



**HAL**  
open science

**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**

J. Masle-Meynard

► **To cite this version:**

J. Masle-Meynard. 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. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National Agronomique Paris Grignon, 1980. Français. NNT : . tel-02859472

**HAL Id: tel-02859472**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02859472>**

Submitted on 8 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.

51401922

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

3140

I. N. R. A.  
STATION DE BIOCLIMATOLOGIE  
Centre de Recherche d'Avignon  
84140 MONTFAVET - FRANCE  
BIBLIOTHÈQUE

# THÈSE

N° 734

10 OCT. 1985

Bi Tr 4

L'ELABORATION DU NOMBRE D'EPIS CHEZ LE BLE D'HIVER.  
INFLUENCE DE DIFFERENTES CARACTERISTIQUES DE LA STRUCTURE  
DU PEUPEMENT SUR L'UTILISATION DE L'AZOTE ET DE LA LUMIERE

Présentée à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

par

**Josette MASLE - MEYNARD**

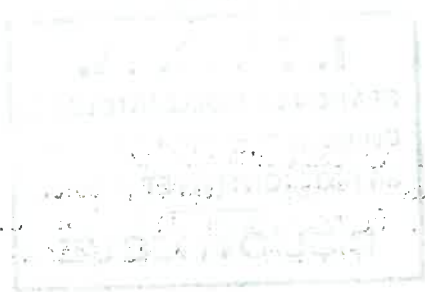
Ingenieur Agronome de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

pour obtenir le titre de DOCTEUR INGENIEUR «Sciences Agronomiques»

Soutenu le 24 Janvier 1980 devant la commission d'examen

- MM. P. CHAMPAGNAT
- L. GACHON
- C. BENOIST
- R. BONHOMME
- M. GILLET
- M. SEBILLOTTE

- Président
- Rapporteur



1950

# JUSTICE

Department of Justice  
Washington, D.C.

Office of the Attorney General

Division of Criminal Investigation

Case No. 100-100000

Re: [Illegible]

[Illegible text]

[Illegible text]

[Illegible text]

## AVANT - PROPOS

=====

Ce travail s'inscrit dans le programme de recherches du Laboratoire de la Chaire d'Agronomie de l'Institut National Agronomique - Paris-Grignon, pour lequel la compréhension des mécanismes d'élaboration du rendement est l'un des axes fondamentaux pour la mise au point de systèmes de culture plus performants.

Monsieur le Professeur CHAMPAGNAT m'a toujours encouragée à cet approfondissement de la connaissance du peuplement végétal en me prodiguant ses conseils au cours du déroulement de ce travail. Je l'en remercie ainsi que d'avoir accepté de présider le jury.

Monsieur GACHON m'a apporté tout son appui dans ces recherches commencées avant mon entrée à l'Institut National de la Recherche Agronomique. Malgré ses lourdes charges de responsable du Département d'Agronomie, il a accepté de me faire profiter de son expérience, me permettant par ses critiques, d'enrichir mon travail ; je l'en remercie beaucoup.

Je remercie Monsieur BENOIST, obtenteur de la variété de blé sur laquelle j'ai le plus travaillé, de s'intéresser à mes recherches.

Monsieur BONHOMME m'a fait approfondir les aspects bioclimatologiques de ma démarche et m'a initiée à une technique de mesure qui m'était étrangère ; je le remercie chaleureusement.

Monsieur GILLET m'a beaucoup apporté par ses travaux et la lecture critique qu'il a faite de mes résultats ; je l'en remercie vivement.

Je donnerai une place particulière à Monsieur le Professeur SEBILLOTTE ; je lui suis profondément reconnaissante de sa foi en ce travail et de son exigence ; je le remercie de m'avoir guidée pendant ces trois années avec compétence et invention.

Je n'oublierai pas l'ensemble des membres de la Chaire d'Agronomie, scientifiques et techniciens, qui, sous des formes diverses, ont tous contribué à ce travail et parmi eux, Jean-Marc MEYNARD, mon époux, qui m'a offert une confrontation quotidienne d'idées et beaucoup de son temps.

Je remercie Eric SEBILLOTTE pour le soin et l'intelligence avec lesquels, pendant ces trois années, il a participé, au cours de ses vacances, à un travail souvent fastidieux, ainsi que les agriculteurs du CETA de ROMILLY-sur-SEINE qui m'ont accueillie sur leurs parcelles.

Enfin, je dois beaucoup à Madame BAUDRAN qui a assuré la frappe de ce document avec goût et intelligence.

=====

Page 100  
Date: / /

Subject: English

Topic: /

Write a paragraph on /

Word limit: /

Signature: /

Date: / /

Teacher's Name: /

Page No. /

## SOMMAIRE

INTRODUCTION

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

*Plan détaillé*

*p. 3*

OPTIONS DU TRAVAIL ET RÉSULTATS ACQUIS

*Plan détaillé*

*p. 41*

CONCLUSION

ANNEXES

*p. 203*

Liste Bibliographique

*p. 259*

---

The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. It emphasizes that proper record-keeping is essential for the integrity of the financial system and for the ability to detect and prevent fraud. The text also mentions the need for regular audits and the role of independent auditors in ensuring the reliability of the financial statements.

In addition, the document highlights the significance of transparency and accountability in financial reporting. It states that stakeholders, including investors and the public, have a right to know how their money is being managed and to have confidence in the information provided. This requires a high level of ethical conduct and adherence to established standards and regulations.

The document further outlines the responsibilities of those involved in the financial process, from management to board members. It stresses that each individual has a duty to act in the best interests of the organization and to ensure that all activities are conducted in a lawful and ethical manner. The text also touches upon the importance of internal controls and the role of the board of directors in overseeing the financial health of the organization.

Finally, the document concludes by reiterating the need for continuous improvement and vigilance in the financial sector. It notes that as the business environment evolves, new challenges will arise, and it is crucial for organizations to stay informed and adapt their practices accordingly. The document serves as a guide for maintaining the highest standards of financial integrity and trust.

The document is intended to provide a comprehensive overview of the key principles and practices that underpin sound financial management. It is hoped that this information will be helpful to all those who are involved in the financial process and who are committed to the highest standards of integrity and accountability.

## INTRODUCTION

Le blé, première céréale cultivée en France, première céréale exportée, tient dans la vie économique du pays une place essentielle. L'amélioration des techniques et du matériel végétal ces vingt-cinq dernières années a certes permis une progression remarquable et continue des rendements moyens, mais cette évolution globale recouvre des disparités régionales importantes et de très fortes fluctuations inter-annuelles (SEBILLOTTE, 1975) : la production reste pour une large part, soumise aux aléas climatiques et à la variabilité des milieux, même pour les exploitations agricoles de pointe et les dispositifs expérimentaux.

Cette difficulté à maîtriser les interactions techniques-milieu, tient pour une large part à la prépondérance de l'empirisme dans la décision technique. Les bases d'une rationalisation de la conduite de la culture, seule possibilité d'une régularisation des rendements, ne peuvent provenir que d'une connaissance approfondie du fonctionnement de l'ensemble peuplement végétal-milieu.

Nous nous proposons, à travers ce travail, d'explicitier ce fonctionnement pendant la montaison, dans différentes conditions de nutrition azotée. L'irrégularité des rendements précédemment constatée apparaît en effet principalement due aux variations des nombres d'épis et nombres de grains formés par unité de surface, liées aux variations des conditions de nutrition azotée selon les événements climatiques et les systèmes de culture.

Il nous a paru important de faire précéder la formulation plus précise de la problématique de notre travail et la présentation des résultats obtenus, d'une synthèse bibliographique qui permette de les resituer dans le contexte des travaux antérieurs.

Nous jetterons un regard rapide sur les résultats concernant les phases de début de végétation et de remplissage du grain, de manière à garder à l'esprit les interactions entre facteurs et entre phases du cycle dont la connaissance sera indispensable à l'interprétation de nos résultats.

---





ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE



A - GÉNÉRALITÉS :

I - LA PLANTE

II - LE PEUPEMENT

B - L'INSTALLATION DU PEUPEMENT : MISE EN PLACE DU NOMBRE DE PIEDS

I - LA PHASE DE GERMINATION - LEVÉE

II - DISPARITION DES PIEDS PENDANT L'HIVER

1 - Gel physiologique

2 - Déchaussement

C - L'APPARITION DES ORGANES VÉGÉTATIFS, FEUILLES ET TALLES :

I - RYTHME DES APPARITIONS : NOTIONS DE PLASTOCHRONE ET PHYLLOCHRONE

II - NOMBRE DE FEUILLES ET DE TALLES :

1 - Facteurs nutritionnels

2 - Facteurs hormonaux

D - CROISSANCE DU PIED ET DIFFÉRENCIATION DE L'ÉPI JUSQU'AU STADE B :

I - CROISSANCE DES PARTIES AÉRIENNES :

1 - Les facteurs climatiques

2 - Les facteurs nutritionnels

II - CROISSANCE DES RACINES

III - DIFFÉRENCIATION DE L'ÉPI

## E - MONTAISON - ÉLABORATION DU NOMBRE DE GRAINS

### I - DÉTERMINATION DU NOMBRE D'ÉPIS :

#### 1 - Etudes globales :

1.1. INTER-ANNÉES

1.2. INTRA-ANNÉE

#### 2 - Etudes analytiques

### II - NOMBRE DE GRAINS ET CROISSANCE DES TIGES QUI MONTENT :

#### 1 - Le nombre de grains :

1.1. FACTEURS ET CONDITIONS DÉTERMINANT LE NOMBRE DE GRAINS PAR

1.2. RELATION ENTRE LE NOMBRE DE GRAINS ET LA MATIÈRE SÈCHE  
(à l'échelle de la tige ou du peuplement)

#### 2 - La croissance pendant la montaison :

2.1. INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES

2.1.1. La température - L'évapotranspiration

2.1.2. La lumière :

2.1.2.1. Pénétration de la lumière dans le couvert

2.1.2.2. Compétition pour la lumière

2.2. INFLUENCE DE L'ALIMENTATION MINÉRALE

2.2.1. L'absorption des éléments nutritifs

2.2.2. La croissance des parties aériennes.

F - POIDS DU GRAIN

I - LES "SOURCES" D'HYDRATES DE CARBONE ET D'AZOTE :

1 - Nature des sources

2 - L'activité photosynthétique pendant le remplissage du grain :

2.1. EFFICACITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE (NAR)

2.2. DURÉE DE VIE DES FEUILLES (LAD)

II - MIGRATION DES MÉTABOLITES VERS LES GRAINS (sink)

III - CONTRÔLE DES SOURCES ET DES MIGRATIONS PAR LA CAPACITÉ DE STOCKAGE  
DES GRAINS (puits)

=====

## A - GÉNÉRALITÉS

### I - LA PIANTE

#### 1 - Croissance et développement : Définitions

Le blé est une plante annuelle. Le parcours de son cycle de développement correspond au passage de la plante par une succession précise d'états de développement depuis la germination de la plantule jusqu'à la maturité des grains qu'elle produit.

*Ce parcours se traduit par des modifications morphologiques du pied qui résultent à la fois de ces processus de développement et de processus de croissance qui en sont inséparables.*

Reprenant les termes de CHAMPAGNAT (1969), nous définirons :

- Le développement comme "un changement qualitatif qui fait franchir au végétal une étape bien particulière de sa vie",

- La croissance comme "un ensemble de phénomènes biologiques qui se traduisent par une augmentation irréversible des dimensions et du poids d'un individu ou des organes qui le composent".

#### 2 - Stades de développement :

La croissance, phénomène quantitatif (augmentation de hauteur, poids...), peut être relativement facilement mesurée et suivie. En revanche, les changements d'états de développement du pied qui correspondent à une différenciation de méristèmes, c'est-à-dire à des changements complexes au niveau cellulaire, sont difficiles à mettre en évidence. Un certain nombre d'auteurs ont donc recherché des repères de l'état de développement de la plante, qu'ils ont appelés "stades" de développement. Deux échelles sont couramment utilisées :

- ÉCHELLE DE FEEKES, reprise par la FAO, qui repose sur la description de la morphologie du brin-maître :

##### STADES :

1	Levée
1,1	1 feuille
1,2	2 feuilles
1,3	3 feuilles
2	Début du tallage
3	Plein tallage
4	Fin du tallage
5	Début d'élongation de la tige
6	1 noeud

- 7 2 noeuds
- 8 Apparition de la dernière feuille
- 9 Début du gonflement ; ligule de la dernière feuille visible
- 10 Fin du gonflement ; l'épi fend la gaine
- 10.1 Début de l'épiaison
- 10.5 Epi totalement sorti de la gaine
- 10.51 Début de la floraison
- 10.54 Floraison complète
- 11 Formation des grains
- 11.1 Stade laiteux (Les grains ont leur taille maximale)
- 11.2 Stade laiteux-pâteux (Grains enrichis en amidon, glumes jaunissantes)
- 11.3 Stade pâteux (Noeuds jaunissants, feuilles desséchées)
- 11.4 Grains cassants - Plante sèche.

Ces stades sont aisément repérables, visuellement, sans dissection de la plante. Mais ils reposent en partie sur l'extériorisation de phénomènes de croissance ; c'est ce qui peut expliquer l'absence de coïncidence ou de relation étroite entre l'aspect extérieur de la plante et la réalisation d'une modification interne, que notent JONARD, KOLLER, VINCENT (1952).

- Ces auteurs en particulier, ont considéré que l'état de différenciation de l'apex du brin-mâtre était un révélateur plus fidèle de l'âge physiologique de la plante. Il définissent une autre échelle qui comprend les stades suivants :

Végétatif	Apex lisse
Stade "stries blanches" : Apparition de une ou deux bandes plus claires dans la zone méristématique située en-dessous de l'apex (= entre-noeuds)	
A	Apparition de la 1ère ébauche d'épillet sur l'apex
B	Apparition des ébauches de glumes
B <sub>II</sub> (1)	Apparition des ébauches de glumelles
C	Apparition des anthères (trois petites sphères disposées en triangle sur le bourgeon floral)
C <sub>I</sub>	Etamines de forme tronconique
C <sub>II</sub>	Apparition des deux cornes du stigmate
D	Méiose
F	Fécondation traduite extérieurement par la floraison.

(1) Dénomination "B<sub>II</sub>" extraite de l'échelle mise au point en collaboration par VINCENT (INRA-DIJON) et l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages.



Nous utiliserons cette échelle ; certains de ces stades scindent la vie de la plante en ses trois principales phases : végétative, reproductrice et phase de maturation, qui correspondent à des "orientations" très différentes de l'activité des méristèmes de la plante.

Jusqu'au stade A, pendant sa phase végétative, l'apex initie des noeuds et entre-noeuds, et à chaque noeud : une feuille, un bourgeon de talle et des bourgeons de racines adventives.

Le stade A marque le début de la période reproductrice, l'apex se différencie en épi. Cette phase se termine à la fécondation repérable extérieurement par la floraison qui la suit de très près. On distingue couramment pendant cette phase, deux périodes correspondant à des aspects morphologiques de la plante très différents :

- phase dite de tallage herbacé pendant laquelle la tige reste court-noué et il y a émission et croissance de talles.
- phase dite de montaison, pendant laquelle les entre-noeuds d'un certain nombre de tiges, brins-maitres et talles, s'allongent rapidement.

Ce changement morphologique se produit sensiblement au stade B. (1)

Les Figures a et b décrivent la morphologie de la plante entre les stades A et B (Fig. 1) puis à la floraison ou maturité (Fig. 2) et nous permettent de préciser un certain nombre des termes et conventions que nous utiliserons par la suite.

*La longueur totale du cycle de développement de la plante et celle des différentes phases sont variables ; elles dépendent principalement de facteurs variétaux et climatiques (température et photopériode en particulier). La variété intervient surtout par sa précocité (2) et son alternativité (3)*

### 3 - Relations croissance-développement

Les processus de croissance sont indissociables des processus de développement ; en effet :

- la croissance de la plante entière peut être exprimée comme résultant de l'initiation d'un certain nombre d'organes (développement) et de l'augmentation de matière sèche de chacun des organes :

- 
- (1) Dans la pratique, on définit le début de la montaison, par le stade "Long Tige + Epi" = 1 cm (GESLIN, 1944), qui correspond aux stades B - B<sub>II</sub>.
  - (2) Précocité : terme comparatif entre variétés, placées dans un même milieu, semées à la même date. La précocité caractérise la plus ou moins grande durée du cycle végétatif de la germination à la maturité. Cependant on la détermine couramment par rapport à la date d'épiaison (JONARD, 1951), qui est corrélée à celle de la maturité et beaucoup plus facile à observer.
  - (3) Alternativité : se rapporte à l'exigence en froid de la variété pour fleurir. Un blé est alternatif lorsqu'il peut être semé soit en automne, soit au printemps et que dans ce dernier cas, il parvient à accomplir normalement son cycle végétatif (JONARD, 1951).

$$MS_{\text{plante}}(t) = \sum_{i,t} n_{i,t} \cdot MS_i(t)$$

- les croissances relatives des différents organes de la plante dépendent du stade de développement.

## II- LE PEUPEMENT

*L'agriculteur ne cultive pas une plante isolée. Son objectif est en effet de réaliser une exploitation optimale, pendant une période donnée, des ressources du milieu. Il multiplie donc le nombre de plantes présentes par unité de surface, créant ainsi un peuplement végétal. Du fait de la coexistence sur une même parcelle de plusieurs plantes, naissent des relations sociales qui dépendent du milieu et du nombre d'individus présents. Chez le blé, ces relations sont, pendant la plus grande partie du cycle, des relations de compétition.*

*Le rendement, expression de la mise en place d'un certain nombre d'organes par unité de surface (processus de développement), et de leur croissance, résulte des caractéristiques intrinsèques de la plante isolée modifiée par leurs relations.*

Nous examinerons successivement :

- La mise en place du nombre de pieds, c'est à dire l'établissement du peuplement,
- L'apparition des organes végétatifs et leur croissance,
- La fixation du nombre de tiges reproductrices (nombre d'épis) et leur croissance,
- La formation du nombre de grains et le poids d'un grain.

Nous retrouverons dans ces têtes de chapitre les principales composantes du rendement :

$$R = NP \times NE/NP \times NG/NE \times P$$

avec  $R = NG \times P = \text{abondance}$

- NP = Nombre de pieds
- NE/NP = Nombre d'épis par pied
- NG/NE = Nombre de grains par épi
- P = Poids de 1000 grains

Celles-ci rendent en effet bien compte de la construction progressive du peuplement au cours d'étapes successives, interdépendantes. Nous les définissons comme :

- Le nombre d'individus ou d'organes des différents niveaux d'organisation du peuplement végétal, dont résulte le nombre de grains formés par unité de surface
- Le poids d'un grain.

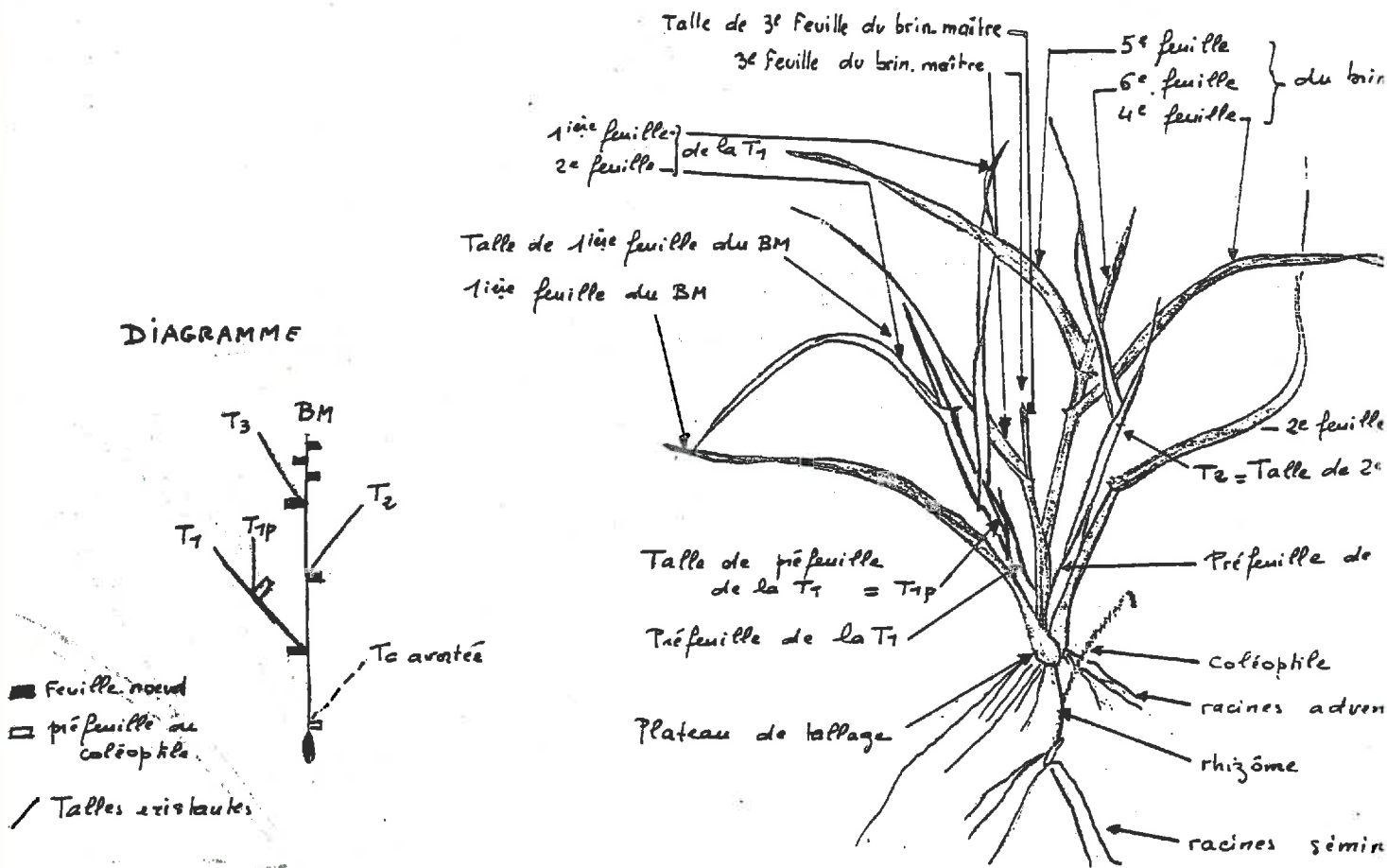


Fig. a - MORPHOLOGIE D'UN PIED DE BLE ENTRE LES STADES A et B

CONVENTIONS DE NOTATION :

DENOMINATION DES TALLES : (sur l'exemple, voir schéma)

$T_c$  = Talle de coléoptile rarement présente sur nos variétés et dans nos conditions.

$T_i$  = Talle de  $i^e$  feuille du brin-maitre

Talles primaires = Ensemble de  $T_c$  et des  $T_i$

$T_{ip}$  = Talle de préfeuille de la  $T_i$

$T_{ij}$  = Talle de  $j^e$  feuille de la  $T_i$

Talles secondaires = Ensemble des  $T_{ij}$  et  $T_{ip}$

$T_{ijk}$  = Talle de  $k^e$  feuille de la  $T_{ij}$   
(Talle tertiaire)

NOMBRE DE FEUILLES DES TIGES :

La préfeuille est non comprise

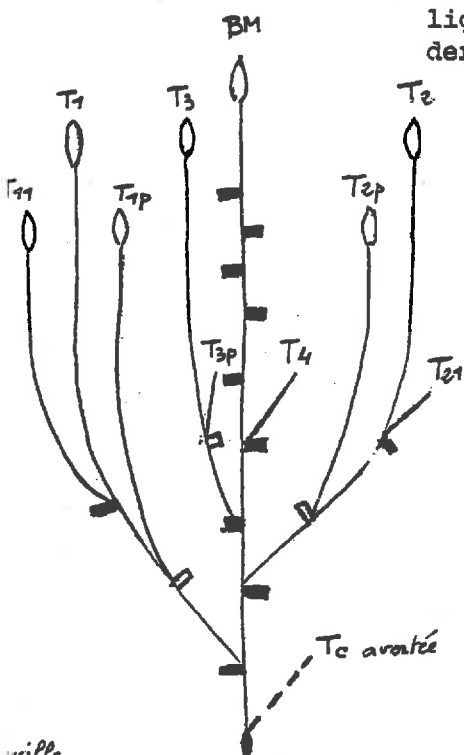
Sur l'exemple ci-dessus : B.M. = 6 feuilles

$T_1 = 3$

$T_2 = 2$

$T_3$  et  $T_{1p}$  = 1ère feuille pointe.

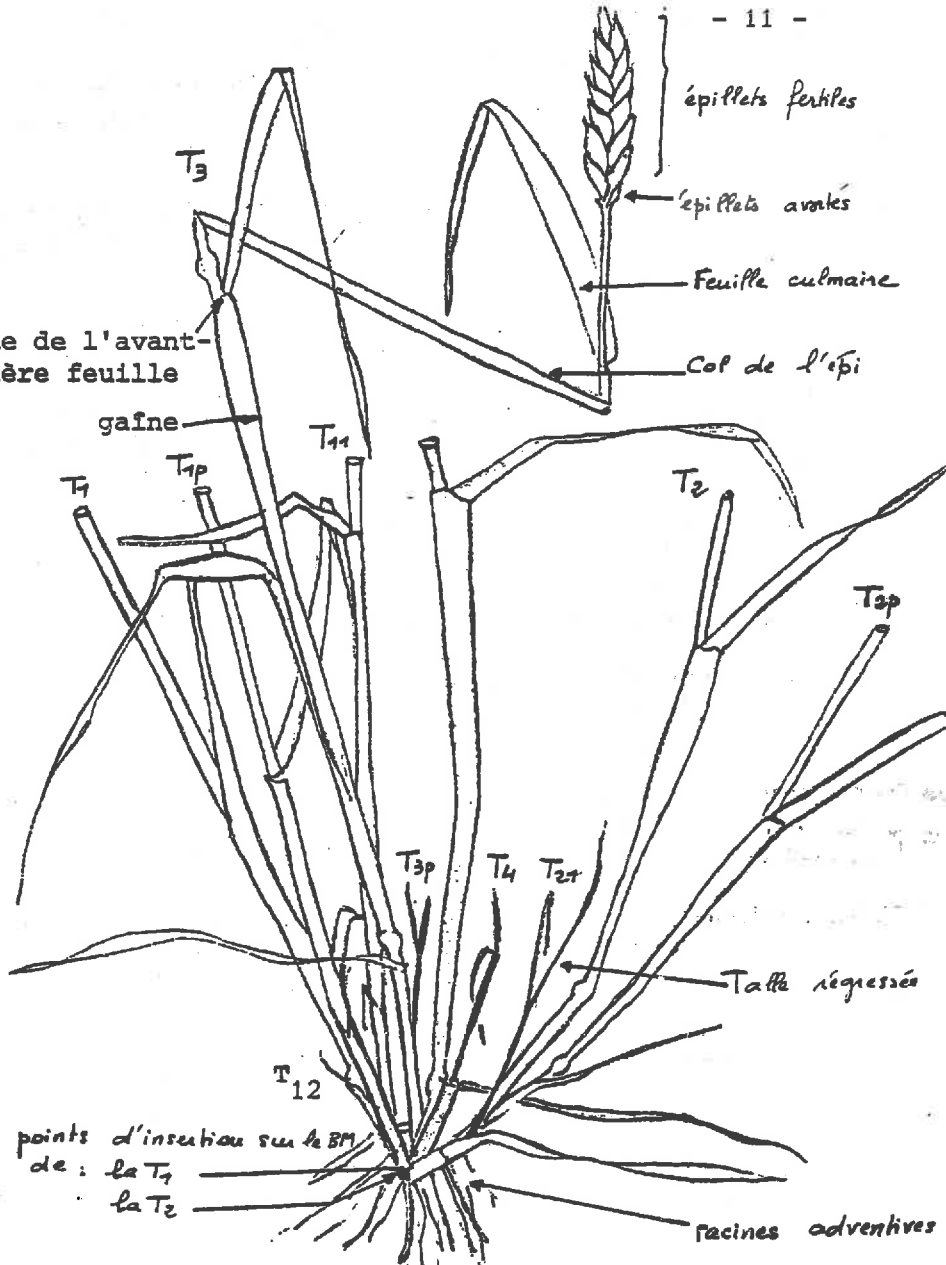
DIAGRAMME



feuille  
 nœud  
 régressée  
 montée (épiée)

ligule de l'avant-dernière feuille

gaine



points d'insertion sur le B.M.  
 de : la T1  
 la T2

Talle régressée

racines adventives

Fig. b - MORPHOLOGIE D'UN PIED A LA RECOLTE (ou la floraison)

CONVENTIONS :

Tige montée à la récolte : Tige épiée portant au moins 1 grain.

COMPOSITION DU PIED SUR L'EXEMPLE :

B.M.

T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> = Talles primaires montées

T<sub>1p</sub>, T<sub>11</sub>, T<sub>2p</sub> = Talles secondaires montées

T<sub>4</sub> = Talle primaire régressée

T<sub>12</sub>, T<sub>21</sub>, T<sub>3p</sub> = Talles secondaires régressées.

Remarque sur l'IDENTIFICATION DES TIGES A LA RECOLTE :

A la récolte, les feuilles de la base ont en partie disparu ; mais on peut retrouver l'ordre d'âge des différentes tiges en observant leurs points d'insertion : les points d'attache de deux talles successives alternent sur chaque côté de la tige émettrice.

Les points d'insertion des tiges sont situés sur le B.M.

## B - L'INSTALLATION DU PEUPELEMENT :

### MISE EN PLACE DU NOMBRE DE GRAINS

Le nombre de pieds qui exploiteront le milieu peut n'être définitivement fixé que très tardivement, courant montaison (BALDY, 1973 ; HUET, 1977). Mais l'essentielle des disparitions de pieds a lieu pendant la phase de germination-levée et au cours de l'hiver.

#### I - LA PHASE DE GERMINATION-LEVÉE

Germination et levée résultent de processus complexes surtout étudiés au laboratoire et encore incomplètement élucidés. Nous nous contenterons d'énumérer les principaux facteurs intervenant, sans entrer dans le détail des mécanismes, en insistant sur les conséquences pour l'implantation d'un peuplement au champ.

*L'eau et l'oxygène* étant deux facteurs essentiels de la germination (1), la qualité du lit de semence (taille des éléments structuraux, tassement) et du semis lui-même (profondeur de semis, contact terre-graine) jouent un rôle essentiel sur le taux et la vitesse de la germination. Celle-ci dépend également de façon très étroite de la *température du sol* : GESLIN met en évidence une relation de proportionnalité entre vitesse de germination et température dans une gamme de 0 à 25-30°C, cette dernière température apparaissant comme l'optimum (GESLIN, 1944 ; MILTHORPE and al., 1974).

La germination du grain est suivie de l'extension des racines séminales et du coléoptile. La vitesse de levée dépend d'une part de la longueur à parcourir par le coléoptile pour atteindre la surface (profondeur de semis), et de sa vitesse de croissance d'autre part. Mais, *taux et vitesse de germination d'une part, de levée d'autre part, mettent également en cause les caractéristiques propres de la graine*, en particulier :

- *sa faculté germinative* (pourcentage de graines germées dans des conditions données, différentes de l'optimum)
- *la masse de ses réserves* (en grande partie fonction de la taille de la graine) ; celles-ci constituent en effet pratiquement la seule source des substrats de la croissance de la jeune plantule tant qu'elle n'est pas levée. Les grains les plus gros lèvent les premiers et donnent des plantules plus vigoureuses (CHAUSSAT, 1975 ; GRANGER, 1979).
- *la composition de ces réserves* : la teneur en protéines du grain agirait également favorablement sur les vitesses de germination et levée (SCHLEHUBER and TUCKER, 1967 et LOWE and al., 1972 in EVANS et al., 1975)

Ce rôle de la quantité et de la composition des réserves pourrait expliquer le comportement différent de grains provenant de différentes positions l'épi constaté par CHAUSSAT, 1975.

---

(1) Germination proprement dite : percée de la radicule ; levée : croissance émergence des plantules.

Ni les caractéristiques intrinsèques des différents grains semés, ni les milieux physiques dans lesquels ils sont placés, ne sont identiques. Il en résulte un certain étalement des dates de levée et une croissance des plantules variable; ces deux caractères étant en partie liés, leurs répercussions sur la croissance précoce des différents pieds sont importantes (GRANGER, 1979). A cette variabilité dès la levée, d'état de croissance entre pieds, s'ajoute celle de la répartition des pieds sur la surface : type de semis (ligne, poquet ...), irrégularité de positionnement des grains le long de la ligne (travail du semoir) (FLEURY, 1975).

## II - DISPARITIONS DE PIEDS LEVÉS

Le nombre de pieds levés peut être réduit dans des proportions sensibles au cours des phases ultérieures du cycle. L'essentiel des disparitions de pieds semble lié aux conditions extrêmes de la période hivernale, en particulier le gel (1).

La gelée peut affecter le pied de deux façons :

### 1 - Gel physiologique

La formation de cristaux de glace à l'intérieur de la plante provoque, par action mécanique, des lésions de nature plus ou moins différente selon que les cristaux sont intra- ou extra-cellulaires.

La gravité des dégâts ne résulte pas seulement de la température minimale au niveau du pied de blé : les lésions sont les plus importantes en cas de dégel brutal ; une lésion de gravité moyenne peut, selon les conditions qui suivent le gel, être réversible ou entraîner la mort du pied. Ainsi, en cas de dégel trop rapide, de période de gel longue, ou si plusieurs gels se succèdent, les lésions sont aggravées et les températures léthales relevées (LEVITT, 1956).

*Mais les conséquences du gel sur le peuplement dépendent surtout, pour une variété donnée, du stade physiologique de la plante et de sa résistance au froid.*

La sensibilité aux basses températures apparaît particulièrement forte au stade coléoptile tandis qu'elle s'atténue lorsque la plante a formé 2 - 3 feuilles (KOLLER, 1962). A partir de ce moment, la plus ou moins grande résistance au froid est fonction de l'état d'endurcissement du pied :

---

(1) Nous rappellerons pour mémoire, le rôle d'excès d'eau, d'attaques parasitaires précoces (fonte de semis, mouche grise des céréales) dans les disparitions de pieds.

Certains auteurs (BALDY, 1973 ; HUET, 1977) font également état de disparitions tardives en cours de montaison ; un suivi des pieds (GRANGER, 1979) semble contredire ces résultats acquis sur des échantillons différents au cours du temps.

L'endurcissement correspond à un abaissement du point de congélation de la cellule par diminution de la teneur en eau du protoplasme et des vacuoles (LEVITT, 1956) ; il ne peut plus se produire après le début de la montaison : la croissance devenant alors très active, les sucres sont en effet utilisés si rapidement que la concentration cellulaire reste basse.

*L'effet endurcissant des basses températures, non gélives, paraît être en revanche les interprétations sont très divergentes quant à la façon dont elles agissent (LEVITT, 1956 ; KOLLER, 1962). Quand la température réaugmente au printemps, l'endurcissement diminue ; si la période plus chaude se prolonge, il y a désendurcissement total ; en quelques jours la plante perd sa résistance au froid (LEVITT, 1956).*

Il est à remarquer que *les conditions de nutrition, affectant la concentration cellulaire, jouent dans une certaine mesure sur l'état d'endurcissement* : en particulier, une sécheresse l'augmente, une nutrition azotée abondante qui provoque une croissance plus rapide, le diminue (LEVITT, 1956 ; KOLLER, 1962).

Un gel physiologique n'a pas les mêmes conséquences sur la croissance et le développement ultérieur du pied selon l'organe touché : la nécrose du coléoptile, de l'apex, ou de l'ensemble du plateau de tallage, est fatale. Par contre, si seules les feuilles ou une partie des bourgeons de tallage sont endommagés le pied est affaibli (vitesse de croissance ralentie, enracinement réduit), ses chances de survie pouvant alors dépendre des conditions de nutrition ultérieures.

## 2 - Le déchaussement

Le plus fréquemment, ce sont les alternances gel-dégel, qui affectent l'intégrité des tissus de certains organes de la plante, en particulier le coléoptile et mésocotyle ; le gel, dans un terrain humide et présentant des éléments structuraux distincts, forme en effet des cristaux de glace alimentés par l'eau libre des couches inférieures qui entraînent un soulèvement du sol (HENIN et al., 1969).

Le déchaussement se traduit ainsi par *une diminution, voire une interruption de l'alimentation du pied par ses racines*. La survie du pied dépend alors de la rapidité avec laquelle les racines adventives vont pouvoir suppléer les racines séminales (JONARD, 1951 ; OLLIER cité par KOLLER, 1962). Les racines adventives n'apparaissant pas avant le début du tallage herbacé, on retrouve là *l'importance du stade de développement de la plante au moment où le gel se produit*.

Il est souvent difficile de séparer a posteriori, les effets d'un gel physiologique et du déchaussement, dans la mesure où les deux mécanismes relèvent du même facteur. Mais quelle qu'en soit la nature, au champ, le gel n'affecte pas également les différents pieds d'un peuplement : la mortalité n'est souvent que partielle, les pieds qui restent sont plus ou moins affaiblis. Le micro-relief du lit de semence, son tassement variable sur une parcelle, les différences de profondeur de semis entre grains, peuvent en partie expliquer ces différences de réactions (LEFEBVRE, 1968). On peut se demander si elles ne peuvent être imputées également à une certaine variabilité des caractéristiques internes

des différents pieds. Cet effet sélectif du gel ne semble pas avoir été étudié.

## C - L'APPARITION DES ORGANES VÉGÉTATIFS, FEUILLES ET TALLES

### I - RYTHME DES APPARITIONS ; NOTIONS DE PLASTOCHRONE ET PHYLLOCHRONE

Tout d'abord l'apex reste à l'état végétatif : il initie une série de noeuds et entre-noeuds ; à chaque noeud sont initiés : un primordium foliaire, un primordium de bourgeon axillaire, deux ou trois primordia de racines (BALDY, 1973 -b ; VINCENT et al., 1977).

Les trois premières feuilles sont initiées dans l'embryon (PERCIVAL, 1921) ; la vitesse des initiations suivantes est essentiellement régie par la température : *elles se produisent à intervalles de temps à peu près constants en somme de degrés.jours*, correspondant à la durée du plastochrone de la variété (GRIGNAC, 1965 ; WILLIAMS, 1975 ; VINCENT et al., 1977).

Il est vraisemblable que la température, dont l'action est prépondérante pour la vitesse de germination, intervient sur les initiations des trois premières feuilles également ; mais son influence ne semble pas avoir été explicitée pour ces premières initiations.

Un certain nombre des primordia initiés entrent en croissance pendant la période végétative et donnent naissance à des organes qui deviennent repérables (1) à intervalles de temps réguliers appelés phyllochrones.

Ces notions de plastochrone et phyllochrone ont permis de bien décrire les initiations et apparitions d'organes sur d'autres espèces (Fétuque (GILLET, 1969) Cotonnier et Arachide (FRANQUIN, 1972)). FRANQUIN leur donne une valeur de généralité pour les plantes à deux hélices foliaires et les différents ordres de ramification.

Cependant :

- Elles sont souvent employées l'une pour l'autre (FRANQUIN, 1974 -b ; or elles recouvrent des processus de nature différente : le plastochrone représente une vitesse de développement, le phyllochrone intègre à la fois des processus de développement et de croissance.
- Quels facteurs les régissent ? Une année donnée, en un lieu donné, la température apparaît comme l'élément essentiel dans la détermination des durées tant du plastochrone que du phyllochrone ; peu d'études portent sur plusieurs années, aucune sur une série.
- *Quelle est l'influence des autres conditions du milieu ?* VINCENT et al (1977) distingue un plastochrone hivernal et un plastochrone printanier, de durée plus faible ; FRANQUIN (1974 b) s'interroge sur l'influence de la richesse

---

(1) Feuille dépassant la ligule de la feuille précédente

Talle        "        "        "        "        "        "        axillante



du milieu. GILLET (1969) sur Fétuque, implique pour le plastochrone, des facteurs climatiques ou propres à la graine, mais pour le phyllochrone il fait l'hypothèse d'une influence des facteurs de croissance (lumière éléments minéraux).

- Peut-on étendre au blé, le modèle de construction de la plante proposée par FRANQUIN à partir d'observations effectuées sur d'autres espèces ? FRANQUIN (1972-74) observe que chaque phyllochrone marque l'apparition synchrone de feuilles et de talles ; *il répartit ainsi les différents organes de la plante en groupes homogènes quant à leur âge physiologique* c'est à dire leur date de début de croissance : deux organes appartenant à deux groupes d'apparition successifs ont une différence d'âge d'un phyllochrone. On voit clairement l'intérêt d'une telle description de la plante dans une optique de modélisation de la croissance. Mais son extrapolation au blé ne peut se faire sans une étude plus fine des chronologies d'apparition des feuilles et talles. Seul en effet, semble avoir été considéré le brin-maître et pour cette tige, l'émission des feuilles seules.

- : GILLET (1969), sur Fétuque, constate une vitesse d'apparition des feuilles plus rapide pour les talles que le brin-maître ;

- : De nombreux auteurs ou praticiens relèvent l'existence chez le blé d'alternances de un ou plusieurs des bourgeons de talles les plus âgées (de la talle de 1ère feuille en particulier).

Ces deux remarques ne sont absolument pas prises en compte par le modèle de FRANQUIN qui suppose une même durée du phyllochrone pour tous les ordres de ramification et une croissance de tous les bourgeons.

Il convient donc, avant toute transposition au blé, d'étudier les processus d'émission des feuilles et tiges pour les talles également.

## II - NOMBRE DE FEUILLES ET DE TIGES DU PIED

Plus ou moins précocément dans le cycle, la vitesse d'apparition des talles se ralentit ou s'annule, provisoirement ou définitivement : on parle de crise ou de fin du tallage herbacé (ASPINALL, 1961 ; GILLET et al., 1969). En situation culturale moyenne, le nombre maximum de talles herbacées semble le plus souvent atteint dès le début de la montaison ; mais dans certaines expériences conduites en pots, le tallage herbacé peut se prolonger très avant pendant cette phase (ASPINALL, 1961). Les tiges existantes continuent cependant à émettre des feuilles (ASPINALL, 1961 ; GILLET et al. 1969) ; il y a donc rupture du synchronisme apparition des feuilles (1) - apparition des talles

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ce phénomène de crise du tallage ; mais elles proviennent d'études sur des graminées fourragères ou sur l'orge, très peu sur blé. Les facteurs mis en cause sont :

---

(1) Pour une même variété et dans une même zone climatique, le nombre maximum de feuilles visibles reste très stable (BUNTING et DRENNAN, 1966 ; VINCENT 1977).

- soit nutritionnels,
- soit hormonaux (il y aurait un lien entre le stade de développement du brin-maitre ou des talles âgées et l'arrêt du tallage).

La plupart des auteurs semblent d'accord pour imputer l'influence de ces différents facteurs à une action sur la croissance des bourgeons de talles, très peu sur leur initiation (ASPINALL, 1961 ; PUCKRIDGE, 1968 ; GILLET, I, 1969) Mais on voit mal, au travers d'expressions comme "vitesse" ou "rythme du tallage" souvent employées ( ASPINALL, 1961 ; JONARD, 1964 ; FRIEND, 1966 ; GILLET, 1969) , s'il s'agit d'une action sur la durée du phyllochrone et (ou) la durée de la période de tallage herbacé.

## 1 - Les facteurs nutritionnels

Leur action ressort de plusieurs travaux relatifs au blé ou aux graminées fourragères mais les conclusions sont contradictoires sur les influences relatives des différents facteurs. Selon les cas, sont jugées prépondérants :

- : La nutrition azotée (ASPINALL, 1961 ; PUCKRIDGE, 1968) qui modifie la "vitesse" du tallage herbacé, la durée du tallage, le nombre de talles ; sur orge, un très fort apport d'azote peut toujours empêcher ou interrompre la crise du tallage (ASPINALL, 1961) ;
- : La nutrition carbonée (ASPINALL et PALEG, 1964 ; FISHER dans EVANS et al. 1975). Ces auteurs constatent une augmentation du nombre de talles lorsque l'éclairement augmente.
- : Les deux types de nutrition (GILLET et al, 1969).

La contradiction sur la nature du facteur nutritif prépondérant pourrait bien n'être qu'apparente ; on peut en effet se demander quel est le *poinds des conditions d'expériences* sur ces résultats : la plupart des expériences ont été faites en pots ; un seul facteur est mis en variation, les autres étant non limitants. Les gammes de variation du facteur étudié étant d'autre part très larges, l'action de celui-ci sur le phénomène étudié apparaît très importante (cf. ASPINALL, 1963 ; ASPINALL et PALEG, 1964 ; ou PUCKRIDGE et DONALD, 1967 ; PUCKRIDGE, 1968).

## 2 - Les facteurs hormonaux

Là encore, le rôle des conditions d'expérience semble important : seul ASPINALL (1961) évoque la possibilité de telles relations dans le cas de nutriments extrêmement riches et pour des ordres de ramifications très élevés.

Plusieurs auteurs français (JONARD, 1964 ; BALDY, 1973 - Thèse) mettent en relation arrêt du tallage et stade B du brin-maitre. Mais tous ont travaillé au champ, en conditions culturales moyennes, et une influence des facteurs nutritionnels n'est pas à écarter.

*Cette discussion sur le problème de la détermination des nombres d'organes, feuilles et tiges, amène plusieurs remarques :*

- Cette question a fait l'objet de recherches relativement nombreuses.
- L'effort de distinction de l'initiation et de la croissance d'un organe, a permis un progrès dans les hypothèses qui montre la nécessité

*d'approfondir la recherche sur le déterminisme du démarrage de croissance des bourgeons de tiges.*

- *Tous les résultats montrent qu'il faut distinguer l'apparition des feuilles successives d'une tige et l'apparition d'une nouvelle tige mais il y a bon accord entre les auteurs sur la nature des facteurs conditions du milieu intervenant sur les deux phénomènes.*

*Cependant :*

- *Les résultats les plus fouillés ont été établis sur d'autres cultures que le blé (or il existe des différences de réaction à la nutrition azotée, entre orge et blé par exemple (WATSON, 1936, cité par ASPIN, 1961).*
- *Les processus d'émission des feuilles et talles par les tiges du pied autres que le brin-maitre, sont peu abordés.*
- *Les études qui portent sur des cultures au champ sont les moins finies. Or, la hiérarchie des facteurs selon leur influence apparaissant très tributaire du type de milieu et des conditions d'expérience dans lesquels sont établis les résultats, on ne peut sans précaution, les extrapoler aux conditions culturales du champ.*

## D - CROISSANCE DU PIED ET DIFFÉRENCIATION DE L'ÉPI JUSQU'AU STADE B

### I - CROISSANCE DES PARTIES AÉRIENNES

#### 1 - Les facteurs climatiques

Jusqu'au stade B du brin-maitre, la croissance du pied consiste essentiellement en une croissance foliaire. Les facteurs climatiques *semblent jouer un rôle essentiel*. De nombreux travaux étudient l'action de la température, de la photopériode et du rayonnement, en milieu très contrôlé ; les critères de croissance de la feuille, permettant un suivi non destructif, sont en général utilisés : sa largeur, sa longueur, son épaisseur.

L'action des facteurs climatiques apparaît très complexe et met en cause nombreuses interactions qui semblent en partie dépendre des gammes utilisées d'autre part, celles-ci étant généralement très différentes de celles des conditions climatiques naturelles, nous retiendrons ici principalement les résultats de GESLIN (1944 - Thèse) obtenus au champ : GESLIN montre que l'allongement journalier d'une feuille est proportionnel à la température jusque début mars, puis au "facteur physique d'action"  $t \sqrt{R_g}$ , dans lequel "t" représente la température moyenne sur le nyctimère, "R<sub>g</sub>" le rayonnement global. Il attribue l'influence de ces deux facteurs à leur intervention dans les processus de la photosynthèse. Il existerait en fait un optimum de température pour la croissance de la feuille voisin de 20°C pour l'extension en longueur et largeur, 15°C pour l'épaisseur (FRIEND et al., 1962,

## 2 - Les facteurs nutritionnels

Les facteurs climatiques fixeraient la croissance potentielle de la feuille (MILTHORPE et MOORBY, 1974), mais *la réalisation dépendrait étroitement de la quantité de nutriments fournis à la feuille*, en particulier de la quantité d'azote (MILTHORPE et MOORBY, 1974) et d'hydrates de carbone provenant de l'assimilation chlorophyllienne des feuilles plus âgées ayant atteint leur expansion maximum (AUSTIN et JONES, 1975). Pendant cette période, la fabrication de matière sèche dépend donc non seulement des facteurs de croissance instantanés, mais aussi passés (histoire de la plante). En situation d'azote non limitant, la taille augmenterait ainsi de feuille en feuille (PUCKRIDGE, 1968).

