bonne précision, *a posteriori,* l'apparition de cette compétition par rapport au stade de développement de la culture.

— L'influence vraisemblable sur le nombre d'épis du peuplement, de l'état racinaire de ses différentes talles quand la compétition commence. Bien que nous n'ayons pu la tester directement, cette influence est tout à fait cohérente avec la montée plus fréquente et la croissance plus rapide en moyenne, des talles les plus âgées du pied ou, pour un même âge, des talles appartenant à des pieds de type V par rapport aux pieds de type IV. En effet :

Les talles les plus âgées ont, en moyenne, le système racinaire le plus développé à une date donnée (MAY *et al.*, 1965). Une talle T_i a un nombre de feuilles et une matière sèche aérienne en moyenne supérieurs, à une date donnée, pour un pied de type V par rapport à un pied de type IV (MASLE-MEYNARD, 1981-I). Etant donné les relations entre croissance et développement aériens et racinaires, il est probable qu'elle a également des racines plus longues et plus nombreuses. Nous n'avions pas un nombre suffisant de mesures pour des pieds de type IV, qui permette de vérifier cette hypothèse.

B. Discussion de la stabilité au champ du stade critique observé en pots

Toute cette argumentation repose sur des convergences. L'application de la condition mise en évidence en pots pour la montée d'une talle doit se faire avec précaution. Il s'agit en particulier d'en discuter la qualité suffisante. Il est en effet probable que les caractéristiques du système racinaire d'une talle, conditionnant sa montée, sont tributaires :

1. *de la variété :*

Plusieurs auteurs font état d'une utilisation de l'azote, différente selon la variété (BREMNER, 1969 ; AUSTIN *et al.*, 1977), ce qui pourrait être lié, en particulier, aux variations selon le matériel végétal, des caractéristiques du système nitrate-réductase (ZIERSERL *et al.*, 1963 ; EILRICH & HAGEMAN, 1973, cités par AUSTIN & JONES, 1975), mais cette hypothèse est très controversée.

2. *mais surtout du milieu : nous évoquerons principalement deux aspects :*

— Nous avons travaillé, en pots, sur un substrat régulièrement réalimenté en eau et en azote. Or au champ, la couche superficielle du sol peut s'assécher, diminuant la mobilité de l'azote, ou être très appauvrie en cet élément. Une racine très courte (de 2 à 3 cm) peut alors ne pas suffire à assurer l'alimentation de sa talle, d'où la possibilité de régressions de talles ayant pourtant 3 feuilles quand la compétition pour l'azote commence. On peut cependant penser que, dans toute une gamme de conditions se caractérisant en particulier par un printemps humide, ce type de régression reste peu fréquent pour peu que la minéralisation soit précoce ou que le peuplement ait reçu un apport d'engrais azoté, même faible. Au contraire, en condition de printemps sec, il semble pouvoir largement intervenir. Ce serait le cas en 1980, dans notre région même d'expérimentation en Champagne crayeuse, où la pluviométrie d'avril a été très faible, retardant l'efficacité du second apport d'engrais : l'état d'élongation racinaire critique par rapport à l'alimentation azotée d'une talle semble avoir été déplacé de 10 à 20 mm selon les situations, vers des longueurs de racines supérieures (MASLE-MEYNARD, non publié). Un tel déplacement en liaison avec l'état hydrique du profil pourrait également rendre compte de la corrélation négative entre le nombre d'épis et le déficit climatique en début de montaison, mise en évidence par BOIFFIN *et al.* (1976) dans le milieu de Boigneville (Essonne). *Les positions des dates des apports d'engrais et des événements climatiques par rapport au stade de la culture sont donc susceptibles de fortement déplacer le stade critique observé en pots* et de jouer ainsi un rôle déterminant pour la formation du nombre d'épis et l'évolution de la structure du peuplement pendant la montaison.