Enfin, *les différentes tiges du pied n'auraient pas la même vitesse de croissance*, notamment le brin-maitre et les deux premières talles primaires (JONARD, 1964). Le même auteur note aussi que les vitesses relatives de croissance de ces tiges sont différentes selon la variété.

## II - CROISSANCE DES RACINES

Le blé est d'abord alimenté par son système séminal ; mais à la floraison où l'extension du système racinaire est pratiquement maximum (1), il n'en constitue plus qu'une partie infime (≈ 5%) (WILLIAMS, 1962 dans BROUWER, 1966 ; BALDY, 1973b) le reste étant formé de racines adventives (ou nodales) qui commencent à apparaître au début du tallage. Tous les auteurs s'accordent sur l'existence d'une *concordance entre les initiations*, au niveau d'un noeud, d'un bourgeon de talle et de plusieurs bourgeons de racines (BALDY, 1973 b ; MILTHORPE et al., 1974 ; VINCENT, 1977). Ceci est vrai pour chaque tige qui développe ainsi son propre système racinaire. Quand elle est jeune, une talle dépend totalement des éléments minéraux absorbés par la tige-mère ; ses propres racines ne lui confèreraient une certaine (?) indépendance que lorsqu'elle aurait atteint de trois à cinq feuilles (AUSTIN et JONES, 1975). Les liaisons qui subsisteraient tardivement entre tiges ne sont pas clairement établies (QUINLAN, et al., 1962 ; THORNE, 1962 ; BREMNER, 1969).

## III - DIFFÉRENCIATION DE L'ÉPI

Le stade A marque le début de la différenciation des primordia d'épillets ; celle-ci se ferait à une vitesse constante en fonction de la température (HALSE et WEIR, 1974, LELIEVRE et al., 1977 ; GALLAGHER et BISCOE, 1978). Elle se termine approximativement peu avant la formation des premières ébauches d'anthères dans la fleur la plus avancée c'est à dire aux environs des stades B<sub>II</sub> - C<sub>I</sub>, définis par JONARD et al., (1952) (RAWSON, 1970 ; MILTHORPE et al., 1974, a).

Le nombre d'épillets dépendrait de trois grands types de facteurs :

---

(1) Sauf dans le cas de milieux très riches en eau ou azote, où elle peut continuer quelques temps après (EVANS, et al. 1975).

- *La variété*, jouant essentiellement par ses caractéristiques de précocité et d'exigence en vernalisation : plus la phase A-C<sub>1</sub> est longue, plus le nombre d'épillets est élevé.
- *Les facteurs climatiques* en particulier la photopériode et la température dont l'action est très complexe ; il existe une interaction entre ces deux facteurs, dont le résultat diffère selon les gammes étudiées (HALS et WEIR, 1974 ; FRIEND, 1965).
- *Les éléments nutritifs*, en particulier alimentation hydrique et, de façon moins établie, azotée (LANGER et al. sur Fléole, 1966 ; LELIEVRE et al. 1977 ; GRANGER, 1979).

Si on tient compte de la remarque de JONARD et al. (1952), selon laquelle la saillie inférieure d'une ébauche d'épillet pourrait représenter un noeud et la saillie supérieure un entre-noeud à la base duquel prendra naissance le futur épillet, on peut penser à faire un rapprochement entre les structures fructifères et végétatives : l'épi serait un emboîtement de noeuds entre-noeuds reproducteurs tout comme l'appareil végétatif est un emboîtement de noeuds et entre-noeuds végétatifs.

Chez un sorgho photopériodique, plante à floraison terminale définie, comme le blé, FRANQUIN (1972) observe une liaison de type parabolique entre le nombre de grains de la panicule et le nombre total de noeuds de la tige séminale. Il émet l'hypothèse d'une relation définie entre le développement des organes reproducteurs : épis, épillets, grains et celui des organes végétatifs. Le modèle de développement proposé pour le blé par VINCENT et al. met également en cause une relation étroite entre la différenciation de l'apex et l'élongation de la tige : chaque pas du programme floral correspond à la croissance d'un entre-noeud.

S'ils se confirment, ces résultats pourraient contribuer de façon importante à éclairer la cohérence du fonctionnement interne de la plante.

### E - MONTAISON - ÉLABORATION DU NOMBRE DE GRAINS

La croissance du pied s'accélère brusquement lorsque l'apex du brin-maître atteint le stade B (cf. redressement de la pente de la courbe de croissance : GESLIN 1944 ; JONARD, 1964). La date de ce stade semble dépendre de façon relativement complexe de la température et de la photopériode ; selon FRANQUIN, 1974 et HOUDON, 1978, l'exigence en somme de degrés-jours deviendrait d'autant plus faible que la photopériode est longue. Le stade B se réaliserait lorsque le produit :

$$(\sum T - A) (\bar{H} - H_c)$$

atteint une valeur K, caractéristique de la variété (FRANQUIN, 1974) ;

$\sum T$  = températures cumulées au-dessus du zéro de végétation.

A = "temps minimal, modulé par la température, nécessaire à la plante pour atteindre le stade B ;

$\bar{H}$  = photopériode moyenne

H<sub>c</sub> = photopériode critique .

L'intervention de la photopériode amortit, pour une variété donnée et en milieu donné, les répercussions de la variabilité de la date de semis sur celle de la date de début de montaison.

Cette accélération de la croissance du pied correspond au *début de l'allongement rapide des entre-nœuds d'un certain nombre de tiges*, restées court-nouées depuis leur formation pendant la phase végétative de la tige (JONARD, KOLLER et VINCENT, 1952). Pour le brin-maître, cette élongation commence quand son apex atteint le stade B, sa vitesse s'accroît nettement aux environs des stades B<sup>II</sup>-C<sub>1</sub> (JONARD et al., 1952) ou : "longueur de tige + épi  $\approx$  1 cm" (GESLIN, 1944).

Pour les talles, ce changement morphologique ne semble pas avoir été repéré par rapport à leur propre stade de développement.

En même temps que la tige s'allonge, les pièces florales se différencient ; quelques jours après la fin de la montaison, le nombre d'ovules par épi est fixé. La phase de montaison correspond donc à la mise en place du nombre d'épis et du nombre de grains par unité de surface.

## I - DÉTERMINATION DU NOMBRE D'ÉPIS

L'augmentation très rapide de la matière sèche du pied et de la surface foliaire pendant cette phase, masque en fait *l'existence de deux évolutions très différentes au sein de la population herbacée* : pendant que certaines tiges montent et produisent un épi, d'autres meurent (on parle de régression).

La détermination du nombre d'épis a été longuement étudiée tant à l'échelle du pied que du peuplement.

### 1 - Etudes globales

- Les travaux les plus anciens des agronomes portent sur les variations du nombre d'épis selon les techniques culturales utilisées : fertilisation azotée, densité de semis, variété. Ces essais conduits au champ (WATSON, 1939 ; COIC, 1950, 1956, 1959 ; VAN DOBBEN, 1966 ) ou en pots (THORNE, 1962 .) font apparaître *l'influence prépondérante des conditions de nutrition* en particulier azotée, hydrique et carbonée. C'est ainsi qu'est interprétée la liaison négative généralement constatée entre nombre de pieds et nombre d'épis par pied.

Mais ces résultats sont surtout *constatatifs*.

- Ils ont donné lieu par la suite à de nombreuses expérimentations visant à éclairer les modalités d'action des facteurs identifiés ; la plupart des auteurs, tenant compte de la chronologie du cycle de la plante, ont recherché une liaison entre caractéristiques de la population herbacée (= état initial) et nombre d'épis. Mais, étant implicitement influencés par la définition littérale du nombre d'épis, les critères qu'ils considèrent se limitent au nombre de talles herbacées ou au pourcentage de ces talles qui donnent un épi. La synthèse et l'interprétation des résultats sont compliquées du fait de cette présentation hétérogène sous forme de nombres soit relatifs, soit absolus. Il faut d'autre part, distinguer les résultats provenant de comparaisons des tallages-épis inter-années et intra-année :

### 1.1. INTER-ANNÉES

*Les résultats sont généralement concordants :*

- Un effet des conditions climatiques en début de montaison sur le nombre de talles herbacées qui montent (JONARD, 1964 ; THORNE, 1973 ; ISHAG et TAHA, 1974) : *une température moyenne plus élevée à ce moment-là provoquerait une diminution du pourcentage de talles évoluant en épi.* THORNE (1973) émet plusieurs hypothèses pour expliquer ce rôle de la température :

- : Dominance apicale plus faible aux températures les plus basse

- : Respiration plus faible, d'où consommation moindre de glucide qui seraient ainsi disponibles en plus grande quantité pour les talles.

- D'autre part, lorsque plusieurs variétés soumises à des techniques culturales identiques, sont comparées plusieurs années de suite le sens des différences des nombres d'épis qu'elle produisent se maintient stable entre années (THORNE, 1962 ; JONARD, 1964 ; KRISNAMURTHY, 1963 dans BUNTING et DRENNAN, 1966). *On peut donc parler d'un "effet variété", entraînant, même à nombre de talles herbacées identiques, une variabilité du pourcentage qui monte.* Ces différences pourraient être liées à la précocité de la variété (vitesse de développement) (ISHAG et TAHA, 1974), à des vitesses de croissance relatives talles-brin-maître différentes (JONARD, 1964), mais aussi à des métabolismes de l'azote différents (BUNTING et al., 1966, citant ZIERSEL).

### 1.2. INTRA-ANNÉE

*Les résultats sont beaucoup plus confus :*

- Une même année, pour une même variété soumise à différents traitements (azote, densité), la relation nombre de talles herbacées / nombre de talles épis est très variable : liaison de type linéaire (PUCKRIDGE, DONALD, 1967), pas de liaison (LANGER, 1966 ; BREMNER, 1969). L'interprétation de ces contradictions est difficile :

- : Les facteurs autres que ceux mis en variation sont mal ou pas tout contrôlés, si bien que les traitements expérimentaux ne peuvent en fait être clairement définis (PUCKRIDGE, DONALD, BREMNER, 1969).

- : La variété des tendances peut être imputée à une interaction variété-conditions de croissance.

*L'ensemble de ces études confirme l'influence des conditions de nutrition (principalement azote et lumière) et permet l'identification d'autres facteurs importants dans la détermination du nombre d'épis : climatiques (température), variétaux.*

*Mais les deux grands types de mécanismes invoqués pour expliquer le rôle des différents facteurs, la dominance apicale, la compétition pour les nutriments, restent à l'état d'hypothèses. Les origines de ces deux évolutions des tiges herbacées, vers la régression ou la montée à épi, la nature des tiges qui évoluent dans l'un ou l'autre sens, ne sont pas envisagées dans ces travaux.*

## 2 - Etudes analytiques

Ces préoccupations n'apparaissent que dans quelques travaux plus récents, dans lesquels l'ensemble des tiges herbacées n'est plus pris comme un tout, mais est stratifié, dans la plupart des cas selon l'âge des tiges. L'évolution de chacun des sous-ensembles ainsi formés est alors étudiée sous forme de pourcentages de talles d'un rang donné qui montent (THORNE, 1962 b sur orge ; RAWSON, 1971 ; ISHAG et TAHA, 1968 ; POWER et ALESSI, 1978). On constate que, dans un milieu donné, le taux de mortalité augmente en moyenne lorsqu'on considère des talles de plus en plus jeunes ; celles-ci sont relativement plus affectées quand la fertilisation azotée diminue ou la densité de peuplement augmente. Ce résultat est stable entre variétés et espèces. Plusieurs hypothèses sont avancées.

- a - Mise en cause de l'alimentation de la talle (carbonée, azotée) qui serait plus faible pour les talles les plus jeunes en raison d'une "efficacité" moindre de leur système racinaire (RAWSON, 1971, citant DONALD, 1969) ou d'une position sur la plante plus défavorable (?) par rapport à la circulation des nutriments (LANGER, 1959).
- b - Mise en cause d'un phénomène de dominance apicale, contrôlé par des facteurs hormonaux, ou inexplicé : toute talle qui n'a pas atteint le stade A (BALDY, 1973) ou formé au moins la moitié des épillets du brin-maître lorsque celui-ci atteint le stade B (GRIGNAC, 1965), ne monte pas.

Ces travaux ne donnent pas la possibilité de trancher entre ces hypothèses contradictoires et d'analyser les mécanismes qu'elles recouvrent : ils fournissent un critère intéressant de description des tiges d'un peuplement et des résultats statistiques, mais les observations ou mesures de certaines des caractéristiques des populations sur lesquelles ils portent, qui permettraient seules de tester les hypothèses émises, n'ont pas été faites : observation de l'état de croissance des différentes tiges et les relations entre tiges (hypothèse "a") ou de leur stade au moment du début de la montée (hypothèse "b").

*Ces lacunes tiennent en partie, nous semble-t-il, à l'absence d'hypothèse(s) explicative(s) formulée(s) a priori, justifiant la nature des critères de stratification retenus et imposant les contrôles à faire.*

*En l'état actuel, on est renvoyé à l'interrogation : pourquoi cette influence de l'âge ? Pourquoi les tiges de même âge n'évoluent-elles pas de façon identique ?*

*Ces questions appellent une approche du peuplement herbacé qui considère ses caractéristiques moyennes mais aussi leur distribution, et pour la comprendre, étudie :*



- : les relations entre tiges dans un peuplement,
- : le comportement d'un pied (d'une tige), comme résultant de l'environnement créé par ses voisins. Il s'agirait donc là de considérer un individu donné et non pas un individu moyen comme c'est le cas dans la plupart des travaux qui fournissent des résultats relatifs au pied ou à la tige (par exemple THORNE, 1962, b).

## II - NOMBRE DE GRAINS ET CROISSANCE DES TIGES QUI MONTENT

En conditions culturales habituelles, on peut considérer qu'à la floraison des brins-maîtres, toutes les tiges qui porteront des grains, ont terminé leur montée ; les quelques tiges qui montent après ce stade ("tardillons") sont en effet, en général stériles.

La phase de montaison est sanctionnée par un nombre de grains par mètre carré potentiel à la floraison, définitif quelques jours après la fécondation (THORNE 1973).

*Ce double résultat se retrouve dans la façon dont cette période du cycle est abordée : son étude est axée sur l'analyse soit du nombre de grains, soit de la croissance ; pour une même situation, ces deux aspects sont rarement envisagés ensemble.*

### 1 - Le nombre de grains

Jusqu'à ces dix à quinze dernières années, le nombre de grains était pratiquement seul étudié. Beaucoup de travaux ont suivi l'introduction de la notation de composantes du rendement ; le rendement étant traditionnellement décomposé en Nombre d'épis x Nombre de grains/épi x Poids de 1000 grains, le nombre de grains est généralement considéré à l'échelle de la tige moyenne du peuplement peu à celle du mètre carré.

#### 1.1. FACTEURS ET CONDITIONS DÉTERMINANT LE NOMBRE DE GRAINS PAR ÉPI

Le nombre de grains récolté se détermine pendant une très longue partie du cycle, depuis l'initiation florale jusqu'à quelques jours après la floraison. Il met en effet en cause l'ensemble des étapes de différenciation de l'épi : nombre d'ébauches d'épillets, nombre de fleurs différenciées par épillet, nombre d'ovules fécondés, et les quelques jours suivant la fécondation pendant lesquels se produit un certain nombre d'avortements d'ovules fécondés (JONARD, 1964, qui parle de 2 à 5% de pertes ; VAN DOBBEN, 1966 ; THORNE 1973). Ces différentes étapes apparaissent très sensibles aux conditions climatiques et nutritionnelles qui régissent les processus de photosynthèse et d'alimentation minérale ; le nombre d'épillets par épi étant déterminé très tôt en début de montaison, (cf. p.12), des conditions défavorables pendant la montaison affectent surtout le nombre de grains par épillet, que les auteurs soient bien capables de séparer leur action sur les processus de formation des fleurs ou de fécondation.

Les facteurs qui interviennent de façon prépondérante sont :

- *L'azote* (WATSON, 1939 ; COIC, 1950 ; THORNE, 1962 ; POWER et ALESSI, 1978) : le nombre de grains par épi serait surtout sensible à une compétition précoce, intervenant avant l'épiaison.
- *L'énergie lumineuse* : de nombreuses expériences dans lesquelles les effets d'ombrages ou d'une augmentation de la densité du peuplement sont étudiées, montrent une forte diminution du nombre de grains par épi (PUCKRIDGE et DONALD, 1967 ; WILLEY et HOLLIDAY, 1971 ; THORNE, 1973, BALDY, 1973 - Thèse). Cette diminution est imputée à une réduction de l'éclairement au sein du couvert. Il ne semble pas y avoir de phase critique par rapport à ce facteur (PUCKRIDGE, 1968 ; WILLEY et HOLLIDAY, 1971) ; les conditions d'éclairement seraient importantes pendant l'ensemble de la période de montaison. Selon BALDY (1973 - Thèse), quand l'ombrage intervient dès le stade C<sub>2</sub>, la plupart des fleurs n'évoluent pas ; s'il se produit peu avant l'anthèse, seuls les épillets de la base avorteraient. Diminuant la radiation de moitié peu après l'anthèse, THORNE (1973) provoque une augmentation du nombre d'avortements d'ovules fécondés. Les travaux de WARDLAW (1970) cités par EVANS (1978) et VAN DOBBEN (1966), vont dans le même sens : ce dernier constate qu'une simple courbure de la tige peu après la floraison, et a fortiori une verse, augmentent le nombre de feuilles ombragées et s'accompagnent d'une diminution du nombre de grains par épi.

Il convient néanmoins, nous semble-t-il, d'être prudent par rapport au caractère catégorique de certains résultats obtenus dans des conditions où les autres éléments nutritifs du sol, qui jouent un grand rôle également sur cette composante, sont très mal contrôlés (PUCKRIDGE et DONALD, 1967 ; BALDY, 1973). Les variations du nombre de grains par épi sont probablement alors dues à l'interaction de plusieurs facteurs.

- *L'alimentation hydrique* : un déficit hydrique diminue le nombre de grains soit en provoquant une réduction de la croissance de l'épi et du nombre de primordia qui se développent, soit en perturbant les processus de production de gamètes fertiles et de fécondation des ovules (AUSTIN et JONES, 1975). Travaillant dans le Bassin Parisien, JONARD (1964) trouve une corrélation négative entre le nombre de grains par épi et l'évapotranspiration potentielle pendant la phase C<sub>2</sub>- F. La période fécondation - post-fécondation apparaît d'autre part particulièrement sensible à un déficit hydrique.

*L'influence de ces différents facteurs semble ainsi mettre en cause une explication unique pour les variations du nombre de grains par épi : les conditions de compétition, soit pour les éléments minéraux du sol - azote - soit pour les produits de la photosynthèse dont l'efficacité dépend directement de la radiation et de l'ETP (BOUCHET et ROBELIN, 1969). Cette interprétation est avancée par de nombreux auteurs (JONARD, 1964 ; VAN DOBBEN, 1966 ; WILLEY et HOLLIDAY, 1971 ; THORNE, 1973). La tendance à une compensation entre nombre de grains par épi et nombre d'épis (JONARD et KOLLER, 1951 ; PUCKRIDGE et DONALD, 1967 ; BOIFFIN et al., 1976) constatée sur une large gamme de densités et conditions de nutrition (PUCKRIDGE, 1967 ; WILLEY et HOLLIDAY, 1971) en est l'expression. Il semble que ce soit la compétition entre tiges qui intervienne (WILLEY et HOLLIDAY, 1971) plutôt qu'entre grains de l'épi comme le suggérait JONARD (1964).*

## 1.2. RELATION ENTRE LE NOMBRE DE GRAINS ET LA FABRICATION DE MATIÈRE SÈCHE A L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU OU DE LA SURFACE

Paradoxalement, bien que constatant l'importance des conditions de crois- sur la détermination du nombre de grains, *très peu d'auteurs ont examiné les liens nombre de grains par épi au mètre carré et croissance par tige mètre carré, ou absorption d'éléments nutritifs.* WILLEY et HOLLIDAY (197 sur orge et blé, émettent sans la vérifier, l'hypothèse qu'un déterminant important du nombre de grains formés par épi serait la matière sèche utili pour la croissance de l'épi, ou plutôt, la matière sèche végétative total formée entre l'initiation florale et la floraison. BOIFFIN et al. (1976), SEBILLOTTE et al. (1978) trouvent en effet une telle liaison : le nombre de grains et la matière sèche paille + balles à la récolte, apparaissent étroitement liés (coefficients de corrélation de 0,95 - 0,98) ; ceci est vrai à toutes les échelles d'observation, surface de taille variable, pi individuel, épi séparé (SEBILLOTTE, 1980).

Un certain nombre d'autres résultats vont dans le même sens, bien que pr le rendement brut : RAWSON (1971) trouve une relation de type linéaire e la matière sèche d'une tige à l'épiaison et le poids de grain qu'elle pr POWER et ALESSI (1978) mettent en évidence une liaison d'abord linéaire p tendant vers une asymptote entre la quantité d'azote prélevée au tallage par une tige et son rendement.

*Ces différents résultats montrent que l'étude de la croissance aide à co prendre l'élaboration du nombre de grains. Une telle approche prend d'au plus d'intérêt lorsqu'on considère les limites de l'étude de la montaison par ses deux composantes : nombre de grains par épi x nombre d'épis : l'existence d'une compensation d'ampleur variable entre ces composantes, gêne l'analyse du nombre de grains par épi qu'on ne peut faire indépenda de celle du nombre d'épis (BOIFFIN et al., 1976).* Le fait que ces compos soient considérées à la récolte, c'est à dire lorsqu'elles sont totaleme déterminées, constitue un autre inconvénient : elles représentent un bil auquel on est incapable la plupart du temps d'associer une cinétique, d' la difficulté pour expliquer le résultat obtenu, même lorsque les facteu les plus importants du milieu sont bien suivis. Ceci ressort nettement d l'analyse précédente du nombre de grains par épi, pour lequel nous avons plusieurs fois buté sur une impossibilité à dissocier l'action des facte azote, eau ou lumière sur les étapes successives de la formation de cett composante. Il n'en reste pas moins qu'une telle approche permet de bien classer les traitements étudiés et ainsi, d'identifier les principaux fa en cause dans la détermination du nombre de grains (FLEURY, 1974 ; SEBILLOTTE et al., 1978).

## 2. - La croissance pendant la montaison

Les études de l'évolution du poids sec de la plante ou du peuplement, son pour la plupart récentes et restent peu nombreuses. Elles se répartissent en deux grands types selon que l'un ou l'autre des deux processus indispe sables à la fabrication de matière sèche, photosynthèse et alimentation m rale, est considéré:

## 2.1. INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES ET MICRO-MÉTÉOROLOGIQUES

Nous n'entrerons pas dans le détail des mécanismes de la photosynthèse ; nous nous limiterons à l'examen des principaux facteurs qui déterminent des variations de l'activité photosynthétique.

Des travaux déjà anciens montrent l'importance de la température et du rayonnement global sur la croissance : travaillant sur dix années successives, GESLIN (1944) établit que l'allongement journalier d'une feuille ou la croissance journalière du pied, est une fonction pratiquement linéaire du "facteur physique d'action"  $t\sqrt{R_g}$  dont nous avons vu la signification et l'interprétation (p. 18). JONARD (1964), considérant un nombre d'années moindre et une gamme de dates de semis plus restreinte, ajuste bien la croissance du pied sur l'ensemble du cycle par une courbe exponentielle de la somme de degrés-jours seule. Les énormes progrès accomplis dans les techniques bioclimatologiques et micro-météorologiques ont permis de préciser l'action de ces facteurs :

### 2.1.1. La température, l'évapotranspiration

La photosynthèse est très sensible à la température ; la photosynthèse nette serait optimum pour une température comprise, pour le blé, entre 10-15° et 25-30°C (STOY, 1965 et MURATA et IYAMA, cités par EVANS, 1975 ; FRIEND, 1966). Au delà de 30-35°C, la photorespiration et la respiration à l'obscurité augmentent. *Cet optimum dépendrait dans une certaine mesure des autres conditions de croissance, en particulier de l'alimentation hydrique ; en l'absence de déficit climatique (1), une augmentation de 10 à 35°C favoriserait l'ouverture des stomates. En revanche, un déficit climatique irait en sens inverse de cette action (AUSTIN et JONES, 1975) : lorsque la demande climatique (ETP) devient supérieure aux possibilités de transpiration de la plante, il se produit une diminution de la photosynthèse (BOUCHET et al) attribuée à deux effets*

: fermeture des stomates freinant les échanges de gaz (de PARCEVAUX, 1963 ; WARDLAW, 1967 dans EVANS et al 1975).

: un effet direct : réduction de la turgescence des cellules et modification de la morphologie des feuilles (tendance à l'enroulement) (AUSTIN et JONES, 1975) qui diminue la quantité de lumière interceptée et les échanges de gaz avec l'atmosphère.

Remarque - Traditionnellement, la température prise en compte est la température relevée à 2 mètres sous-abri. Il semble que ce ne soit qu'un indicateur grossier ou même inadapté de la température réellement efficace dans les processus de la croissance. Ce serait la température au niveau de l'apex (PEACOCK, 1975) ou l'équilibre température des racines-température des parties aériennes (KIRKHAM et AHRING, 1978) qui selon ces auteurs aurait une signification biologique.

---

(1) On parle de déficit climatique lorsque la quantité d'eau fournie par les pluies devient inférieure à celle perdue par évapotranspiration du sol et du couvert végétal.

## 2.1.2. La lumière

### 2.1.2.1. Pénétration de la lumière dans le couvert

La lumière, facteur essentiel de la photosynthèse, est très invoqué comme facteur limitant la croissance du peuplement, surtout pendant la montaison qui correspond à une très forte augmentation de l'encombrement de l'espace (DONALD, 1963 ; BALDY, 1973). Pourtant, la saturation des chloroplastes d'une feuille ou d'une tige isolée demande une énergie lumineuse relativement faible, très inférieure à l'énergie incidente (les chiffres les plus fréquemment cités correspondent à la moitié ou le tiers de l'énergie incidente en plein midi par temps clair). Mais dans un couvert, du fait du recouvrement partiel entre les feuilles de plantes, contiguës surtout, les conditions d'éclairement sont très hétérogènes : plusieurs travaux montrent en effet que la pénétration du rayonnement incident dans un peuplement est bien décrite par la loi de BEER (MONSI et SAEKI, cités par DONALD, 1963 ; SCIEZ, 1974, cité par GALLAGHER et BISCOE, 1978).

$$I = I_0 e^{-kL}$$

avec :  $I_0$  = énergie incidente au-dessus de la culture

$I$  = énergie incidente au niveau du couvert d'indice foliaire  $L$  lorsqu'on s'enfonce vers le sol

$k$  = coefficient d'extinction.

Ainsi :

- L'extinction de la lumière, lorsqu'on se rapproche du sol, est très rapide. Il peut y avoir saturation des feuilles du sommet alors que celles de la base ont un bilan photosynthétique négatif.
- L'architecture du couvert joue un rôle essentiel ; intervient surtout :
  - : l'inclinaison des feuilles et leur état physiologique (coefficient  $k$ ) (CHARTIER, 1966 ; BALDY, 1973) : celle-ci varie selon les variétés qui ont un port plus ou moins dressé, mais aussi, pour une même variété, dans le temps et selon l'âge des feuilles (LEDENT, 1978). Pendant la montaison, les valeurs de " $k$ " se situeraient aux alentours de 0,3-0,5 (SCIEZ, 1974 in GALLAGHER et BISCOE, 1978).
  - : le nombre d'étages foliaires et leur densité d'occupation qui déterminent le LAI (=L), sont les principales sources de variation des conditions d'éclairement à l'intérieur d'un couvert, dans le temps, et entre situations culturales : le LAI passe de 0,5 à peu près au début du tallage pour des densités normales de peuplement (BALDY, 1973), il atteint des valeurs de 6-9-10 à l'épiaison, moment auquel il est maximum. PUCKRIDG et DONALD (1967), comparant les LAI de peuplements de densités différentes couvrant une très large gamme, relèvent début montaison des LAI de 0,1 ; 0,5 ; 3,2 ; 5,2 pour des densités respectives

1,5 ; 7 ; 35 ; 179 plantes par m<sup>2</sup>. Les variations de l'indice foliaire sont les principales causes, lorsque les éléments nutritifs du sol ne sont pas limitants, des variations de la matière sèche fabriquée. Celle-ci résulte en effet de l'assimilation nette par unité de surface de feuille (NAR), intégrée sur l'ensemble de la surface photosynthétisante du peuplement. Or les variations du NAR, principalement dues aux conditions climatiques, apparaissent beaucoup plus réduites entre milieu et variétés que celles du LAI (WATSON, 1962).

- . Si le LAI est très faible (début de végétation, densité pieds faible), le gaspillage d'énergie est généralement très important (WATSON, 1971): dans les conditions d'expérience de PUCKRIDGE et DONALD (1967), 73% et 5% de l'énergie incidente en plein midi arrivent au sol, pour des LAI de 0,3 et 2,2 respectivement (densité = 35 et 184 pieds par mètre carré). La production de matière sèche est alors limitée par les dimensions des surfaces captrices, non par l'énergie utilisable.
- . Le LAI augmentant, une fraction de plus en plus importante de cette énergie est interceptée ; la photosynthèse augmente. La plupart des auteurs observent une quasi-proportionnalité entre LAI et photosynthèse nette (KING et al., 1967 et PUCKRIDGE et al. 1971 dans EVANS, 1975) ou interception de la lumière (PUCKRIDGE et DONALD, 1967 ; HODGES et KANEMASU, 1977), jusqu'à des LAI de 5 et 9 selon les expériences. Au-delà, la croissance plafonne, voire diminue (THORNE, 1973).

Il existe donc un LAI optimum, correspondant à une vitesse de photosynthèse maximum du couvert : il permet une interception quasi-totale de la lumière incidente, de l'ordre de 95%, telle que les feuilles de la base aient sur une période de vingt-quatre heures, un bilan photosynthétique légèrement positif (DONALD, 1963 ; WATSON, 1971 ; THORNE, 1973).

La variabilité du LAI optimum n'est pas surprenante : sa valeur est en effet très dépendante de l'ensoleillement du lieu considéré (LAI optimum généralement supérieur en climat méditerranéen et par temps clair (STERN et al., 1961 dans DONALD, 1963; KVET et al. 1971). Elle dépend également du port de la variété utilisée (LAI supérieur pour ports plus dressés (COOPER et al., 1971) et aussi des autres conditions de milieu en particulier de la nutrition azotée (NATR, 1975 dans BISCOE et GALLAGHER, 1978).

#### 2.1.2.2. Compétition pour la lumière dans un peuplement

*Le LAI optimum correspond à une activité photosynthétique maximum de l'ensemble du couvert mais pas de chacune des plantes qui le constituent : les feuilles de la base sont en effet loin de la saturation. On dit qu'il y a compétition pour la lumière au sein du peuplement, bien qu'en fait, il s'agisse souvent plus d'une impossibilité pour certaines*

surfaces vertes à intercepter la lumière, que d'une quantité d'énergie globale limitante. La compétition pour la lumière est très souvent invoquée comme limitation de la croissance pendant la montaison, mais on dispose de très peu d'éléments qui soient totalement convaincants. Les bilans de  $CO_2$  et les techniques d'étude de la photosynthèse, déjà très utilisés à l'échelle de l'organe, ne commencent à pouvoir être envisagés que depuis peu ; les mesures de l'éclairement et de la croissance au même point sont rares. La plupart du temps, l'incidence de l'environnement lumineux sur la croissance est étudiée indirectement en comparant le comportement de différents étages du couvert qui est découpé en tranches (Exemple BALDY, 1973 - Thèse). Une telle démarche suppose que les conditions de milieu autres que la lumière soient isolées et suffisamment contrôlées, en particulier les éléments nutritifs du sol. Cette préoccupation semble très peu présente dans un certain nombre de travaux (pas de contrôle : WILLEY et HOLLIDAY, 1971 ; BALDY 1973d, ou alimentation supposée non limitante : PUCKRIDGE et DONALD, 1967). Les interprétations avancées sont alors sujettes à caution.

D'autre part, les effets de la compétition pour la lumière sont souvent envisagés globalement, sur la croissance totale du peuplement ou du pied moyen. Or la répartition de la lumière dans le couvert est très hétérogène, non seulement entre étages foliaires d'une même tige, mais aussi entre pieds (pieds plus ou moins chétifs) et entre tiges (tiges d'âges différents, montées décalées). Certains auteurs ont alors essayé de caractériser cette hétérogénéité (mesures d'éclairement à différentes hauteurs) et en même temps, de suivre la croissance par tranches de hauteur recevant des éclaircissements de plus en plus faibles (BALDY, 1974). Mais, outre la critique précédente, cette approche nous semble tout à fait insuffisante : quels sont les pieds, les tiges, qui occupent ces étages ? Comment se créent les rapports dominants-dominés que constate BALDY, par exemple ? Quels sont les liens entre âge d'une tige, différences de levée entre pieds d'une part et position du pied ou de la tige par rapport aux autres pieds et tiges d'autre part ? Comment les deux principales techniques culturales dont on connaît l'importance pour la composition et la croissance du peuplement - densité et nutrition azotée - interviennent-elles sur les caractéristiques de l'architecture du couvert ?

L'éclaircissement de ces différentes questions nous semble indispensable pour comprendre les modalités d'action de la compétition pour la lumière sur la croissance du peuplement. Les conditions d'éclairement étant fixées par le climat, l'amélioration des variétés par rapport à leur efficacité dans la photosynthèse étant nécessairement lente, une telle compréhension serait certainement un des moyens les plus efficaces pour mieux raisonner les techniques culturales en fonction d'une meilleure utilisation du rayonnement incident.

## 2.2. INFLUENCE DE L'ALIMENTATION MINÉRALE SUR LA CROISSANCE

### 2.2.1. L'absorption des éléments nutritifs

L'alimentation minérale de la plante met en cause :

- le contact racines-éléments à absorber
- l'absorption des éléments proprement dite
- le transfert des éléments absorbés vers les parties aériennes.

La mise en contact entre éléments nutritifs et racines dépend essentiellement de l'humidité du sol (transport passif par flux d'eau pour les nitrates et sulfates surtout ; transport par diffusion pour les éléments adsorbés : P, K, Ca, Mg).

Nous n'entrerons pas dans le détail des mécanismes de l'absorption ; nous remarquerons seulement que l'activité d'absorption proprement dite de la racine ne semble jamais constituer le facteur limitant de l'alimentation de la plante, qui serait au contraire le plus souvent dépendante du ré-approvisionnement de la rhizosphère (MAERTENS, 1979). La circulation des ions en particulier P et K, dans le sol étant limitée, la densité racinaire est un élément essentiel de ce ré-approvisionnement, d'autant plus que le milieu est pauvre. Le plus fréquemment pourtant, la croissance racinaire est considérée sous l'angle du rapport des matières sèches aérienne et racinaire (BROUWER, 1966) rarement en tant que telle. Les quelques travaux qui s'attachent à une caractérisation de la densité racinaire elle-même, montrent l'importance pour le niveau de prospection du sol :

- : de l'état structural du sol (porosité)
- : de son état hydrique au moment de la croissance des racines (HENIN et al., 1969)

BOIFFIN et al. (à par.) trouvent sur blé, un lien étroit entre état structural, densité racinaire (note visuelle) et réponse du nombre de grains par mètre carré à la fumure azotée.

Mais l'étude du rapport M.S. aérienne/M.S. racinaire a permis de mettre en évidence l'influence d'un certain nombre d'autres facteurs sur la croissance des racines : le rapport diminue avec la richesse du milieu en azote, augmente au contraire quand la température ou la lumière disponible diminuent (BROUWER, 1966 ; EVANS, 1975).

### 2.2.2. La croissance des parties aériennes

Sous nos climats, l'azote est le facteur qui limite le plus couramment la croissance pendant la montaison. Un grand nombre de travaux examinent la réponse de la matière sèche des pailles à la fertilisation azotée (quantité totale, mode d'apport) en particulier, parmi les premiers : WATSON, 1939 ; COIC, 1950 ; THORNE et al., 1955 ; THORNE, 1962 ; VAN DOBBEN, 1966.

La réponse à l'azote est toujours forte, surtout lorsque l'apport est fait avant la mi-montaison ; la part imputable à l'augmentation du nombre d'épis et de la matière sèche par tige est variable selon



les auteurs et selon les conditions d'expérience (THORNE, 1962). Cette variabilité de comportement n'est généralement pas analysée, la seule mesure de matière sèche est faite à la récolte. Or COIC(1956) en particulier, montre que la réponse observée à un moment donné du cycle dépend des besoins du peuplement à ce moment, ces besoins sont fixés par l'état de croissance du peuplement et par les conditions d'alimentation pendant les phases précédentes. Cette constatation contient en germe l'idée d'une étude de la dynamique de la croissance et de l'absorption de l'azote. Vingt ans pourtant, ce type d'approche reste peu fréquent. Les quelques études de courbes de croissance en fonction de la fertilisation azotée appliquée, pour la plupart récentes, fournissent quelques premiers éléments :

- : Tant pour le pied que pour la tige, on retrouve une croissance de type exponentiel quel que soit le niveau de fumure. Mais pour celui-ci diminue, la vitesse de croissance (pente de l'exponentielle) est plus faible. En même temps, dans les rares cas où elle est étudiée, (THORNE, 1962 ; JONARD et ODENT, 1967 ; POWER et ALESSI, 1978) la teneur en azote de la matière sèche apparaît réduite.
- : Un des apports importants de ces travaux est d'envisager la croissance non seulement du pied ou de la tige moyenne, mais aussi des tiges d'âges différents. Quel que soit le niveau de fumure, les matières sèches restent classées dans l'ordre des dates des applications des tiges (RAWSON, 1971 ; POWER et ALESSI, 1978). Mais lorsque la compétition pour l'azote (intra-plante : études en pieds isolés ; intra et inter-plantes : étude en peuplement) est plus forte, la réduction de croissance est relativement plus importante pour les tiges les plus jeunes, tige de coléoptile exclue (THORNE, 1962, a ; la matière sèche des brins-maitres restant relativement peu affectée dans une gamme de fumure assez large (THORNE, 1962, a; BREMNER, 1969 ; POWER et ALESSI, 1978).

Cette influence de l'âge se retrouve sur la quantité d'azote prise par chaque tige (THORNE, 1962, a; POWER et ALESSI, 1978) mais essentiellement semble-t-il, à cause des différences de matière sèche : la teneur en azote apparaît en effet peu différente quel que soit la tige considérée. La légère supériorité constatée pour les talles à une date donnée doit-elle seulement être reliée à leur âge plus jeune, comme POWER et al. en émettent l'hypothèse (hypothèse conforme aux résultats de JONARD et ODENT (1967) : le pourcentage d'azote dans la matière sèche diminue pour une tige au stade A à la maturité). Les stades des talles n'étant jamais observés, on ne peut répondre.

- : Il semble y avoir une certaine contribution de la matière sèche des talles qui disparaissent à la croissance de celles qui montent (THORNE, 1962 ; LUPTON et PINTHUS, 1969 ; AUSTIN et JONES, 1975 ; BREMNER, 1969), surtout lorsque le milieu est pauvre en éléments nutritifs ; mais elle reste relativement restreinte : on n'observe pas au moment de la régression, de discontinuité dans les courbes de croissance des tiges qui montent (THORNE, 1962), ou elle est très transitoire (BREMNER, 1969).

Plusieurs lacunes importantes limitent la portée de ces premiers résultats :

- : Si le facteur azote étudié est, dans ces expériences, en général bien isolé, la compétition pour l'azote sur les différents traitements apparaît par contre souvent mal caractérisée :
    - le mode de fractionnement des apports n'est pas précisé,
    - la quantité d'azote prélevée par la tige, la plante ou le peuplement est rarement contrôlée,
    - l'apparition de la compétition n'est pas datée, en particulier par rapport à un stade de développement.
  - : Ces études restent d'autre part, très descriptives ; aucune modélisation de la croissance en fonction du facteur étudié n'est tentée. Et même, la sommation journalière des températures, comme compteur du temps physiologique (DURAND, 1967 ; VINCENT, 1977) n'est pas utilisée ; toutes les courbes sont tracées en fonction du temps exprimé en jours.
  - : Enfin, les phénomènes décrits ne sont jamais resitués sur une échelle de stades, en particulier pour les talles : les inter-actions stade de développement-croissance ne sont pas envisagées.
- La richesse des interprétations et les possibilités d'extrapolation des résultats en sont considérablement réduites.

## F - POIDS DU GRAIN

La période fécondation-maturité correspond au remplissage et à la maturation des sites d'accumulation formés pendant les phases précédentes.

La croissance initiale du grain concerne surtout ses enveloppes ; le grain acquiert sa longueur définitive dès quinze à vingt jours après la fécondation (JONARD, 1960) ; puis le volume de l'endosperme augmente rapidement, à la fois par division cellulaire et par l'accumulation d'amidon qui commence une à deux semaines après l'anthèse. Pendant les deux à quatre semaines suivantes, c'est à dire l'essentiel de la période de remplissage, la croissance du grain est pratiquement linéaire (EVANS et RAWSON, 1970, in THORNE, 1973 ; BREMNER, 1972 in EVANS, 1975) ; puis elle se rapproche asymptotiquement du poids sec final tandis que la quantité d'eau dans le grain d'abord se stabilise (palier hydrique<sup>(1)</sup>) puis diminue très rapidement (EVANS, 1975). On peut ainsi distinguer deux phases :

- Une première, de croissance des enveloppes et accumulation de substances dans le grain, surtout amidon et protéines. C'est la période de remplissage proprement dite.
- Une seconde, de dessiccation du grain.

Le poids final d'un grain résulte d'une part du nombre de sites d'accumulation mis en place par unité de surface (le nombre de grains), d'autre part de la masse de métabolites synthétisés sur la même surface (amidon et protéines) et transférés jusqu'au grain.

---

(1) GESLIN - JONARD, 1948.

La détermination du nombre de grains a été précédemment analysée :

La quantité de métabolites stockés dans le grain dépend :

- de l'activité des sources, principalement des surfaces photosynthétisantes
- des migrations des métabolites des sources vers les grains (puits) (1)

## I - LES "SOURCES" D'HYDRATES DE CARBONE ET D'AZOTE

### 1 - Nature des sources

L'origine de l'azote et des hydrates de carbone du grain qui entrent dans la constitution de ses deux matériaux les plus importants, l'amidon et les protéines, a fait l'objet de nombreuses études.

Dans la plupart des cas :

- *L'azote du grain provient principalement de la mobilisation de l'azote des feuilles et tiges absorbé avant la floraison (JONARD et ODENT, 1967 ; PUCKRIDGE et DONALD, 1967 ; RAWSON et DONALD, 1969 dans EVANS, 1975).*
- *Par contre, les réserves de l'appareil végétatif ne contribuent généralement que pour une faible part à la fourniture d'hydrates de carbone ; chiffres les plus couramment cités ne dépassent pas 10-20% (LUPTON, 1968 ; RAWSON et HAFSRA, 1969 dans THORNE, 1973). L'essentiel des hydrates de carbone provient des surfaces photosynthétisantes situées au-dessus du dernier noeud : épi, col de l'épi, dernière feuille (LUPTON, 1968 et STANLEY, 1965, cités par THORNE, 1973 ; WARDLAW, 1975) ; la majeure partie des assimilats de l'avant dernière feuille est utilisée pour l'alimentation des parties basales de la plante (RAWSON et HAFSRA, 1969 dans THORNE, 1973 ; AUSTIN et JONES, 1975).*

Ce sont les tendances les plus fréquemment observées ; mais on observe une variabilité importante :

- a - *des contributions respectives des matériaux de réserve ou synthétisés (absorbés) pendant le remplissage du grain :*
  - : en conditions d'alimentation azotée tardives très favorables (appoint d'azote tardif, bon état hydrique), jusqu'à 50% de l'azote du grain peut provenir d'une absorption après la floraison (EVANS, 1975)
- b - *des contributions respectives des différents organes de la plante :*
  - : selon les expériences, les contributions des épis, feuilles, tiges sont estimées respectivement à 10-60%, 20-70%, 20-40% ! (AUSTIN et JONES, 1975).

---

(1) WATSON (1971) définit :

- la sink-strength comme la vitesse de croissance par unité de surface, organes reproducteurs de la plante, quand la fourniture de photosynthétats n'est pas limitante.
- la sink-capacity comme l'intégrale de la sink-strength sur la période de transfert des photosynthétats lorsque la fin de celle-ci est due à des facteurs internes aux puits, et non à la fourniture de photosynthétats

- Ces divergences s'expliquent en partie par la diversité des méthodes d'estimation qui sont plus ou moins perturbantes pour la plante (défoliation, ombrage) ; les expériences utilisant le  $^{14}\text{C}$  donnent des résultats moins variables.

AUSTIN et al. (1975) obtiennent pour les contributions des différents organes, les chiffres suivants :

- épi : 15%
  - dernière et avant-dernière feuille : 80% dont 9% pour les gaines
  - col de l'épi : 6% (moyenne pour 6 variétés)
- Mais les conditions de milieu interviennent également pour une large part : par exemple, des conditions défavorables après la floraison (alimentation hydrique, azotée, parasitisme foliaire) augmentent la contribution des surfaces vertes basales de la plante (WARDLAW, 1967 ; ASANA, 1961 dans EVANS, 1975)
- La variabilité de l'importance de la photosynthèse de l'épi est accentuée par la présence ou l'absence de barbes qui peuvent doubler la vitesse de photosynthèse de l'épi (EVANS et RAWSON, 1970, dans THORNE, 1973).
- Ce n'est là qu'un des aspects de l'influence de la variété qui modifie aussi la contribution des autres organes (tiges, feuilles) (LUPTON, 1966 ; EVANS et DUNSTONE, 1970 dans EVANS, 1975).

## 2 - L'activité photosynthétique pendant le remplissage du grain

La quantité d'hydrates de carbone produits met en cause l'efficacité photosynthétique (NAR) et la durée de vie des feuilles (LAD).

### 2.1. L'EFFICACITE PHOTOSYNTHEIQUE (NAR)

Le NAR dépend de façon prépondérante de la radiation incidente : de nombreux travaux montrent l'existence d'une corrélation positive entre ces deux caractéristiques (WATSON, 1952 ; BLACKMAN et BLACK, 1959 dans KVET, 1971). L'influence de la température apparaît par contre plus variable (KVET, 1971). Les conditions de nutrition semblent intervenir dans une mesure bien moindre que les composantes climatiques (WATSON, 1952) ; un déficit climatique, une alimentation minérale limitante, diminueraient cependant l'activité photosynthétique.

Cette activité diminuerait d'autre part, au cours du cycle, du fait de l'augmentation de l'ombrage mutuel entre plantes (KVET, 1971).

### 2.2. DUREE DE VIE DES FEUILLES (LEAF AREA DURATION = LAD)

L'importance de la photosynthèse après l'épiaison pour la fourniture des hydrates de carbone au grain (> 90% dans la plupart des cas) a amené WATSON (1971) à définir la "Leaf area duration" : intégrale du LAI sur la période épiaison maturité et à examiner les relations entre la LAD

et le rendement. EVANS, regroupant ses résultats et ceux de plusieurs autres études, constate que la LAD (1) rend compte d'à peu près 50% de la variabilité du rendement de situations très différentes pourtant (climat, variété, conduite de la culture). Néanmoins, examinée situation par situation, la liaison apparaît plus ou moins étroite : EVANS observe que les corrélations les plus fortes correspondent à des cas où le LA maximum a été atteint bien avant la floraison et a été réduit très précocement en dessous du LAI optimum (qu'il suppose égal à 4), par un déficit hydrique important. En revanche, lorsque le feuillage est resté vert très tardivement, la liaison devient beaucoup plus lâche.

Ainsi, bien qu'uniquement corrélative, cette approche semble *permettre de classer les situations culturales en deux groupes* :

- l'un où les sources limitent la croissance du grain,
  - l'autre où d'autres facteurs limitants sont intervenus,
- et donc d'orienter une analyse plus fine.*

Mais elle présente plusieurs limites :

- Une liaison même étroite entre LAD et rendement ou poids d'un grain fournit peu d'hypothèses explicatives de ce poids : *la variabilité de la LAD peut être due soit à des LAI initiaux différents (mettant en cause les phases antérieures du cycle) ou (et) à une sénescence plus ou moins rapide (mettant alors en cause la période de remplissage*
- . Nous ne reviendrons pas sur l'analyse des LAI Floraison étudiés dans la partie précédente.
- . *La plus ou moins grande précocité du jaunissement des parties photosynthétisantes est en partie variétale. Pour une variété donnée, elle dépend surtout des facteurs et conditions de croissance après la fécondation :*
  - : Des températures élevées (THORNE, 1970 dans THORNE, 1973 ; THORNE, 1971 a ; 1973 ; SPIERTZ, 1977), une nutrition hydrique ou azotée limitante (THORNE, 1955 et 1968 dans THORNE, 1971), accélèrent le jaunissement.
  - : Une attaque parasitaire (foliaire) peut diminuer, dans des proportions importantes, la surface active pour la photosynthèse.

### 3 - Répercussions sur la qualité du grain

Les importances relatives de l'absorption d'azote par les racines et de l'assimilation photosynthétique, sont une des principales causes des variations de la teneur en azote du grain : une sénescence précoce du feuillage affecte davantage le stockage de l'amidon que celui des protéines ; inversement une sénescence tardive entraîne fréquemment un fort poids de 1000

---

(1) La LAD est souvent calculée à partir de la floraison.

grains avec une teneur en azote faible (TERMAN et al., 1969 et Mc NEAL et al. 1972 cités par EVANS, 1975).

Mais on ne constate pas une telle dilution de l'azote lorsque c'est une forte absorption d'azote en fin de végétation qui augmente la durée de vie des feuilles. Ainsi COIC (1956) recommande un apport tardif (épiaison) pour augmenter le poids des grains et leur teneur en protéines (1). FEILLET (1965) constate qu'un tel apport se traduit par une augmentation des protides totaux. L'enrichissement en matériel protéique se ferait au seul bénéfice des protéines du gluten. FEILLET met également en évidence l'importance de l'alimentation en eau : une sécheresse pendant le remplissage du grain provoque également une augmentation de la teneur en gluten.

Ainsi la composition protéique du grain apparaît très dépendante des conditions de nutrition ; la constitution protéique serait en revanche, principalement liée au génotype.

## II - MIGRATION DES MÉTABOLITES VERS LES GRAINS (SINK)

Un certain nombre d'expériences semblent montrer que la migration dans la plante des matériaux issus des sources, peut, en elle-même, limiter leur vitesse de stockage dans le grain (RAWSON et RUWALI, 1972 ; JENNER et al., 1972, b, dans JENNER, 1976). Mais les transports, à l'intérieur de l'épi en particulier, apparaissent très mal connus ; d'autre part, les modèles de migration semblent très différents selon les variétés.

Le seul résultat qui paraît à peu près établi, concerne le rôle de la température : des températures élevées accélèreraient la migration vers l'épi des hydrates de carbone fabriqués dans le reste de la plante (THORNE, 1973 ; SPIERTZ, 1977). Il faut d'autre part souligner que des accidents tels que la verse ou un parasitisme précoce (surtout parasitisme pied) peuvent ralentir dans des proportions importantes l'absorption tardive par les racines et les migrations dans la plante (CARLES, et al. 1960).

## III - CONTRÔLE DES SOURCES ET DES MIGRATIONS PAR LA CAPACITÉ DE STOCKAGE DES GRAINS (PUITS)

Certains auteurs, cités par THORNE (1971), considèrent que le rendement est limité non pas par la quantité d'assimilats fournis aux grains par la photosynthèse, mais par leurs possibilités de stockage (2) ("capacité du puits = sink capacity). Ceci suppose un contrôle par les grains.

---

(1) La teneur en azote des grains varie beaucoup selon leur position sur l'épi, les grains des derniers épillets ou des fleurs distales étant les moins riches (Mc NEAL et DAVIS, 1954 ; BREMNER, 1972 dans EVANS, 1975).

(2) Cette interprétation est indéniable dans le cas de l'échaudage physiologique (GESLIN, JONARD, 1948).

- des migrations des métabolites :

On observe en effet, que les traitements qui diminuent la fourniture de photosynthétats (ombrage, suppression de feuilles), provoquent une augmentation corrélative des migrations de métabolites à partir d'autres organes (RAWSON et EVANS, 1971 ; WARDLAW et al, 1965 dans THORNE, 1973).

- de l'efficacité de la photosynthèse elle-même :

Il ressort d'expériences menées principalement en pots qu'une fraction des parties vertes suffirait à couvrir la croissance du grain qui est observée (RAWSON et EVANS, 1971) : à la suppression artificielle de la photosynthèse de l'épi, la plante réagit par une augmentation du NAR de la feuille culmaire (KING et al., cités par THORNE, 1973). On peut comprendre que dans certaines expériences, le nombre de grains est augmenté sans que la surface foliaire le soit.

Ces interprétations accordant un rôle déterminant aux puits, ne sont qu'une apparence contradictoire avec celles qui, au contraire, privilégient le rôle des sources. THORNE (1973) remarque en effet que ces deux types d'explications correspondent généralement à des conditions de milieu relatives différentes :

- Les études conduites dans des conditions de milieu très favorables à une absorption tardive de nutriments et à une activité photosynthétique importante et prolongée, aboutissent généralement à la conclusion que c'est la capacité d'accumulation des grains qui limite leur poids final (RAWSON et EVANS, 1971 ; WILLEY et HOLLIDAY, 1971).

- La conclusion selon laquelle c'est la fourniture de matériaux par le reste de la plante qui a limité la croissance du grain, est au contraire généralement énoncée à la suite d'expériences où les conditions de croissance ont été moins favorables, amenant une réduction de la LAD. C'est dans ce cas-là qu'on observe une étroite corrélation entre LAD et rendement (FISHER et KOHN, 1966 dans EVANS, 1975 ; PUCKRIDGE, 1968).

L'importance relative des sources et des sinks apparaît d'autre part dépendante du stade de maturation du grain : il est peu probable que les sources soient limitantes en début de remplissage alors que la taille du grain est encore faible et la surface photosynthétisante encore élevée. Au contraire, la vitesse de croissance du grain s'accélérait et la sénescence des organes verts commençant, la fourniture des matériaux de remplissage risque de devenir limitante (WATSON, 1971). Ceci montre bien la nécessité, pour utiliser toute la richesse des concepts de source et sink pour une compréhension du poids final du grain, de confronter sur toute la phase de remplissage, la fourniture instantanée et la vitesse de croissance potentielle des organes de stockage. Cette approche suppose en particulier que soient beaucoup mieux élucidés les processus métaboliques internes au grain qui déterminent sa vitesse de croissance potentielle et sa taille maximum.

Malgré les nombreux points qu'ils laissent obscurs, les différents travaux relatifs au remplissage du grain fournissent un certain nombre d'éléments de modélisation qui peuvent permettre de bien rendre compte des variations de poids de 1000 grains entre différentes situations culturales. Ainsi, dans certains cas :

$$p \approx \frac{\alpha \text{LAD} + \beta}{\text{NG}} \quad (\text{FISHER et KOHN, 1966, dans EVANS, 1975})$$

BOIFFIN et al. (à par.) mettent en évidence, en absence de déficit climatique pendant le remplissage du grain, une relation :

$$p = p_0 - aS_p - bV - cP$$

avec :  $p$  : Poids du grain

$S_p$  = Surface foliaire détruite par le parasitisme au stade laiteux-pâteux

$V$  = Angle de verse x % tiges versées

$P$  = Note parasitisme pied.

Mais il nous semble important de remarquer que les tentatives de modélisation très partielle, portent surtout sur le poids du grain et le rôle des sources en particulier. Aucune description quantitative des variations de la qualité du grain (composition, valeur boulangère) ne semble avoir été entreprise.

---





OPTIONS DU TRAVAIL

ET

RÉSULTATS ACQUIS



POSITION DU SUJET	p. 45
 <u>PREMIÈRE PARTIE : LA STRUCTURE DU PEUPEMENT :</u> CONCEPT - CARACTÉRISATION.	
A - CONCEPT DE STRUCTURE DU PEUPEMENT	p. 49
B - APPROCHE DE LA STRUCTURE D'UN PEUPEMENT DE BLÉ	p. 51
I - OPTIONS PAR RAPPORT A LA DESCRIPTION DES CAPTEURS DES RESSOURCES DU MILIEU	p. 51
II - MODALITES DE CARACTERISATION DES ETATS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT	p. 52
C - ÉLÉMENTS DE CARACTÉRISATION DE LA STRUCTURE D'UN PEUPEMENT AU STADE B <sub>II</sub>	p. 54
I - LES TRAITEMENTS APPLIQUES	p. 55
II - DESCRIPTION DES ETATS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS DU PEUPEMENT AU STADE B <sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE	p. 58
1 - Effet du rang de la tige	p. 59
1.1. ETAT DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES TIGES SELON LEUR RANG	p. 59
1.2. INTERACTION RANG DE LA TIGE - TRAITEMENT.	p. 61
2 - Effet pied	p. 65
2.1. VARIABILITE SELON LES PIEDS DES ETATS DES TIGES D'UN MEME RANG	p. 65
2.2. VARIABILITE SELON LES PIEDS DES ETATS RELATIFS DES TIGES DE RANGS SUCCESSIFS	p. 69
2.3. NOTION DE TYPE DE PIED :	p. 73
2.3.1. Typologie des pieds	p. 73
2.3.2. Origine des types de pieds.	p. 77
3 - Conclusion partielle	p. 83

DEUXIÈME PARTIE : INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT  
SUR L'UTILISATION DES RESSOURCES DU MILIEU

A - DÉMARCHE	p. 87
I - APPREHENSION DE L'UTILISATION DES FACTEURS DU MILIEU	p. 87
II - CONTROLE DE L'EFFICACITE DES TRAITEMENTS	p. 89
B - ANALYSE DES COMPORTEMENTS INDIVIDUELS PENDANT LA MONTAISON	p. 99
I - REGRESSION ET CROISSANCE	p. 99
1 - Analyse du phénomène de régression	p. 103
1.1. MANIFESTATIONS	p. 103
1.2. DATE D'APPARITION	p. 105
1.3. AMPLEUR	p. 107
2 - Analyse de la croissance et du développement des tiges qui montent	p. 109
2.1. DEVELOPPEMENT	p. 109
2.2. CROISSANCE	p. 109
3 - Conclusion partielle	p. 111
II - UTILISATION DES FACTEURS DU MILIEU PAR LES DIFFERENTES TIGES, SELON LEUR RANG	p. 113
1 - Utilisation de l'azote	p. 113
1.1. PROTOCOLE	p. 113
1.2. REACTION DES TIGES D'UN PIED AUX CONDITIONS DE NUTRITION AZOTEE	p. 115
1.2.1. Croissance et développement en conditions d'alimentation azotée pléthorique	p. 115 p. 115
1.2.2. Croissance et développement en conditions d'alimentation azotée limitante	p. 123

1.3. DISCUSSION DU NOMBRE D'EPIS D'UN PIED ; MISE EN EVIDENCE D'UN STADE CRITIQUE PAR RAPPORT A L'UTILISATION DE L'AZOTE	p. 129
--	--------

1.4. EXTRAPOLATION AU CHAMP	p. 133
-----------------------------	--------

2 - Utilisation de l'énergie lumineuse	p. 135
--	--------

2.1. REACTION DES TIGES D'UN PIED A L'ENCOMBREMENT DE LEUR ENVIRONNEMENT	p. 137
---	--------

2.1.1. Influence de l'âge de la tige sur sa position dans le couvert	p. 137
---	--------

2.1.2. Devenir des différentes tiges d'un pied selon la proximité des pieds voisins	p. 141
---	--------

2.2. DISCUSSION DU NOMBRE D'EPIS D'UN PIED : NOTION DE SEUIL D'ECLAIREMENT	p. 145
---	--------

2.3. CONSTANCE ENTRE PEUPELEMENTS DE L'ENERGIE LUMINEUSE SEUIL ( $G_s$ )	p. 150
---	--------

2.3.1. Principes	p. 150
------------------	--------

2.3.2. Protocole - Dispositif	p. 153
-------------------------------	--------

2.3.3. Résultats	p. 155
------------------	--------

3 - Conclusion partielle	p. 159
--------------------------	--------

C - RECONSTITUTION DU COMPORTEMENT D'UNE SURFACE - ÉLÉMENTS DE MODÉLISATION.	p. 161
---	--------

I - ELEMENTS DE MODELISATION DU NOMBRE D'EPIS PAR UNITE DE SURFACE EN SITUATION DE COMPETITION POUR L'AZOTE	p. 163
---	--------

1 - Principes du modèle	p. 163
-------------------------	--------

1.1. DETERMINATION DE LA DATE D'APPARITION DE LA COMPETITION	p. 164
---	--------

1.2. DETERMINATION DU NOMBRE DE TALLES D'UN PIED AYANT AU MOINS TROIS FEUILLES A LA DATE $t_{i+1}$	p. 167
--	--------

2 - Confrontation aux données expérimentales	p. 169
--	--------

2.1. PROTOCOLE	p. 169
----------------	--------

2.2. RESULTATS	p. 171
----------------	--------

2.3. DISCUSSION DE LA VALIDITE DU MODELE PROPOSE	p. 175
--	--------

II - ELEMENTS DE MODELISATION DU NOMBRE D'EPIS PAR UNITE DE SURFACE EN SITUATION DE COMPETITION POUR LA LUMIERE PENDANT LA MONTAISON	p. 179
1 - Principes du modèle	p. 179
2 - Discussion des variables intervenant dans la détermination du nombre d'épis	p. 183
2.1. VARIABLES CARACTERISANT LES TIGES "i"	p. 183
2.2. VARIABLES CARACTERISANT L'OMBRE CREEE AU NIVEAU DU FEUILLAGE DES TIGES DE LONGUEUR TIGE + EPI = $L_1$ PAR LES TIGES EN TRAIN DE MONTER	p. 185
2.3. VARIABLES CLIMATIQUES : INSOLATION ET TEMPERATURE DURANT LA PERIODE OU DES TIGES "i" ATTEIGNENT $L_1$	p. 187
3 - Recherche d'une expression simple de la fonction F. Valeur prédictive de la matière sèche totale du peuplement au stade $B_{II}$	p. 188
3.1. SIMPLIFICATION A PRIORI	p. 188
3.2. CONFRONTATION AUX DONNEES EXPERIMENTALES	p. 191
III - RETOUR SUR LA DEMARCHE DE MODELISATION	p. 196
<u>CONCLUSION</u>	p. 199



## POSITION DU SUJET

---

Les nombreux travaux consacrés à la phase de montaison mettent en évidence le rôle prépondérant des relations de compétition dans la détermination des nombres d'épis et nombres de grains formés par unité de surface (bibliographie p.21). Les principaux facteurs et conditions intervenant ont été identifiés et le sens des variations de ces composantes qu'ils impriment, établis. Mais très peu d'hypothèses explicatives sont proposées pour rendre compte de cette influence : dans la plupart des études au champ, seules les valeurs finales des composantes sont enregistrées. La composante étudiée est alors considérée comme résultant du fonctionnement d'une boîte noire. De ce fait, les modalités d'utilisation des différents facteurs du milieu par un peuplement - c'est à dire le mode de distribution entre les différents individus du peuplement, de la quantité totale de facteurs présente dans le milieu - sont mal connues. De nombreuses expériences en particulier en pots où les facteurs peuvent être étudiés séparément, décrivent *pour un individu isolé*, les réponses de la croissance, du nombre d'épis ou du nombre de grains à tel ou tel facteur. Mais il apparaît difficile de les transposer au *peuplement* quand on ne parvient même pas à expliquer la variabilité des réponses obtenues dans différentes conditions de milieu contrôlées.

D'autre part, les interactions entre facteurs de croissance, inhérentes au champ, sont peu élucidées, soit parce qu'elles ont été volontairement éliminées ou très simplifiées, comme c'est le cas pour la plupart des expériences en milieu contrôlé, soit parce qu'elles ont été négligées. Ainsi, de nombreux auteurs étudiant l'influence de la lumière, ne contrôlent ni ne mesurent la quantité d'éléments nutritifs du sol, dès l'instant où les fumures appliquées correspondent aux gammes courantes (PUCKRIDGE et Mc DONALD, 1967 ; BALDY, 1973, par exemple).

Cet état de fait peut paraître surprenant. En effet, des recherches ou réflexions maintenant anciennes suggéraient ou proposaient une approche très riche, nous semble-t-il, des relations de compétition intra-peuplement. Ainsi en 1929, CLEMENTS et al. écrivaient :



*"La compétition résulte de la réaction d'une plante aux facteurs physiques qui l'entourent et de l'effet sur ses compétiteurs, des facteurs ainsi modifiés".*

Ceci montre bien que le terme "compétition" décrit des relations entre individus exploitant les mêmes ressources. Dès 1963, DONALD, face aux lacunes d'une approche globale du peuplement, concluait à la nécessité pour progresser dans la compréhension des modalités de la compétition, d'étudier la réponse d'une plante à l'environnement créé par ses voisins.

Dans cette perspective, nous nous proposons d'analyser le nombre d'épis et le nombre de grains formés par un peuplement, en les considérant comme résultant des productions d'individus soumis aux conditions de nutrition créées par leurs voisins : nous supposerons que les variations de ces composantes sont liées aux variations des rapports de compétition au sein du peuplement, c'est à dire que la production de la surface traduit les interactions mutuelles entre individus.

Ces interactions entre individus, ou "relations sociales", dépendent principalement, dans un milieu donné, du nombre de ces individus et de l'hétérogénéité de leurs états et positions dans le couvert. Les travaux antérieurs fournissent très peu d'éléments de connaissance ou de méthode, pour une caractérisation de cette hétérogénéité : les résultats relatifs à la tige ou au pied (THORNE, 1961; RAWSON, 1971) concernent toujours le comportement de l'individu moyen, jamais la comparaison des comportements de différents individus.

Nous avons donc dû, dans un premier temps, procéder à une analyse très fine de la variabilité des états individuels au sein de peuplements variés, de façon à élaborer un outil de description de ces peuplements capable de rendre compte à chaque instant des interactions entre individus pour l'utilisation des ressources du milieu.

Cette étape, essentiellement méthodologique, a débouché sur la définition du concept de structure du peuplement et l'établissement de ses principaux critères de caractérisation pour un peuplement de blé. Elle fait l'objet de la première partie de ce mémoire.

*Dans une seconde partie, nous analysons le rôle de la structure du peuplement sur l'utilisation des ressources du milieu pendant la montaison. Nous privilégions deux types de ressources :*

- L'azote minéral du sol, facteur de croissance le plus souvent limitant en situation culturale moyenne sous nos climats, dont une gestion rationnelle constitue une tâche prioritaire pour l'agronome.
- L'énergie lumineuse, facteur dont de nombreux travaux montrent l'importance pendant la montaison et dont une meilleure valorisation peut être envisagée comme voie d'amélioration des rendements sans accroissement des intrants.

=====



PREMIÈRE PARTIE

LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT :

CONCEPT - CARACTÉRISATION

---



## A - CONCEPT DE STRUCTURE DU PEUPEMENT

Etudiant des peuplements plurispécifiques, voire pluri-variétaux, les phytosociologues mettent en évidence l'importance pour la production et l'évolution de ces associations dans un milieu donné, de leur variabilité interne : nature des espèces constitutives, proportions, mode de distribution dans l'espace (DE WIT, 1960 ; JACQUARD, 1975). GOUNOT (1969), dans un ouvrage de synthèse sur les méthodes d'étude de la végétation, retient comme caractéristique déterminante pour les modalités d'exploitation du milieu par une communauté végétale, sa "structure". Il englobe sous ce terme, non seulement la composition floristique de la communauté, mais aussi son organisation morphologique au cours des saisons, en "éléments" et "strates" :

- Les éléments sont les "différentes unités floristiquement, écologiquement et physionomiquement différentes"
- Les strates décrivent pour chaque élément, les discontinuités dans le plan vertical.

La croissance d'un élément de la communauté dans un milieu donné, dépend de ses exigences écologiques propres et de son stade phénologique, mais aussi de la "structure" de son environnement.

Une telle démarche nous semble tout à fait applicable à l'analyse des relations de compétition au sein du peuplement monospécifique, monovariétal qui constitue notre objet d'étude. Décrit par les caractéristiques de ses différents individus, un peuplement de blé est en effet, à toute période de son cycle, essentiellement hétérogène. L'analyse bibliographique qui précède, souligne plusieurs aspects de cette hétérogénéité : en particulier l'irrégularité de répartition des pieds sur la surface, l'existence d'individus d'âges physiologiques différents, à cycles décalés et états de croissance inégaux. Les pieds d'une même classe de poids ou les tiges de même âge, par exemple, peuvent alors être assimilés à un "élément" tel que le définit GOUNOT, les

niveaux foliaires correspondant aux "strates".

Par analogie à la notion de structure proposée par cet auteur,

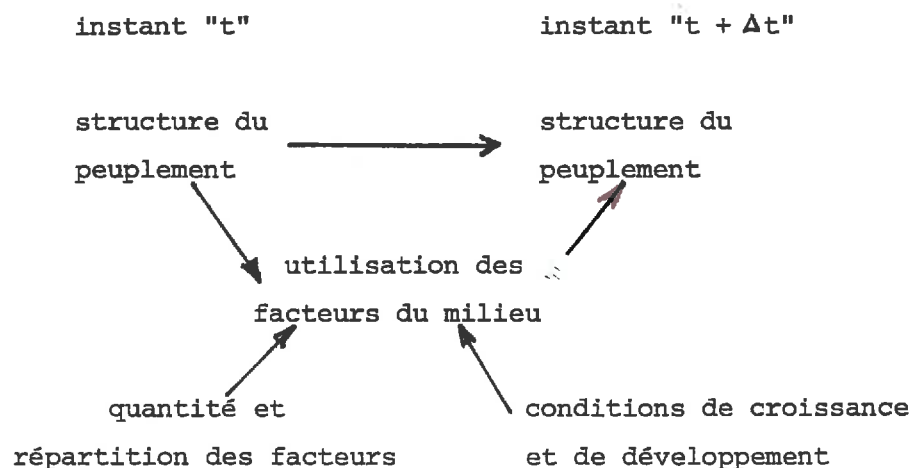
nous définissons la structure d'un peuplement monospécifique par la combinaison des caractéristiques suivantes:

- surfaces et répartition dans les espaces aériens et souterrains des capteurs des différentes ressources du milieu par les différents individus.
- distribution des états de croissance et de développement des individus, pieds ou tiges, constitutifs du peuplement.

Nous posons les hypothèses suivantes :

- C'est la structure du peuplement qui conditionne à tout instant " $t$ ", l'utilisation des facteurs du milieu par le peuplement, pendant l'intervalle de temps " $\Delta t$ " suivant.
- Cette utilisation et les caractéristiques de développement intrinsèques à la plante déterminent l'évolution de la structure entre les instants " $t$ " et " $t + \Delta t$ ".

Ces hypothèses sont exprimées par le schéma suivant :



Ainsi la structure observée à la maturité, résulte d'une transformation de la structure initiale créée au semis au travers d'une succession d'états que nous appellerons "histoire du peuplement".

## B - APPROCHE DE LA STRUCTURE D'UN PEUPEMENT DE BLÉ

L'application à un peuplement de blé du concept de structure du peuplement tel que nous l'avons défini pose deux problèmes d'ordre essentiellement méthodologique :

- Le premier concerne la description des capteurs des éléments nutritifs du sol et de l'énergie lumineuse.
- Le second concerne le choix des variables permettant une caractérisation des états de croissance et de développement des différents individus du peuplement ; cette caractérisation doit être pertinente par rapport à la formation du nombre de grains.

### I - OPTIONS PAR RAPPORT A LA DESCRIPTION DES CAPTEURS DES RESSOURCES DU MILIEU

Nous serons, dans ce mémoire, très modeste par rapport à la description des capteurs, racines et surfaces photosynthétisantes. On n'en connaît pas les caractéristiques pertinentes quant à l'utilisation des facteurs, non plus que les dates d'observation judicieuses. Nous allons essayer de les préciser en étudiant *l'évolution des états relatifs* de croissance et de développement des individus du peuplement. *Les modifications* des rapports entre individus, observées dans différentes conditions de milieu, suggéreront des hypothèses concernant les caractéristiques des capteurs déterminantes pour la déformation de la structure du peuplement. L'établissement de l'histoire des différents individus et la comparaison de ces histoires doit être un préliminaire à l'étude proprement dite des relations capteurs-facteurs.

*De la structure définie à la page précédente, nous nous attacherons à ne décrire, pour l'instant, que les distributions des états de croissance et de développement des individus du peuplement.*



## II - MODALITES DE CARACTERISATION DES ETATS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT

Habituellement, pour appréhender la chronologie de son élaboration, on décompose le nombre de grains en "sous-composantes" qui résultent de processus étroitement liés de développement et de croissance. Le plus fréquemment, la décomposition se limite aux termes : Nombre de grains par épi x nombre d'épis par mètre carré ; mais certains auteurs, tel GRANGER (1979) recherchant une méthode d'analyse plus fine, utilisent une décomposition beaucoup plus poussée : nombre d'épis par mètre carré x nombre d'épillets par épi x nombre de fleurs fécondées par épillet.

L'analyse des composantes repose sur la confrontation des niveaux des composantes aux niveaux des facteurs et conditions de croissance, pendant la période de formation de la composante étudiée. La nature des contrôles du milieu, leurs dates, sont raisonnées sur la base d'un schéma d'élaboration du rendement qui fournit un corps d'hypothèses concernant les relations entre composantes et entre celles-ci et les états du milieu. On peut ainsi identifier et hiérarchiser dans un milieu donné, les facteurs et conditions jouant de façon prépondérante sur les étapes de la formation du nombre de grains. Mais une interprétation plus complète bute contre plusieurs obstacles et ce, d'autant plus que la décomposition est plus fine :

- Les périodes de détermination de certaines composantes sont mal définies (Nombre de fleurs par épillet, nombre d'épillets fertiles), ou très difficiles à cerner (nombre d'ovules fécondés) ;
- Le recouvrement partiel des périodes de formation de composantes successives entre tiges d'âges différents et même entre les différents étages de l'épi, complique encore l'analyse.
- Certaines composantes dépendent de façon plus ou moins étroite du niveau des composantes antérieurement formées. On observe ainsi fréquemment une liaison négative entre le nombre d'épis par pied et le nombre de pieds ; le nombre de grains par épi et le nombre d'épis. Ce phénomène, dit "de compensation" s'exprimant avec une intensité très variable, une composante peut difficilement être analysée indépendamment de celles qui lui sont antérieures.

En l'état actuel des connaissances, il ne semble donc pas raisonnable d'envisager une appréhension quantitative de la chronologie de la formation du nombre de grains, à travers l'enregistrement et l'analyse de ses multiples composantes (1).

En revanche, un certain nombre de travaux, considérant le nombre de grains globalement, dans le cadre d'une décomposition du rendement réduite à deux termes : nombre de grains x poids d'un grain, mettent en évidence à toutes les échelles - station, placette, pied, tige - une liaison très étroite et stable entre le nombre de grains et le poids de paille à la récolte (BOIFFIN et al., 1976 ; SEBILLOTTE, non publié). *Cette liaison autorise à penser que les facteurs et conditions qui interviennent dans la formation du nombre de grains sont extériorisés par la croissance globale de l'appareil aérien.*

Il est notable que cette liaison ait été montrée dans des conditions de milieu variées (BOIFFIN et al. à par.) pour lesquelles la variabilité des nombres de grains est créée par des <sup>SOUS-</sup>composantes différentes, c'est-à-dire est due à des événements climatiques survenus à des moments différents de la vie de la plante :

*On peut donc penser que la croissance extériorise non seulement globalement mais aussi à tout instant, les facteurs et conditions intervenant dans la formation du nombre de grains.*

*Le suivi de la fabrication de matière sèche pour tout sous-ensemble du peuplement individu, groupe d'individus peut donc être considéré comme un révélateur de la chronologie des phénomènes qui jouent sur l'élaboration de son nombre de grains.*

Les états de croissance dont la distribution est un des critères de caractérisation de la structure du peuplement, seront appréciés par les poids secs.

---

(1) Soulignons d'autre part le volume de travail nécessaire à une telle approche d'autant plus que certaines composantes ne sont plus observables à la récolte.

Les états de développement seront caractérisés par le nombre de feuilles et le stade des apex, indicateurs les plus fidèles semble-t-il de l'âge physiologique d'une tige, indispensables à prendre en compte pour rapporter la quantité de matière sèche à un instant donné, à une unité de temps biologique.

### C - ÉLÉMENTS DE CARACTÉRISATION DE LA STRUCTURE D'UN PEUPEMENT AU STADE B<sub>II</sub>

Nous allons maintenant décrire la variabilité de ces caractéristiques entre les individus du peuplement : il s'agit de proposer une méthode d'appréhension de la distribution des états de croissance et de développement au sein du peuplement qui en permette le suivi au cours de la montaison.

Pour cette mise au point, nous nous plaçons au stade B<sub>II</sub>(1) du brin-maître : nous privilégions le stade qui marque le début de la période sur laquelle nous voulons retracer l'histoire du peuplement et qui, dans la plupart des situations culturales, correspond à un changement brutal des conditions de nutrition du peuplement. En effet :

- La rapide densification du couvert limite les possibilités d'interception de l'énergie lumineuse par certaines zones de couvert : la compétition pour la lumière commence à se manifester (BALDY, 1973 - Thèse).
- Avec la vulgarisation des méthodes de fertilisation azotée rationnelles, fondées sur la Méthode des Bilans (REMY et HEBERT, 1977), le sol est réapprovisionné en azote par le deuxième apport d'engrais, pour un nombre croissant de parcelles aux alentours de ce stade (stade "longueur tige + épi" = 10mm d'après les recommandations de l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages (1978)).

Par le biais du fractionnement de la fertilisation azotée, le stade B<sub>II</sub> correspond ainsi à la dernière possibilité d'intervention importante de l'agriculteur sur un facteur de croissance. Il s'agit d'un stade charnière du cycle.

---

(1) cf. échelle de notation des stades. (Annexe 1, p. 207).

## I - LES TRAITEMENTS APPLIQUES

Dans cette phase de notre travail, les traitements expérimentaux visent à créer des structures de peuplement différentes au stade B<sub>II</sub>. Il est en effet essentiel que les éléments de description de l'hétérogénéité du peuplement aient une valeur de généralité.

- Nous avons retenu quatre modalités de modification, probable au vu des travaux antérieurs, des conditions de mise en place des structures observées au stade B<sub>II</sub> :

- : La densité de semis (trois niveaux)
- : La fertilisation azotée (deux niveaux)
- : La variété (deux)
- : L'année climatique (deux campagnes culturales 1977 et 1978)

Le détail des dispositifs est consigné dans l'annexe 2, p.213. La date de semis a été délibérément écartée dans un premier temps, à cause de la complexité des interactions croissance-développement qu'elle met en jeu. Nous la prendrons en charge dans une étape ultérieure de notre étude (campagne 1979).

- Les niveaux des facteurs ont été choisis de façon à créer des structures qui soient les plus différentes possible entre traitements tout en n'étant pas aberrants par rapport à la pratique agricole :

- : Les densités de peuplement visées sont ainsi 150, 300 et 450 pieds par m<sup>2</sup> (notées respectivement d<sub>1</sub>, d<sub>2</sub>, d<sub>3</sub>).
- : Les deux modes de fertilisation retenus consistent :
  - . Soit en un apport Y, appliqué au stade A, adapté aux besoins des peuplements des parcelles de la densité d<sub>2</sub> estimés, dans les conditions précises de nos essais. Le calcul de cet apport Y prend en effet en compte le reliquat d'azote post-hivernal sur la parcelle, et un jugement porté en sortie d'hiver sur le peuplement et le milieu (densité pieds, profondeur maximale d'enracinement) (1). Il a conduit à appliquer Y = 60 unités à l'hectare en 1978 et 70 en 1979.
  - . Soit en une absence de fertilisation : ce traitement est susceptible

---

(1) Pour le détail du mode de calcul, voir Annexe 2, p.212.

		$d_1 = 150$	$d_2 = 300$	$d_3 = 450$
1977	TALENT	164	275	404
	CAPITOLE	141	258	384
1978	TALENT	118	266	487
	CAPITOLE	70	237	366

TABLEAU 1 - DENSITES PIEDS AU STADE B<sub>11</sub> POUR LES DIFFERENTES DENSITES THEORIQUES. (pieds/m<sup>2</sup>)

Traitements	TALENT 1977						CAPITOLE 1977										
	$N_0$	$d_1$	$N_y$	$N_0$	$d_2$	$N_y$	$N_0$	$d_3$	$N_y$	$N_0$	$d_1$	$N_y$	$N_0$	$d_2$	$N_y$	$N_0$	$d_3$
Matière sèche du pied (g)	0,183 bc (1) (44)	0,248 d (2)	(53)	0,165 ab (124)	0,244 d (207)	(53)	0,142 a (53)	0,198 c (58)	(58)	0,230 b (30)	0,254 b (37)	(37)	0,163 a (46)	0,254 b (37)	(37)	0,158 a (60)	(60)
Teneur en azote du pied (en % de la M.S.)	4,64 (3)	5,53		2,78	4,96		2,72	3,82		3,93	4,67		2,99	5,04		2,34	4
	TALENT 1978						CAPITOLE 1978										
Matière sèche du pied (g)	0,184 a (127)	0,193 ab (107)		0,176 a (132)	0,214 b (139)		0,127 (313)	0,208 b (274)		0,162 a (69)	0,156 a (87)		0,166 a (82)	0,163 a (147)		0,152 a (138)	
Teneur en azote du pied (en %)	4,74	5,71		3,51	5,32		2,84	4,44		5,04	5,58		4,80	5,51		3,76	

TABLEAU 2 - POIDS SECS ET TENEUR EN AZOTE DES PIEDS MOYENS DES DIFFERENTS TRAITEMENTS

(1) : Pour les matières sèches, les moyennes suivies d'une même lettre, ne sont pas significativement différentes au comparaisn multiple méthode du T corrigé ; seuil global adopté  $\alpha = 10\%$

(2) : Effectifs de pieds

(3) : Précision du dosage de l'ordre de 5% d'après le Laboratoire d'Analyses Végétales de BORDEAUX (INRA)

de créer des conditions d'alimentation suffisamment différentes des précédentes, pendant la phase A - B<sub>II</sub>, où les besoins des peuplements restent relativement faibles.

Les traitements correspondant aux parcelles fertilisées et témoins seront notés respectivement N<sub>y</sub> et N<sub>0</sub>.

: Les deux variétés sont TALENT et CAPITOLE ; un double souci a guidé ce choix :

. Utiliser des variétés ayant des modalités d'élaboration du rendement différentes et donc susceptibles d'extérioriser différemment des conditions de nutrition identiques. Nous avons choisi des variétés de capacité de tallage-épi différente (note 7 pour TALENT, 5,5 pour CAPITOLE) (1).

. Utiliser des types de variétés correspondant aux variétés actuellement les plus répandues.

Les traitements appliqués ont effectivement créé :

- Des densités de peuplement différentes. Les densités obtenues peuvent cependant être très éloignées des densités théoriques (Tab. 1). C'est en particulier le cas en 1978 pour la variété CAPITOLE, pour laquelle la levée a été mauvaise.
- Des conditions d'alimentation azotée différentes. On peut constater sur le Tab. 2 que les teneurs en azote dans la plante sont systématiquement inférieures sur les parcelles témoins par rapport aux parcelles fertilisées et, pour un même traitement azoté, généralement plus faibles sur la densité la plus forte.

Cependant les traitements se différencient de façon plus ou moins marquée selon l'année et la variété. En témoignent les états de croissance du pied moyen des différents traitements qui, pour trois cas (année x variété), se classent dans le même ordre que les teneurs en azote alors que pour la variété CAPITOLE en 1978, ils restent comparables entre traitements.

---

(1) Notes attribuées par l<sub>e</sub>, G.E.V.E.S. ; les notes relatives aux autres caractéristiques de ces variétés sont consignées en annexe 2, p. 212.

Cette identité des classements des teneurs en azote dans le pied et des matières sèches, montre que, avant le stade  $B_{II}$  :

- : L'azote a été le facteur limitant majeur de la croissance
- : La densité de pieds a joué principalement à travers la disponibilité de ce facteur pour un pied.

*Les traitements des différentes années et variétés, réalisent donc une large gamme de conditions de mise en place de la structure du peuplement observée au stade  $B_{II}$ , correspondant à des conditions de compétition pour l'azote d'intensité variable.*

## II - DESCRIPTION DES ETATS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS DU PEUPELEMENT AU STADE $B_{II}$ DU BRIN-MAITRE

Remarque préliminaire : Les protocoles d'observations et mesures sont détaillés en annexe 5, p.223. Il nous paraît cependant important de préciser ici la notion "d'individu". A partir du moment où une tige, jusque là alimentée en éléments minéraux par sa tige-mère, acquiert une autonomie nutritionnelle, elle pourrait être considérée comme l'individu du peuplement. Mais étant donné la pauvreté et l'imprécision des éléments bibliographiques (p.32) concernant les relations fonctionnelles entre tiges d'un même pied (date d'acquisition de l'autonomie, degré d'autonomie), et pour pouvoir mettre en évidence des différences éventuelles d'histoire entre pieds, nous avons référencé chaque tige au pied auquel elle appartient, gardant ainsi la possibilité de considérer comme individu le pied ou la tige.

Les distributions des états de développement (stade, nombre de feuilles) et de croissance (poids sec) des différents individus du peuplement mettent en évidence :

- Une influence très nette du rang d'une tige sur sa croissance et son développement qu'indiquaient déjà certains travaux (THORNE, 1962 ; RAWSON, 1962)
- Mais également l'existence d'un effet pied très marqué.

## 1 - Effet du rang de la tige

### 1.1. ETAT DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES TIGES SELON LEUR RANG

Quels que soient le traitement, l'année, la variété, on observe pour chacune des caractéristiques du pied envisagées, stade de l'apex, nombre de feuilles (1), matière sèche, le classement moyen suivant des tiges successives d'un pied :

$$B.M. > T_1 > T_2 > T_3 > T_4$$

Nous donnons dans le Tab. 3, l'exemple du traitement  $d_{2N}$  de la variété TALENT (1978). Les valeurs relatives aux autres années x variétés sont consignées dans l'annexe 7, p.232-234

Le rang d'une tige a donc une influence très importante sur son développement et sa croissance.

Pour les nombres de feuilles en particulier, on remarque que les décalages moyens entre tiges successives d'un pied sont, sur la plupart des traitements, d'environ :

- : Trois feuilles entre le brin-maitre et la première talle primaire ( $T_1$ )
- : Une feuille entre talles primaires successives (Tableau 4).

Ces décalages conformes aux décalages théoriques initiaux entre les apparitions des tiges de rangs successifs (FRANQUIN, 1974 et WILLIAMS, 1975), suggèrent une identité des phénomènes régissant l'émission des feuilles pour les différentes tiges (2).

Par contre, le décalage d'âge physiologique entre tiges ne se répercute pas de façon aussi importante sur les autres caractéristiques de crois-

---

(1) Stades et nombres de feuilles n'ont été notés sur un effectif important que pour la variété TALENT, densité moyenne ( $d_2$ )  
L'échelle de notations des stades que nous avons utilisée est présentée annexe 1, p. 205.

(2) Nous y reviendrons dans la seconde partie de ce mémoire.



Tige	Matière sèche		Nombre de feuilles		Stade de l'apex	
	moyenne (g)	% du BM	moyenne	% du BM	moyenne	% du BM
BM	0,098	100	6,2	100	B <sub>II</sub>	100
T1	0,044	45	3,5	56	B	87
T2	0,038	39	2,3	37	A <sub>10</sub>	70
T3	0,020	20	1,8	29	A <sub>7-8</sub>	59
T4	0,005	5	1,0	16	A <sub>4</sub>	44

TABLEAU 3

COMPARAISON DES ETATS DE CROISSANCE  
DE DEVELOPPEMENT DES 4 PREMIERES TIGES  
PRIMAIRES AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE  
1978 - Exemple du traitement moyen  
variété TALENT : d<sub>2</sub>N<sub>y</sub>

- (1) Les écarts de stades entre tiges ont pu être exprimés quantitativement grâce à la transformation de l'échelle qualitative consignée dans l'annexe 1 p. 207 en une échelle quantitative fondée sur l'étude des relations Stades de l'apex-Température. (Annexe 1)

TABLEAU 4 - DECALAGES MOYENS DE NOMBRES DE FEUILLES (1)  
ENTRE TIGES DE RANGS SUCCESSIFS AU STADE B<sub>II</sub>  
DU BRIN-MAITRE

Différences de nombres de feuilles entre:	TALENT (2)		CAPITOLE (2)
	1977	1978	1978
B.M. et T <sub>1</sub>	3,1	2,8	3,0
T <sub>1</sub> et T <sub>2</sub>	0,7	0,7	0,6
T <sub>2</sub> et T <sub>3</sub>	0,9	1,2	1,1
T <sub>3</sub> et T <sub>4</sub>	1,2	1,1	1,2

- (1) Feuilles dépassant la ligule de la feuille engainante  
(2) Tous traitements confondus (pour le détail des différents traitements, se reporter à l'annexe 7)

sance et de développement, comme l'illustrent les écarts relatifs entre tiges sur le Tab. 3 : les stades de l'apex des brins-maîtres,  $T_1$   $T_2$ , sont très proches ; les matières sèches des talles  $T_1$  et  $T_2$  sont très comparables bien que restant la plupart du temps à l'avantage de la talle  $T_1$ .

## 1.2. INTERACTION RANG DE LA TIGE - TRAITEMENT

*Stades et nombres de feuilles apparaissent très comparables entre les différents traitements (Tab. 5, 6, exemple de TALENT, 1977, extraits de l'annexe 7 p.232. Les légères variations enregistrées sur le nombre de feuilles ne semblent pas liées aux conditions de nutrition azotée différentes créées par les traitements : on ne peut en effet dégager aucun classement stable entre densités ou entre parcelles fertilisées-non fertilisées.*

*Les variations des poids secs entre traitements, sont au contraire importantes sauf pour la variété CAPITOLE en 1978, pour laquelle nous avons déjà noté une absence d'effet des traitements sur la croissance du pied moyen ; pour cette situation il ne semble pas y avoir, au stade  $B_{II}$ , de facteur limitant la fabrication de matière sèche.*

Sur les autres situations année x variété, on observe une forte interaction rang de la tige-effet des traitements : les traitements se différencient en moyenne d'autant plus que la tige est de rang élevé.

Nous donnons dans le Tab. 7, l'exemple de la variété TALENT en 1977, extrait de l'annexe 7, p.234.

- Pour les brins-maîtres, les traitements se répartissent en deux groupes à l'intérieur desquels les matières sèches sont comparables, les témoins d'une part, les parcelles fertilisées d'autre part qui leur sont globalement supérieures.
- Au contraire, pour les talles, les écarts entre traitements azote x densité, s'accroissent. Le classement de leurs matières sèches est généralement identique à celui des fréquences d'existence des talles les plus jeunes ( $T_3$  et  $T_4$ ) et, à l'exception du traitement  $d_3N_1$ , identique à celui des teneurs en azote dans la plante (Tab. 8).<sup>3</sup> y

*Les talles apparaissent ainsi nettement plus sensibles que les brins-maîtres à l'intensité de la compétition pour l'azote : leur croissance est ralentie dans des proportions plus importantes et l'émission des plus jeunes est réduite.*

**TABLEAU 5 - STADES MEDIANS DES DIFFERENTES TIGES POUR ~~dans~~ TRAITEMENTS DE LA VARIETE TALENT**

Tiges	1977 Traitements		
	$d_2 N_0$	$d_2 N_y$	répétition
BM	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>
T <sub>1</sub>	B	B	B
T <sub>2</sub>	A <sub>10</sub>	A <sub>10</sub>	B
T <sub>3</sub>	A <sub>1-3</sub>	A <sub>4-6</sub>	A <sub>1-3</sub>
T <sub>4</sub>	végétatif		
Effectif pieds	(17)	(17)	(29)

**TABLEAU 6 - NOMBRE DE FEUILLES APPARUES (1) SUR LES DIFFERENTS TRAITEMENTS POUR LES TIGES DES DIFFERENTS RANGS AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN - MAITRE (TALENT. 1977)**

	$d_1$		$d_2$		$d_3$	
	$N_0$	$N_y$	$N_0$	$N_y$	$N_0$	$N_y$
BM $\mu$	6,1	6,3	5,6	6,3	6,0	6,0
eff	(16)	(15)	(7)	(17)	(16)	(21)
T <sub>1</sub> $\mu$	3,4	2,0	-	3,8	2,6	2,8
eff	(5)	(4)	-	(8)	(5)	(4)
T <sub>2</sub> $\mu$	2,6	2,9	2,6	2,9	2,0	2,6
eff	(14)	(14)	(5)	(14)	(13)	(15)
T <sub>3</sub> $\mu$	1,9	2,1	1,8	1,8	-	1,5
eff	(14)	(11)	(4)	(13)	-	(12)

(1) dépassant la ligule de la feuille engainante.

**TABLEAU 7** POIDS SECS MOYENS DES DIFFERENTES TIGES SELON LEUR RANG POUR LES DIFFERENTS TRAITEMENTS

TALENT 1977						
Tiges	$d_1$		$d_2$		$d_3$	
	$N_0$	$N_y$	$N_0$	$N_y$	$N_0$	$N_y$
Matière sèche du B.M. moyen	(1) 0,108 a (44)	0,146 b (53)	0,107 a (34)	0,144 b (93)	0,116 a (53)	0,148 b (58)
MS.T <sub>1</sub>	0,062 b (15)	0,047 ab (13)	0,043 ab (11)	0,070 b (40)	0,033 a (16)	0,049 ab (10)
MS.T <sub>2</sub>	0,044 a (32)	0,065 bc (46)	0,041 a (36)	0,072 c (69)	0,024 (35)	0,055 ab (37)
MS.T <sub>3</sub>	0,026 bc (31)	0,034 c (46)	0,015 a (36)	0,024 b (78)	- (0)	0,011 a (32)
MS.T <sub>4</sub>	0,003 a (8)	0,004 a (39)	- (0)	0,005 a (12)	- (0)	- (0)
MS/T <sub>1s</sub>						
MS/T <sub>2s</sub>						
MS/T <sub>3s</sub>						
	0,009 a (12)	0,005 a (32)	0,006 (1)	0,008 a (9)	-	-

**TABLEAU 8**

CARACTERISTIQUES DES TALLES LES PLUS JEUNES DU PIED SUR DIFFERENTS TRAITEMENTS EN FONCTION DES TENEURS EN AZOTE DANS LA PLANTE

(1) Traitements expérimentaux classés dans l'ordre des teneurs en azote dans la plante (voir Tab. 2)

	TALENT 1977						CAPITOLE 1977					
	(1)						(1)					
	$d_3N_0$	$d_2N_0$	$d_3N_y$	$d_1N_0$	$d_2N_y$	$d_1N_y$	$d_3N_0$	$d_2N_0$	$d_1N_0$	$d_3N_y$	$d_1N_y$	$d_2N_y$
S.T <sub>3</sub> (g) (2)	-	0,015	0,011	0,026	0,024	0,034	0,005	0,014	0,034	0,017	0,043	0,034
S.T <sub>3</sub> /pied (3)	0	0,64	0,55	0,70	0,84	0,88	0,10	0,37	0,72	0,29	0,78	0,76
S.T <sub>4</sub> /pied (3)	0	0	0	0,18	0,13	0,75	0	0	0,14	0,05	0,28	0,24
	TALENT 1978						CAPITOLE 1978					
	(1)						(1)					
S.T <sub>3</sub> (g)	0,012	0,013	0,020	0,010	0,021	0,021	0,026	0,027	0,020	0,020	0,021	0,021
S.T <sub>3</sub> /pied	0,06	0,43	0,89	0,54	0,90	0,94	0,66	0,81	0,85	0,57	0,84	0,82
S.T <sub>4</sub> /pied	0	0,02	0,40	0,01	0,51	0,75	0,01	0,37	0,69	0,16	0,69	0,41

MS.T<sub>3</sub> : Matière Sèche moyenne de la talle T<sub>3</sub>  
 NB.T<sub>3</sub>/pied : Nombres moyens par pied, respectivement de talles T<sub>3</sub> et T<sub>4</sub>  
 NB.T<sub>4</sub>/pied : Nombres moyens par pied, respectivement de talles T<sub>3</sub> et T<sub>4</sub>

TABLEAU 9

PROPORTIONS DES PRINCIPALES SEQUENCES DE TALLAGE DANS CHAQUE TRAITEMENT

(en % du nombre de pieds total du traitement;  $\alpha(\Delta)$  =  $\alpha\%$  de pieds V par exemple dont  $\Delta\%$  de pieds(V) )

	TALENT						CAPITOLE						
	Séquence du tailage du pied		d <sub>1</sub>		Traitements		d <sub>2</sub>		Traitements		d <sub>3</sub>		
	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	
1977	I	18	6	29	6	13	14	16	19	24	14	32	37
	III	0	0	0	6	0	10	8	0	0	9	0	0
	IV	56 (22)	63 (0)	71 (57)	35 (35)	56 (50)	57 (29)	21 (a)	44 (a)	48 (30)	32 (8)	27 (24)	32 (21)
	V	28 (22)	25 (6)	0	47 (24)	25 (25)	19 (10)	55 (a)	26 (a)	26 (9)	46 (12)	32 (22)	20 (12)
	II + pieds accidentés	0	6	0	6	6	0	0	11	2	0	9	11
	Effectifs pieds : 100%	44	53	38	46	53	58	30	37	46	37	60	60
1978	I	5	3	12	6	26	7	8	8	7	10	13	9
	III	6	3	4	3	0	3	6	4	2	9	2	3
	IV	18 (4)	24 (0)	11 (3)	21 (4)	18 (7)	17 (0)	13	20	10 (a)	34	17	14
	V	54 (0)	58 (0)	64 (25)	65 (0)	46 (22)	69 (6)	58 (9)	56 (0)	62 (27)	38 (0)	56 (32)	68 (23)
	II + pieds accidentés	17(*)	12	9	5	10	4	15	12(*)	19(*)	9	11	6
	Effectifs pieds : 100%	141	115	135	142	330	276	72	94	91	151	147	244

(\*) : 10% de pieds accidentés pour lesquels l'identification des tailles était impossible

(a) : Effectif insuffisant pour distinguer  $\alpha$  et  $\Delta$ .