— En pots, où le volume du substrat était très limité, homogène, très fréquemment réalimenté, dans sa totalité, par la solution nutritive, on pouvait considérer que les différences d'expansion racinaire entre talles de différents âges intervenaient peu sur leurs conditions d'alimentation. Ce n'est certainement pas le cas au champ où l'azote du sol n'est pas réparti de manière homogène entre les différents horizons du profil. Un horizon étant colonisé successivement par les talles de plus en plus jeunes, on peut envisager, qu'en l'absence d'un renouvellement suffisant de l'azote du

sol par l'engrais, des talles enracinées puissent régresser tardivement en raison d'un épuisement des sources d'azote en surface par les talles plus âgées, qui y ont eu accès plus tôt. Dans notre milieu d'étude, ces régressions ne semblent pas, en 1977 ni en 1978, représenter un pourcentage important : pratiquement aucune talle ne régresse après le stade C_2-C_3 (MASLE-MEYNARD, 1981), ce qui correspond pour les talles primaires et secondaires à environ 3 feuilles, c'est-à-dire, au stade apparu critique en pots.

Cette discussion donne à penser qu'au champ aussi, il existe pour une talle, un état racinaire critique pour sa montée en situation de compétition pour l'azote ; mais les caractéristiques de cet état racinaire sont probablement très dépendantes du milieu et du matériel végétal.

VI. CONCLUSION

L'ensemble de ces résultats confirme l'hypothèse de travail formulée au début de ce mémoire :

La « structure du peuplement » (MASLE-MEYNARD, 1980, MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981-1) au moment où la compétition apparaît est déterminante pour l'évolution ultérieure de ce peuplement.

Nous montrons en pots que lorsque l'azote devient limitant, la croissance est :

— dans un premier temps, annulée pour les bourgeons axillaires, seulement réduite pour les talles de moins de 3 feuilles, non affectée pour leurs talles-mères ;

— dans un second temps, ralentie pour ces dernières également.

Toutes les talles ayant au moins 3 feuilles à ce moment-là montent et produisent un épi ; les autres, dans leur très grande majorité, régressent.

Ces différenciations de comportement entre talles des différents rangs apparaissent liées aux variations de leurs états racinaires. On constate en effet qu'à 3 feuilles, une talle a, très généralement, une racine d'au moins 15 à 30 mm, longueur qui, d'après différents travaux, lui conférerait une large indépendance nutritionnelle par rapport à sa talle-mère.

Ces observations nous ont amenés à parler, à propos des stades « longueur de racine = 15 à 30 mm » ou « 3 feuilles », d'état racinaire critique ou de stade foliaire critique par rapport à la montée d'une talle en situation de compétition pour l'azote.

Cette interprétation semble pouvoir être transposée au champ ; mais il ne peut être question d'envisager une extrapolation immédiate des valeurs de nombre de feuilles ou longueur de racine, définies comme critiques en pots. Les variations du développement et de la croissance racinaire et du métabolisme azoté, selon les milieux, les variétés, rendent en effet très improbable l'existence pour une talle d'un stade critique — racinaire ou foliaire — absolu. Elles suggèrent plutôt la possibilité d'une certaine variabilité de ces stades selon les parcelles, c'est-à-dire l'existence de différents stades critiques, spécifiques de situations culturales différentes. Une expérimentation sur une large gamme de situations culturales sera nécessaire pour étudier de manière approfondie les possibilités effectives d'extrapolation des résultats du pot aux conditions du champ. Elle devra, en particulier, aboutir à préciser la gamme, voire les lois, des variations de l'état racinaire en fonction des caractéristiques du milieu et du matériel végétal susceptibles d'intervenir sur l'utilisation de l'azote.

Pour une telle étude, l'existence d'un indicateur très précis, de plus facilement observable, de la date d'apparition de la compétition pour l'azote devrait se révéler d'un grand secours : nous montrons que l'interruption du processus d'émission de talles constitue la première manifestation décelable d'une alimentation azotée limitante pour la croissance totale du pied. Le rang de la (des) dernière(s) talle(s) émise(s) permet donc, *a posteriori*, une datation biologique précise de ce changement des conditions d'alimentation. Il constitue en cela un outil de diagnostic précieux pour l'analyse de situations culturales.