(b) : Type II  $\approx$  0%

Il est vraisemblable que sur le traitement  $d_3N_y$  il existe un facteur limitant la croissance autre que l'azote ; mais ce facteur ne s'extériorise que sur les tiges les plus jeunes et de la même manière que l'azote.

## 2 - Effet pied

La variabilité des états de croissance et de développement dans le peuplement est, pour une large part, due à l'existence de tiges de différents âges physiologiques. Cependant :

- Une variabilité de comportement non négligeable subsiste au sein d'une population de tiges d'un même rang ;
- La différence de comportement entre tiges de rangs successifs est plus ou moins marquée selon les pieds.

### 2.1. VARIABILITE SELON LES PIEDS DES ETATS DES TIGES D'UN MÊME RANG

- *Selon les pieds, une tige de rang donné est émise ou pas :*

Quand la talle n'est pas émise, les bourgeons correspondants sont présents à l'aisselle des feuilles mais ne s'allongent pas. Il faut distinguer deux cas :

: L'absence des talles des bourgeons de rangs les plus faibles seuls - le plus souvent  $T_1$ , voire également  $T_2$ , exceptionnellement  $T_1$ ,  $T_2$  et  $T_3$  - alors que un ou plusieurs bourgeons de rang supérieur se sont développés en talles.

hormis ces cas d'avortements de premier(s) bourgeon(s), lorsqu'une talle de rang "i" n'apparaît pas, les talles de rang "i + 1", ..., "i + k", ... n'apparaissent pas non plus.

: L'absence de(s) talle(s) de rang(s) supérieur(s) à un rang "i", alors que la tige de rang "i" a au moins deux feuilles, c'est-à-dire, selon le modèle théorique d'apparition des feuilles (1), devrait être suivie d'au moins une talle.

Ces cas traduisent, soit un ralentissement, soit une interruption

---

(1) qui est le modèle moyen dans nos conditions. Nombre de feuilles du B.M.: n ; nombre de feuilles des talles  $T_1$ ,  $T_2$ ,  $T_3$ ..., respectivement n-3, n-4, n-5.

du processus d'émission des talles, pour le pied considéré ; saisissant les pieds à un moment donné, nous ne pouvons pour l'instant, privilégier l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Les pieds sans aucune talle peuvent être considérés comme un cas extrême de l'un ou l'autre des cas précédents.

Dans la suite, ces différentes séquences de tallage seront codées de la manière suivante:

	PIEDS SANS TALLE	PIEDS AYANT AU MOINS UNE TALLE			
	RANG DE LA TIGE LA PLUS AGÉE				
	B.M.	T <sub>4</sub> (T <sub>1</sub> -T <sub>2</sub> -T <sub>3</sub> absentes)	T <sub>3</sub> (T <sub>1</sub> -T <sub>2</sub> absentes)	T <sub>2</sub> (T <sub>1</sub> absente)	T <sub>1</sub>
CODE (1)	I	II	III	IV	V

Pour chacun de ces cinq groupes, les pieds dont la tige la plus jeune a au moins deux feuilles au moment du prélèvement, seront distingués par des parenthèses : (II), (III), (IV), (V).

Les proportions de ces différentes séquences de tallage sont portées dans le Tab. 9 pour les deux années et les deux variétés :

- Les séquences V puis IV apparaissent largement prépondérantes, beaucoup plus fréquentes que la séquence I, la séquence III est rare (5% des pieds environ); la séquence II est exceptionnelle (inférieure à 0,5%)
- Mais on constate une très forte variabilité des proportions de ces différentes séquences dans le peuplement, selon le traitement, l'année et la variété :

(1) Les numéros de code attribués aux différentes séquences de tallage correspondent au nombre de tiges primaires le plus fréquent sur les parcelles où les conditions de nutrition sont les moins limitantes ( $d_1 N_y$ ). Ex : séquence V : 5 tiges, B.M., T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub>, T<sub>4</sub>.

: Les séquences I, (IV), (V) apparaissent relativement plus nombreuses sur les parcelles où l'azote est le plus sévèrement limitant ( $d_2N_0$  et  $d_3N_0$  surtout,  $d_3N_y$ ). Ceci exprime, pour les séquences (IV) et (V) les effets différentiels selon le rang de la tige, de conditions de compétition pour l'azote (voir p. 61).

: En revanche, les fréquences des séquences IV et V ne semblent pas liées aux conditions d'alimentation azotée du pied. Il est d'ailleurs notable qu'en pots, en conditions d'alimentation azotée pléthorique (1) on retrouve la séquence IV dans des proportions comparables à celles observées au champ (34%).

Les variations entre les deux années des fréquences relatives de ces deux séquences semblent indiquer qu'elles dépendent cependant de facteurs ou conditions du milieu (cf. infra-§p78).

*Nous nous contenterons ici de remarquer que, dans un peuplement, le modèle théorique d'émission des talles pour un pied (séquence V) est généralement le plus fréquent, mais que pour un nombre de pieds non négligeable, il ne peut rendre compte de la séquence de tallage observée.*

- Selon les pieds, les états de croissance et de développement d'une tige de rang donné sont variables :

Cette variabilité concerne toutes les tiges mais apparaît très accentuée pour les tiges les plus jeunes ( $T_2 - T_3$ ). La Figure 1 l'illustre pour les stades de l'apex.

Elle est d'autre part, plus importante pour les poids secs que pour les stades et les nombres de feuilles : on peut observer sur le Tab. 10, la très nette supériorité des coefficients de variation relatifs aux matières sèches par rapport à ceux calculés sur les stades.

---

(1) Nous reviendrons dans la seconde partie de ce mémoire sur ce protocole en pots ; le détail en est donné annexe 8. Nous n'utilisons dans cette partie qu'un seul des traitements (codé N), alimenté par une solution très riche en azote, type solution de COIC, qui constitue une référence du comportement d'un pied en conditions optimales de croissance (cf. seconde partie, p. 123)



DISTRIBUTION DES STADES DE L'APEX DES DIFFERENTES TIGES AU STADE B<sub>II</sub> DU B.M. - Variété TALENT • 1978

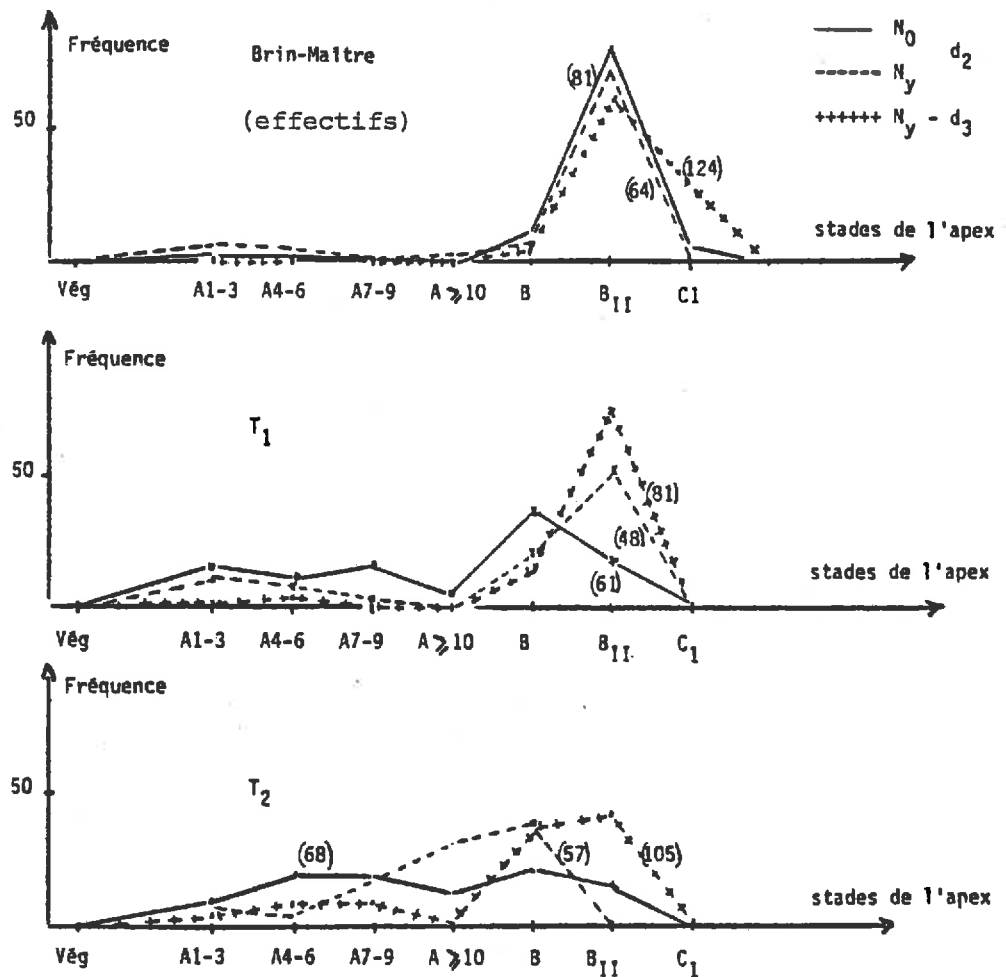


TABLEAU 10

- COEFFICIENTS DE VARIATION ( $\sigma/\mu$ ) COMPARES POUR LES STADES DE L'APEX ET MATIERES SECHES D'UNE TIGE DE RANG DONNE (2) - Variété TALENT

Tiges	1977				1978					
	Matière sèche	Stade de l'apex (1)	Matière sèche	Stade de l'apex	Matière sèche	Stade de l'apex	Matière sèche	Stade de l'apex	Matière sèche	Stade de l'apex
B.M.	49%	19%	28%	8%	37%	13%	39%	21%	33%	13%
T <sub>1</sub>	75%	31%	32%	18%	50%	70%	49%	31%	36%	17%
T <sub>2</sub>	51%	45%	19%	21%	49%	31%	42%	21%	50%	25%
T <sub>3</sub>	100%	42%	64%	38%	85%	25%	57%	46%	80%	37%
T <sub>4</sub>	-	-	-	-	-	-	83%	41%	-	-
T <sub>1p</sub>	-	-	-	-	74%	-	59%	28%	67%	-
T <sub>11</sub>	-	-	-	-	-	-	51%	20%	30%	-
T <sub>2p</sub>	-	-	-	-	-	-	70%	-	-	-

(1) Les coefficients de variation sur les stades ont été calculés grâce à l'échelle quantitative présentée Annexe  
 (2) Les coefficients de variation relatifs aux nombres de feuilles sont du même ordre de grandeur que ceux relatifs aux stades.

Cette remarque confirme que la liaison état de croissance - état de développement, bien qu'indéniable est relativement lâche.

## 2.2. VARIABILITE SELON LES PIEDS DES ETATS RELATIFS DES TIGES DE RANGS SUCCESSIFS

Les différentes caractéristiques étudiées, nombre de feuilles, stade, matière sèche, d'une tige n'ont pas la même loi de variation en fonction du temps (1) :

- La croissance est exponentielle (GESLIN, 1944 ; JONARD, 1964).
- Les évolutions de stades de l'apex et des feuilles suivent au contraire, une loi linéaire de la somme <sup>(Annexe 1, p. 206).</sup>  
*de degrés x jours*

Les états relatifs de croissance de deux tiges seront donc exprimés par le rapport de leurs matières sèches, les états relatifs de développement par les différences de leurs nombres de feuilles ou de leurs stades (2).

Les tableaux 11 montrent la grande variabilité selon les pieds du retard de croissance et de développement d'une tige de rang "i" sur la tige de rang précédent "i-1".

Pour les nombres de feuilles, cette variabilité est exprimée par comparaison aux décalages théoriques de :

- : trois feuilles entre brin-maitre et talle  $T_1$
- : une feuille entre talles  $T_i$  et  $T_{i+1}$

qui sont les plus fréquents dans nos conditions.

Sur le tableau 11 C, nous avons privilégié les talles  $T_1$  et  $T_2$  sur lesquelles portent les déviations les plus fréquentes par rapport à ce modèle. On constate que la talle  $T_2$ , dont nous avons vu qu'en moyenne l'état de croissance et le stade étaient très comparables à ceux de la talle  $T_1$ , beaucoup plus souvent que cette dernière, une avance par rapport à son nombre de feuilles théorique.

---

(1) Dans ce mémoire, tous les temps sont exprimés en degrés x jours (cf. bibliographie) cumulés à partir du semis (cf. discussion de cette origine en annexe 1, p. 208)

(2) Différence des codes de l'échelle quantitative présentée en annexe 1, p. 207

**TABEAU 11** VARIABILITE INTRA-PEUPEMENT DES ETATS RELATIFS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT  
DES TIGES DE RANGS SUCCESSIFS AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE

	MS.T1/MS.BM	MS.T2/MS.T1	MS.T3/MS.T2	MS.T4/MS.T3
Talent 1978	36% μ=0,38	70% μ=0,97	68% μ=0,39	60% μ=0,09
Capitole 1978	46% μ=0,44	86% μ=1,06	46% μ=0,64	42% μ=0,16

**TABEAU 11 a**  
COEFFICIENTS DE VARIATION (σ)  
 $\frac{MS.T_{i+1}}{MS.T_i}$  (tous traitements c)

	Stade BM - Stade T1	Stade T2 - Stade T1	Stade T3 - Stade T2	Stade T4 - Stade T3
TALENT d <sub>2</sub> N <sub>y</sub> - 1978	121% (μ = 3,8) (1)	266% (μ = 1,5)	53% (μ = 10,9)	37% (μ = 9,4)

**TABEAU 11 b**  
COEFFICIENTS DE VARIATION DE  
(STADE T<sub>n</sub> - STADE T<sub>n+1</sub>) (1)

(1) Calculs faits à partir de l'échelle quantitative des stades (Annexe 1 p. 207)

Différence de nombre de feuilles entre BM et T2	TALENT (1)	Différence de nombre de feuilles entre BM et T1				
		T1 absente	T1 en retard	= 3 schéma de référence	< 3 T1 en avance	
> 4	T2 absente	13	0	0	0	13
> 4	T2 en retard	2	3	2	1	8
= 4	Schéma de référence	10	4	27	0	41
< 4	T2 en avance	5	1	19	13	38
		30	8	48	14	100

336 pieds

Différence de nombre de feuilles entre BM et T2	CAPITOLE (2)	Différence de nombre de feuilles entre BM et T1				
		T1 absente	T1 en retard	= 3 schéma de référence	< 3 T1 en avance	
> 4	T2 absente	25	0	0	0	25
> 4	T2 en retard	0	0	0	0	0
= 4	Schéma de référence	6	3	35	0	45
< 4	T2 en avance	3	1	14	12	30
		34	4	49	12	100

119 pieds

**TABEAU 11 c**  
COMPARAISON DES DECALAGES DE  
NOMBRES DE FEUILLES ENTRE T1  
SUCCESSIVES PAR RAPPORT AU  
SCHEMA DE REFERENCE :  
N BF.BM - N BF.T1 = 3 ;  
N BF.T1 - N BF.Ti + 1 = 1  
(pourcentages par rapport au  
nombre total de pieds ; tous  
traitements confondus).

(1) : TALENT 1978

(2) : CAPITOLE 1978

TABLEAU 12

- CORRELATIONS AU SEIN D'UN PEUPEMENT ENTRE DIFFERENTES CARACTERISTIQUES DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT D'UN PIED AU STADE B<sub>II</sub> - Exemple du traitement d<sub>2</sub>N<sub>y</sub> - 1978

TALENT (67 pieds)	MS.T <sub>1</sub>	MS.T <sub>2</sub>	MS.T <sub>3</sub>	MS.T <sub>2</sub> /MS.BM	NBF.BM	Nombre de tiges du pied	Stade B.M.	Stade B.M. - Stade T <sub>2</sub>
MS.BM	0,71	0,90	0,72	0,75	0,53	0,59	0,79	- 0,59
MS.T <sub>1</sub>		0,80	0,63	0,67	0,50	0,65	0,60	- 0,71
MS.T <sub>2</sub>			0,80	0,90	0,66	0,69	0,81	- 0,67
MS.T <sub>3</sub>				0,70	0,73	0,67	0,59	- 0,56
MS.T <sub>2</sub> /MS.BM					0,78	0,74	0,78	- 0,58
NBF.BM						0,69	0,69	- 0,42
Nombre de tiges du pied Stade BM							0,60	- 0,42
								- 0,52

CAPITOLE(1) (22 pieds)						
MS.BM	0,67	0,79	0,88	0,70	0,89	0,82
MS.T <sub>1</sub>		0,69	0,60	0,34	0,56	0,67
MS.T <sub>2</sub>			0,95	0,93	0,81	0,94
MS.T <sub>3</sub>				0,88	0,87	0,91
MS.T <sub>2</sub> /MS.BM					0,82	0,93
NBF.BM						0,85

**Légende :** MS.BM : Matière sèche du Brin-Maitre  
 MS.T<sub>1</sub> : Matière sèche de la talle de la feuille du B.M. (T<sub>1</sub>)  
 MS.T<sub>2</sub> : Matière sèche de la talle T<sub>2</sub>  
 MS.T<sub>3</sub> : Matière sèche de la talle T<sub>3</sub>  
 NBF.BM : Nombre de feuilles du Brin-Maitre

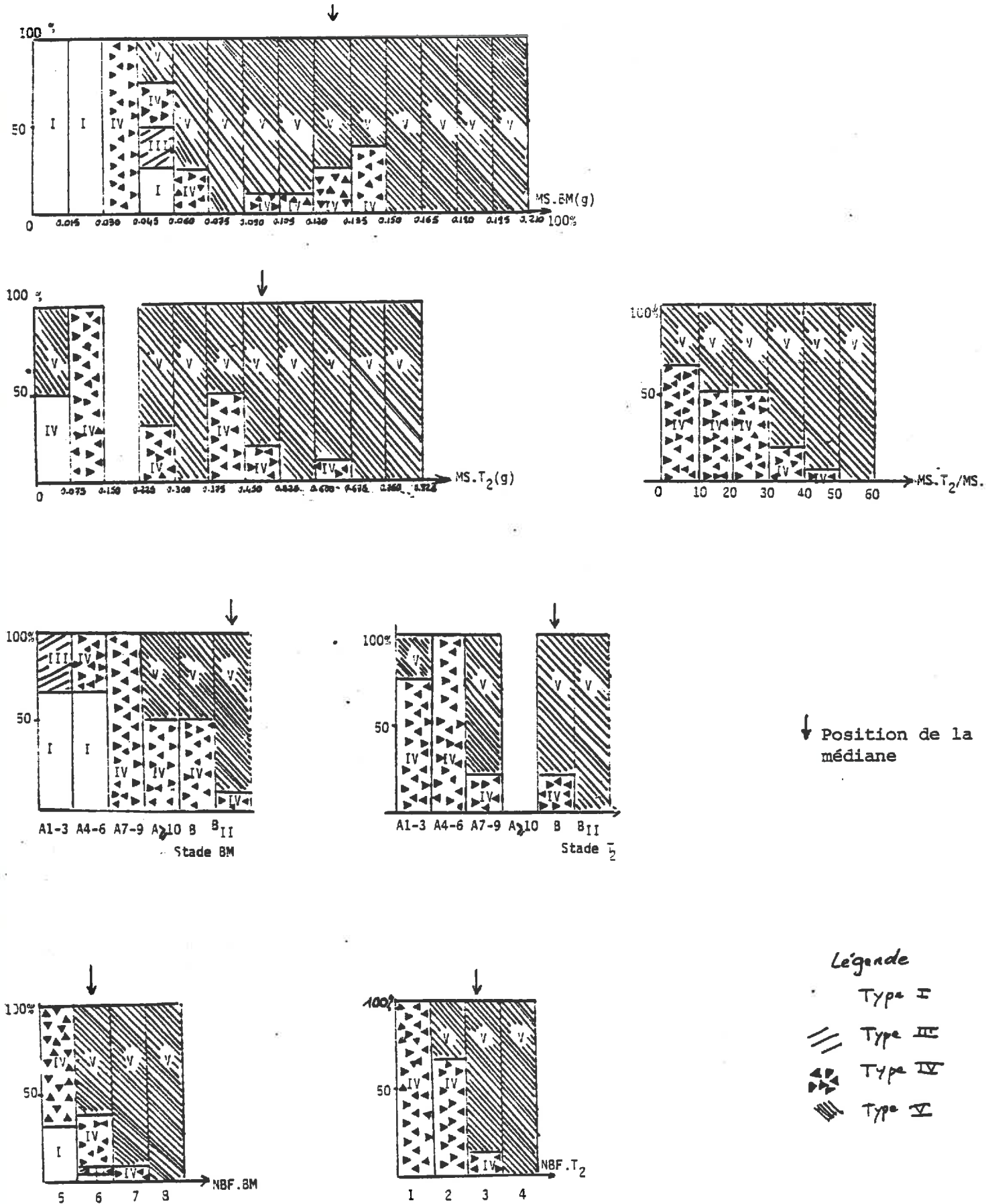
Stade BM : Stade de l'apex du Brin-Maitre

Stade BM  
- Stade T<sub>2</sub> : Différence de stade entre le Brin-Maitre  
et sa talle de 2e feuille

Pour la quantification des stades  
voir Annexe 1 p 207

(1) Pour la variété CAPITOLE, les observations de stades n'étaient pas assez nombreuses pour que nous puissions faire les corrélations dans lesquelles intervient le stade.

FIGURE 2 - POURCENTAGE DES DIFFERENTS TYPES DE PIED POUR DIFFERENTES CLASSES DE PLUSIEURS CARACTERISTIQUES DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE - Traitement d<sub>2</sub>N<sub>y</sub> - Variété TALENT - 1978



## 2.3. NOTION DE TYPE DE PIED

### 2.3.1. Typologie des pieds

*La très forte variabilité selon les pieds, de l'état d'une tige de rang donné ou des états relatifs de deux tiges de rangs successifs que nous venons de décrire, exprime en fait l'existence dans un peuplement, de différents types de pieds.*

On constate en effet, qu'en règle générale, ce sont les mêmes pieds :

- : qui ont le plus de tiges,
- : qui, pour chaque rang, ont les tiges les plus avancées en stade et matière sèche,
- : et pour lesquels les tiges de rang élevé sont les moins en retard par rapport aux plus âgées.

Le tableau 12 des corrélations entre différentes caractéristiques de croissance et de développement d'un pied l'illustre pour les traitements  $d_2N_y$  en 1978.

Le pied apparaît ainsi comme un tout, de comportement globalement plus ou moins favorable.

La séquence du tallage du pied, dont nous avons décrit les principaux schémas (p.66) semble constituer une caractéristique très discriminante de ces comportements.

Sur la Figure 2, nous avons représenté, pour chaque classe des poids secs, stades et nombres de feuilles de deux tiges (B.M. et  $T_2$ ) prises comme exemple, les proportions des pieds caractérisés par les différentes séquences de tallage :

I, III, IV, V :

Les classes de stades les moins avancés, nombres de feuilles et matières sèches les plus faibles, sont principalement constituées de pieds de séquence I, III et IV ; lorsqu'on se déplace vers des classes de stades plus avancés, des matières sèches et des nombres de feuilles plus élevés, ces séquences se raréfient jusqu'à disparaître au profit des séquences V.

TABLEAU 13 INFLUENCE DU TYPE DE PIED SUR LES CARACTERISTIQUES MOYENNES DU PIED - Exemple de  $d_2 N_y$   
 Pour le classement sur tous les traitements, années, variétés, cf. Tableau 60, Annexe 7.

Séquence du pied	TALENT			TALENT		
	I	IV	V	I	IV	V
MS.BM	$\mu = 0,036$	0,154	0,175	0,031	0,105	0,132
MS.T <sub>1</sub>	-	-	0,074	-	-	0,053
MS.T <sub>2</sub>	-	0,056	0,078	-	0,029	0,051
MS.T <sub>3</sub>	-	0,026 <sup>(1)</sup>	0,029a	-	0,017	0,022
MS.T <sub>4</sub>	-	0, a	0, a	-	0,004 a	0,005a
MST <sub>1</sub> /MSBM $\mu =$	-	-	42	-	-	40
MST <sub>2</sub> /MSBM	-	36	45	-	29	39
MST <sub>3</sub> /MSBM	-	17	17	-	17	17
MST <sub>4</sub> /MSBM	-	0	0	-	4	2
Nombre de feuilles du BM	5,0	6,2a	6,4a	5,1	5,9	6,4
Différence de stade						
(BM-T <sub>1</sub> )	-	-	2	-	-	2,5
(BM-T <sub>2</sub> )	-	7	3	-	7,1	4,2
(BM-T <sub>3</sub> )	-	13	11	-	12,0	13,5

(1) Les matières sèches et nombre de feuilles suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil 5% (méthode du "t" de STUDENT)

TABLEAU 14 - EFFETS DES TRAITEMENTS SUR LES ETATS DE CROISSANCE MOYENS DES DIFFERENTS TYPES DE PIEDS (Variété TALENT)

Matière sèche du pied (g)	1977						1978								
	$N_0$	$d_1$	$N_y$	$N_0$	$d_2$	$N_y$	$N_0$	$d_1$	$N_y$	$N_0$	$d_2$	$N_y$	$N_0$	$d_3$	$N_y$
Séquence	V	0,329	0,330	0,147 <sup>(1)</sup>	0,371	0,186	0,300	0,250	0,230	0,234	0,269	0,172 a	0,257		
	IV	0,161	0,261	0,197a	0,252	0,154	0,233	0,135	0,131	0,159	0,158	0,146 a	0,171		
	I	0,037	0,035	0,070	0,036	0,089	0,091	0,060	0,039	0,066	0,031	0,083	0,067		
Nombre de tiges du pied															
Séquence	V	4,8	5,6	3,5	4,5	2,9	3,4	5,7	6,9	3,7	5,9	2,9	3,5		
	IV	3,0	4,3	2,4	3,4	2,0	2,8	3,3	4,1	2,4	3,4	2,2	2,8		
	I	←			1,0	→			←			1,0	→		
Effectifs	(44)	(53)	(124)	(201)	(53)	(58)	(127)	(107)	(132)	(139)	(313)	(274)			

(1) - Les moyennes d'une même colonne, suivies d'une même lettre, ne sont pas différentes au seuil de probabilité 5%

Sur la variété CAPITOLE (annexe 7<sup>p232</sup>), ces classements sont identiques.

Une typologie des pieds d'un peuplement, très pertinente par rapport à leur état global de croissance et de développement semble donc pouvoir être établie sur la base de la séquence du tallage herbacé du pied, considérée sous deux aspects :

- : absence totale de talles
- : absence du bourgeon de la talle de première feuille du brin-maitre, un ou plusieurs bourgeons suivants ayant poussé.

Ceci revient dans nos conditions, à distinguer les types :

- Type I : pieds sans talle
- Type III : pieds sans  $T_1$  ni  $T_2$ , mais ayant au moins  $T_3$
- Type IV : pieds sans  $T_1$  mais ayant au moins  $T_2$
- Type V : Pieds ayant au moins  $T_1$

Les valeurs moyennes des différents critères pour les trois types les plus représentés (I, IV, V) sont portées dans le tableau 13, pour la variété TALENT.

Nous avons vu que les *proportions* de ces types ne semblent pas liées aux traitements azote x densité. Par contre, *leur croissance* apparaît, quel que soit le type, très sensible aux conditions de nutrition azotée.

Sur le tableau 14, dans lequel nous avons porté deux caractéristiques très globales du pied, on observe un classement des traitements très net pour tous les types, mais totalement opposé pour les pieds de types IV et V d'une part, I d'autre part. Pour les premiers, le classement est conforme à celui des teneurs en azote dans la plante (1), exprimant l'effet attendu d'une alimentation azotée limitante. Pour les pieds de type I, en revanche, les poids secs se classent dans l'ordre inverse des teneurs. Nous reviendrons sur ce comportement paradoxal dans un prochain paragraphe.

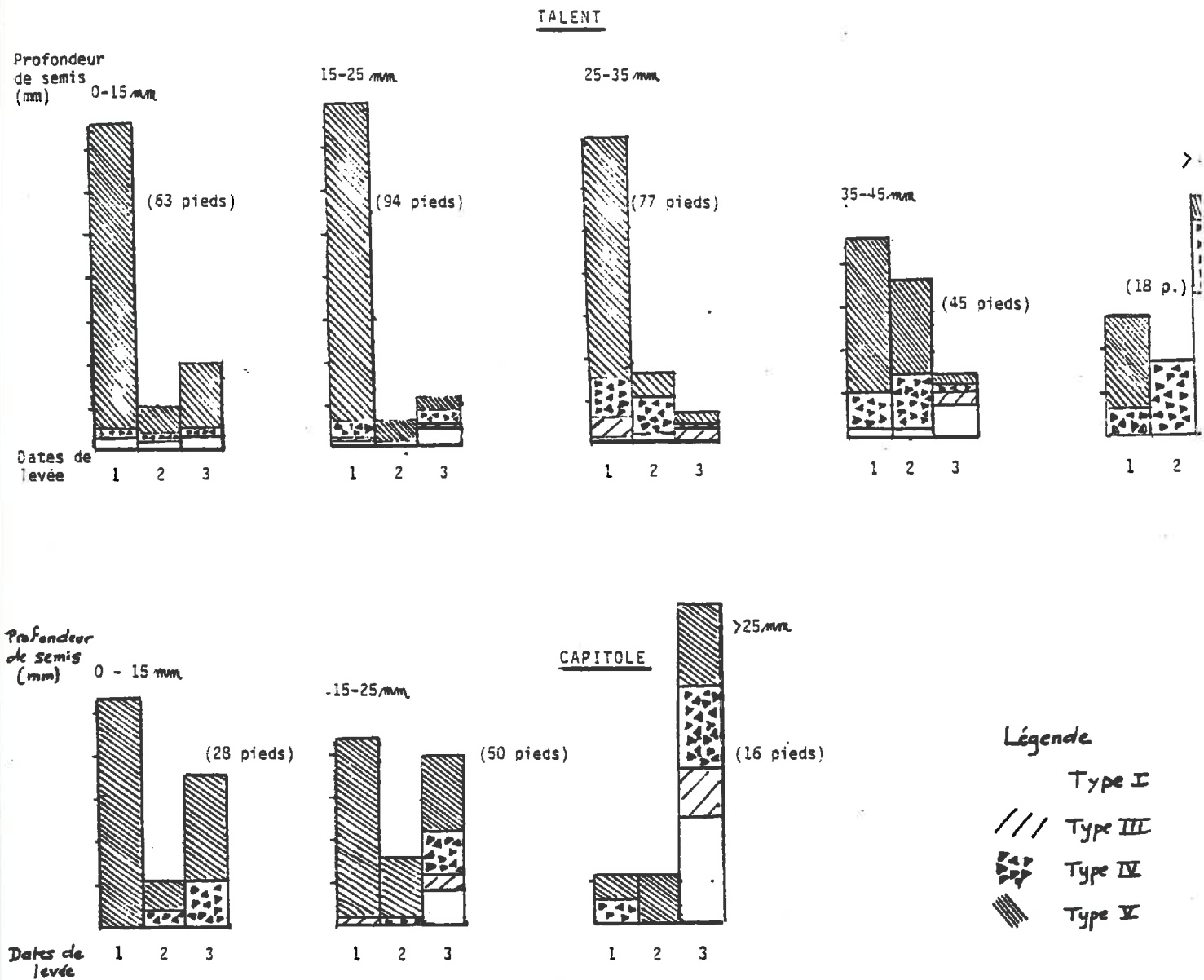
---

(1) Ces teneurs sont données en annexe 7, p. 232.



FIGURE 3 - PROFONDEUR DE SEMIS - TYPE DE PIEDS ( 1978)

(Histogrammes par classes de profondeur de semis (ensemble des pieds des dates de levée des différents types de pieds au champ) (1)  
(d'après les prélèvements au stade B<sub>II</sub>)



(1) Type II absent

*Il nous suffit ici de constater que tous les types de pieds extériorisent des conditions de nutrition azotée différentes et que, d'autre part, quelles que soient ces conditions, ils restent très nettement classés dans l'ordre :*

$$V > IV \gg I$$

### 2.3.2. Origine des types de pieds

Les travaux antérieurs ne laissaient pas prévoir l'existence de comportements ainsi différenciés entre pieds d'un peuplement. Il convient de s'interroger sur l'origine des types de pieds que nous venons de mettre en évidence.

L'existence de pieds pour lesquels les premiers bourgeons du brin-maître avortent, est notée par plusieurs auteurs (PERCIVAL, 1921 ; BARLOY et BOUGLE, 1964) . Ces avortements seraient plus ou moins fréquents selon la variété, mais surtout seraient liés à la profondeur de semis. Nous avons d'autre part pensé que les variations de profondeur de semis, en créant un étalement des dates de levée, c'est-à-dire des dates d'acquisition de l'autotrophie carbonée, pouvaient également expliquer les variations d'état de croissance entre pieds.

La levée ayant été étalée sur cinq semaines environ en 1978, du fait d'une période de froid prolongée après le semis (1) (décembre-début janvier), nous avons pu comparer des pieds levés à différentes dates (2). Nous examinons sur la Figure 3, pour les deux variétés les relations entre les trois caractéristiques d'un pied : profondeur de semis (3), date de levée, type du pied. Nous avons repré-

---

(1) cf. analyse climatique annexe 3, p. 219.

(2) Nous avons, à deux dates distantes de neuf jours, bagué les coléoptiles apparus ce qui nous a permis de distinguer trois vagues de levée successives :

- pieds levés avant la 1ère date de baguage (date 1) = 34 jours après le semis
- pieds levés entre la 1ère et la 2ème date de baguage (date 2) = 43 jours après le semis
- pieds levés après la 2ème date de baguage (date 3)

(3) La profondeur de semis est appréciée par la somme "longueur du rhizome + longueur blanche". La mesure de cette dernière longueur qui correspond à la partie non chlorophyllienne de la base du pied est à ce stade précoce très fiable à condition d'être effectuée sur un prélèvement frais.

senté pour différentes classes de profondeur de semis, les proportions des différents types de pieds des trois vagues de levée.

- On observe une liaison très nette entre profondeur de semis et type d'un pied : pour TALENT, par exemple, 75% des grains semés à moins de 15 mm correspondent à des pieds de type V, contre seulement pour les grains semés à plus de 45 mm. Cependant cette liaison n'est pas absolue : dans chacune des classes de profondeur de semis, tous les types de pieds sont représentés.
- De même, comme on pouvait s'y attendre, on constate une relation entre profondeur de semis et date de levée, l'importance relative des pieds levés tardivement (date 3) augmentant très nettement lorsqu'on passe d'un semis superficiel à un semis plus profond. Mais cette relation est relativement lâche, peu nette pour les classes de profondeur intermédiaires (15 à 45 mm pour TALENT).

L'hypothèse selon laquelle un semis profond entraînerait à la fois un avortement des talles âgées et une levée plus tardive ne suffit donc pas à expliquer les différenciations de comportement entre pieds. En fait, à l'intérieur d'une classe de profondeur de semis, on constate une liaison entre la date de levée du pied et son type : les pieds les premiers levés correspondent presque exclusivement à des pieds de type V. Inversement la levée la plus tardive correspond surtout à des pieds de type I et IV. Ceci est très net pour la variété TALENT.

*Cette interaction complexe entre profondeur de semis, date de levée et type d'un pied, suggère une double origine pour le type d'un pied :*

- : la profondeur de semis,*
- : des caractéristiques intrinsèques de la graine, s'exprimant précocement par une vitesse de croissance du coléoptile plus ou moins grande.*

Cette seconde hypothèse est confirmée par nos observations en laboratoire. En effet, pour un lot de grains germés et vernalisés dans les mêmes conditions, semés à même profondeur, sur un substrat homogène,

et soumis aux mêmes conditions de micro-climat et de nutrition, nous retrouvons les types de pieds IV et V définis au champ. Comme au champ, ces types s'extériorisent très précocément : la longueur de la première feuille ayant été mesurée sur tous les pieds de ce protocole, nous avons pu a posteriori, comparer les vitesses de croissance de cette feuille entre les pieds des différents types. En neuf jours, la première feuille s'allonge de 11,9 mm et 14,8 mm pour les pieds respectivement de type IV (50 individus), V (98 individus) et la différence est significative à 5%. Le classement observé est conforme à celui des dates de levée moyennes des pieds IV et V du champ.

Comme au champ, les états de croissance et de développement d'un pied au début de la montaison, sont en moyenne très différents, moins avancées pour les pieds de type IV.

Sur le tableau 15, nous distinguons parmi les pieds de type V et IV, respectivement des pieds  $V_A$ ,  $V_B$  et  $IV_A$ ,  $IV_B$ . Les lettres B désignent les pieds de type IV ou V pour lesquels les talles  $T_{2p}$  et (ou)  $T_{1p}$  sont absentes alors que les talles  $T_{21}$  et (ou)  $T_{11}$  sont apparues<sup>(1)</sup>. Les pieds indicés par la lettre A ont ces talles :

Type V :  $V_A$ ,  $V_B$  ( $T_{1p}$  absente)

Type IV :  $IV_A$ ,  $IV_B$  ( $T_{2p}$  absente -  $T_{1p}$  aussi évidemment puisque  $T_1$  est absente)

Il est remarquable que, à l'intérieur de chacun des types IV et V, l'absence ou la présence de ces talles secondaires les plus âgées discrimine très nettement les pieds : la Figure 4 en témoigne. Celle-ci représente la sortie de l'analyse discriminante appliquée au stade  $C_1-C_2$  du brin-maitre, aux groupes  $IV_A$ ,  $IV_B$ ,  $V_A$ ,  $V_B$ , décrits par des variables indépendantes de celles ayant servi à définir ces groupes : matières sèches du brin-maitre, des talles  $T_2$ ,  $T_3$ ,  $T_4$ ,  $T_{21}$ ,  $T_{3p}$ , nombre de tiges, longueur de la première feuille. Les fonctions discriminantes et les valeurs de FISHER sont données annexe 7, p. 240. Elles monte:

---

(1) Le mode d'identification des tiges du pied est donné p. 10.

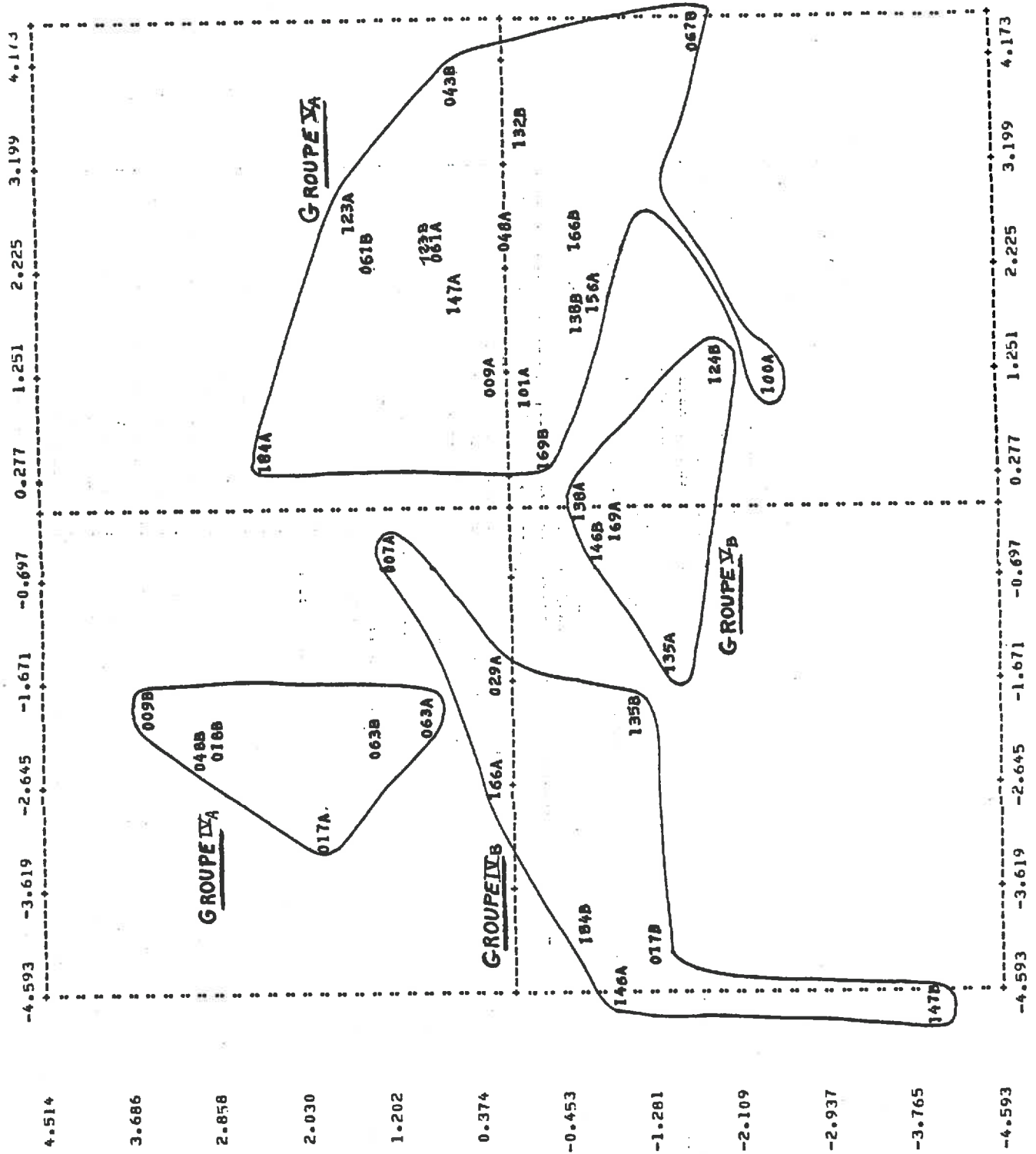


FIGURE 4 - REPRESENTATION GRAPHIQUE DE LA SORTIE DE L'ANALYSE DISCRIMINANTE SUR LES GROUPES DE PIEDS

	Groupe de pieds (1)	VA 41	VB 24	IYA 17	IVB 17
Matière sèche des tiges différentes (g)	MS.BM	0,267	0,193	0,152	0,115
	MS.T1	0,136	0,081	-	-
	MS.T2	0,104	0,074	0,070	0,047
	MS.T3	0,069	0,058	0,041	0,023
	MS.T4	0,032	0,030	0,040	0,013
Longueur de tige des tiges différentes (mm)	Lg.BM	17	11	13	8
	Lg.T1	10	5	-	-
	Lg.T2	23	20	16	16
	Lg.T3	22	19	14	12
Stade médian de l'apex des tiges différentes	Stade BM	C <sub>2</sub>	C <sub>1</sub>	B	B <sub>II</sub>
	Stade T1	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	-	-
	Stade T2	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	A <sub>12</sub>	A <sub>13</sub>
	Stade T <sub>3</sub>	B <sub>II</sub>	B	A <sub>10</sub>	A <sub>12</sub>

Pourcentage dans l'échantillon

(1) Les groupes  $V_A$  et  $V_B$  correspondent au type de pied V du champ ; les groupes  $IV_A$  et  $IV_B$  correspondent au type IV.

TABLEAU 15 - INFLUENCE DU TYPE DU PIED SUR LES CARACTERISTIQUES DE CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT DES DIFFERENTES TIGES

(Expérience en pots, 1978)

que les groupes se discriminent principalement par les matières sèches de leurs différentes tiges (axe 1), mais aussi par la vitesse de croissance en début de végétation (axe 2).

Nous n'avons pu vérifier l'existence de ces sous-types au champ, où le prélèvement a été effectué un peu plus tôt qu'en pots (stade B<sub>II</sub> du brin-maitre au lieu de C<sub>1</sub>-C<sub>2</sub>) c'est-à-dire en pleine période d'émission des talles T<sub>1p</sub> - T<sub>2p</sub>. Mais cela a donné l'existence des mêmes principaux types IV et V, en pots au champ, et la similitude de leur classement dans ces conditions de milieu très différentes, elle semble probable.

*Nous mettons ainsi en évidence l'importance pour la distribution des états de croissance et de développement dans un peuplement d'une part, des techniques d'implantation de ce peuplement particulier de la qualité du semis, d'autre part des caractéristiques intrinsèques du lot de semence<sup>(1)</sup>. L'existence de "potentialités" différentes selon les grains est en accord avec les observations d'autres auteurs. CHAUSSAT (1975) constate l'influence sur la taille d'un grain et sa vitesse de germination de la position de ce grain sur l'épi père.*

*Ces observations donnent à penser que l'histoire d'un peuplement est en partie déterminée par l'histoire du peuplement producteur des grains dont il est issu.*

---

(1) Note sur les pieds sans talle : L'origine en partie physiologique, des pieds sans talle nous amène à formuler l'hypothèse suivante concernant les pieds sans talle :

Un certain nombre sont des pieds dont tous les bourgeons sont inhibés pour des raisons, en grande partie liées à la graine : leurs potentialités sont très faibles.

D'autres sont des pieds de type IV, dont les bourgeons de talles T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> n'ont pas démarré à cause de la compétition.

### 3 - Conclusion partielle

Cette analyse de la variabilité des états individuels de croissance et de développement au sein de différents peuplements impose deux critères de partition des individus d'un peuplement : pour les tiges, leur rang ; pour les pieds, leur type.

Le nombre de pieds du peuplement, les proportions des pieds de différents types, et les caractéristiques moyennes pour chacun des types de pied, des tiges des différents rangs, donnent une bonne description des distributions des états de croissance et de développement de l'ensemble des individus d'un peuplement. Nous les retiendrons comme éléments de description de la structure d'un peuplement définie p. 50.

Leurs valeurs sont données pour l'ensemble des traitements des deux années et deux variétés annexe 7, p. 238, Tab. 60.

Par rapport à l'établissement de ces éléments de description de la structure, les différents traitements azote x densité, les différentes années et variétés, ont été utilisés comme des répétitions permettant de tester la *stabilité*, pour des peuplements de structures très différentes, des critères de partition proposés, et apprécier les *possibilités d'extrapolation de nos résultats*.

La comparaison des structures des différents peuplements décrits sur la base de ces critères de partition, permet de préciser l'influence sur la structure de quelques-uns des facteurs cultureux les plus variables de la pratique agricole: densité de pieds, fertilisation azotée, variété, année climatique.

Nous résumons dans le tableau 16 les principales modifications de la structure qu'ils créent.



**TABLEAU 16 - PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DE LA STRUCTURE, SUR LESQUELLES S'OPPOSENT TRAITEMENTS, ANNEES, VARIETES.**

a - Entre traitements	Exemple de classement - TALENT 1978										
<ul style="list-style-type: none"> <li>- Proportion des différents types de pieds I</li> <li>- Nombre de tiges/pied: à cause surtout des nombres de T<sub>3</sub>, T<sub>4</sub>, T<sub>5</sub></li> <li>- Matière sèche/pied : à cause surtout des matières sèches de T<sub>3</sub>, T<sub>4</sub>, T<sub>5</sub>                      Dans une mesure moindre: MS/T<sub>1</sub>                        MS/T<sub>2</sub></li> </ul>	<p>% type I : <math>d_3N_0 &gt; d_2N_0</math> &gt; autres traitements au détriment des pieds de type IV.</p> <p><math>d_1N_y &gt; d_2N_y = d_1N_0 &gt; d_3N_y &gt; d_2N_0 &gt; d_3N_0</math></p> <p><math>d_1N_y = d_2N_y = d_3N_y &gt; d_1N_0 = d_2N_0 &gt; d_3N_0</math></p>										
b - Entre années	Exemple de classement - TALENT d <sub>2</sub> N <sub>y</sub>										
<ul style="list-style-type: none"> <li>- Proportions des types de pied</li> <li>- Nombre de tiges/Pied T<sub>1</sub></li> <li>- Croissance de toute tige (pieds type IV et V)</li> </ul>	<table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 60%; border-right: 1px solid black;">% type I ]</td> <td style="width: 40%;">1978 &lt; 1977</td> </tr> <tr> <td style="border-right: 1px solid black;">% type IV ]</td> <td></td> </tr> <tr> <td style="border-right: 1px solid black;">% type V</td> <td>1978 &gt; 1977</td> </tr> <tr> <td style="border-right: 1px solid black;"></td> <td>1978 &gt; 1977</td> </tr> <tr> <td style="border-right: 1px solid black;"></td> <td>1977 &gt; 1978</td> </tr> </table>	% type I ]	1978 < 1977	% type IV ]		% type V	1978 > 1977		1978 > 1977		1977 > 1978
% type I ]	1978 < 1977										
% type IV ]											
% type V	1978 > 1977										
	1978 > 1977										
	1977 > 1978										
c - Entre variétés	Exemple de classement 1977										
<p>Remarque : 1978 : Comparaison impossible car très mauvaise levée sur CAPITOLE ; on ne peut, cette année-là, que travailler intra-variété.</p> <p>1977 :</p> <p style="padding-left: 40px;">MS/pied MS/8M</p>	<p style="text-align: center;">Capitole &gt; Talent</p>										

On constate l'importance des effets fumure azotée , densité et année :

- Il est remarquable que ces effets ne portent pas sur les stades de développement (stades de l'apex, nombres de feuilles), qui apparaissent très stables pour des milieux très variables. Nous devons cependant être prudente dans nos conclusions concernant l'effet année : nos deux campagnes culturales n'ont pas été marquées par des variations importantes des composantes climatiques (cf. annexe 3), d'autant plus que nos semis ont été faits à la même époque (22 et 29 novembre respectivement pour 1977 et 1978). En revanche, les larges gammes de conditions d'alimentation azotée réalisées par nos traitements, en particulier en 1977, semblent nous autoriser à conclure à une certaine insensibilité des processus de développement aux conditions de nutrition. Nous y revenons dans un prochain chapitre.
- Les différents traitements et années s'opposent sur les proportions des différents types de pieds, le nombre de tiges du peuplement et leurs états de croissance. L'effet année est à cet égard difficile à interpréter sauf concernant la plus grande fréquence des pieds de type IV et I en 1977 qui semble pouvoir être reliée au semis plus profond cette année-là qu'en 1978.

L'influence de la variété est par contre difficile à mettre en évidence ; par suite d'une mauvaise levée sur CAPITOLE 1978, les densités obtenues sur cette variété sont plus faibles que les densités équivalentes de TALENT, rendant la comparaison délicate.

En 1977, au stade B<sub>II</sub> des brins-maîtres, les effets de la variété s'expriment principalement sur les vitesses de croissance relatives du brin-maître et des talles. Ces variations des relations entre tiges du pied selon la variété rejoignent les observations de JONARD (1964).

Nos variétés ne s'opposent en revanche, pas sur les vitesses de développement ; il en serait peut-être autrement pour des variétés de précocités différentes. Etant donné l'origine en partie physiologique des types de pieds, on ne peut d'autre part exclure que la nature de ces types, leur extériorisation et leurs proportions puissent être sensiblement différentes pour d'autres variétés que celles que nous avons étudiées.

=====



DEUXIÈME PARTIE

INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT  
SUR L'UTILISATION DES RESSOURCES DU MILIEU

---



Nous venons de proposer un mode de description synthétique de la variabilité des états individuels de croissance et de développement dans un peuplement. Nous sommes maintenant en mesure d'étudier en quoi cette variabilité conditionne les rapports de compétition au sein du peuplement. Ce sera l'objet de cette seconde partie.

## A - DÉMARCHE

### I - APPREHENSION DE L'UTILISATION DES FACTEURS DU MILIEU

Nous allons tenter d'expliciter les modalités d'évolution de la structure du peuplement pendant la montaison, lorsque l'azote ou la lumière sont facteurs limitants ; nous nous attacherons plus particulièrement à la détermination du peuplement épis.

Nous procédons en deux étapes :

- Dans un premier temps, nous analysons le comportement du pied, niveau auquel se déterminent les processus de croissance et de développement dont les travaux antérieurs fournissent une connaissance très incomplète. Il est en particulier nécessaire de préciser le devenir pendant la montaison, des différentes catégories d'individus identifiées au stade  $B_{II}$  : tiges des différents rangs, pieds des différents types. Le comportement du peuplement résultant des comportements de ses différents individus soumis chacun aux conditions de nutrition créées par ses voisins, une étude à l'échelle du pied peut seule permettre de formuler des hypothèses quant à l'influence des états individuels sur l'utilisation par le peuplement des deux facteurs étudiés.
- Dans un second temps, sur la base de ces hypothèses, nous reconstituons la production du peuplement et proposons les premiers éléments d'une modélisation de l'influence de la structure du peuplement sur le nombre d'épis.

A aucune de ces deux échelles, nous n'avons tenté un contrôle direct de la quantité et de la répartition dans le milieu des facteurs objets de la compétition. Un tel contrôle soulève en milieu naturel des difficultés importantes d'ordre méthodologique et pratique.

Une première difficulté concerne la mesure même du facteur :

Il semble qu'on soit peu capable actuellement de déterminer la quantité d'azote minéral instantanément utilisable par la plante ; certaines formes d'azote organique très labiles, non dosées, pourraient minéraliser en fonction de la demande du peuplement (REMY et HEBERT, 1977).

Un deuxième type de difficulté concerne le choix des modalités de contrôle du facteur : rythme, localisation des mesures.

Les variations dans l'espace et le temps des facteurs étudiés sont importantes et répondent à des lois dont encore peu de paramètres sont connus. On ne sait pas actuellement décrire les états du milieu à des échelles de temps et d'espace du même ordre de grandeur que celles qui doivent être appliquées au peuplement végétal pour étudier l'évolution de sa structure.

*Nous avons fait l'hypothèse que les différences d'évolution de pieds ou de peuplements placés dans des milieux suffisamment différenciés par rapport à la quantité ou la répartition d'un facteur, pouvaient, tous les autres facteurs étant à l'équilibre, être imputées aux variations de ce facteur.*

Cette hypothèse a guidé le choix des traitements expérimentaux:

- A chacun des peuplements fertilisés au stade A (traitement N<sub>Y</sub>) nous avons appliqué au stade B<sub>II</sub> trois niveaux de fumure azotée (doses Z, Z-40, Z+140) ayant toutes chances de créer des conditions de nutrition différentes :

: La dose "Z" (traitement N<sub>X</sub>) est le complément de la dose "Y" à la dose totale "X", prévue optimale compte-tenu de l'objectif de rendement visé et des différents postes du bilan (1).

---

(1) La méthode de fumure utilisée est la "Méthode des Bilans", préconisée par la Station Agronomique de LAON (REMY-HEBERT, 1977), et adaptée à notre milieu d'expérimentation par une autre équipe de la Chaire d'Agronomie (BOIFFIN et al., à paraître).

(Pour le mode de calcul, voir en annexe 1).

: La dose "Z + 140" (traitement  $N_{x+140}$ ) doit alors fournir une quantité d'azote largement excédentaire par rapport aux besoins du peuplement.

: La dose "Z - 40" (traitement  $N_{x-40}$ ) est censée correspondre à une situation de déficience globale en azote donc de compétition pour ce facteur.

Les trois densités de peuplements  $d_1$ ,  $d_2$ ,  $d_3$  doivent créer des conditions d'éclairement dans le couvert, différentes.

- De façon à obtenir une situation de très forte compétition pour l'azote dès le stade  $B_{II}$ , nous avons maintenu pour chaque densité x variété, une parcelle témoin non fertilisée :  $N_0$ .

Nous devons nous assurer que ces traitements ont effectivement créé une différenciation des conditions de nutrition pendant la montaison par rapport aux facteurs azote et lumière.

## II - CONTRÔLE DE L'EFFICACITE DES TRAITEMENTS

L'observation à la récolte des composantes du rendement met en évidence l'efficacité des traitements appliqués :

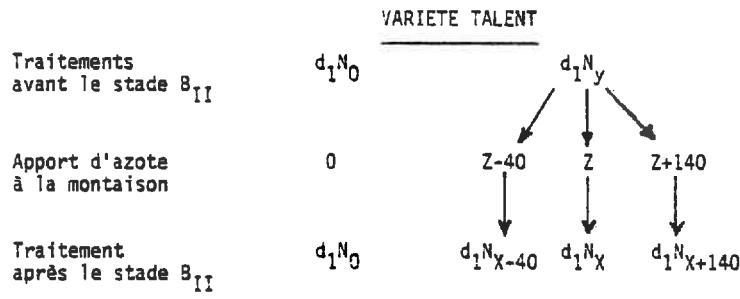
- Les nombres d'épis, les nombres de grains, les matières sèches produits par unité de surface varient dans des proportions importantes entre traitements. On observe pour chacune des deux variétés, une liaison très étroite entre les variations du nombre de grains et celles de la matière sèche paille + balles, qui montre la validité dans ce milieu d'une de nos hypothèses de travail essentielles (1) (Figure 5).

Les courbes de réponse à la fumure azotée du nombre de grains produit par unité de surface (Figure 6) montrent que pour les trois densités, l'azote a été limitant sur les traitements  $N_0$  et  $N_{x-40}$  voire  $N_x$  dans le cas de TALENT 1978. Par contre, sauf dans ce dernier cas, un apport supplémentaire d'azote au-delà de la dose "Z" (traitement  $N_x$ ) même très important, ne provoque pas d'augmentation significative de cette composante.

---

(1) Hypothèse formulée p.53.

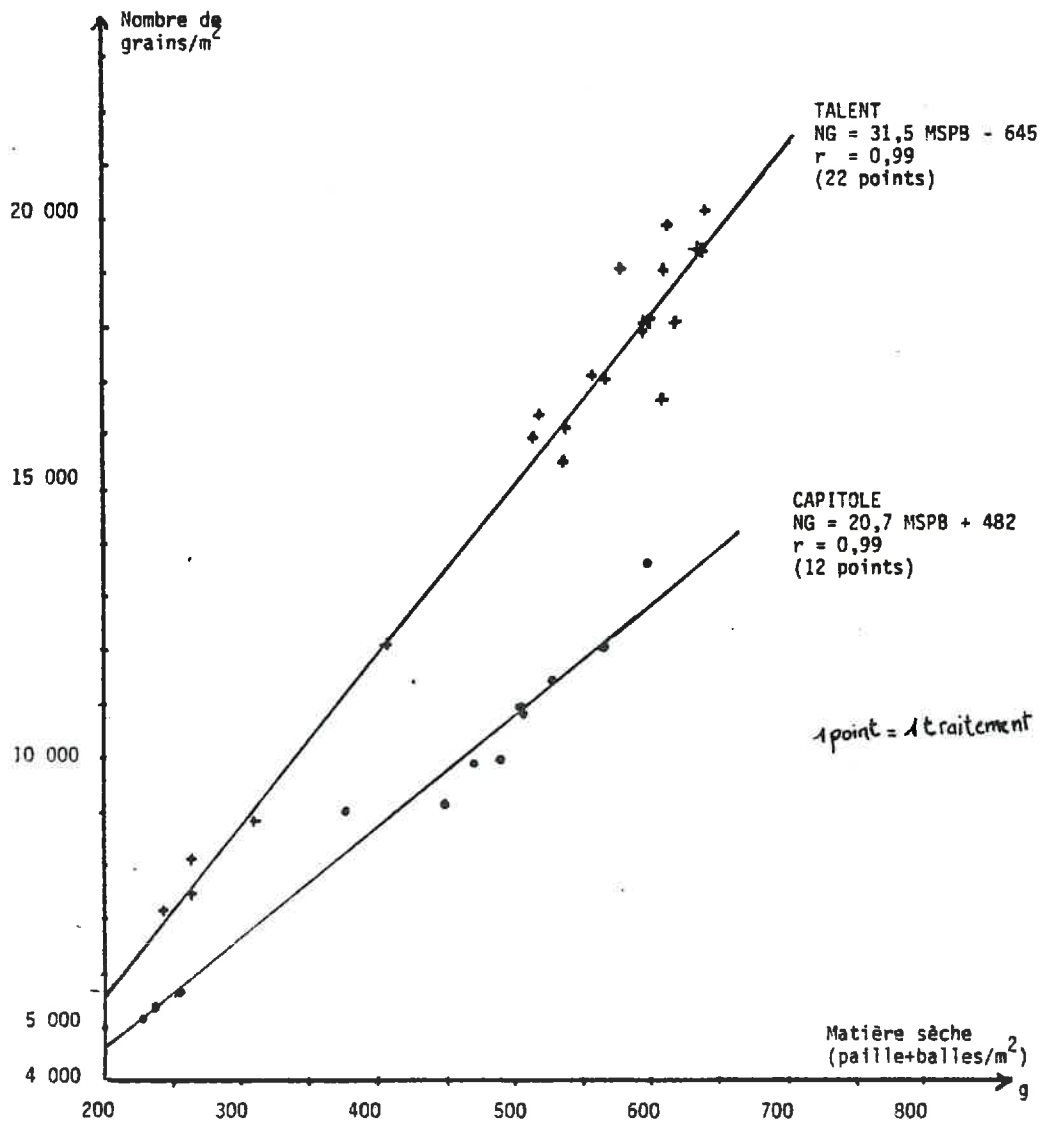




Exemple de la densité d, de TALENT ; les mêmes traitements azotés ( $N_0, N_{X-40}, N_X$ ) existent sur les trois densités des deux variétés.  
 Pour le mode de calcul et la valeur des d X, Y et Z, se reporter à l'annexe 2 p212.  
 Pour le nombre de pieds des densités  $d_1, d$  se reporter au tableau 1.

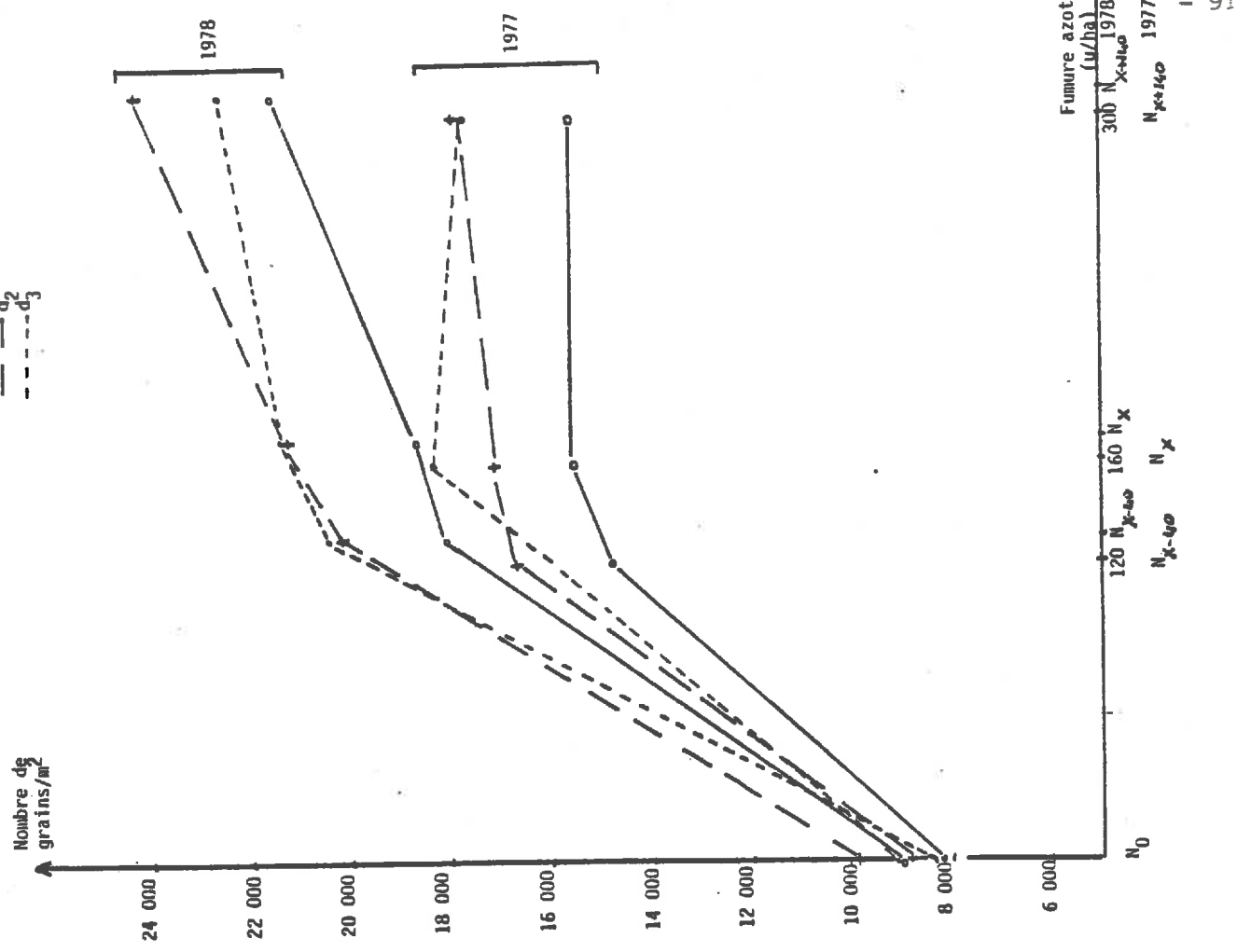
TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX APRES LE STADE B<sub>II</sub>

**FIGURE 5**  
 LIAISON ENTRE LE NOMBRE DE GRAINS ET LA MATIERE SECHE (paille+balles)  
 FORMES PAR UNITE DE SURFACE

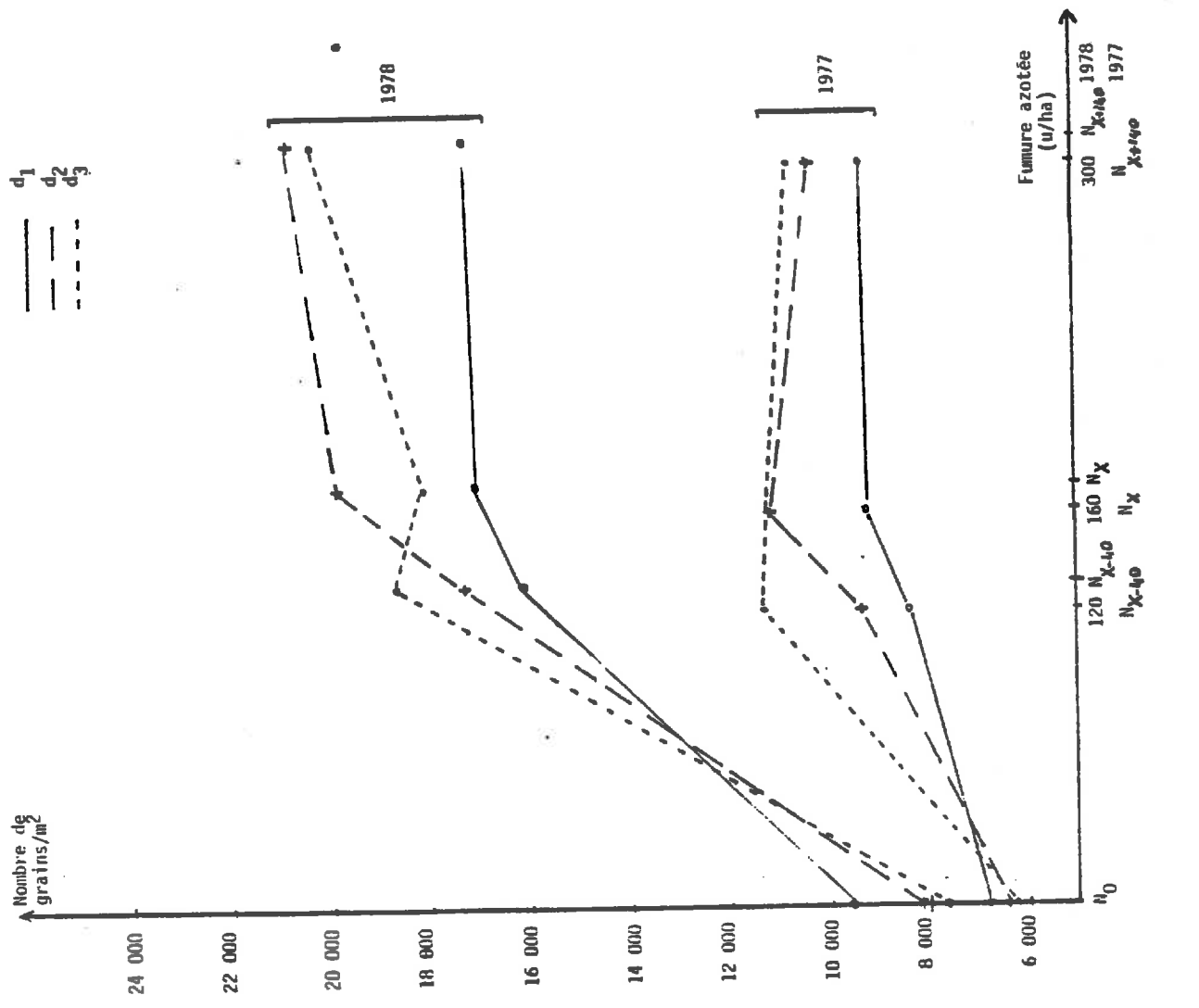


a - Variété CAPITOLE

d<sub>1</sub>  
d<sub>2</sub>  
d<sub>3</sub>



d<sub>1</sub>  
d<sub>2</sub>  
d<sub>3</sub>



Horizons	1977.			1978		
	$N_0$	$N_x$	$N_{x+140}$	$N_0$	$N_x$	$N_{x+140}$
0 - 20 cm	23,8	55,5	76,1	8,8	4,7	28,9
20 - 40 cm	17,3	10,6	42,5	1,9	3,1	9,5
40 - 60 cm	9,3	14,8	24,9	3,5	5,5	11,5
0 - 60 cm	50,4	80,9	143,4	14,2	13,3	49,9

TABLEAU 17

RELIQUATS D'AZOTE NITRIQUE DANS LE SOL A LA RECOLTE SUR DIFFERENTS TRAITEMENTS AZOTES (1) (en kg d'azote par hectare).

Moyenne des 3 densités - Variété TALENT.

(1) L'azote du sol n'a pas, à cette date été dosé sur le traitement  $N_{x+140}$

Année	Variété	$d_1 N_{x+140}$	$d_2 N_{x+140}$	$d_3 N_{x+140}$
1977	TALENT	94,9	64,6	43,8
	CAPITOLE	65,6	40,0	27,9
1978	TALENT	183,1	85,0	50,0
	CAPITOLE	216,8	88,0	55,5

TABLEAU 18

NOMBRE DE GRAINS DU PIED MOYEN SUR LES TRAITEMENTS  $N_{x+140}$  DES DIFFERENTES DENSITES

Sur une même ligne, toutes les moyennes sont significativement différentes au seuil 5% (Test de STUDENT)

Année	VARIETE	$d_1 N_{x+140}$	$d_2 N_{x+140}$	$d_3 N_{x+140}$
1977	TALENT	1,93 (35)	2,20 (24)	2,75 (41)
	CAPITOLE	2,30 (31)	3,30 a (2) (19)	3,09 a (22)
1978	TALENT	1,81 (61)	2,40 (57)	3,18 (120)
	CAPITOLE	2,03 (59)	3,29 a (48)	3,20 a (54)

TABLEAU 19

NOMBRE D'EPILLET AVORTES (1) PAR TIGE MOYENNE SUR LES TRAITEMENTS  $N_{x+140}$  DES DIFFERENTES DENSITES

- (1) Epillet avorté à la base de l'épi
- (2) Les moyennes d'une même ligne suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de probabilité 5% (Test de STUDENT)

	Pied moyen du peuplement $d_1 N_{x+140}$	Pied isolé
Nombre d'épillets avortés/épi moyen	1,81 (57)	0,86 (86)
Nombre de grains pied	183 (11)	648 (9)

TABLEAU 20

COMPARAISON DE PIEDS ISOLEES ET DU PIED MOYEN DU TRAITEMENT  $d_1 N_{x+140}$  1978 - Variété TALENT.

Note : Pour chacun des critères, les différences entre les moyennes relatives au pied moyen et au pied isolé sont significatives au seuil de probabilité 1% (Test de STUDENT)

- Sur les traitements  $N_{X+140}$ , l'azote n'a pas été globalement facteur limitant. Les quantités d'azote minéral restant dans le sol après la récolte vont dans le sens de cette hypothèse et tendent à montrer qu'elle est applicable également à TALENT, 1978 (Tab. 17). Il est vraisemblable que la supériorité de ces reliquats en 1977 par rapport à 1978, est imputable à l'état structural de la couche travaillée plus défavorable en 1977 (voir annexe 4), qui aurait perturbé l'assimilation de l'azote ; mais d'après BOIFFIN et al. (à paraître), l'existence d'un palier dans la réponse des nombres de grains ne serait pas liée à ce type de perturbation, qui affecterait plutôt la pente de la courbe.

La limitation du nombre de grains ne semble pas non plus pouvoir être imputée aux quantités des autres éléments nutritifs du sol. En effet :

: L'humidité du sol est toujours restée, pendant la montaison, voisine de la capacité au champ, même en 1977 aux quelques périodes où apparaît un léger déficit climatique (mi-avril, fin mai). (cf. annexe 3, p.215)

: Les principaux éléments minéraux P, K, Ca, Mg, sont en quantités non limitantes d'après l'interprétation des analyses de sol effectuées par le Laboratoire INRA de CHALONS-sur-MARNE (cf. annexe 3, p.215)

On peut, d'autre part considérer que pendant la montaison le peuplement n'a pas été atteint par un parasitisme pouvant affecter le nombre de grains (cf. annexe 6, p. 228).

La comparaison des trois densités pour ce traitement  $N_{x,40}$  montre que le facteur limitant est lié à la densité de peuplement ; on observe en effet, une diminution systématique du nombre de grains d'un pied lorsque la densité augmente (Tab. 18). L'hypothèse la plus vraisemblable est alors celle d'une utilisation de l'énergie incidente différente entre les trois densités de peuplement :

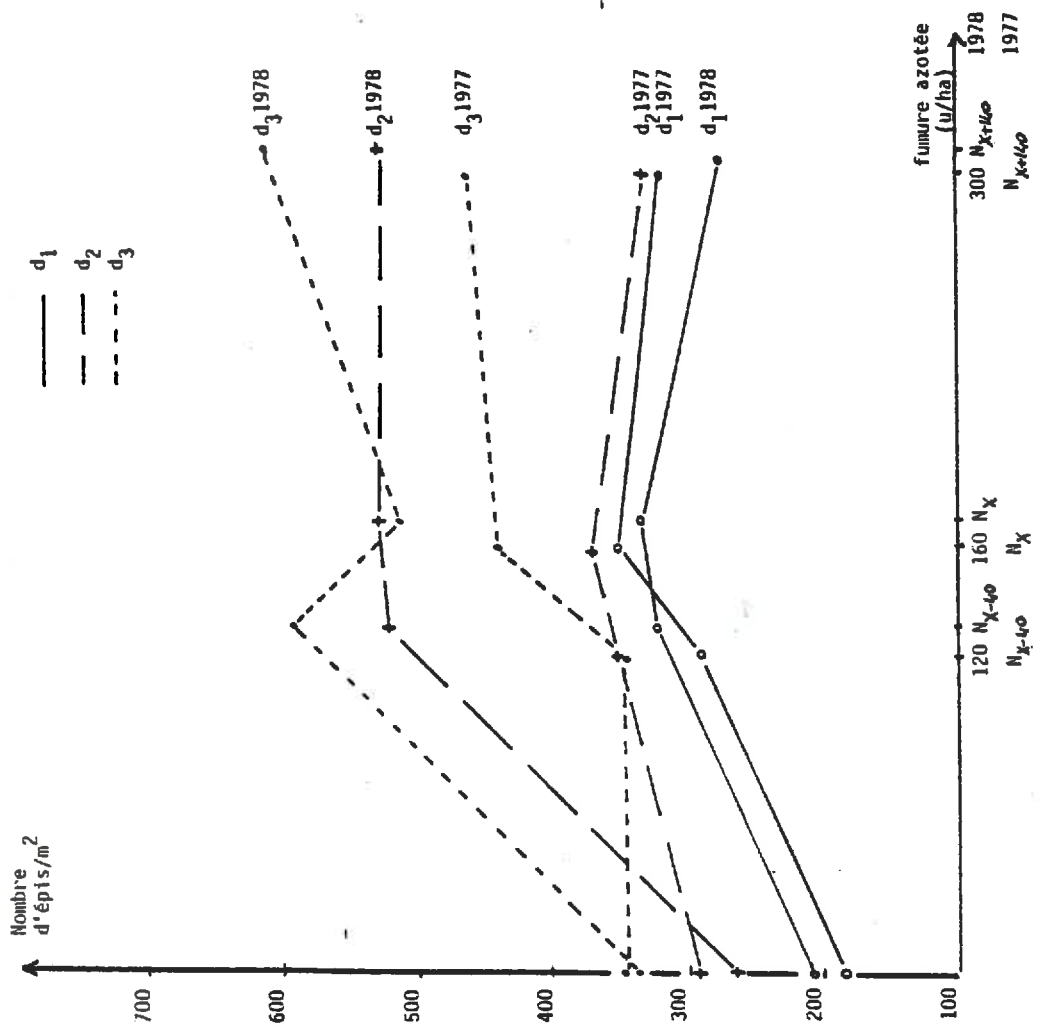
. Les densités  $d_2$  et surtout  $d_3$  ont souffert de la compétition pour la lumière ; l'augmentation de  $d_1$  à  $d_3$ , du nombre d'épillets avortés, composante très sensible au niveau d'éclairement (BALDY,1973,d) va dans ce sens (Tab. 19).

. L'hypothèse d'une compétition pour la lumière apparaît très vraisemblable également pour la densité la plus faible : les nombres de grains produits

FIGURE 7

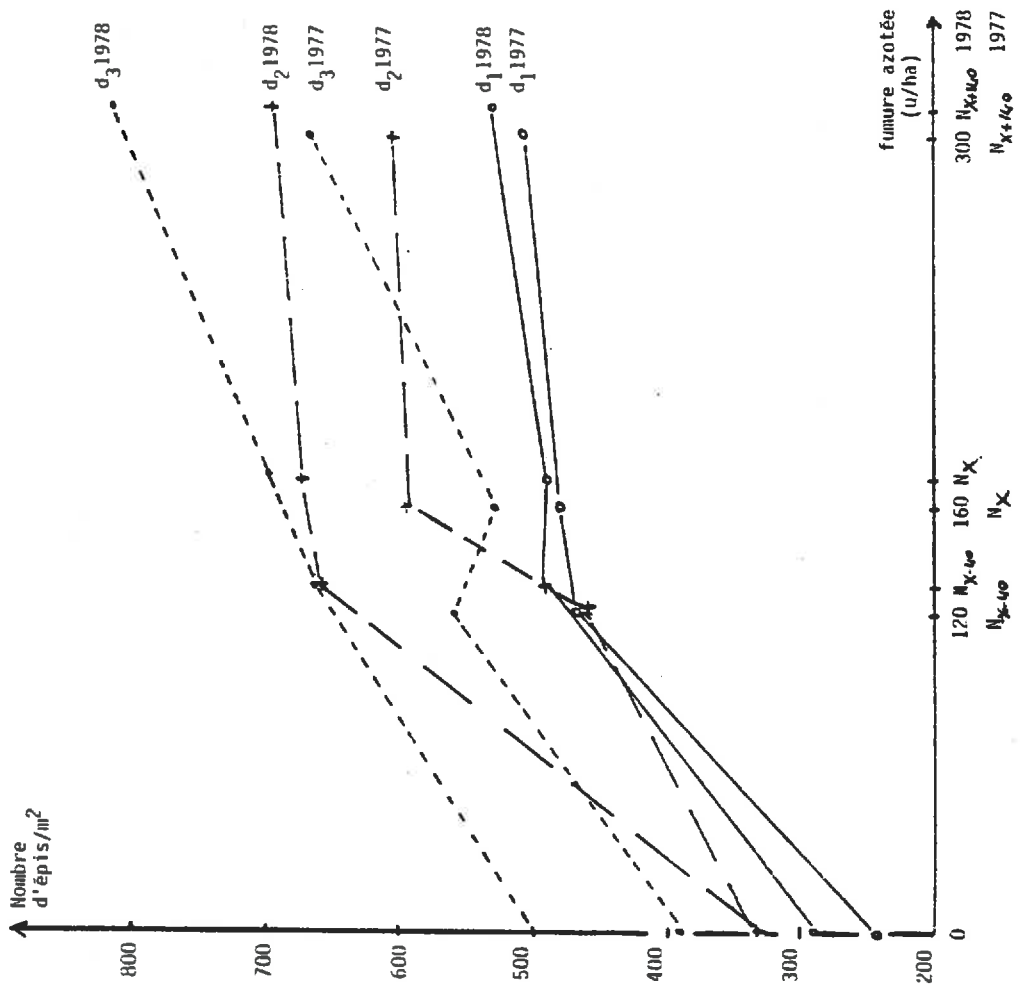
REPONSE DU  $NE/m^2$  A LA FUMURE AZOTEE SELON LA DENSITE DE PEUPEMENT

a - Variété CAPITOLE



b - Variété TALENT

— d<sub>1</sub>   
 - - d<sub>2</sub>   
 - · - d<sub>3</sub>



par des pieds isolés (1), soumis au traitement  $N_{x+140}$  sont très supérieurs à ceux du pied moyen de ce traitement, leur nombre d'épillets avortés, inférieur (Tab. 20).

L'absence de réponse à la fumure azotée du nombre d'épis par mètre carré entre les doses "Z" et "Z + 140" peut également être interprétée dans ce sens (Fig. 7).

- La caractérisation des conditions de nutrition sur les traitements  $N_x$  apparaît plus complexe.

L'analyse des courbes de réponse à l'azote des nombres d'épis et nombre de grains par mètre carré, conduit à retenir, pour la plupart des couples variété x année, un facteur limitant différent pour ces deux composantes :

: Pour le nombre d'épis par mètre carré, il n'y a souvent plus réponse à l'azote à partir de la dose "Z - 40" (traitement  $N_{x-40}$ ); on peut donc sur le traitement  $N_x$  comme sur le traitement  $N_{x+140}$  mettre en cause les conditions d'éclairement.

: Pour le nombre de grains par mètre carré, il y a généralement réponse à l'azote entre les doses "Z - 40", et "Z" (traitements  $N_{x-40}$  et  $N_x$ ) : cette composante est alors déterminée par les conditions d'alimentation azotée.

Ce résultat n'est pas incohérent. En effet :

: le nombre d'épis se détermine relativement tôt au cours de la montaison, pendant la phase B - C<sub>II</sub> selon JONARD (1964), à un moment donc où l'apport d'azote important, effectué au stade B<sub>II</sub>, peut encore couvrir les besoins du peuplement. La formation du nombre de grains met au contraire en cause la totalité de la période stade B - floraison (2) ; la différenciation de l'épi peut donc s'achever alors que, la croissance du couvert se poursuivant, la quantité d'azote dans le milieu devient limitante.

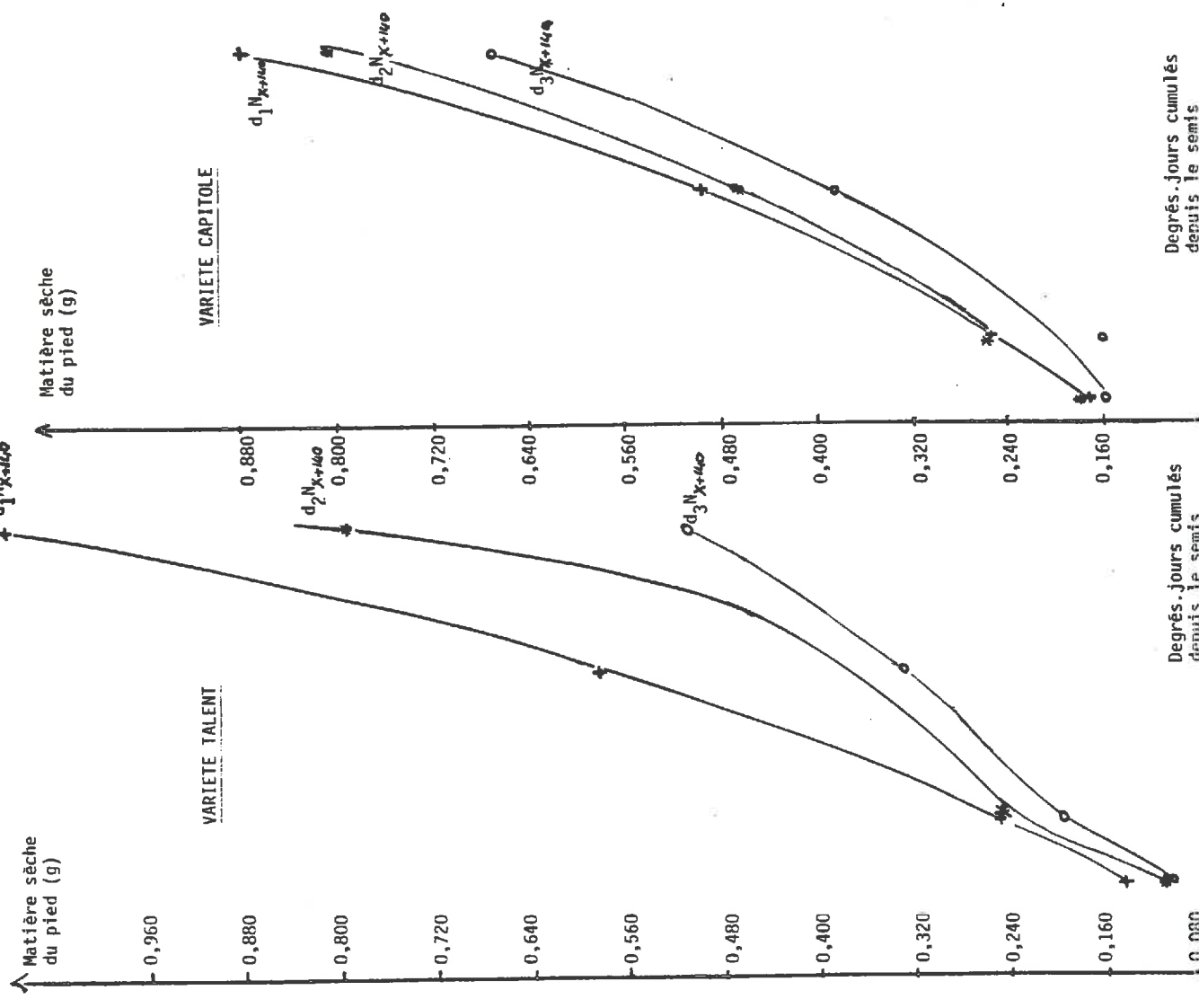
Les traitements  $N_x$  semblent ainsi avoir correspondu à une situation de compétition pour la lumière pendant la première moitié de la montaison, à une situation de compétition pour l'azote ensuite.

---

(1) En début de montaison, nous avons, sur une répétition du traitement  $N_{x+140}$  éclairci l'environnement d'un certain nombre de pieds qui ont ainsi été placés à 75 cm au minimum des autres pieds du peuplement.

(2) Aux quelques jours critiques près, suivant la floraison (cf. bibliographie p. 25).

CROISSANCE DU PIED SUR LES TRAITEMENTS  
N<sub>X+140</sub> DES TROIS DENSITES



CROISSANCE DU PIED SUR LES TRAITEMENTS N<sub>0</sub>, N<sub>X-40</sub>  
DENSITE d<sub>2</sub>

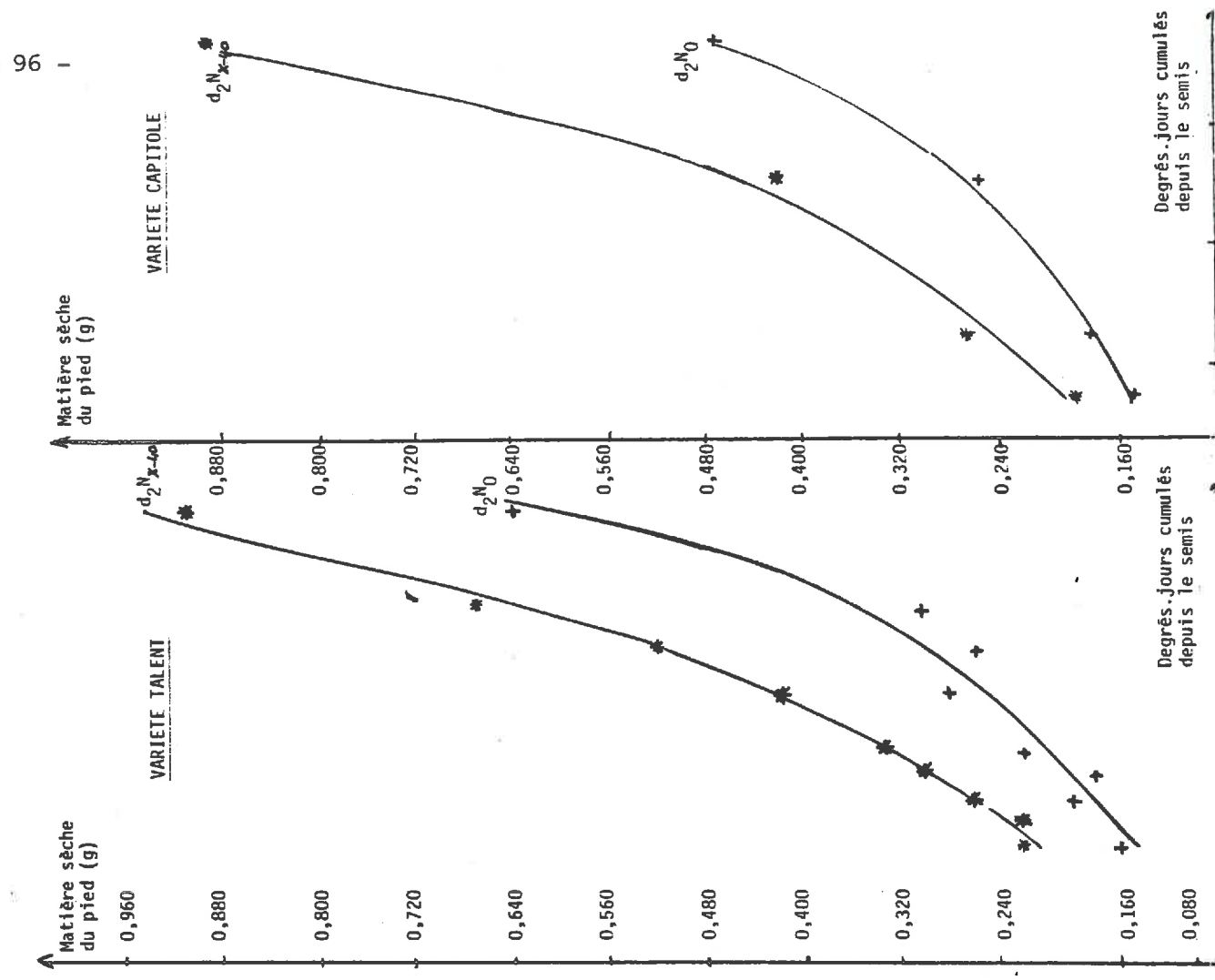


FIGURE 8

Les différents traitements appliqués ont donc créé des conditions de milieu très différenciées par rapport aux deux facteurs azote et lumière :

Sur les traitements  $N_0$  et  $N_{x-40}$  l'azote a été facteur limitant pendant l'élaboration des deux composantes : nombre d'épis et nombre de grains par mètre carré. Sur les traitements  $N_{x+40}$  nous sommes en revanche amenés à mettre en cause la valorisation de l'énergie lumineuse. Ces deux facteurs semblent être intervenus successivement : sur les traitements  $N_x$ , la lumière pour la formation du nombre d'épis, l'azote pour celle du nombre de grains.

Les courbes de croissance du pied montrent, ainsi qu'il est logique, que la compétition pour l'azote a commencé plus tôt sur les traitements  $N_0$  que  $N_{x-40}$  et la compétition pour la lumière d'autant plus tôt que la densité était forte (Figure 8).

Les effets très marqués de la fumure azotée et de la densité de peuplement sur les processus de croissance et de développement pendant la montaison, pour des gammes de fumures et de densités comparables à celles de la pratique agricole, attestent la pertinence de la question posée :

- Quelles sont pendant cette phase, les modalités d'utilisation de l'azote et de l'énergie lumineuse par un peuplement ?

C'est ce dont nous allons nous préoccuper dans les chapitres suivants.

- Dans un premier chapitre, nous analyserons les comportements des individus (pieds, tiges) en conditions de nutrition variées.
- Dans un second, nous essaierons de reconstituer le comportement de peuplements de structures variées, à partir des hypothèses dégagées au niveau du pied.

=====



		NOMBRE DE TIGES REGRESSEES DU PIED					
		0	1	2	3	4	5
NOMBRE DE TIGES MONTEES DU PIED	0	0	4%	0	0	0	0
	1	6%	6%	12%	1%	0	0
	2	0	21%	10%	1%	1%	1%
	3	3%	17%	4%	1%	0	0
	4	3%	4%	4%	1%	2%	0
5	0	1%	0	0	0	0	

107 Pieds = 100%

**TABLEAU 21 - VARIABILITE AU SEIN D'UN TRAITEMENT DES NOMBRES DE TIGES REGRESSEES ET MONTEES DE DIFFERENTS PIEDS - Traitement  $d_2N_x$  - TALENT 1978**

(% moyen de tiges herbacées ayant évolué en épi sur ce traitement : 60%)

Tiges		Tiges regressées	Tiges montées	
		Matière sèche (g)	Matière sèche (paille+balles) (g)	Nombre de grains
<u>BM</u>	$\mu$ (1)	-	1,278	34,3
	$\sigma$ (2)	-	0,323	8,7
	(eff.)(3)	-	(105)	(105)
<u>T<sub>1</sub></u>	$\mu$	0,090	0,992	28,4
	$\sigma$	0,025	0,225	7,4
	(eff.)	(16)	(51)	(51)
<u>T<sub>2</sub></u>	$\mu$	0,028	0,958	28,0
	$\sigma$	0,026	0,269	8,0
	(eff.)	(23)	(69)	(69)
<u>T<sub>3</sub></u>	$\mu$	0,019	0,944	27,6
	$\sigma$	0,026	0,222	7,0
	(eff.)	(25)	(20)	(20)

**TABLEAU 22**

PRODUCTION D'UNE TIGE SELON SON RAI (MATIERE SECHE, NOMBRE DE GRAINS)

Traitement  $d_2N_x$  - Variété TALENT - Récolte 1978

- (1) : Moyenne
- (2) : Ecart-type
- (3) : Effectif

## B - ANALYSE DES COMPORTEMENTS INDIVIDUELS PENDANT LA MONTAISON

### I - REGRESSION ET CROISSANCE

Les caractéristiques des structures observées à la récolte sur les différents traitements, témoignent de la *variabilité de comportement des individus d'un peuplement* au cours de la montaison :

- Une fraction seulement des tiges herbacées parcourt l'ensemble du cycle de développement, produisant un épi et des grains ; les autres, pour la plupart jaunies et desséchées dès la floraison, ne différencient pas de grains : on parle de régression (cf. annexe 9p245). Au sein d'un traitement la régression affecte selon les pieds, un plus ou moins grand nombre de tiges et l'on constate une forte variabilité du nombre d'épis d'un pied (Tab. 21).
- Les productions individuelles des tiges de l'une et l'autre catégories sont variables selon leur rang (Tab. 22) et pour un même rang, selon le pied auquel elles appartiennent, comme en témoignent les valeurs élevées des écarts-types portés sur le tableau 22. On retrouve à l'échelle de la tige la liaison attendue entre nombre de grains et matière sèche. Il est notable que cette liaison, dans tous les cas très forte ( $r > 0,90$ ) soit comparable entre traitements (Tab. 23)

*Nous vérifions donc sur notre dispositif, l'existence à toutes les échelles, de la liaison entre le nombre de grains et le poids de paille (Figure 9) ; ceci nous autorise, comme nous le proposons, à utiliser l'étude de la croissance comme outil de compréhension de la chronologie de la formation du nombre de grains.*

Cette étude doit comporter deux aspects :

- Analyser le processus de régression
- Analyser la fabrication de matière sèche par les tiges qui montent.