Reçu le 20 décembre 1980.
Accepté le 27 avril 1981.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. CHAUSSAT, Maître de conférences de Physiologie végétale à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, pour l'aide qu'il nous a apportée dans la mise au point des solutions nutritives utilisées dans ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aspinall D., 1961. The control of tillering. I — The pattern of tillering and its relations to nutrient supply. *Aust. J. biol. Sci.* **16** (2), 285-304.

Austin R. B., Jones H. G., 1975. The physiology of wheat. *Plant Breed. Inst., Ann. Rep.*, 20-73.

Austin R. B., Ford M. A., Edrich J. A., Blackwell R. D., 1977. The nitrogen economy of winter wheat. *J. Agric. Sci. Cambridge*, **88**, 159-167.

Boiffin J., Sebillotte M., Couvreur F., 1976. Incidence de la simplification du travail du sol sur l'élaboration du rendement du blé et du maïs. *Colloque I.T.C.F. : « Simplification du travail du sol en production céréalière »*. 239-280.

Bremner P. M., 1969. Growth and yield of three varieties of wheat, with particular reference to the influence of unreproductive tillers. *J. Agric. Sci. Cambridge*, **72**, 281-287.

Coic Y., Lesaint C., 1975. La nutrition minérale et en eau des plantes en horticulture avancée. *Doc. techn. SCPA*, 1-22.

Donald C. M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.* **15** (1), 1-114.

Franquin P., 1974. Développement de la structure fondamentale ou développement morphogénétique de la plante. *Cah. ORSTOM Ser., Biol.*, **23**, 23-30.

Gillet M., 1969. Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles *Festuca pratensis* Huds. I — Construction de la touffe. *Ann. Amélior. Plant.* **17** (1), 23-31.

Gillet M., Gachet J. M., Gallais A., 1969. Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles *Festuca pratensis* Huds. II - La crise du tallage. *Ann. Amélior. Plant.* **19** (2), 151-167.

Jonard P., Odent M., 1967. Etude sur l'évolution de l'azote au cours de la croissance de la tige principale du blé tendre. *Ann. Amélior. Plant.* **17** (1), 23-31.

Masle-Meynard J., 1980. *L'élaboration du nombre d'épis chez le blé d'hiver. Influence de différentes caractéristiques de la structure du peuplement sur l'utilisation de l'azote et de la lumière.* Thèse, Paris, 274 p.

Masle-Meynard J., 1981. Croissance et développement d'un peuplement de blé d'hiver pendant la montaison. Influence des conditions de nutrition. *Agronomie,* 365-374 (5) 1.

Masle-Meynard J., Sebillotte M., 1981. Etude de l'hétérogénéité d'un peuplement de blé d'hiver. I - Notion de structure du peuplement. II - Origine des différentes catégories d'individus du peuplement, éléments de description de sa structure. *Agronomie,* 1 (3), 207-216 et 217-224.

Matsushima S., 1966. *Crop science in rice. Theory of yield determination and its application.* Fuji Publi. Co., Tokyo, 365 p.

May L. H., Chapman Fay H., Aspinall D., 1965. Quantitative studies of root development. I - The influence of nutrient concentration. *Aust. J. biol. Sci.* **18** (1), 25-35.

Ong C. K., 1978. The physiology of tiller death in grasses. I - The influence of tiller age, size and position. *J. br. Grassl. Soc.,* **33,** 205-211.

Thorne G. N., 1962. Survival of tillers and distribution of dry matter between ear and shoot of barley varieties. *Ann. bot., N.S.,* **26** (101), 37-54.

Wardlaw I. F., 1975. The physiology and development of temperate cereals. *In : « Australian Field Crops - I ». Lazenby and Matheson Ed.,* Chap. 3, 58-98.

Wiebe H. H., Kramer P. J., 1954. Translocation of radio-active isotopes from various regions of roots of barley seedlings. *Plant Physiol.,* **29,** 342-348.