Nous avons pour cela procédé à un suivi pendant la montaison des états individuels de croissance et de développement au sein de peuplements soumis à des conditions de

	TRAITEMENTS								
	$N_0$	$d_1$ $N_x$	$N_{x+100}$	$N_0$	$d_2$ $N_x$	$N_{x+100}$	$N_0$	$d_3$ $N_x$	$N_{x+100}$
a coefficient de régression	23,8	23,5	27,7	27,9	24,3	22,9	28,0	23,8	23,6
b ordonnée à à l'origine	3,0	3,9	-0,2	-0,7	2,2	5,4	-1,2	3,0	4,3
r coefficient de corrélation	0,96	0,94	0,91	0,91	0,94	0,93	0,98	0,95	0,96
effectif de tiges	40	91	57	23	42	57	32	72	120

TABLEAU 23 - EQUATION DE LA LIAISON ENTRE LE NOMBRE DE GRAINS (NG) ET LA MATIERE SECHE (MS)

(PAILLE ET BALLES) D'UNE TIGE A LA RECOLTE :  $NG = a MS + b$  - Variété TALENT - 1978

FIGURE 9 - LIAISON ENTRE LE NOMBRE DE GRAINS ET LA MATIERE SECHE

PAILLE + BALLE POUR DIFFERENTS TYPES DE VARIATIONS

(page ci-contre)

Légende de la figure 9

Figure 9 a : VARIATIONS ENTRE TRAITEMENTS

Densité pieds : I :  $d_1$   
II :  $d_2$   
III :  $d_3$

$r = 0,97$  (13 points)  
 $y = 35 x - 3140$

Fumure azotée : 0 :  $N_0$   
1 :  $N_{x-40}$   
2 :  $N_x$   
3 :  $N_{x+40}$   
4 :  $N_{x+14}$

Figure 9 b : VARIATIONS ENTRE PLACETTES D'UN MEME TRAITEMENT

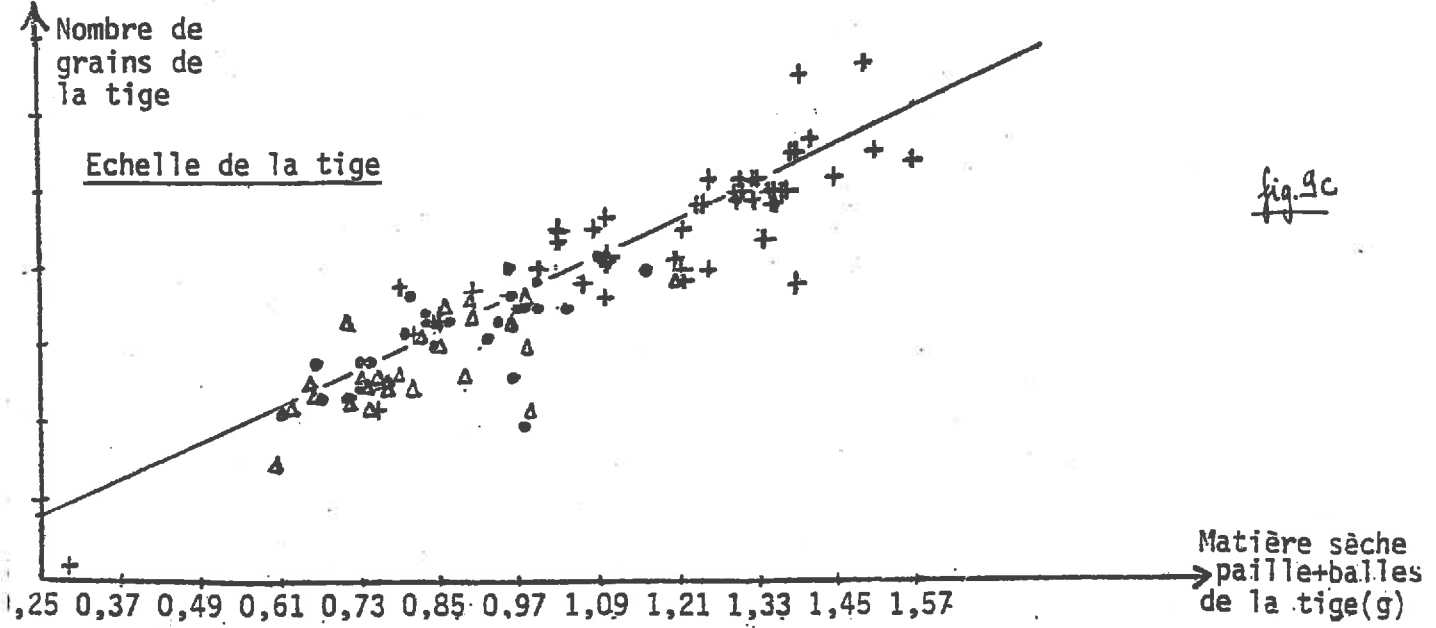
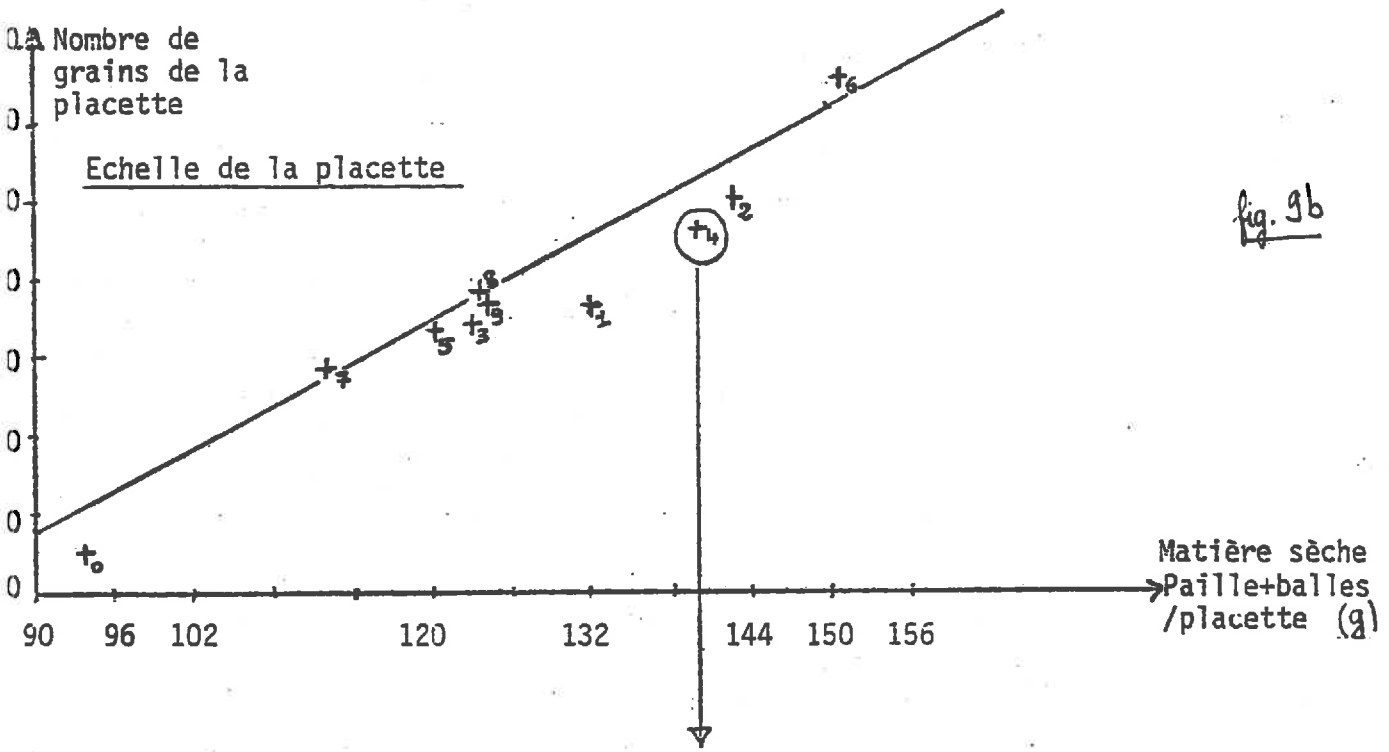
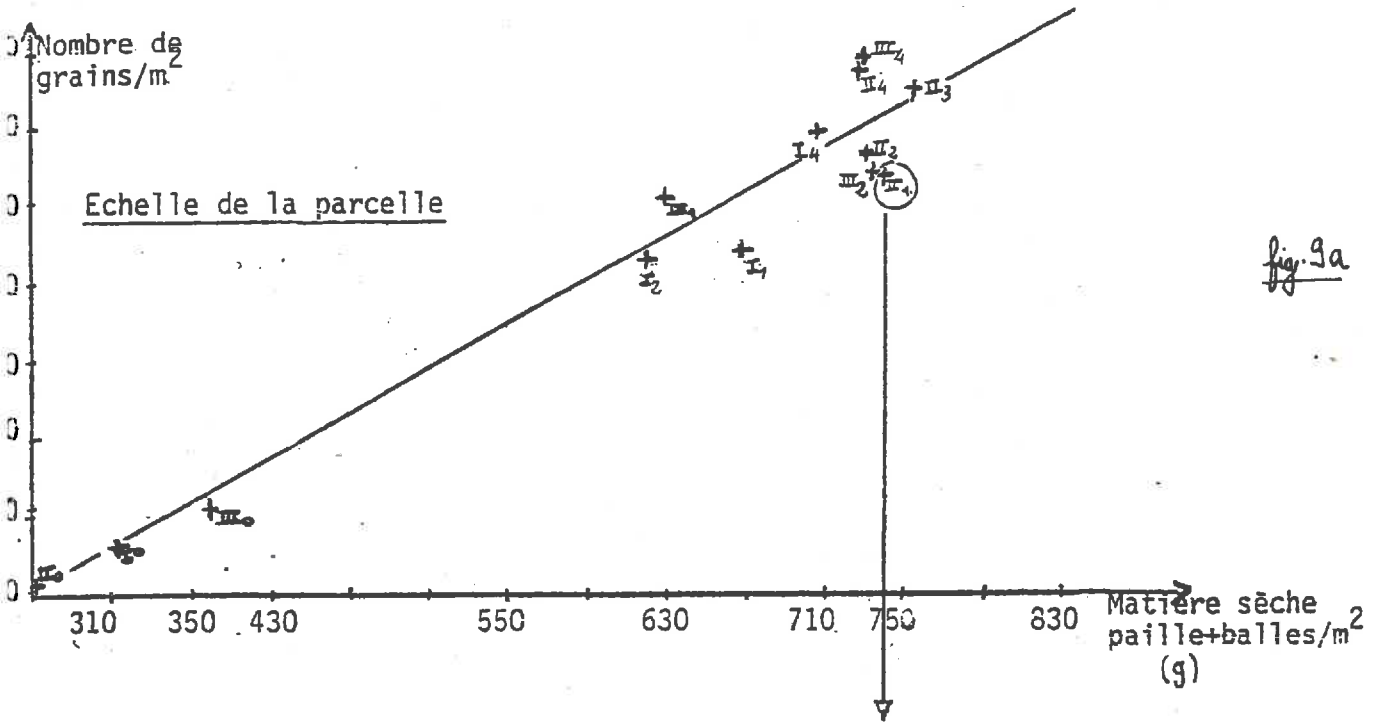
$r = 0,98$  (10 points)  
 $y = 29 x - 128$

(exemple du traitement  $d_2:N$ )

Figure 9 c : VARIATIONS ENTRE TIGES D'UNE MEME PLACETTE

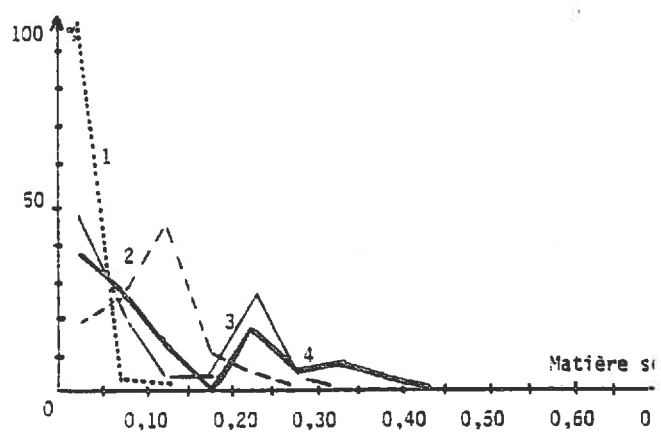
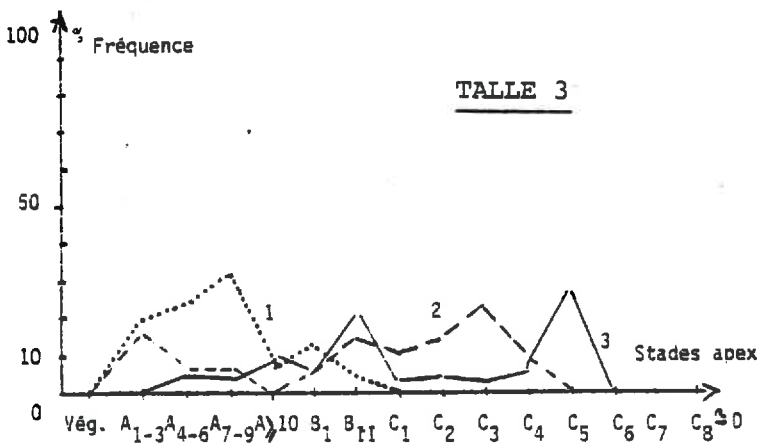
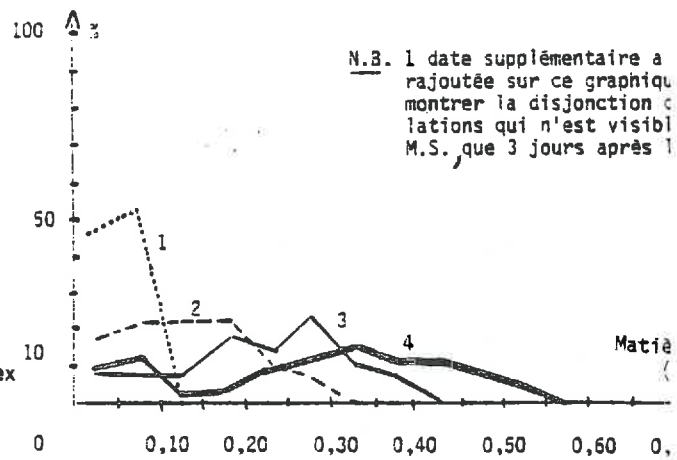
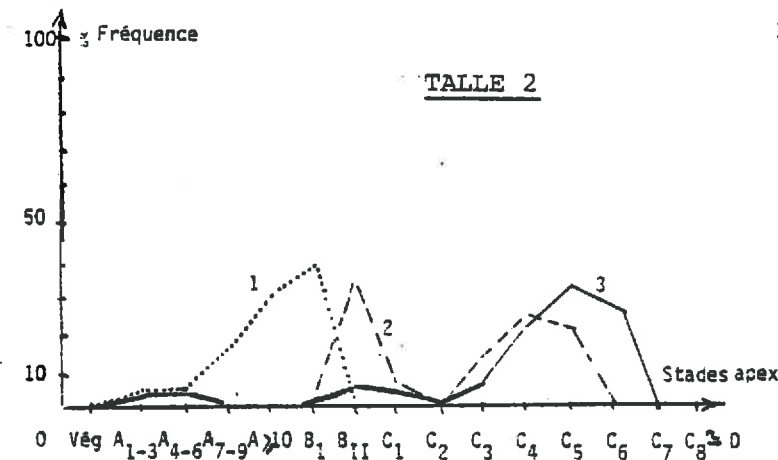
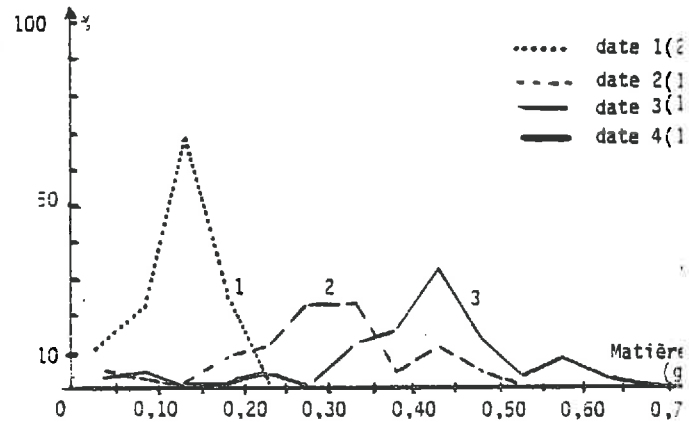
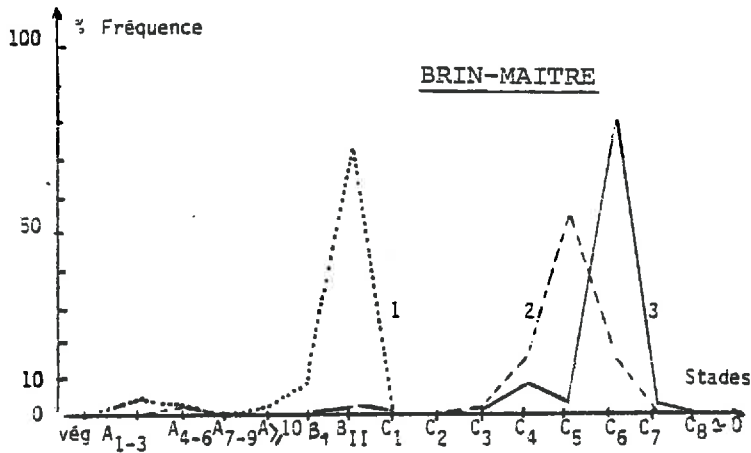
$r = 0,91$  (98 points)  
 $y = 24 x + 4$

+ Brin-maitre  
•  $T_1$   
△  $T_2$



STADES DE L'APEX

MATIERES SECHES



**FIGURE 10 - EVOLUTION DES DISTRIBUTIONS DES STADES ET DES MATIERES SECHES D'UNE POPULATION DE TIGES DE RANG DONNE POUR 3 DATES D'OBSERVATIONS SUCCESSIVES (Exemple de TALENT, Traitement d<sub>2</sub>N<sub>x</sub>)**

nutrition variées. Les modalités du suivi (1) sont détaillées an annexe.5, p223. Nous l'avons limité à la densité moyenne d'une des deux variétés qui représentait une gamme de milieux suffisamment étendue :

- Traitement  $N_0$  : Compétition pour l'azote dès le début de la montaison
- Traitement  $N_{X/4}$  : Compétition un peu plus tardive
- Traitement  $N_X$  : Compétition pour la lumière pendant la formation du nombre d'épis.

Nous ferons parfois appel, pour étayer cette analyse à des observations plus légères effectuées sur nos autres traitements concernant les nombres et matières sèches des tiges des différents rangs observés pied par pied à la récolte.

## 1 - Analyse du phénomène de régression

### 1.1. MANIFESTATIONS

*Décrite au stade  $B_{II}$ , la répartition des stades et matières sèches des populations de tiges des différents rangs est généralement symétrique, peu étalée. Au cours de la montaison, elle se déforme progressivement en une distribution unimodale dissymétrique pour le brin-maître, bimodale très étalée pour les talles.*

- . Cette déformation est, à notre échelle d'observation, décelable à peu près en même temps (à trois jours près) sur les stades et les matières sèches.
- . Elle se dessine très tôt pendant la montaison, les deux populations se distinguent sans ambiguïté dès les stades  $C_2$  du brin-maître en 1977,  $C_5 - C_6$  en 1978.

Nous donnons sur la figure 10 (2) l'exemple du traitement  $d_2N_X$ . Alors que les brins-maîtres de queue de distribution ont une croissance et un développement seulement plus lents, et pour la plupart, épiant, les talles

- 
- (1) Onze dates de prélèvement échelonnées entre les stade B et la maturité. A chaque date : mesures et observations pied par pied des matières sèches, stades, nombre de feuilles des tiges des différents rangs (au moins 30-40 pieds/traitement date).
  - (2) Ce graphe illustre notre propos pour une situation de compétition pour la lumière (traitement  $d_2N_X$ , cf. p 95) ; les évolutions des stades et matières sèches en situation de compétition pour l'azote sont comparables : nous présentons en annexe 9, p. 246.

FIGURE 11 EVOLUTION DES STADES DE DEVELOPPEMENT DES TIGES REGRESSANT ET MONTANT

TALENT 1977  
 Traitement  $d_2N_x$

MONTANT	REGRESSANT
—	— + — + —
---	--- + --- + --- +
.....	..... + ..... + ..... +

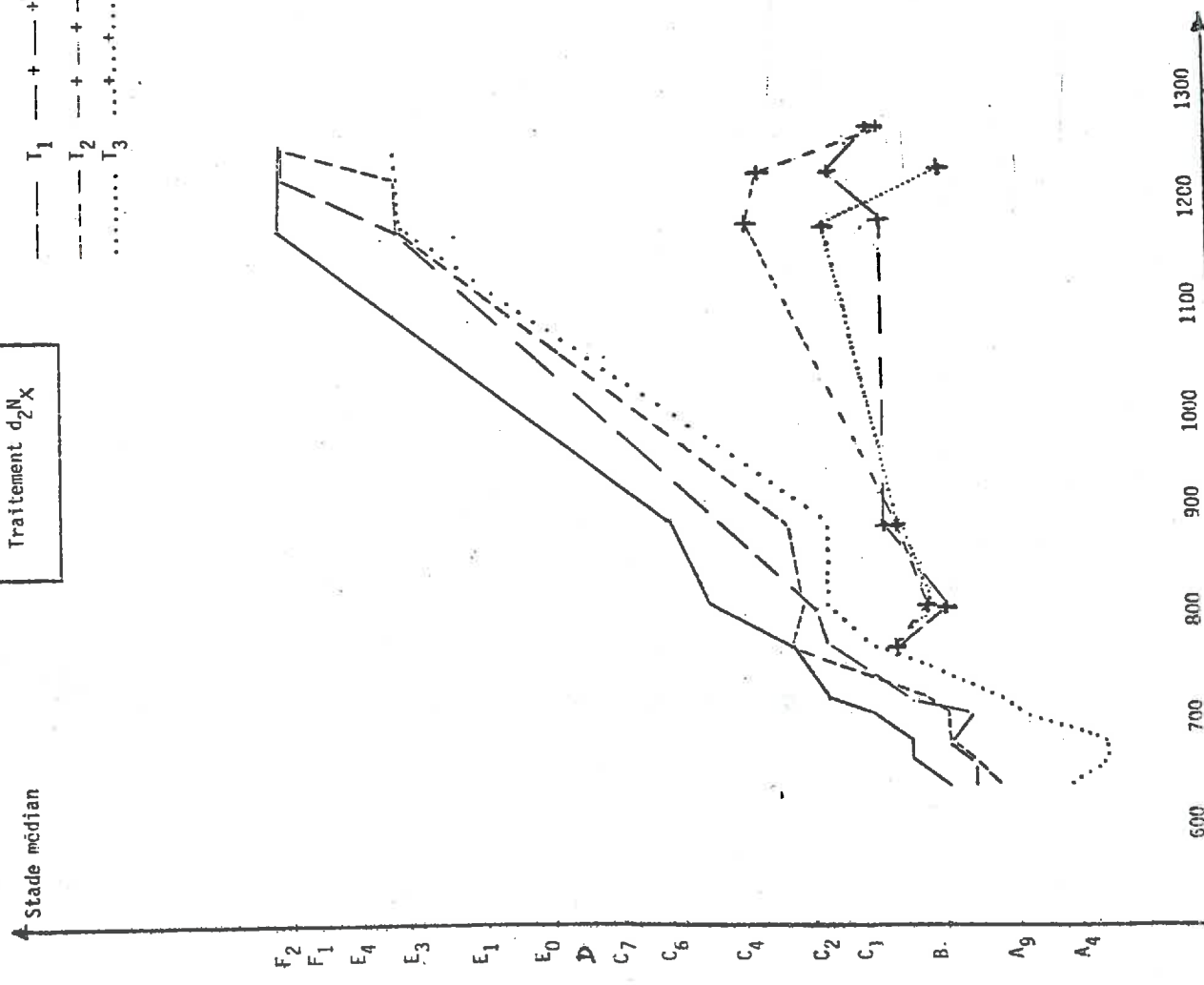
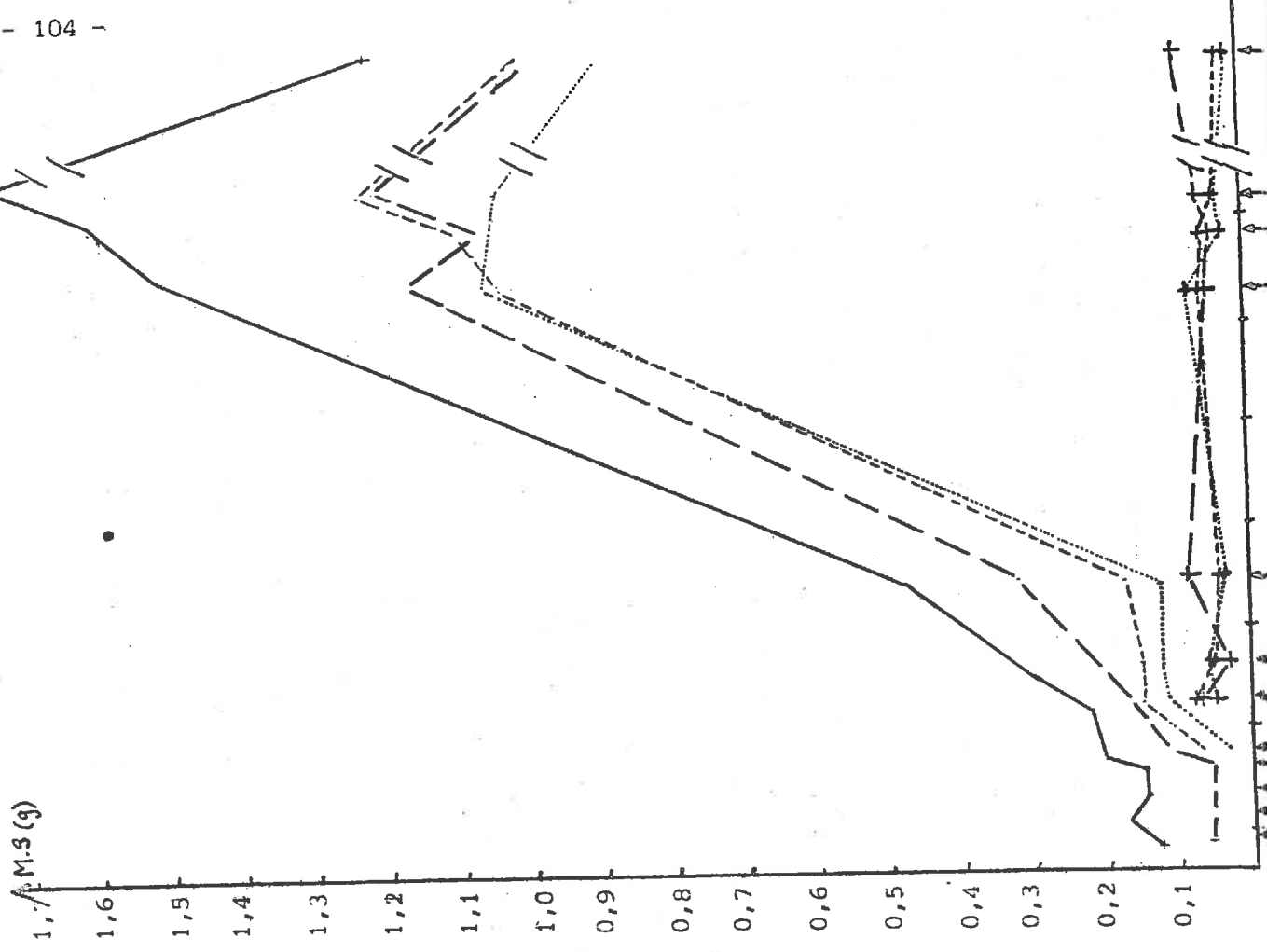


FIGURE 12 - EVOLUTION DES MATIERES SECHES DES TIGES REGRESSANT ET MONTANT

M.S (g)



des populations de tête et de queue évoluent de manières très différentes : les premières continuent à croître, leur apex à se différencier ; pour les secondes au contraire, poids sec et stade de l'apex stagnent pratiquement dès la date à laquelle on peut distinguer les deux populations (Figures 11 (1) et 12 (1)).

La régression d'une tige correspond ainsi aux interruptions simultanées à notre échelle d'observation, des processus de croissance et développement.

## 1.2. DATE D'APPARITION

Le stade des tiges régressées, isolées sur les prélèvements effectués à la floraison, date à partir de laquelle aucune tige ne régresse plus, apparaît très variable : les stades auxquels se produit la régression s'échelonnent du stade végétatif au stade  $C_4 - C_6$ , les longueurs de tiges correspondantes étant de quelques millimètres jusque 50 à 80 mm (Figure 13). Un certain nombre de tiges qui ont régressé avaient donc amorcé leur montée (stades  $> B_{II}$ , longueur tige  $> 10$  mm).

Etant donné le parallélisme d'évolution des stades des talles et du brin-maître avant l'apparition de la régression, le stade du brin-maître au moment où celle-ci se produit pour l'une de ses talles est également variable.

*La régression n'est donc pas liée à un stade précis ni de la tige qu'elle affecte, ni du brin-maître. Elle n'est pas non plus liée au retard, par rapport au brin-maître, du stade de la tige qui régresse ; en pots (traitement N), en absence de compétition, des tiges qui étaient à l'état de bourgeon végétatif lorsque le brin-maître a atteint le stade  $B_{II}$  ( $T_{41}$ ,  $T_{1pp}$ ,  $T_{2pp}$ ,  $T_5$ ,  $T_{11p}$ ,  $T_{111}$ )<sup>(2)</sup> montent (cf. infra-p|22).*

La date de régression apparaît en revanche, très dépendante de l'intensité de la compétition :

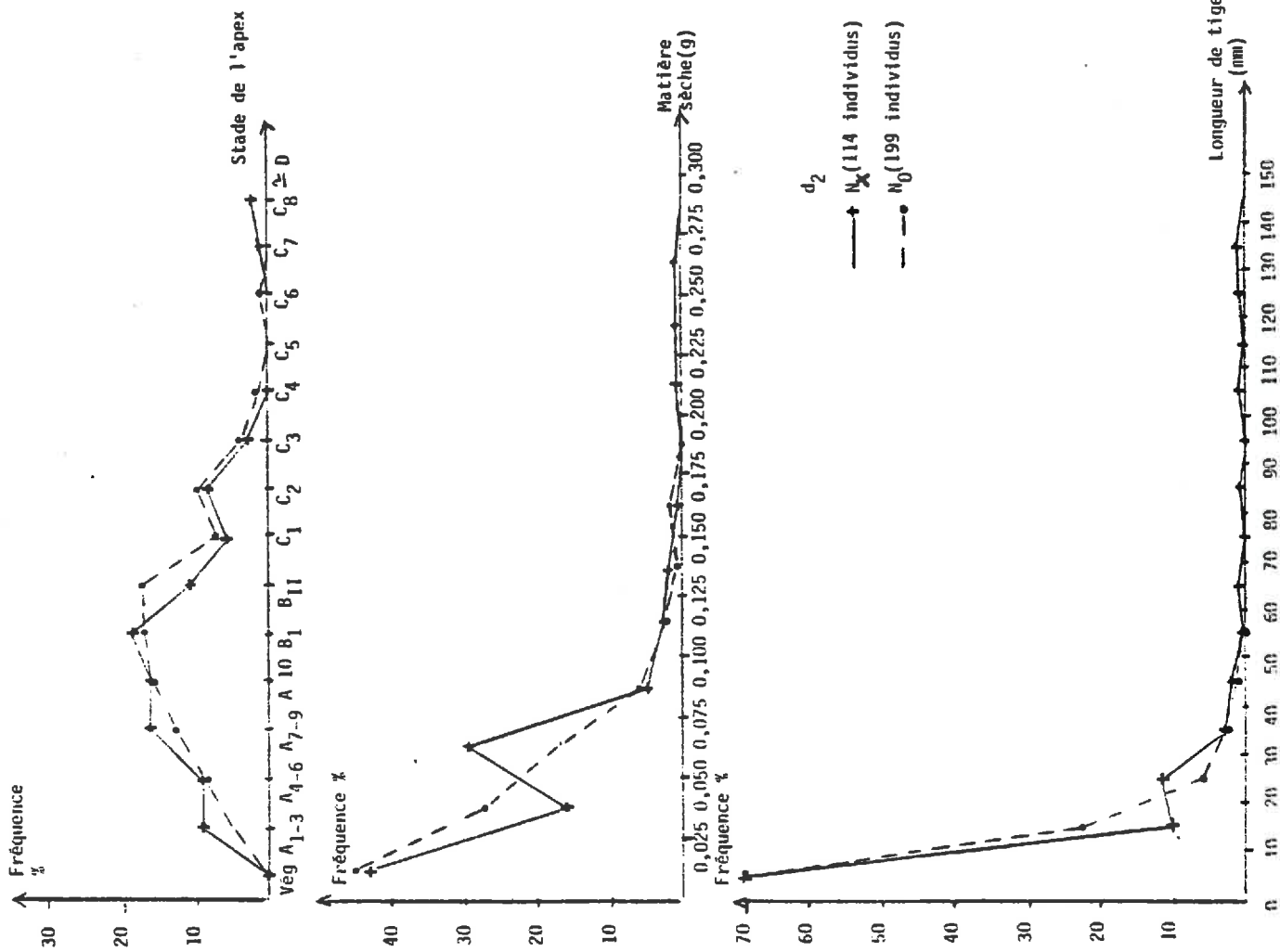
- Les deux années, quelle que soit la tige, la régression se produit pour un stade en moyenne plus précoce sur la parcelle témoin par rapport à la parcelle fertilisée  $N_{x-40}$  (Tab. 24).

---

(1) Voir note (2) page précédente

(2) Dénomination des talles donnée p.10





Traitements	RANG DE LA TIGE		
	T <sub>1</sub>	T <sub>2</sub>	T <sub>3</sub>
N <sub>0</sub>	B II	B II	B
N <sub>1</sub>	C <sub>1</sub> <sup>+</sup>	C <sub>1</sub> <sup>+</sup>	B II <sup>+</sup>

TABLEAU 24 - STADES MOYENS (1) DE L'APEX AU MOMENT DE LA REGRESSION D'UNE TIGE SELON LE TRAITEMENT - TALENT - Exemple de 1978-d<sub>2</sub>

Les différences en colonne sont toutes significatives au seuil de probabilité 5%.

(1) Pour les moyennes et les tests, nous avons utilisé l'échelle quantitative des stades (annexe 4, p.207)

Nous n'avons pu, par contre, comparer les stades des tiges régressées selon l'intensité de la compétition pour la lumière (parcelles  $N_{x+10}$  des trois densités) faute d'une observation des stades sur un nombre de tiges suffisamment élevé. En 1977 cependant, pour un prélèvement effectué au stade  $C_3 - C_4$  du brin-maitre, aucune talle  $T_1$  ni  $T_2$  ne manifeste encore de signe de régression sur les densités  $d_1$  et  $d_2$  alors que sur  $d_3$ , 30 à 40% de ces talles ont une croissance très ralentie. Le prélèvement précédent n'ayant pas révélé de différence de stades selon la densité, il semble donc que la régression soit plus précoce sur  $d_3$ .

*Ainsi, plus la compétition pour l'azote ou la lumière est précoce, plus la régression semble se manifester tôt.*

Ces résultats montrent la nécessité de relativiser les observations de GRIGNAC (1965) trop souvent érigées en règle par la suite. Cet auteur observe que "Seules les talles ayant dépassé le stade A au moment du stade B du brin-maitre (...) sont susceptibles de donner un épi" et que "seuls les apex ayant plus de la moitié des ébauches d'épillets du brin-maitre ont donné un épi". Ces observations ne signifient pas que la régression est un phénomène obligatoire, se produisant à un moment défini de la vie de la plante. Elles n'ont valeur que de constatation d'un comportement moyen des tiges herbacées, dans une situation culturale donnée.

### 1.3. AMPLEUR DU PHENOMENE DE REGRESSION

Le phénomène de régression se manifeste avec une ampleur très différente selon le traitement et le rang des tiges (Tab. 25).

- Une tige de rang donné régresse beaucoup plus fréquemment sur les traitements où la compétition pour l'azote ou la lumière est la plus forte (traitements  $N_0$  et  $d_3 N_{x+10}$ ). La quasi-absence de régression observée en pots, en conditions d'alimentation azotée largement excédentaire et pieds isolés, confirme l'influence des conditions de nutrition sur le devenir d'une tige.
- Plus une tige est de rang élevé, plus elle régresse fréquemment, quel que soit le traitement :  
par exemple, pour la densité moyenne de la variété TALENT, et les traitements  $N_0$ ,  $N_{x-40}$ ,  $N_x$ , confondus, le taux de régression est, les deux années de

Traitement	CHAMP			POTS		N POTS
	$d_2N_0$	$d_2N_{X-60}$	$d_2N_X$	$d_1N_{X+140}$	$d_3N_{X+140}$	
Rang de la tige $T_1$	87(1) (77)(2)	24 (78)	30 (79)	30 (70)	27 (16)	0 (9)
$T_2$	92 (90)	33 (87)	24 (93)	0 (12)	44 (15)	0 (9)
$T_3$	100 (33)	71 (77)	72 (81)	7 (12)	100 (9)	0 (9)
$T_4$	- (0)	100 (38)	100 (45)	9 (11)	100 (2)	0 (9)
Autres tiges	100 (10)	100 (15)	100 (18)	85 (33)	100 (14)	14 (103)

**TABLEAU 25**

FREQUENCE DE LA REGRESSION  
DES TIGES SELON LEUR RANG  
POUR DIFFERENTS TRAITEMENTS

Variété TALENT - 1978

(1) Fréquence en %  
(2) Effectifs

Type du pied	1977 $d_2N_X$		1978 $d_2N_X$	
	IV	V	IV	V
Rang de la tige $T_2$	47(1) (15)	39 (38)	25 (12)	25 (77)
$T_3$	73 (11)	70 (20)	80 (5)	59 (44)
$T_4$	100 (6)	100 (12)	100 (8)	100 (35)
Autres tiges	100 (2)	100 (12)	- (0)	100 (18)

**TABLEAU 26**

INFLUENCE DU TYPE DU PIED  
SUR LA FREQUENCE DE REGRESSION  
D'UNE TIGE DE RANG DONNE

Exemple des traitements  
 $d_2N_X$  - Variété TALENT

(1) Fréquence en %  
(2) Effectifs

100% pour les talles  $T_4$  et secondaires ; 80 - 90% pour la talle de troisième feuille ; 50 - 60% seulement pour les talles  $T_1$  et  $T_2$ .

Ces chiffres sous-entendent qu'il existe un *effet pied* :

une tige de rang donné régresse sur certains pieds, pas sur d'autres. On constate que ces différences de comportement sont pour une part liées au type du pied auquel appartient la tige : elle régresse en tendance plus souvent pour les pieds de type IV que V (Tab. 26).

## 2 - Analyse de la croissance et du développement des tiges qui montent

### 2.1. DEVELOPPEMENT

*Dans les gammes de fumure azotée et de densités de pieds étudiés, des conditions de nutrition limitantes affectent la date de réalisation d'un stade dans des proportions négligeables. L'avance d'environ cinquante degrés x jours de la date de floraison des brins-maitres sur le traitement  $N_0$  par rapport aux traitements  $N_{x-40}$  et  $N_x$ , s'est vraisemblablement créée très progressivement au cours du cycle. Mais la différence finale est si faible que cet effet du traitement n'est perceptible même avec une échelle de notation fine, qu'en fin de cycle. (Voir annexe 9, p.250).*

Pour les quatre premières tiges primaires, seules représentées dans nos conditions (B.M.,  $T_1$ ,  $T_2$ ,  $T_3$ ), les courbes d'évolution des stades médians en fonction de la température sont parallèles. (Figure 11, p.704). L'âge de la tige n'interfère donc pas avec l'action de la température sur les processus de différenciation de l'apex.

*Les différences de stades de développement existant entre tiges au stade  $B_{II}$ , se conservent pendant toute la montaison.*

### 2.2. CROISSANCE

La croissance des différentes tiges du pied est bien ajustée par une fonction exponentielle de la température :

$$\text{Log M.S.} = a \sum (1) \text{ degrés.jours} + b$$

(1) degrés x jours cumulés depuis le semis.

M.S. : Matière sèche de la tige

a et b : constantes

Tiges	$d_2N_0$				$d_2N_X$			
	BM	T <sub>1</sub>	T <sub>2</sub>	T <sub>3</sub>	BM	T <sub>1</sub>	T <sub>2</sub>	T <sub>3</sub>
<u>1977</u>								
a	0,0038	-	0,0081	-	0,0049	0,0084	0,0062	0,0112
b	- 2,23	-	- 3,29	-	- 2,04	- 3,08	- 2,92	- 4,06
r	0,81	-	0,98	-	0,96	0,95	0,90	0,94
<u>1978</u>								
a	0,0057	0,0078	-	-	0,0070	0,0084	0,0103	0,0136
b	- 2,87	- 4,06	-	-	- 2,91	- 3,79	- 4,39	- 5,94
r	0,998	0,95	-	-	0,995	0,93	0,99	0,96

TABLEAU 27 - EQUATIONS DES COURBES DE CROISSANCE DES DIFFERENTES TIGES ENTRE LES STADES :  
B<sub>1</sub> et C<sub>5-6</sub> DU BM EN 1977, A<sub>7</sub> et MEIOSE EN 1978.

$$\text{Log MS} = a \sum (\text{degrés} \cdot \text{jours}) + b$$

degrés . jours cumulés à partir du semis

r = coefficient de corrélation

- = effectifs de tiges montant nuis ou très faibles.

Le tableau 27 indique les valeurs des coefficients "a" et "b".

La vitesse de croissance apparaît dépendre :

- du traitement : dans la plupart des cas, les coefficients "a" sont inférieurs sur le traitement N<sub>0</sub> par rapport au traitement N<sub>x</sub> ;
- du rang de la tige : la vitesse de croissance est plus faible pour le brin-maître que pour les talles : il se produit ainsi au cours de la montaison, un rattrapage de croissance des talles sur le brin-maître ;
- du type du pied : nous avons pu observer en 1979, dans un essai du même type que ceux de 1977 et 1978, un rattrapage des pieds de type IV sur les pieds de type V, dû à une croissance plus rapide des talles seules, semble-t-il ( a = 0,0066 pour la talle T<sub>2</sub> des pieds de type IV au lieu de 0,0057 pour la talle T<sub>2</sub> des pieds de type V).

Cependant, les classements des matières sèches des tiges selon leur rang, des pieds selon leur type, se maintiennent généralement identiques à ceux observés au début de montaison (stade B<sub>II</sub>) : (Figure 12, p. 104 ; annexe 9, p. 252).

$$\begin{array}{l}
 \text{B.M.} > T_1 \gg T_2 > T_3 \\
 \text{type V} > \text{type IV} \gg \text{type I}
 \end{array}$$

### 3 - Conclusion partielle

Plusieurs conclusions importantes peuvent être dégagées de l'analyse précédente :

- Dans les gammes de fumure azotée et densités de peuplement étudiées, les processus de développement apparaissent très peu sensibles aux conditions de nutrition. Ils sont principalement sous la dépendance de facteurs climatiques; dans notre milieu, pour des dates de semis peu variables, la température apparaît largement prépondérante.

Le développement constitue ainsi pour une année donnée, en un lieu donné et des dates de semis voisines, une trame identique sur les différents traitements, qui fixe les potentialités de croissance. A l'intérieur de cette trame, ce sont les conditions de nutrition qui déterminent les variations très importantes de croissance et d'évolution de la structure pendant la montaison.

L'influence des deux seuls facteurs limitants au cours de cette phase dans notre milieu, azote minéral du sol et lumière, se manifeste de manière identique :

En situation de compétition pour la lumière ou l'azote une partie seulement des tiges du peuplement ~~vient~~<sup>parvient</sup> à maturité, la croissance et le développement des autres sont interrompus plus ou moins tôt après le début de la montaison de manière probablement après une phase de ralentissement que nous n'avons pu mettre en évidence. *La date d'apparition de la compétition apparaît déterminante :* plus la compétition est précoce, - plus la régression se manifeste tôt et avec un plus grand nombre de tiges ;

- plus la vitesse de croissance des différentes tiges qui parviennent à maturité est lente et leur production faible.

On est ainsi amené à interpréter la régression d'une tige comme un cas extrême de la montée : une "non-croissance". Nombre d'épis d'un pied et production de ces épis semblent alors pouvoir s'analyser en termes très comparables de croissance.

Mais l'influence des conditions de nutrition sur l'évolution d'une tige pendant la montaison, s'exteriorise de manière plus ou moins marquée selon le rang de la tige et le type du pied auquel elle appartient :

Quel que soit le traitement :

- Les tiges les plus jeunes régressent en plus grand nombre ; lorsqu'elles montent leur matière sèche finale est plus faible.
- Une tige de rang donné régresse plus souvent et, lorsqu'elle monte, fabrique une quantité de matière sèche et un nombre de grains inférieurs, pour les pieds de type I par rapport aux pieds de type IV et inférieurs pour ces derniers par rapport aux pieds de type V.

Les classements des individus, pieds et tiges, observés au début de la montaison, se maintiennent donc jusqu'à maturité. Les différents critères de partition des individus du peuplement retenus pour la caractérisation de la structure du peuplement au stade B<sub>II</sub> se révèlent ainsi particulièrement pertinents par rapport à l'utilisation des facteurs du milieu pendant la montaison et l'élaboration du nombre de grains.

## II - UTILISATION DES FACTEURS DU MILIEU PAR LES DIFFERENTES TIGES, SELON LEUR RANG

Nous allons maintenant tenter d'expliciter les modalités d'utilisation des facteurs du milieu par les différents individus du peuplement, responsables de leurs évolutions pendant la montaison. Nous nous attacherons plus particulièrement au rôle de la date d'apparition de la compétition par rapport au stade de développement de la plante.

### 1 - Utilisation de l'azote :

#### 1.1. PROTOCOLE

Etant donné la difficulté au champ à maîtriser les conditions de nutrition azotée (complexité de la dynamique de l'azote minéral, hétérogénéité du milieu, interactions entre facteurs), une expérimentation en conditions contrôlées s'avérait nécessaire à une étude fine de l'utilisation de l'azote.

*Nous avons travaillé en pots (1), sur pieds isolés, provenant d'un lot de grains calibrés, implantés à une même profondeur, dans un substrat homogène, inerte (le dispositif et le protocole sont détaillés annexe 8 p.241)*

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 : 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 maximum, sous forme d'une solution très concentrée (type solution de COIC), renouvelée fréquemment (2). Au fur et à mesure du déroulement du cycle, au moment où le brin-maître atteignait les stades retenus, des pieds étaient extraits de ce lot de base, lessivés à l'eau et définitivement alimentés par une solution pauvre en azote, théoriquement insuffisante pour couvrir

---

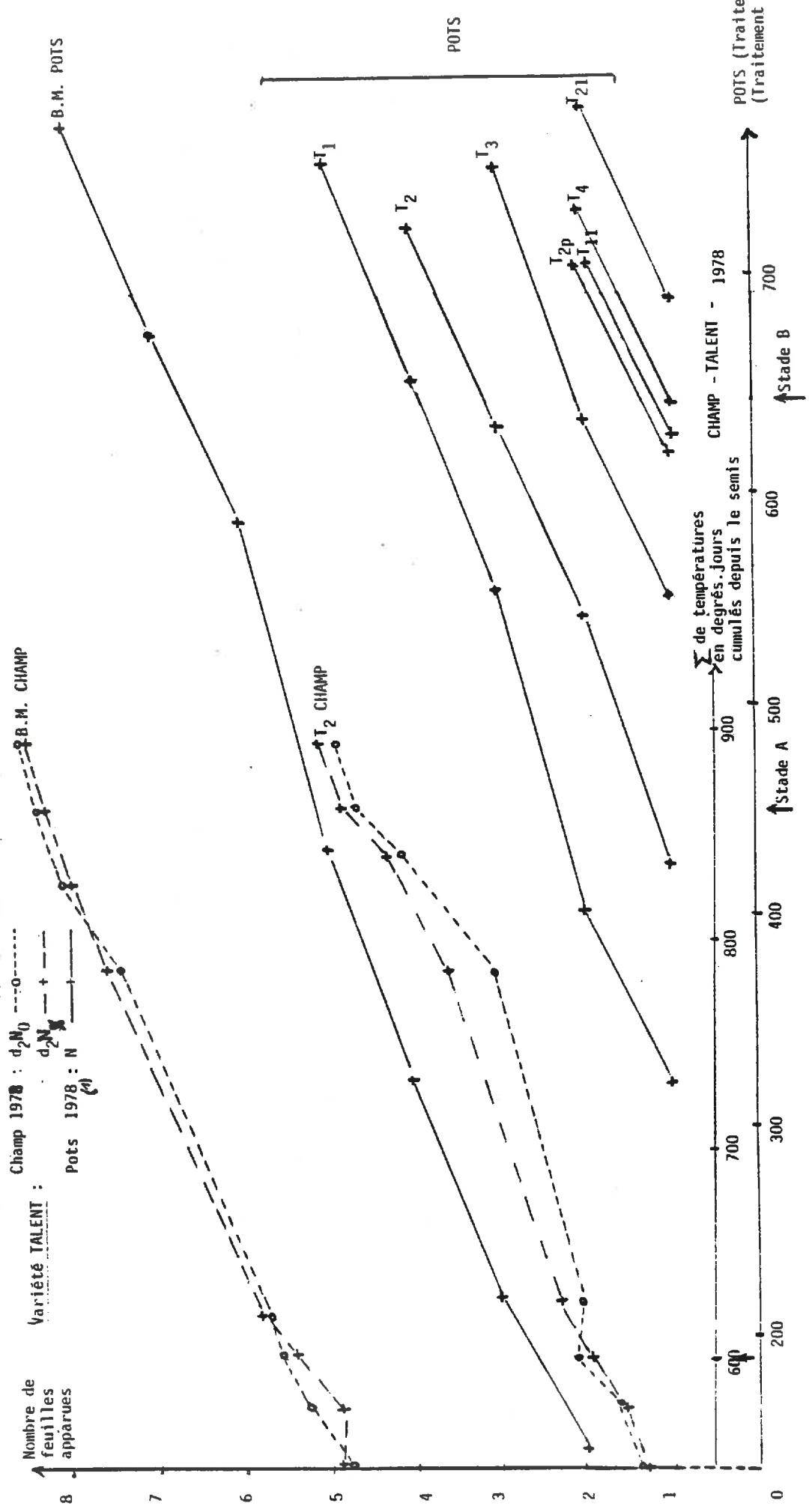
(1) Cette expérimentation a été conduite sur la variété TALENT seule.

(2) L'azote était apporté en solution coulante, de façon à maintenir un bon état hydrique du substrat et surtout éviter les risques de toxicité par concentration d'azote autour des racines.



FIGURE 14

- EMISSION DES FEUILLES EN FONCTION DE LA TEMPERATURE



(1) Type de pieds V<sub>A</sub> (T<sub>1</sub> et T<sub>1p</sub> présentes).

une croissance normale.

Sur les différents traitements, nous avons procédé à un suivi de la croissance et du développement de chacune des tiges du pied c'est-à-dire à des prélèvements destructifs régulièrement échelonnés pendant le cycle. Mais étant donné la variabilité du milieu et du matériel végétal pas totalement maîtrisable, même en pots, la reconstitution de l'histoire d'un pied donné, imposait un suivi sur pieds en place.

L'étude suivante repose sur la comparaison, depuis le stade A jusqu'aux environs du stade D du brin-maître de la croissance et du développement de pieds soumis aux traitements :

- N : Alimentation azotée riche pendant tout le cycle
- N<sub>A</sub> : " " " " jusqu'au stade A du brin-maître
- N<sub>B</sub> : " " " " " stade B " " " "

Etant donné l'importance de l'influence du type d'un pied sur son comportement (cf. Première partie, p.73), cette comparaison a été faite pour le type de pied le plus fréquent, en pots comme au champ (type V) (1).

## 1.2. REACTION DES TIGES D'UN PIED AUX CONDITIONS DE NUTRITION AZOTÉE

### 1.2.1. Croissance et développement en conditions d'alimentation azotée pléthorique (Traitement N)

Les apparitions des différentes feuilles et tiges du pied ont lieu à intervalles de temps à peu près constants en degrés x jours (Figure 14). Cet intervalle qui définit le phyllochrone est, dans nos conditions d'environ 80 - 100 degrés x jours. Les courbes d'évolution au champ des nombres de feuilles du brin-maître et de la talle T<sub>2</sub> portés à titre d'exemple sur la figure 14, montrent que la valeur du phyllochrone est très comparable en milieu naturel. Elle correspond aux durées constatées par plusieurs auteurs tant sur Blé que sur graminées fourragères (REBISCHUNG, 1962 ; GILLET, 1969).

---

(1) C'est-à-dire les pieds ayant au moins T<sub>1</sub> et T<sub>1p</sub> (absence d'avortements des bourgeons de talles les plus âgés).

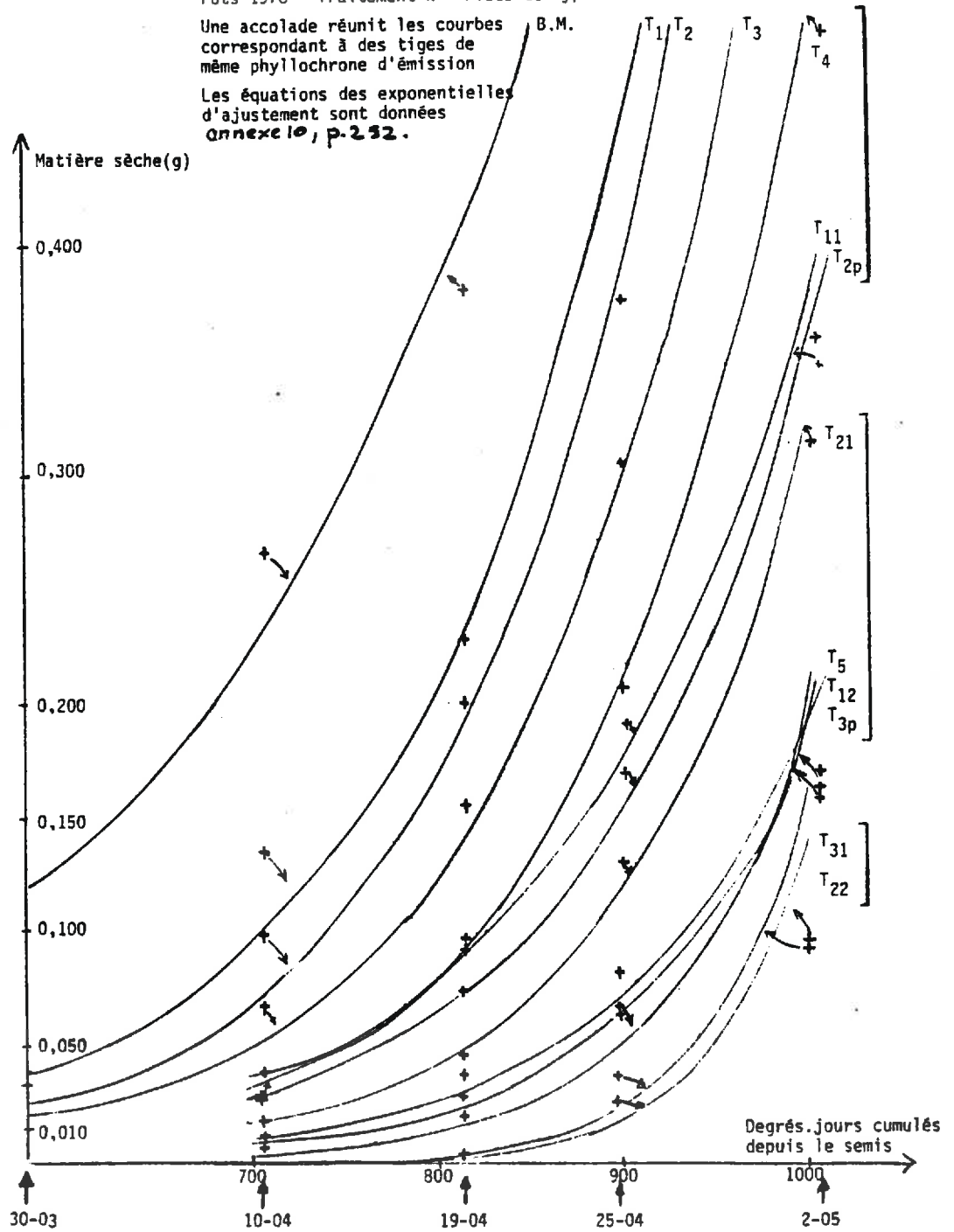
FIGURE 15

COURBES DE CROISSANCE DES DIFFERENTES TIGES SELON LEUR AGE

Pots 1978 - Traitement N - Pieds de type VA.

Une accolade réunit les courbes correspondant à des tiges de même phyllochrone d'émission

Les équations des exponentielles d'ajustement sont données annexe 10, p. 232.



La chronologie d'apparition (1) des feuilles correspond à celle établie par FRANQUIN (1972 - 1974) sur d'autres espèces :

3 phyllochrones séparent l'apparition d'une tige primaire de celle de sa talle secondaire de première feuille ; un phyllochrone sépare les apparitions de ses talles secondaires de rangs successifs.

Chaque phyllochrone est donc marqué par l'apparition d'un groupe de talles ; sur notre période d'observation , apparaissent ainsi successivement :

<u>Tiges</u>	<u>Σdegrés.jours cumulés depuis le semis</u>
T <sub>1</sub>	320
T <sub>2</sub>	420
T <sub>3</sub> - T <sub>1p</sub>	550
T <sub>4</sub> - T <sub>11</sub> - T <sub>2p</sub>	610
T <sub>5</sub> - T <sub>12</sub> - T <sub>21</sub> - T <sub>3p</sub> - T <sub>1pp</sub>	690
T <sub>6</sub> - T <sub>4p</sub> - T <sub>22</sub> - T <sub>31</sub> - T <sub>13</sub> - T <sub>1p1</sub> - T <sub>2pp</sub>	790
(2) - T <sub>41</sub> - T <sub>111</sub> - T <sub>2p1</sub> - T <sub>21p</sub>	non observé

Cette chronologie reflète la chronologie des initiations des différentes tiges du pied (WILLIAMS, 1975). Les tiges de chacun des groupes ci-dessus ont le même âge ; les âges de deux groupes successifs diffèrent à une constante près (3) de un phyllochrone.

Par commodité, nous attribuerons aux phyllochrones successifs les numéros : 4, pour le phyllochrone d'émission de la talle T<sub>1</sub>, 5, 6, 7.... pour les phyllochrones suivants. L'âge d'une tige sera repéré par le numéro du phyllochrone auquel elle a été émise.

(1) Apparition : la première feuille pointe au-dessus de la ligule de la feuille engainante.

(2) Dans nos conditions, les talles T<sub>7</sub>, T<sub>23</sub> ne sont pas émises.

(3) Le plastochrone qui sépare les initiations de deux groupes de tiges successifs, semble plus court que le phyllochrone, intervalle séparant leurs apparitions ; plusieurs auteurs (GRIGNAC, 1965 ; GILLET, 1969) citent des durées de l'ordre de 40 à 50 degrés x jours.

Numéro du Phyllochrone d'émission	Tiges	Dates d'observations			
		30-03	10-04	19-04	2-05
	BM	B	C <sub>2</sub>	C <sub>4</sub> <sup>+</sup>	méiose (D)
4	T <sub>1</sub>	A <sub>6</sub>	B <sub>II</sub> <sup>+</sup>	C <sub>3</sub>	C <sub>7</sub> <sup>+</sup>
5	T <sub>2</sub>	A <sub>4-5</sub>	B <sub>II</sub>	C <sub>2</sub> <sup>-</sup>	C <sub>7</sub>
6	T <sub>3</sub>	A <sub>2</sub>	B <sub>II</sub> <sup>-</sup>	C <sub>1</sub>	C <sub>6</sub> (C <sub>II</sub> <sup>-</sup> - Jonard 1952)
	T <sub>1p</sub>	A <sub>1-2</sub>	A <sub>7</sub>	B <sub>II</sub>	C <sub>5</sub> <sup>+</sup>
7	T <sub>4</sub>	A <sub>1</sub>	B	B <sub>II</sub> <sup>+</sup>	C <sub>6</sub> <sup>-</sup>
	T <sub>11</sub>	A <sub>1</sub>	B	B <sub>II</sub> <sup>+</sup>	C <sub>5</sub>
	T <sub>2p</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>7</sub>	B <sub>II</sub>	C <sub>5</sub>
8	T <sub>5</sub>	-	A <sub>2</sub>	B <sup>-</sup>	C <sub>5</sub>
	T <sub>12</sub>	-	A <sub>3</sub>	B <sup>-</sup>	C <sub>3</sub>
	T <sub>21</sub>	Vég.	A <sub>5</sub>	B	C <sub>5</sub> <sup>+</sup>
	T <sub>3p</sub>	Vég.	A <sub>2</sub>	B	C <sub>5</sub> <sup>-</sup>
9	T <sub>22</sub>	-	Vég.	A <sub>4</sub>	C <sub>2</sub>
	T <sub>31</sub>	-	Vég.	A <sub>7</sub>	C <sub>2</sub>
	T <sub>4p</sub>	-	Vég.	A <sub>4</sub>	C <sub>2</sub> <sup>-</sup>

TABLEAU 28

STADES MEDIANS DES TIGES, SELON LEUR PHYLLOCHRONE D'EMISSION, A DIFFERENTES D/ Traitement N - Pots 1978

Numéro du phyllochrone d'émission	Tiges	DATES D'OBSERVATION					
		13-03 (Stade A)	30-03	10-04	19-04	25-04	2-05 (Stade D)
4	T <sub>1</sub>	16	33	51	60	77	77
5	T <sub>2</sub>	7	28	39	53	56	66
6	T <sub>3</sub>	-	12	26	41	46	54
7	T <sub>4</sub>	-	1	12	26	23	48
	T <sub>11</sub>	-	-	14	25	28	34
	T <sub>2p</sub>	-	-	11	20	25	35
8	T <sub>5</sub>	-	-	1	5	10	15
	T <sub>12</sub>	-	-	2	8	10	16
	T <sub>21</sub>	-	-	7	12	19	31
	T <sub>3p</sub>	-	-	3	10	12	17
9	T <sub>22</sub>	-	-	-	1	4	10
	T <sub>31</sub>	-	-	-	2	6	9
	T <sub>4p</sub>	-	-	-	1	1	7

TABLEAU 29 - RATTRAPAGE PROGRESSIF AU COURS DU CYCLE DES MATIERES SECHES DES TALLES SUR CELLE DU BRIN-MAITRE (EVOLUTION DES RAPPORTS MS.T<sub>i</sub>/MS.BM EXPRIMES EN %)(1)

(Pots 1978 ; Traitement N ; type de pieds A)

(1) Les valeurs des matières sèches pour les différentes tiges sont donnés en annexe 10, p. 253.

*Ces différences d'âge ont des répercussions importantes sur les états de développement et de croissance des tiges du pied à un moment donné :*

On peut observer sur le tableau 28 (1) que les stades de l'apex sont à toutes dates très comparables pour des tiges d'un même âge (même phyllochrone d'émission) , et de moins en moins avancés pour des tiges de plus en plus jeunes.

La figure 15 (1) relative aux matières sèches, appelle le même commentaire ; les courbes de croissance des talles (2)  $T_{11}$  et  $T_{2p}$  ;  $T_5$ ,  $T_{12}$  et  $T_{3p}$  ;  $T_{31}$  et  $T_{22}$ , sont pratiquement confondues. Seules font exception à ce rôle déterminant de l'âge, les talles  $T_4$  et  $T_{21}$ , dont les vitesses de croissance sont supérieures à celle des tiges du même âge.

*On note cependant une tendance très nette à un rattrapage progressif au cours du cycle de stade et de matière sèche entre tiges de phyllochrones d'émission successifs. Le tableau 29 l'illustre pour les poids secs ; il montre, par exemple, que les matières sèches de l'une quelconque des talles émises au phyllochrone 7 d'une part, du brin-maitre d'autre part, sont dans un rapport de 1 à 3, le 2 mai ( stade D ) au lieu de 1 à 10, le 10 avril (stade  $C_1 - C_2$ ).*

Ainsi, sur ce traitement constamment alimenté en azote au-dessus des besoins de la plante, nous constatons que pendant toute la période d'observation :

- : la croissance est exponentielle pour toutes les tiges,
- : la concentration en azote dans les tiges reste très élevée (5,96% au stade B ; 4,65% au stade D), très supérieure à celle mesurée aux mêmes stades par JONARD et ODENT (1967) sur des blés n'ayant jamais "manqué d'azote" (environ 5% au stade B, 1,5% au stade D).

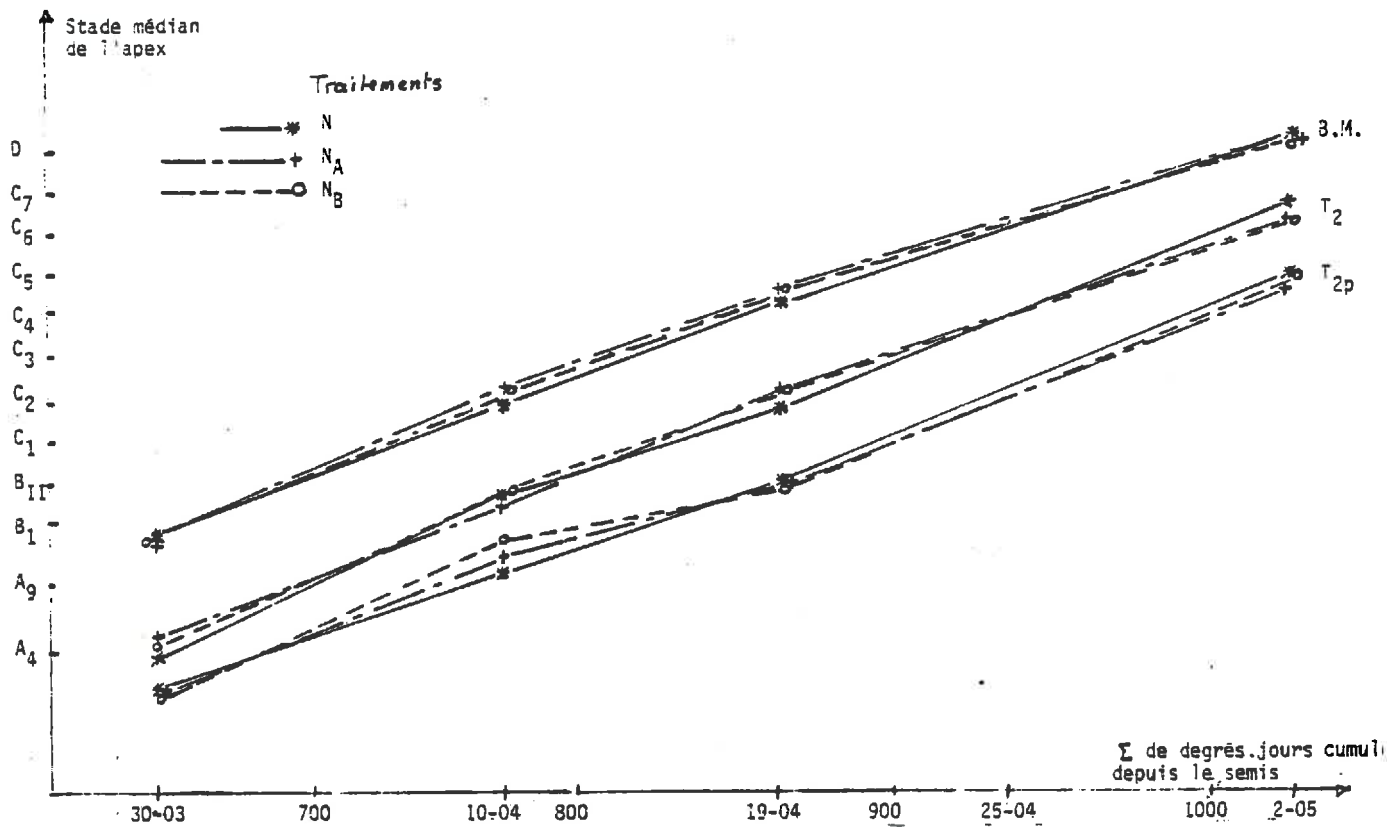
---

(1) La talle  $T_{1p}$ , dont nous avons constaté la fréquence d'avortement élevée, a également un comportement singulier, très variable selon les pieds, concernant sa croissance et celle de ses bourgeons de talles. Pour cette raison, nous n'étudierons pas ses caractéristiques.

(2) Les équations de ces courbes ( $\text{Log. M.S.} = a \sum \text{degrés.jours} + b$ ) sont données en annexe 10 p. 252.

FIGURE 16

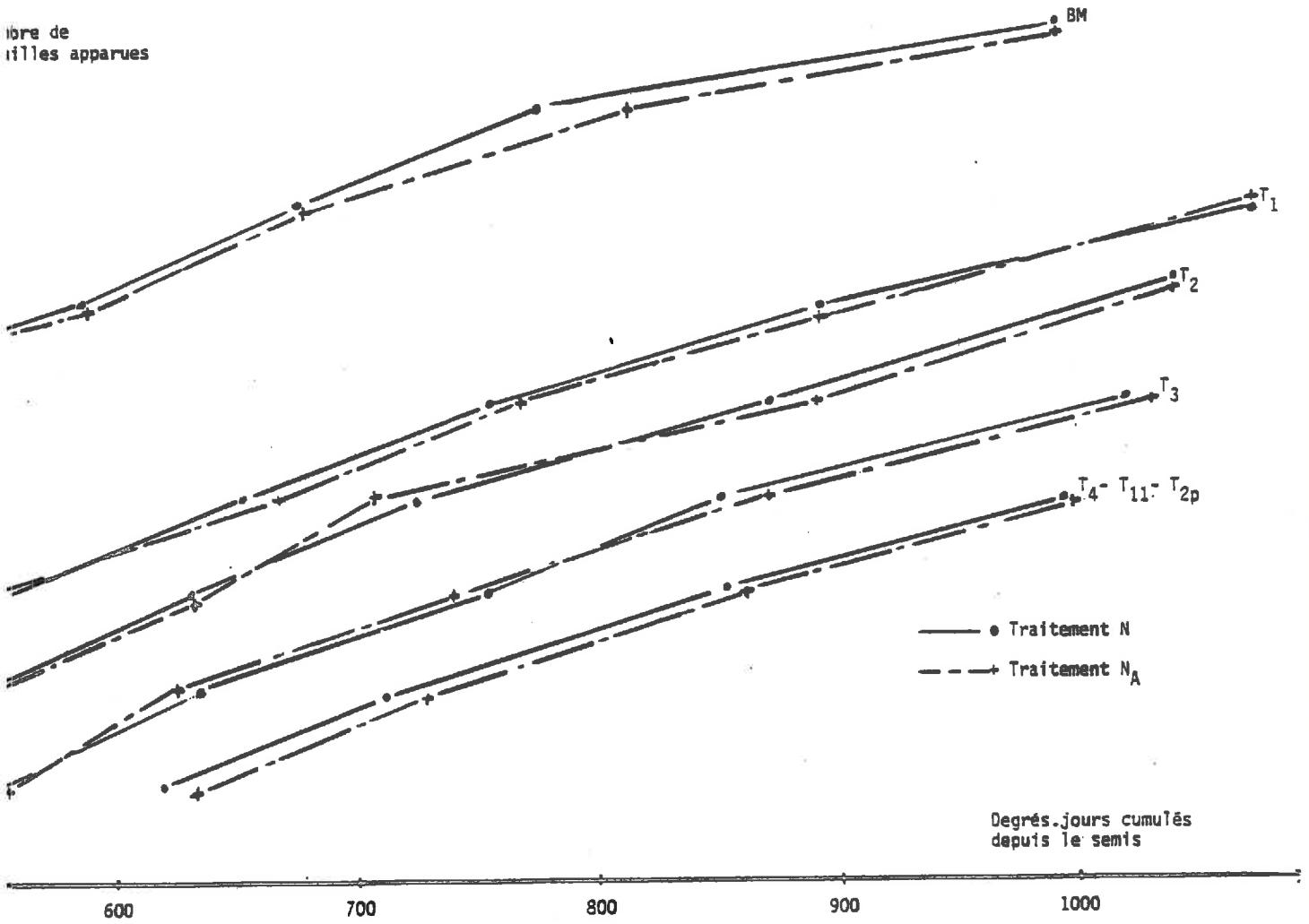
(pots 1978, pieds  $\Sigma$ )



Pour la clarté du graphique, les évolutions des stades n'ont été représentées que pour 3 tiges

EVOLUTION COMPAREE DES STADES DE L'APEX DES TIGES DES DIFFERENTS AGES SELON LE TRAITEMENT AZOTE

FIGURE 17



EVOLUTION DU NOMBRE DE FEUILLES DES TIGES DES DIFFERENTS AGES SELON LE TRAITEMENT

(Pots 1978, Pieds de type V<sub>A</sub>)



FIGURE 18

- EVOLUTION DES MATIERES SECHES DU PIED DES TRAITEMENTS  $N_A$  et  $N_B$   
PAR RAPPORT A CELLE DU PIED DU TRAITEMENT N (= 100%)

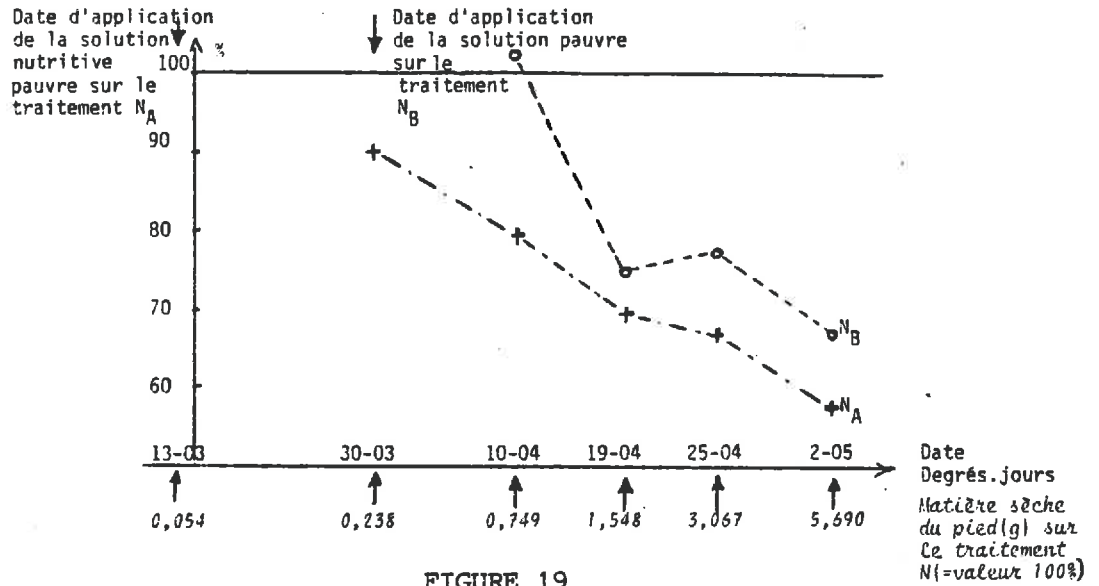
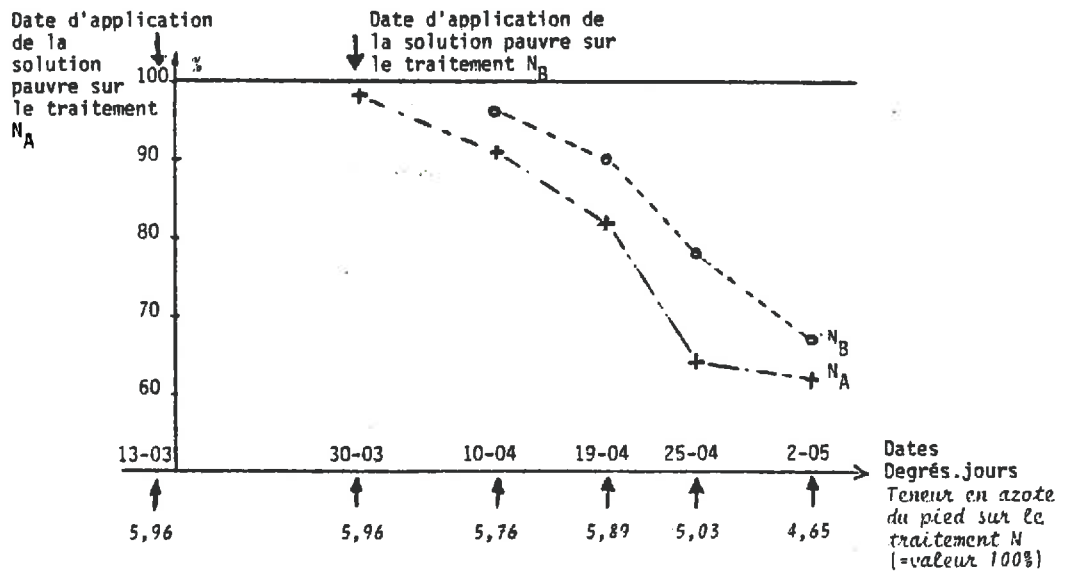


FIGURE 19

- EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE DANS LE PIED SUR LES TRAITEMENTS  
 $N_A$  et  $N_B$  PAR RAPPORT AU TRAITEMENT N (= 100%)



(Pots 1978 - Pieds de type  $V_A$ )

Nous supposons donc que l'azote n'est pas facteur limitant. Le traitement N sera pris comme référence de conditions d'alimentation optimales.

### 1.2.2. Croissance et développement en conditions d'alimentation azotée limitante

L'application d'une solution pauvre en azote est sans effet sur la différenciation de l'apex et l'émission des feuilles des tiges existantes (Figures 16 et 17), ce qui est tout à fait en accord avec les observations faites au champ (cf. p. 61).

Elle se manifeste par contre très nettement sur la croissance de ces tiges :

- Environ quinze jours après le début d'application de la solution pauvre, c'est-à-dire le 30 mars et le 19 avril respectivement pour les traitements  $N_A$  et  $N_B$ , la matière sèche du pied sur ces traitements est en moyenne très nettement inférieure à celle mesurée sur le traitement N (Figure 18) et la teneur en azote dans la plante très faible (Figure 19).

L'état de croissance des pieds prélevés le 10 avril sur le traitement  $N_B$  (= 102% du traitement N) semble indiquer l'existence d'un temps de latence de quelques jours entre le changement de régime nutritif et la réaction de la plante.

- Peu après le décrochement de la matière sèche, le nombre de tiges du pied cesse d'augmenter (~~et diminue~~). Aucune des talles correspondantes :
  - : au phyllochrone N°9 ( $T_{13} - T_{22} - T_{31} - T_{4p} - T_{1p1} - T_{11p} - T_{2pp}$ ) sur le traitement  $N_A$ ,
  - : au phyllochrone N°10 ( $T_{41} - T_{111} - T_{2p1} - T_{21p}$ ) sur le traitement  $N_B$ , n'apparaît. Pourtant les bourgeons de ces talles sont visibles à l'aisselle des feuilles, mais ils ne s'allongent pas au delà de 3 mm alors que sur le traitement N, ils évoluent en talles.

TRAITEMENT  $N_A$   
(application de la solution pauvre le 13.03)

Phyllochrone d'émission	Rang de la tige B.M.
1	B.M.
4	T <sub>1</sub>
5	T <sub>2</sub>
6	T <sub>3</sub>
7	T <sub>4</sub>
	T <sub>11</sub>
	T <sub>2p</sub>
8	T <sub>5</sub>
	T <sub>12</sub>
	T <sub>21</sub>
	T <sub>3p</sub>
9	T <sub>22</sub>
	T <sub>31</sub>
	T <sub>4p</sub>

dates	30-03	10-04	19-04	25-04	2-05
1	6	8p	8	9e	9
4	4p	5e	5	6	7e
5	3	4	4	5	6
6	2	3	3	4	5e
7	1e	3p	3e	3	4
	1e	3	3e	4e	4
	1e	3e	3	4e	4
8	/	1	1	1	1
	/	1	1	2p	3e
	/	2e	2	3	3
	/	1	2	3p	3
9	/	/	/	/	/
	/	/	/	/	/
	/	/	/	/	/

Croissance non affectée.

TALLES NON ENCORE EMISES SUR LE TRAITEMENT N

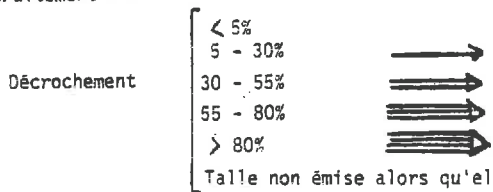
TRAITEMENT  $N_B$   
(application de la solution pauvre le 30.03)

1	B.M.
4	T <sub>1</sub>
5	T <sub>2</sub>
6	T <sub>3</sub>
7	T <sub>4</sub>
	T <sub>11</sub>
	T <sub>2p</sub>
8	T <sub>5</sub>
	T <sub>12</sub>
	T <sub>21</sub>
	T <sub>3p</sub>
9	T <sub>22</sub>
	T <sub>31</sub>
	T <sub>4p</sub>

dates	10-04	19-04	25-04	2-05
1	7	8	9e	9
4	5e	5	6	7e
5	4	4	5	6
6	3	3	4	5
7	3p	3e	3	4
	3p	3	4e	5p
	3p	3	4e	4
8	1	1	2	3e
	1	2p	2	3
	2e	2	3	3
	1p	1p	1p	1e
9	/	/	/	/
	/	/	/	/
	/	/	/	/

TALLES NON ENCORE EMISES SUR LE TRAITEMENT N

Légende : L'épaisseur des flèches indique l'importance du décrochement de la matière sèche de la tige sur le traitement considéré, par rapport au traitement N :



Sur les flèches : indications des nombres de feuilles aux différentes dates de prélèvement :

np : n<sup>e</sup> feuille "pointe" d'une longueur < 10mm  
ne : n<sup>e</sup> feuille "enroulée"

effectif : 4 à 6 pieds par date et par traitement.

Les variations du nombre de talles herbacées entre les traitements  $N_A$ ,  $N_B$ , N, traduisent ainsi : une plus ou moins grande précocité de l'interruption du processus de tallage et non un ralentissement, comme le suggèrent différents auteurs qui emploient les expressions de "vitesse de tallage" ou "rythme de tallage" (JONARD, 1964 ; LANGER, 1959).

*Nous considérerons que le ralentissement de la croissance du pied et l'interruption du tallage herbacé, d'abord sur le traitement  $N_A$ , puis sur le traitement  $N_B$ , marquent le moment auquel l'azote devient limitant pour la croissance.*

Ceci se produit, sur le traitement  $N_A$  vers le 30 mars, sur le traitement  $N_B$  entre le 10 et le 19 avril.

Cette modification du comportement global du pied recouvre en fait une hétérogénéité des réactions des différentes tiges aux conditions de nutrition azotée.

La figure 20 constitue une interprétation graphique des croisances des différentes tiges du pied sur les traitements  $N_A$  et  $N_B$  comparés au traitement N (1). Les dates portées sur l'axe des temps correspondent aux dates de prélèvement. L'épaisseur des flèches dirigées selon cet axe indique l'importance de la réduction de croissance de chacune des tiges du pied sur le traitement  $N_A$  ou  $N_B$  par rapport à la tige homologue du traitement N :

$$\left( 100 - \frac{M.S.Ti(N_A \text{ ou } N_B)}{M.S.Ti(N)} \right) ;$$

plus la flèche est épaisse, plus la réduction est marquée (cf. légende de la fig). D'autre part, à chacune des dates de prélèvement sont indiqués les nombres de feuilles médians de chaque tige.

On constate que lorsque l'azote devient limitant :

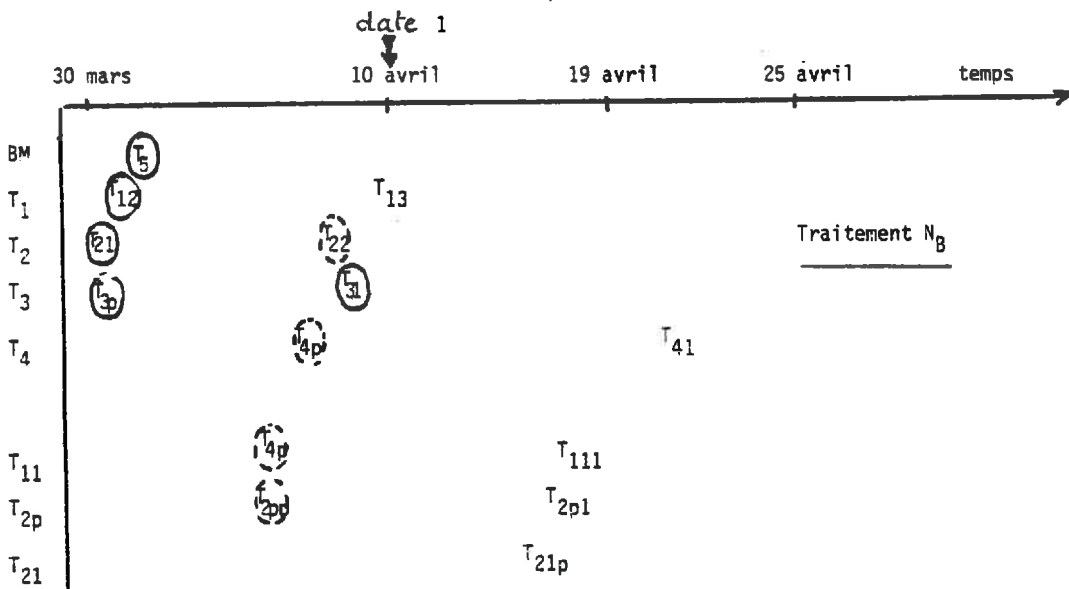
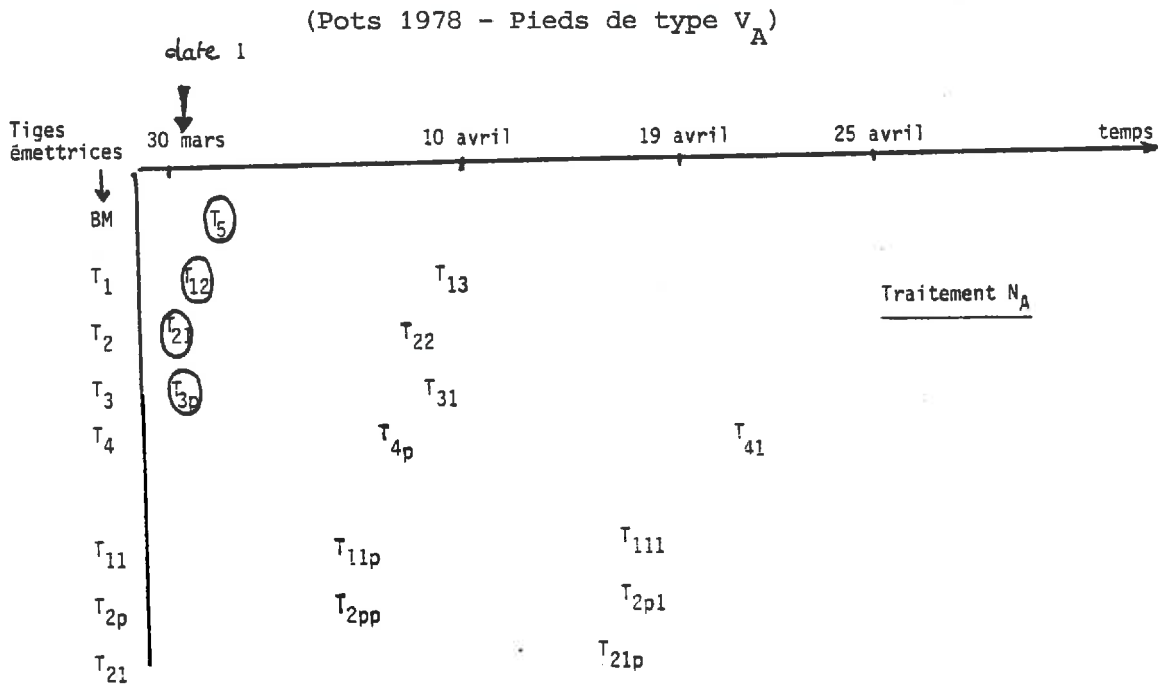
- La croissance de certaines tiges seules est d'abord réduite ; la compétition augmentant, la croissance d'un nombre de plus en plus grand de tiges est ralentie.

---

(1) Les valeurs moyennes des matières sèches des différentes tiges sur les traitements  $N_A$ ,  $N_B$  et N, sont consignées pour l'ensemble des dates de prélèvement annexe 10, p. 253.

FIGURE 21

DATES AUXQUELLES L'AZOTE DEVIENT LIMITANT POUR LA CROISSANCE D'UN PIED ET INTERRUPTION DE L'EMISSION DE SES TALLS



LEGENDE :

- T<sub>a</sub> Taille émise par tous les pieds
- T<sub>a</sub> Taille émise par certains pieds seulement
- T<sub>a</sub> Taille non émise
- date Situation approximative de la date

La position de ces sigles sur l'axe des temps indique la date d'entrée en croissance des différentes tiges sur le traitement N. de manifestation d'un manque d'azote (cf. te

- Les croissances de toutes les tiges ne sont pas réduites dans les mêmes proportions :

Les écarts de matières sèches entre les traitements  $N_A - N$ ,  $N_B - N$ , restent limités pour le brin-maitre et les premières tiges primaires (20 - 30%), mais sont très importants pour les dernières talles émises ( $T_{21}$ ,  $T_{3p}$ ,  $T_{12}$  sur  $N_A$  -  $T_{22}$ ,  $T_{31}$ ,  $T_{4p}$  sur  $N_B$ ).

Ces différences de réaction entre tiges apparaissent nettement liées à leur âge : en moyenne, les tiges les premières et le plus sévèrement affectées par le manque d'azote sont les plus jeunes. Cependant, l'âge physiologique ne discrimine pas le comportement des tiges du pied de manière absolue : les tiges ayant au moins trois feuilles pleinement déroulées (3<sup>e</sup> stade  $B_{II}$  de l'apex), lorsque la compétition commence, se différencient peu selon leur âge (cas des B.M.,  $T_1$ ,  $T_2$  sur  $N_A$  ; des B.M.,  $T_1$ ,  $T_2$ ,  $T_3$  sur  $N_B$ ).

On est en fait amené à constater deux temps dans les manifestations de la compétition :

- Dans un premier temps (date 1), la compétition provoque la réduction de la croissance des tiges ayant moins de trois feuilles à ce moment-là ; cette réduction est d'autant plus accusée que la tige est plus jeune (Fig. 20).

La date 1 correspond au 30 mars pour le traitement  $N_A$ , au 10 avril pour le traitement  $N_B$ .

A partir de cet instant, le démarrage de croissance des bourgeons de talles des différentes tiges existantes cesse : c'est ce qu'illustre la figure 21.

La position des identificateurs des différentes tiges doit être lue par rapport à l'axe des temps : elle indique la date théorique de démarrage de croissance d'un bourgeon, déduite du modèle d'apparition des tiges présenté p.117 : selon ce modèle, un bourgeon entre en croissance quand la talle de rang précédent a une feuille. Les tiges entourées d'un trait plein ont toutes une longueur supérieure à 30 mm à leur date théorique d'entrée en croissance ; les tiges entourées en pointillés ne s'allongent que pour 20 %

Traitements		N	N <sub>A</sub>		N <sub>B</sub>		
Numéro du phyllochrone d'émission	Tiges	F%	F%	n(t <sub>2</sub> )	F%	n(t <sub>2</sub> )	
	B.M.	100	100	8p	100	9e	
4	T <sub>1</sub>	100	100	5e	100	6	
5	T <sub>2</sub>	100	100	4	100	5	
6	T <sub>3</sub>	100	100	3	100	4	
7	T <sub>4</sub>	100	98	3p	100	3	
	T <sub>11</sub>	100	88	3e	80	4e	
	T <sub>2p</sub>	100	88	3e	80	3	
8	T <sub>5</sub>	100	25	1	40	2	
	T <sub>2</sub>	67	0	1	0	2	
	T <sub>21</sub>	100	38	2e	40	2	
	T <sub>3p</sub>	89	13	1	20	2	
9	T <sub>6</sub>	11	0	Talles non émises	0	Talles non émises	
	T <sub>13</sub>	11	0		0		
	T <sub>22</sub>	56	0		0		1p
	T <sub>31</sub>	67	0		0		1p
	T <sub>4p</sub>	78	0		0		1p
	T <sub>11p</sub>	11	0		0		1p
	T <sub>2pp</sub>	56	0		0		1p
10	T <sub>41</sub>	22	0	Talles non émises	0	Talles non émises	
	T <sub>5p</sub>	22	0		0		
	T <sub>111</sub>	11	0		0		
	T <sub>3pp</sub>	11	0		0		

Effectifs

8 pieds

8 pieds

5 pieds

TABLEAU 30

FREQUENCE (F) DE MONTEE D'UNE TIGE, CONFRONTEE A SON NOMBRE DE FEUILLES (n) AU MOMENT OU L'AZOTE EST DEvenu LIMITANT POUR SA TIGE EMETTRICE (Date 2)

Expérience en pots 1978 . pieds de type IA

p : la n<sup>e</sup> feuille dépasse la ligule de la feuille engageante de 10 mm au plus (la n<sup>e</sup> feuille "po")

e : la n<sup>e</sup> feuille dépasse la ligule de la feuille engageante de 10 mm, mais est encore "enroulée"

n : la n<sup>e</sup> feuille est déroulée.

à 30 % des pieds ; celles qui ne sont pas entourées restent à l'état de bourgeon.

Sur les traitements  $N_A$  et  $N_B$ , la date 1 marque la fin du processus d'émission de talles.

- Dans un second temps (date 2), la croissance des tiges ayant plus de trois feuilles est à son tour ralentie ; cette date correspond pour le traitement  $N_A$  au 10 avril, pour le traitement  $N_B$  au 19 avril, sauf pour le brin-maître et la talle  $T_1$  dont la croissance n'est pas affectée avant le 25 avril (Fig. 21).

L'observation des pieds à la récolte montre que pratiquement toutes ces tiges sont montées (B.M. à  $T_3$  sur  $N_A$  ; B.M. à  $T_{2p}$  sur  $N_B$ ). En revanche, on ne retrouve parmi les tiges épiées, que peu de tiges du premier groupe (quelques  $T_5$ ,  $T_{21}$ ,  $T_{3p}$ ) (Tab. 30). Le ralentissement de la croissance amorcé à la date 1, marquait donc le début d'un processus de régression pour les tiges concernées. Ce processus a été interrompu pour les tiges qui ont atteint trois feuilles entre les dates 1 et 2 et pour quelques rares tiges plus jeunes.

En résumé, à quelques exceptions près, toutes les tiges qui sont montées avaient trois feuilles lorsque l'azote est devenu limitant pour leur tige-mère.

### 1.3. DISCUSSION DU NOMBRE D'EPIS D'UN PIED : MISE EN EVIDENCE D'UN STADE CRITIQUE PAR RAPPORT A L'UTILISATION DE L'AZOTE

*Le stade trois feuilles d'une tige apparaît ainsi comme un stade critique par rapport à l'utilisation de l'azote minéral par cette tige. La description de l'état racinaire des différentes talles (nombre de racines, longueur) montre que le stade deux - trois feuilles correspond à un changement important des relations entre la tige considérée et sa tige-mère (Tab. 31) :*

*Avant deux feuilles, la tige n'a pas de racines ; elle est alors totalement dépendante de sa tige-mère pour son alimentation minérale. Lorsque la troisième feuille pointe, ses premières racines apparaissent.*



Longueur de la racine adventive la plus longue (mm)	Nombre de feuilles de la tige (1)								
	≤ 1	2p	2e	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
<u>Total %</u>	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<u>effectif de</u>	(168)	(26)	(32)	(82)	(15)	(22)	(55)	(68)	(87)
<u>de tiges</u>									

(77 pieds)

TABLEAU 31

ELONGATION DES RACINES AD  
D'UNE TALLE EN FONCTION D  
DE FEUILLES (d'après expé  
en pots - Traitement N - (1  
1979) - Type de pieds S

(1) cf. note infra-pagina  
Tableau 30

(2) Le traitement N<sub>A</sub> donn  
résultats comparables

Les travaux antérieurs fournissent peu de renseignements sur la part d'autonomie ainsi acquise par la talle. Plusieurs auteurs (GILLET, 1969 ; AUSTIN, 1974) écrivent que l'indépendance nutritionnelle tige-mère - tige-fille, serait pratiquement totale lorsque cette dernière aurait quatre-cinq feuilles. WIEBE et KRAMER, cités par AUNG (1971), travaillant sur Orge et utilisant des éléments marqués, montrent qu'une racine contribue de façon importante à l'alimentation de la tige à laquelle elle appartient lorsqu'elle a 10 à 30 mm de longueur.

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

- : 70 à 80% des tiges ont, quel que soit leur rang, au moins une racine de longueur supérieure à 30 mm,
- : 90% des tiges, une racine de longueur supérieure à 15 mm (Tab. 31).

On est alors amené à formuler l'interprétation suivante :

*Le pied serait un ensemble "d'unités fonctionnelles", à peu près indépendantes pour leur alimentation, chaque unité se composant d'une tige de plus de trois feuilles et de toutes ses talles-filles ayant moins de trois feuilles (1).*

Etant donné l'étroite relation croissance aérienne-croissance racinaire, il est raisonnable de penser que plus la tige-mère est âgée, plus son système racinaire est important. Dans nos conditions, le volume colonisable est faible, le renouvellement de la solution nutritive fréquent, l'élément nutritif qui est facteur limitant très mobile ; les différences d'expansion racinaire n'auraient alors que peu de répercussions sur l'alimentation des différentes unités. Ceci expliquerait que lorsque l'azote devient limitant, pratiquement toutes les unités ont leur croissance ralentie en même temps (date 1) : B.M., T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> sur N<sub>A</sub> ; B.M., T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> sur N<sub>B</sub> (2). A partir de cette date, pour chaque unité, aucun bourgeon ne se développe plus en talle ; la croissance des tiges-filles existantes est réduite. Mais la tige-mère conserve la même vitesse de croissance.

---

(1) La vérification de cette hypothèse demanderait un travail fin à l'azote marqué ; nous n'en avons pas trouvé de tel dans la bibliographie.

(2) Dénomination des tiges-mères des unités.

*La croissance des tiges existantes semble donc prioritaire sur celle des bourgeons, la croissance des tiges les plus âgées, prioritaire sur celle des plus jeunes.* L'origine de cette partition de l'azote entre les différents organes du pied relève d'une étude physiologique et sort de notre propos.

La montée se poursuivant, les besoins de la plante augmentent ; face à une fourniture d'azote par la solution constante (cf. protocole, annexe 8p24) la compétition intraplante s'accroît. La tige-mère de l'unité manque à son tour d'azote (date 2).

Entre les dates 1 et 2, un certain nombre de tiges-filles de l'unité acquies leur indépendance nutritionnelle, ce qui leur permet, dans un nombre de cas de monter ( $T_3, T_{2p}, T_{11}$  sur  $N_A$  ;  $T_4, T_{2p}, T_{11}$  sur  $N_B$ ). Quelques tiges qui, bien qu'ayant en moyenne moins de trois feuilles la date 2, montent parfois ( $T_4, T_{3p}, T_{21}, T_5$  sur  $N_A$  ;  $T_5, T_{21}, T_{3p}$  sur  $N_B$ ), ne remettent pas en cause ces interprétations :

- . Ce nombre de feuilles moyen recouvre pour un certain nombre de tiges (en particulier  $T_5$  et  $T_{3p}$ ) une hétérogénéité importante (de  $\pm$  une feuille)
- . Le tableau 31 montre d'autre part, que 5 à 7% des tiges ayant deux feuilles ont une racine d'au moins 30 mm et 10 à 15% une racine d'au moins 15 mm.

Il est vraisemblable que certaines tiges  $T_5$  sur le traitement  $N_A$ , exemple, bien qu'ayant deux feuilles à la date 2, avaient cependant des racines.

La possession par une tige d'au moins une racine de longueur supérieure à 30 mm, c'est-à-dire, nous le supposons, fonctionnelle, lorsque l'azote devient limitant pour sa tige-mère serait ainsi, dans nos conditions d'expérience, une condition suffisante à sa montée.

#### 1.4. EXTRAPOLATION AU CHAMP

L'ensemble de ces résultats ont été obtenus dans des conditions d'alimentation azotée très différentes de celles du champ : substrat inerte apport d'azote pratiquement continu, réparti de manière homogène dans le milieu colonisé par les racines. Il est alors indispensable d'envisager leurs possibilités d'extrapolation aux conditions du champ.

Les manifestations de la compétition pour l'azote observées dans les conditions du champ, sont tout à fait en accord avec celles observées en pots, comme le montre la comparaison des structures du peuplement au stade B<sub>II</sub> du brin-maitre pour les différents traitements et leurs évolutions pendant la montaison :

Plus la compétition pour l'azote est forte :

: plus l'interruption du tallage est précoce (voir p. 61)

: plus les matières sèches des différentes tiges sont, à un stade donné, faibles (voir p. 61 et 111)

: plus la régression est précoce et importante (voir p. 107)

L'interaction âge de la tige-traitement est forte et s'exprime de la même manière qu'en pots : les tiges les plus jeunes sont les plus sensibles aux conditions de nutrition (p.61 & 107) : elles peuvent être seules affectées lorsque la compétition est limitée, elles régressent le plus fréquemment. L'intervalle date 1-date 2 semble cependant très court au champ ; on ne le met en évidence aucune des deux années même avec un suivi très fréquent tous les 2 ou 3 jours sur la densité  $d_2$  de la variété TALENT) : la réduction de croissance sur les parcelles témoins ( $N_0$ ) par rapport aux parcelles fertilisées est décelable à la même date de prélèvement pour toutes les tiges.

*Il est alors raisonnable de penser que les modalités d'utilisation de l'azote au champ sont comparables à celles mises en évidence en pots.*

L'influence sur le nombre d'épis en particulier, de l'état racinaire des différentes tiges lorsque la compétition commence, apparaît probable. Elle pourrait pour une part expliquer l'influence de l'âge d'une tige

sur son évolution pendant la montaison. Elle est cohérente avec la montée plus fréquente d'une tige de rang donné lorsqu'elle appartient un pied de type V plutôt que de type IV (cf. p.109 ). Nous avons en effet montré que les tiges des pieds de type V, ont pour un même rang un nombre de feuilles supérieur à celui des tiges de pieds de type IV (cf. p. 75 ) ; l'hypothèse selon laquelle leurs racines sont également plus développées apparaît alors vraisemblable. Lorsque l'azote devient limitant, le nombre de tiges d'un rang donné ayant acquis leurs propres racines serait alors supérieur pour les pieds de type V. Nous n'avons malheureusement pas un nombre suffisant d'observations pour les pieds de type IV, pour vérifier cette hypothèse.

Cependant, toutes ces observations ne représentent que des convergences. L'application au champ de l'hypothèse formulée en pots, doit se faire avec précaution ; il s'agit en particulier de discuter la qualité suffisante de la condition formulée en pots. Il est probable que les caractéristiques du système racinaire d'une tige suffisantes à sa montée, sont très différentes du milieu :

Nous avons, en pots, travaillé 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. Il est peu probable qu'une racine très courte ( $\approx 3$  cm) suffise alors à assurer l'alimentation de la tige. D'où la possibilité de régressions de tiges ayant pourtant trois feuilles quand la compétition pour l'azote commence.

On peut cependant penser que, dans toute une gamme de milieux, se caractérise en particulier par un printemps humide, un apport d'engrais azoté, même faible, ou une minéralisation précoce, ce type de régression reste peu fréquent. A contrario dans un milieu à printemps sec, son apparition est vraisemblable ; elle pourrait expliquer la corrélation positive entre le nombre d'épis et le déficit climatique en début de montaison, mise en évidence par BOIFFIN et al. (1976) sur six années climatiques dans un essai permanent de BOIGNEVILLE (Essone). Nous soulignons là l'importance des dates des apports d'engrais et des événements climatiques par rapport au stade de la culture.

D'autre part, au champ, les milieux colonisés par les racines des différentes tiges ne sont <sup>pas</sup> indépendants, du fait de la répartition hétérogène de l'azote, en particulier <sup>celui provenant</sup> des résidus culturaux, dans le profil, mais aussi des profondeurs et densité probablement plus importantes pour les tiges plus âgées. Dans ces conditions on peut envisager que des tiges enracinées puissent régresser tardivement, les sources d'azote ayant été épuisées par les tiges plus âgées qu'elles qui y ont eu accès plus tôt.

Dans notre milieu en 1977 et 1978, ces régressions ne semblent pas représenter un pourcentage important : pratiquement aucune tige n'entame de processus de régression après le stade  $C_2 - C_3$  (Figure 22), ce qui correspond pour les talles à environ trois feuilles, c'est-à-dire au stade apparu critique en pots.

*La condition de montée, formulée en pots, apparaît donc plausible, au moins dans un certain nombre de milieux, au champ également.*

Nous testerons au champ, dans la troisième partie de ce mémoire, la pertinence du critère : présence-absence de racines fonctionnelles, considéré pour toute tige du peuplement, par rapport au nombre d'épis formé par ce peuplement.

## 2 - Utilisation de l'énergie lumineuse

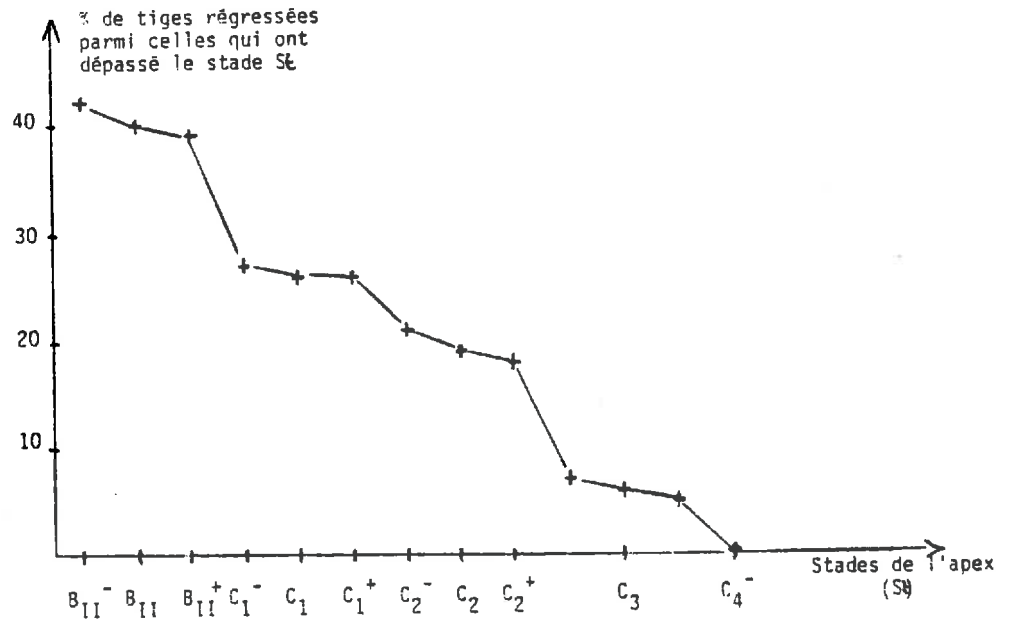
De nombreux travaux ont montré l'importance par rapport à l'utilisation de la lumière, flux d'énergie dirigé, de la disposition des surfaces vertes (DE WIT, 1965) : Dans un certain nombre de situations dites de compétition pour la lumière, la croissance est limitée, plus par l'impossibilité pour certaines surfaces photosynthétisantes à intercepter l'énergie incidente, que par une quantité totale d'énergie insuffisante (1).

De ce fait, les modalités de la compétition pour la lumière ne peuvent être explicitées qu'en peuplement, au champ. Nous utiliserons pour cela, les

---

(1) On voit là l'ambiguïté de l'application du même terme de compétition ou de facteur limitant à la lumière et aux éléments nutritifs du sol.

FIGURE 22



- PROPORTIONS DES TIGES QUI REGRESSENT ALORS QU'ELLES ONT DEPASSE

LE STADE S - Variété TALENT - Traitement d<sub>2</sub>N<sub>0</sub> - Toutes tiges confondues

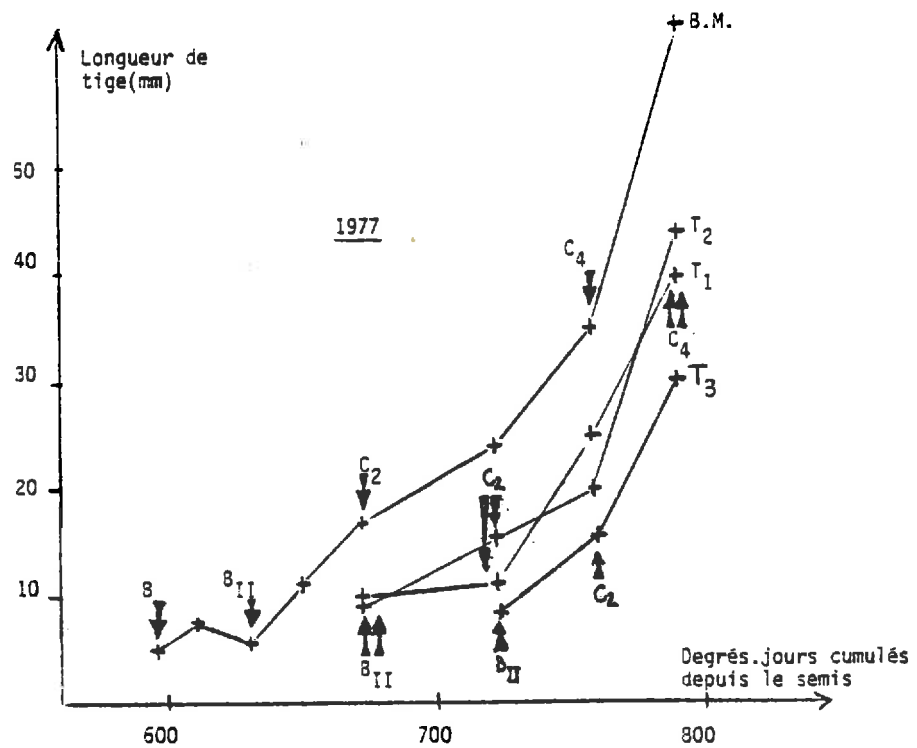


FIGURE 23 - ELONGATION EN DEBUT DE MONTAISON DES TIGES DE RANGS SUCCESSIFS - Variété TALENT 1978 - Traitement d<sub>2</sub>N<sub>0</sub>

traitements  $N_{x+140}$  de nos trois densités, pour lesquels nous avons mis en cause une compétition pour la lumière de plus en plus forte de  $d_1$  à  $d_3$ .

Contrairement à l'attitude adoptée dans le chapitre précédent, dans lequel les traitements consistaient à faire varier la quantité totale du facteur présente dans le milieu, nous avons donc privilégié les variations des dispositions relatives des capteurs pour une même énergie incidente, les autres facteurs de croissance étant non limitants.

L'influence de ces variations d'arrangement a été appréhendée à deux échelles :

- D'une part, en comparant pour une densité globale par mètre carré donnée, le comportement des tiges de rang successif d'un pied donné selon la proximité des pieds précédant et suivant ce pied sur la ligne (comparaison à l'intérieur de chacun des traitements  $(d_1, d_2, d_3) N_{x+140}$ . Ce faisant, nous avons privilégié la compétition entre pieds d'une même ligne par rapport à la compétition entre pieds de lignes contiguës ; elle semble en effet prépondérante au moins pour les écartements entre lignes de nos parcelles (DE WIT, 1960 ; WATSON et FRENCH, 1963).
- D'autre part, en comparant le comportement moyen des tiges selon leur rang, dans des peuplements de densité globale variable (traitements  $d_1 N_{x+140}, d_2 N_{x+140}, d_3 N_{x+140}$ ). Nous prenons ainsi en considération une zone d'influence sur un individu, beaucoup plus étendue que dans les comparaisons ci-dessus.

## 2.1. REACTION DES TIGES D'UN PIED A L'ENCOMBREMENT DE LEUR ENVIRONNEMENT

### 2.1.1. Influence de l'âge de la tige sur sa position dans le couvert

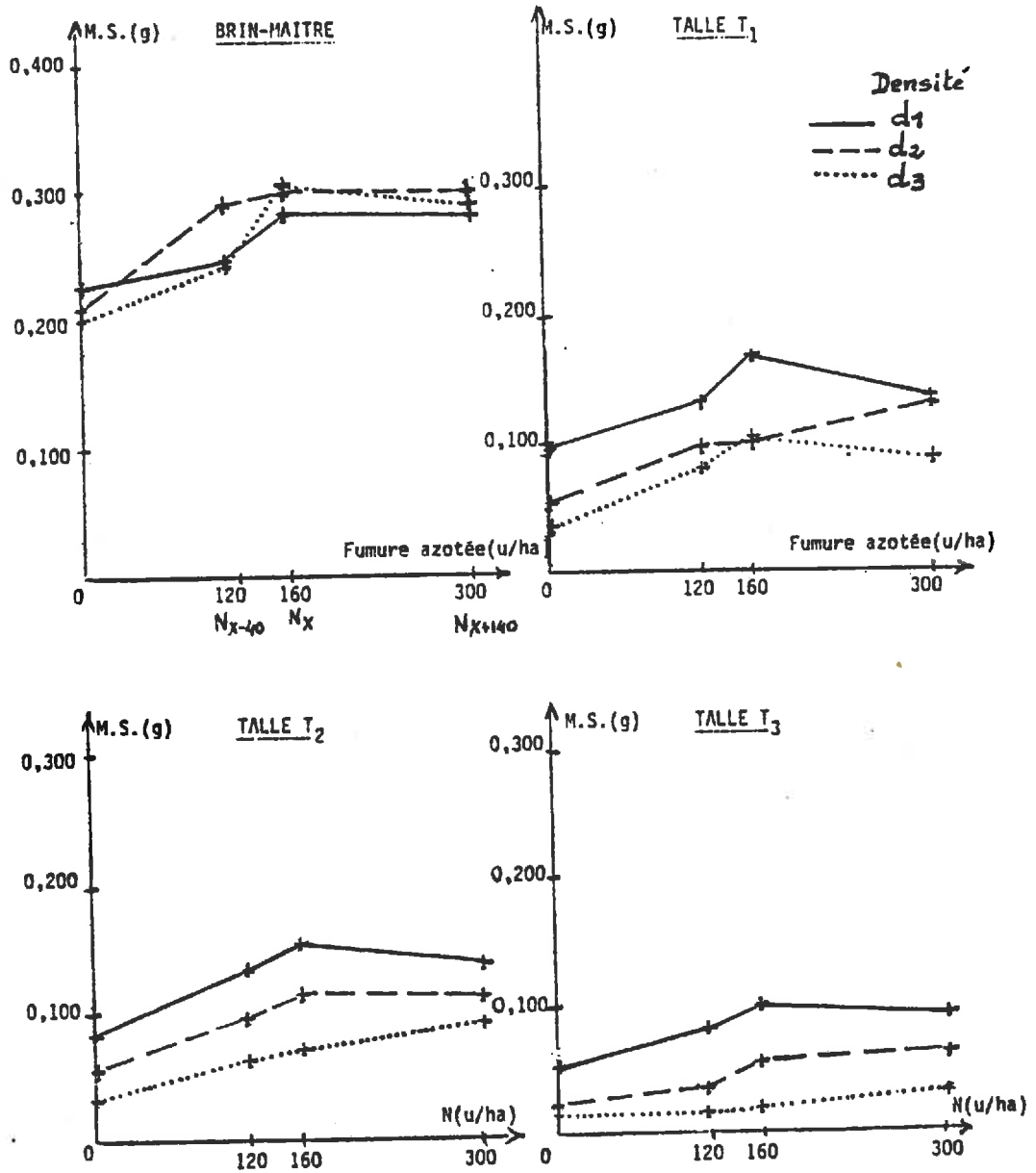
L'évolution des différentes tiges du peuplement pendant la montaison, a révélé une influence importante de la densité du couvert sur la montée à épi et la production d'une tige, plus ou moins marquée selon l'âge de cette tige ; la régression est d'autant plus fréquente, la matière sèche finale des tiges qui montent d'autant plus faible, que la densité de peuplement est forte et la tige jeune (voir p. 107 et 111).

La chronologie de la montée peut éclairer cette interaction âge-densité. En effet :



FIGURE 24

CAPITOLE 1977



- COURBES DE REPONSE A LA FUMURE AZOTEE DES MATIERES SECHES DES DIFFERENTES TIGES POUR LES 3 DENSITES, 15 JOURS APRES LE STADE B<sub>11</sub> (Stade C<sub>5</sub> du B.M.)

La montaison rapide d'une tige commence, quel que soit son rang lorsqu'elle s'est allongée d'environ 7 à 10 mm (1) ; son apex est alors environ au stade  $B_{II}$ . Or ce stade est atteint successivement par les tiges des différents rangs (Figure 23). Ces décalages entre tiges des dates du début de leur allongement rapide, créent dans le couvert un étagement des tiges d'âges différents, *irréversible* malgré les vitesses de croissance légèrement supérieures pour les talles par rapport au brin-maitre (cf. p. 111). Pendant toute la montaison, les brins-maitres occupent une position en moyenne dominante par rapport aux talles  $T_1$  et  $T_2$ , celles-ci une position dominante par rapport à la talle  $T_3$  (Figure 23).

Ces relations d'ombrage mutuel semblent pouvoir expliquer le comportement particulier de la talle de troisième feuille sur la densité  $d_3$  par rapport aux deux autres densités, observé en 1977 sur la variété CAPITOLE une quinzaine de jours après le début de la montaison :

La figure 24 représente les courbes de réponse à la fumure azotée des différentes tiges pour les trois densités :

On constate que les comportements d'une tige de rang donné se différencient de plus en plus nettement entre densités lorsque le rang de la tige augmente :

- Pour la talle  $T_3$ , l'infériorité très importante de la densité  $d_3$  ne peut être liée pour le traitement  $N_{x+140}$  à une compétition pour l'azote puisque l'apport d'engrais très important (240 unités) effectué quinze jours auparavant ne provoque pas, sur cette densité, d'augmentation de croissance par rapport à la parcelle témoin ni aux autres traitements fertilisés.
- A l'opposé, un apport d'azote élevé permet au brin-maitre, d'avoir une croissance comparable sur la parcelle  $N_{x+140}$  des trois densités. Les talles  $T_1$  et  $T_2$  ont des réponses intermédiaires. Nous avons vu précédemment (p. 93) que sur les traitements  $N_{x+140}$ , la croissance du peuplement avait probablement été limitée pendant la montaison par une compétition pour la lumière.

---

(1) On retrouve là le repère couramment pris depuis les travaux de GESLIN (1944) comme début de la montaison : Longueur tige + épi = 10 mm. (Longueur tige + épi = 1,07 x longueur tige d'après nos observations - variété TALENT).

TRAITEMENTS

Tiges	1978			1977	
	$d_1 N_{x+140}$	$d_2 N_{x+140}$	$d_3 N_{x+140}$	$d_1 N_{x+140}$	$d_3 N_{x+140}$
T <sub>1</sub>	70	73	73	50	75
T <sub>2</sub>	100	60	56	100	69
T <sub>3</sub>	93	25	0	100	25
T <sub>4</sub>	91	0	0	0	0
Autres tiges	15	0	0	0	0

TABLEAU 32

VARIABILITE DE COMPORTEMENT D'UNE TIGE AU SEIN D'UN TRAITEMENT : FREQUENCE DE MONTEE (en % du nombre de tiges herbacées)

Variété TALENT.

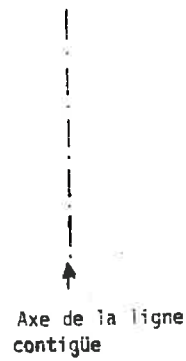
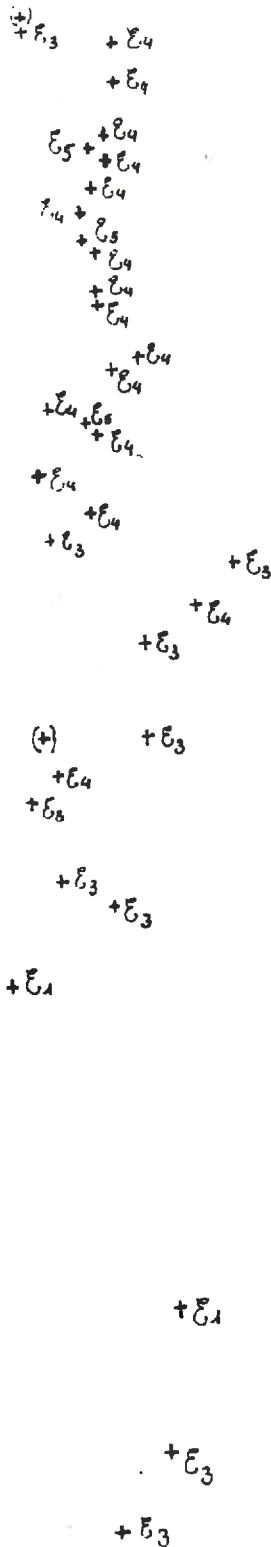


FIGURE 25

RELEVÉ DE POSITION DES PIEDS SUR LA LIGNE. EXEMPLE DE LA LIGNE CENTRALE DE LA PLACETTE - RECOLTE DE TALENT  $d_3 N_{x+140}$  (1978)

Légende :

- + : Position d'un pied ayant donné au moins 1 épi à la récolte.
- E<sub>1</sub>... 6 : Classe d'environnement du pied (voir échelle dans le texte)
- (+) : Position d'un pied dont toutes les tiges ont régressé

Les différences de comportement décrites ci-dessus indiquent que :

: cette compétition est intervenue très tôt, d'abord sur la densité

$d_3$

: et qu'elle affecte d'abord les tiges du couvert les plus jeunes, qui à cette date en occupent les niveaux inférieurs.

Les tiges plus âgées seront touchées plus tard au cours de la montaison

*L'existence dans le peuplement de tiges d'âges différents joue un rôle déterminant en situation de compétition pour la lumière, dans l'instauration des rapports de dominance.*

### 2.1.2. Devenir des différentes tiges d'un pied selon la proximité des pieds voisins

La très forte variabilité de comportement d'une tige d'un rang donné au sein d'une densité, nous a permis de préciser les modalités d'utilisation de la lumière par les différentes tiges, pendant la montaison.

On constate en effet, au sein de chacune des densités, que selon les pieds, une tige de rang donné

: monte ou non (Tab. 32)

: produit une quantité de matière sèche et un nombre de grains, très variables (Tabl. 22, p. 98).

Cette variabilité tient en partie, à l'existence de différents types de pieds (p. 108 & 111), mais elle paraît également liée à l'irrégularité de répartition des pieds sur la ligne.

Nous avons, dans une première approche grossière, caractérisé l'environnement de chacun des pieds de la ligne, par la classe de distance à laquelle se situaient en moyenne les pieds précédant et suivant ce pied sur la ligne :

Environnement ( $E_i$  ;  $i$  = indice croissant avec l'encombrement)

$E$  : Pieds précédent(s) et suivant(s), situés à plus de 5 cm

$E^1_2$  : Pieds à une distance supérieure à 5 cm d'un côté du pied, à une distance inférieure de l'autre.

$E^3_3$  : Pieds précédent(s) et suivant(s) situés à une distance de 3 à 5 cm en moyenne.

$E^4_4$  : Pieds précédent(s) et suivant(s) situés à une distance de 1 à 3 cm en moyenne

$E^5_5$  : Pieds précédent(s) et suivant(s) situés à moins de 1 cm en moyenne

Variété, Année	Traite- ment	Nombre d'épis au pied	Classes d'environnement					
			E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	E <sub>4</sub>	E <sub>5</sub>	E <sub>6</sub>

CAPITOLE-1977	d <sub>1</sub>	1				★		
		2		★	★			
		3	★					

9 pieds

CAPITOLE-1977	d <sub>3</sub>	1			(1)		
		2			(1)		
		3					

10 pieds

CAPITOLE-1978	d <sub>2</sub>	1					
		2					
		3					
		4					

9 pieds

CAPITOLE-1978	d <sub>3</sub>	1					
		2					
		3					

19 pieds

TALENT-1978	d <sub>1</sub>	5					
		6-7					

9 pieds

TALENT-1978	d <sub>2</sub>	1					
		2					
		3					

17 pieds

TALENT-1978	d <sub>3</sub>	1					
		2					
		3					
		4					

40 pieds

TABLEAU 33

INFLUENCE, SUR LE NOMBRE D'EPIS D'UN PIED, DE SA DISTANCE AUX PIEDS PRECEDENT(S) ET SUIVANT(S) SUR LA LIGNE - Traitement N<sup>o</sup> 140

LEGENDE :

- Classes d'environnement E<sub>1</sub> à E<sub>6</sub> : Pied de plus en plus proche de ses voisins (cf. Texte)
- Pour les pieds de type V, la case hachurée contient médiane et plus de 50% des pieds d'une classe d'environnement. Dans 1 cas, noté: (1), on a hachuré 2 cases pour un environnement ; chacune contient au 50% des pieds.
- Pour les pieds de type IV, les cases marquées ★ ont la même signification.
- TALENT 1977, CAPITOLE d<sub>2</sub> 1977 et CAPITOLE d<sub>1</sub> 1978 n'ont pas été figurés, faute d'une variabilité suffisante de l'environnement des pieds.

$E_6$  : Plusieurs pieds groupés à moins de 1 cm les uns des autres.  
La figure 25 donne un exemple de l'hétérogénéité de répartition des pieds sur une ligne.

Lorsqu'on passe, pour des pieds de même type, d'un environnement  $E_6$  à un environnement  $E_3$  puis  $E_{1-2}$ ,

- Le nombre de tiges qui montent pour un pied, augmente de façon sensible, passant pour les pieds de type V par exemple, de 1-2 à 2-3 puis 4-7 (Tab. 33). Or les séquences du tallage-épi, montrent que, à l'exception de la talle  $T_1$  dans environ 10% des cas, lorsqu'une tige de rang "i" ne monte pas, la talle de rang "i + 1" ne monte pas non plus (cf. annexe 10, p.254) ;  
Les différences ci-dessus du nombre d'épis total d'un pied traduisent donc, pour un type de pied donné, *une interruption plus ou moins précoce du tallage-épi*. La même conclusion peut être avancée pour les pieds de type IV, dans le seul cas où ils sont en effectif suffisant (CAPITOLE, 1977, densité 1).
- La matière sèche finale d'une tige épi d'un rang donné, et donc le nombre de grains qu'elle produit, augmentent. Cette influence de l'environnement apparaît très nettement sur le tableau 34, bien que, étant donné la faiblesse de notre échantillon, les différences ne soient pas toujours significatives.

On note cependant que la liaison environnement d'un pied-nombre d'épis et matière sèche de ce pied, est différente selon la densité globale du traitement (Tab. 33 et 34) : à même environnement, un pied a un nombre d'épis et une croissance supérieurs en densité faible ( $d_1$ ) par rapport à la densité forte ( $d_3$ ). La prise en compte des seuls pieds précédent(s) et suivant(s) un pied (c'est-à-dire au maximum les quatre-cinq pieds les plus proches) semble donc insuffisante pour caractériser l'environnement influant sur un pied. Des pieds plus éloignés sur la ligne et la densité des lignes latérales interviennent vraisemblablement. Nous n'avons pu tester leur influence à cause de la taille insuffisante de nos prélèvements.

TIGES	ENVIRONNEMENT DU PIED	
	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>
B.M.	2,081 a	1,819 a
T <sub>1</sub>	1,903	1,010
T <sub>2</sub>	1,692 a	1,426 a
T <sub>3</sub>	1,378 a	1,252 a
T <sub>4</sub>	1,546 a	1,421 a
PIED	9,056 a	6,387 a

(4 pieds)

(5 pieds)

→ Différence E<sub>1</sub>-E<sub>2</sub> significative au seuil 10%

Densité faible : d<sub>1</sub>

TIGES	ENVIRONNEMENT DU PIED		
	E <sub>2</sub>	E <sub>4</sub>	E <sub>6</sub>
B.M.	1,551 a	1,473 ab	1,213 b
T <sub>1</sub>	1,150 a	0,988 a	0,887 a
PIED	3,760 a	2,592 ab	1,956 b

(5 pieds)

(4 pieds)

(8 pieds)

Densité moyenne : d<sub>2</sub>

	ENVIRONNEMENT DU PIED			
	E <sub>1</sub>	E <sub>3</sub>	E <sub>4</sub>	E <sub>5</sub>
B.M.	1,575 a	1,432 a	1,254	1,044
T <sub>1</sub>	1,029 a	0,994 a	0,902 a	0,797 a
T <sub>2</sub>	1,157 a	0,977 a	0,863 a	0,868 a
PIED	4,13 a	2,987 ab	2,715 ab	1,865 a

(3 pieds)

(15 pieds)

(16 pieds)

(6 pieds)

Densité forte : d<sub>3</sub>

→ Différence E<sub>1</sub> - E<sub>4</sub> significative au seuil 10%

→ Différences E<sub>1</sub> - E<sub>4</sub>; E<sub>4</sub> - E<sub>5</sub>; E<sub>3</sub> - E<sub>5</sub>, significatives au seuil 10%.

**TABLEAU 34 - POIDS SECS MOYENS A LA RECOLTE DES PAILLES ET BALLEES DES DIFFERENTES TIGES SELON L'ENVIRONNEMENT DU PIED**

Variété TALENT - 1978 - Traitement N<sub>x+140</sub>.

Tests (méthode du t de STUDENT) de comparaison des moyennes des matières sèches pour différents environnements. Les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil 5%.

## 2.2. DISCUSSION DU NOMBRE D'EPIS D'UN PIED : NOTION DE SEUIL D'ECLAIREMENT

Ces variations du comportement d'une tige d'un pied, selon sa distance aux pieds immédiatement voisins sur la ligne, doivent être interprétées avec précaution. Elles peuvent en effet exprimer une variation, aussi bien de la quantité d'éléments nutritifs du sol utilisables par cette tige, que de la quantité d'énergie lumineuse qu'elle peut intercepter.

L'influence de variations éventuelles des conditions de nutrition azotée entre pieds, doit être plus particulièrement envisagée :

- Sur les traitements  $d_2 - d_3$  au moins, l'azote était facteur limitant au moment du deuxième apport (stade  $B_{II}$ ). Les différences de tallage-épi et de matière sèche constatées à la récolte entre pieds d'environnements différents, pourraient alors être, pour une part, liées à des variations d'états de croissance entre pieds au début de la montaison, créées par une alimentation azotée précoce plus abondante pour les pieds plus isolés. Le tableau 35 indique que sur aucun des traitements ( $d_1 - d_2 - d_3$ )  $N_y$ , la position d'un pied par rapport aux autres pieds de la ligne n'a eu d'influence sur la croissance précoce de ce pied avant le début de la montaison.
- Les différences observées à la récolte entre pieds d'environnements différents, ne semblent pas non plus pouvoir être imputées à une compétition pour l'azote très locale pendant la montaison entre pieds les plus proches. En effet, l'extension latérale pendant cette période du système racinaire d'un pied, qui est de l'ordre de 50 cm autour du pied (BALDY, 1973) est sans commune mesure avec les distances entre pieds que représentent nos classes. On peut donc supposer que sur ces traitements où l'azote n'est pas globalement limitant pendant la montaison, il ne l'a été pour aucun des pieds.

*Il semble donc qu'on puisse imputer l'influence sur le comportement des tiges d'un pied, de la position de ce pied par rapport aux autres pieds de la ligne, aux variations des conditions d'éclairement dans lesquelles elles sont placées. (Hypothèse  $H_1$ ).*

Le processus de montée précédemment décrit (démarrages successifs, étagelement) suggère que l'ombre portée sur une tige de rang "i" d'un pied donné, est créée par les tiges plus âgées, de rangs "1" à "i - 1", du même pied et des



		ENVIRONNEMENT DU PIED					
		E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	E <sub>4</sub>	E <sub>5</sub>	E <sub>6</sub>
TALENT	d <sub>1</sub> N <sub>y</sub>	0,180 a <sup>(x)</sup> (3)	0,293 a (2)	-	-	-	-
	d <sub>2</sub> N <sub>y</sub>	- (1)	0,259 a (5)	0,306 a (11)	0,258 a (24)	0,226 a (2)	- (1)
	d <sub>3</sub> N <sub>y</sub>	- (1)	0,216 a (2)	0,303 a (5)	0,266 a (35)	0,271 a (31)	0,245 a (7)
CAPITOLE	d <sub>1</sub> N <sub>y</sub>	-	0,239 a (3)	0,175 a (4)	0,268 a (3)	-	-
	d <sub>2</sub> N <sub>y</sub>	-	- (1)	- (1)	0,238 (5)	-	-
	d <sub>3</sub> N <sub>y</sub>	-	0,232 a (5)	0,373 b (4)	0,269 ab (11)	-	-

TABLEAU 35 - MATIERE SECHE MOYENNE DU PIED AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE SELON SON ENVIRONNEMENT SUR LA LIGNE - 1978

(x) : Les moyennes d'une même ligne suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de probabilité 5% (méthode du t de Student)

(-) : Effectifs

pieds voisins, qui ont commencé à monter avant elle.

*On peut en première approche, considérer que pour des pieds placés dans un même environnement, l'ombre portée sur leur tige de rang "i" est constante. (Hypothèse H<sub>2</sub>).*

Le nombre d'épis d'un pied se détermine au moment où la talle la plus âgée parmi celles qui régressent, entame son processus de régression (nous avons en effet montré que les tiges les plus jeunes régressaient les premières: p.107). Dans un environnement donné, nous avons vu que le rang de cette talle est constant ; selon l'hypothèse H<sub>2</sub>, elle reçoit à tout instant et en particulier au moment où elle amorce sa régression, une énergie lumineuse constante. Nous avons d'autre part constaté que, au moment où l'encombrement autour du pied augmente, c'est-à-dire quand l'énergie lumineuse que peuvent intercepter ses tiges diminue, le rang de la dernière tige qui régresse diminue.

On peut rendre compte de ces variations par une hypothèse qui consiste à étendre au peuplement la notion de point de compensation des physiologistes : *Dans un peuplement, la dernière tige qui régresse pour un pied entamerait son processus de régression au moment où l'énergie lumineuse qu'elle reçoit deviendrait inférieure à une quantité seuil G<sub>3</sub>, constante.*

*(Hypothèse H<sub>3</sub>).*

L'observation a posteriori des caractéristiques des tiges régressées permet de situer le stade auquel selon les tiges, le bilan photosynthétique est devenu négatif. Nous avons vu en effet dans un chapitre précédent que la régression consistait en un arrêt relativement brutal de la croissance et du développement de la tige. Tant que ces tiges régressées ne sont pas totalement desséchées, on peut encore mesurer leur longueur de tige (distance base du plateau tallage-base de l'épi) (1) qui correspond à leur état d'élongation au moment où elles ont régressé.

Nous avons effectué ce travail à la floraison, date à partir de laquelle aucune tige ne régresse plus (MASLE-MEYNARD, SEBILLOTTE, 1979) et où les dernières tiges régressées (2) sont toutes encore non desséchées. Nous avons ainsi pu tracer la figure 26 qui donne pour chaque longueur de

---

(1) Il est souvent plus commode de mesurer la longueur tige + épi = base plateau tallage-sommet de l'épi ; c'est celle qui figure sur la figure 26. La conversion en longueur de tige est donnée par la relation :

$$\text{Longueur tige} = \frac{\text{Longueur tige + épi}}{1,07} \quad \text{pour la variété TALENT}$$

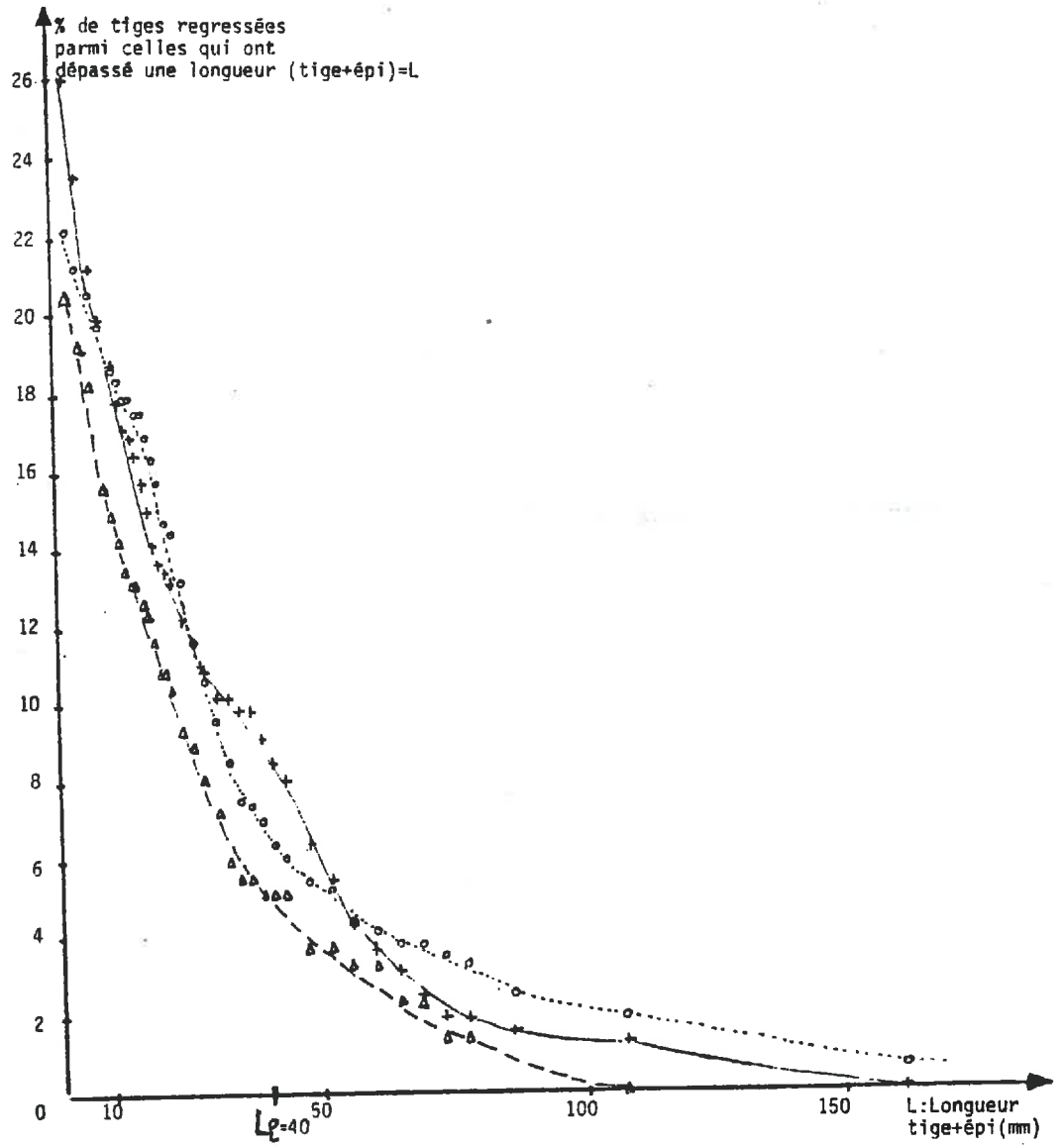
(2) De longueur tige + épi > 5 mm

FIGURE 26

PROPORTIONS DE TIGES QUI REGRESSENT ALORS QU'ELLES SE SONT

ALLONGEES DE PLUS DE L(mm) Traitement  $d_2 N_x$

1978 [ + Observation au stade "D" du Brin-Maitre  
o Floraison  
1979 [ a Floraison



tige + épi = (L), le pourcentage de tiges qui parmi celles ayant dépassé L, a régressé.

On constate pour deux années que 95 à 98% des tiges ayant dépassé 40 mm ont poursuivi leur montée jusqu'à son terme. Ceci suggère l'importance du port de la tige : on peut penser que cette élongation de l'ordre de 40 mm correspond, dans les couverts étudiés, à l'acquisition par une tige d'un port suffisamment redressé pour que la quantité de lumière qu'elle intercepte soit obligatoirement (à 2 à 5% près) suffisante au maintien d'un bilan photosynthétique positif.

Pour cet état d'élongation de la tige, les limbes des feuilles sont, pour la variété TALENT, à une hauteur d'environ 10 cm au-dessus du sol.

*Cette "longueur limite" ( $L_1$ ) constitue un repère dont la valeur, de 40 mm dans nos conditions, doit être relativisée. Il est probable qu'elle dépend de la densité du peuplement, des hauteurs relatives de tiges des différents rangs, de leurs ports et hauteurs finales, c'est-à-dire de caractéristiques faisant intervenir principalement la variété et, on peut le supposer, les conditions de nutrition du peuplement. Nous y reviendrons dans le troisième paragraphe, C II.*

La valeur  $L_1 = 40$  mm, que nous avons obtenue pour une densité de peuplement moyenne (250 à 300 pieds par mètre carré) montre qu'en situation de compétition pour la lumière, le devenir d'une tige est décidé relativement tôt, alors que sa matière sèche est encore principalement composée de feuilles. Cette constatation conforte l'hypothèse  $H_3$ . Elle suggère en effet, qu'au moment où une tige régresse, sa surface foliaire est encore proportionnelle à sa matière sèche (AASE, 1978) donc sa photosynthèse proportionnelle à sa respiration : l'annulation du bilan photosynthétique serait alors indépendant de l'état de croissance de la talle et ne dépendrait que de l'énergie lumineuse qu'elle intercepte.

L'hypothèse  $H_3$  que nous venons de formuler est issue d'une étude *intra-peuplement*. Il est maintenant nécessaire d'examiner la validité de l'hypothèse de constance de l'énergie lumineuse seuil  $G_s$ , pour des pieds appartenant à différents peuplements.

Pour essayer de répondre à cette question fondamentale, nous avons mis en place un protocole particulier en 1979.

## 2.3. CONSTANCE DE $G_s$ ENTRE PEUPEMENTS

### 2.3.1. Principes

L'hypothèse  $H_3$  met en cause le bilan photosynthétique d'une tige à un stade donné. On ne peut exclure qu'un certain nombre de techniques culturales, qui modifient les relations croissance-stade de développement d'une tige ou son activité photosynthétique potentielle, déplacent la valeur de  $G_s$ . Nous pensons en particulier à la date de semis ou à la variété qui semblent jouer sur ces caractéristiques mais d'une manière mal connue actuellement. Pour tester les possibilités d'extension de l'hypothèse  $H_3$  à différents peuplements, on pourrait comparer les quantités de lumière que reçoivent, dans chaque peuplement, les dernières talles qui porteront un épi, lorsqu'elles atteignent la longueur critique  $L_1$ . Mais on ne sait pas déterminer avec précision un stade sur pied en place, ni mesurer de façon fiable et pratique la quantité de lumière que reçoit une tige précise du peuplement.

*Nous avons donc procédé de manière statistique.*

*Nous avons considéré que dans un peuplement donné en situation de compétition pour la lumière, l'énergie  $G_s$  est l'énergie moyenne reçue au niveau du feuillage des dernières talles qui régressent, au moment où elles entament leur processus de régression.*

Ce moment-là correspond, par définition de  $L_1$  (cf. supra) au moment où le nombre de tiges de longueur tige + épi supérieure à  $L_1$  n'augmente plus ; en d'autres termes, c'est le moment auquel le rapport :

$$R = \frac{N_{L_1}}{\text{NE récolté}} \quad \text{égale 1.}$$

$N_{L_1}$  = Nombre de tiges qui ont une longueur au moins égale à la longueur critique  $L_1$

NE = Nombre d'épis compté à la récolte.

Ceci suppose que la répartition des pieds sur la surface soit suffisamment homogène pour que l'arrêt du tallage-épi ait lieu à des rangs de talles pas trop différents entre pieds. (Hypothèse  $H_4$ ). Sinon, l'éclaircissement moyen mesuré lorsque  $R$  atteint 1, est biaisé du fait des zones les plus denses pour lesquelles l'éclaircissement est déjà très inférieur à l'éclaircissement seuil recherché.

Les dernières talles qui régressent sont les plus âgées ; ce sont donc celles dont les longueurs de tige + épi, au moment de leur régression, sont les plus proches de  $L_1$ .

Il s'agit donc de comparer les éclaircissements  $G_s(p)$  mesurés dans "n" peuplements différents ("p" variant de 1 à "n"), au niveau du feuillage des talles de "longueur de tige + épi"  $L_1$ , au moment où le nombre de talles  $N_1$  n'augmente plus (c'est-à-dire  $R(p) = 1$ ).

Nous avons retenu comme hypothèse de travail  $H_5$  : la longueur de tige  $L_1$  est la même pour tout peuplement d'une variété donnée, c'est-à-dire pour TALENT :  $L_1 \approx 40$  mm, valeur observée en 1978.

Etant donné notre incapacité, en l'état actuel des connaissances, à prévoir l'élongation d'une tige, un suivi des évolutions du nombre de tiges de longueur supérieure à 40 mm, pouvait seul permettre de déterminer le moment où aucune tige ne dépasserait plus 40 mm.

Il constituerait en même temps a posteriori, une source de vérification de l'hypothèse  $L_1 = 40$  mm.

- En effet par définition,  $L_1$  est telle que  $\frac{NL_1}{NE}$  augmente au cours de la montaison de 0 à 1, et se stabilise à cette valeur. Plusieurs dates étaient nécessaires pour mettre cette stabilité en évidence.

Pour pouvoir déterminer l'éclaircissement lorsque  $NL_1$  n'augmenterait plus, il fallait suivre parallèlement l'éclaircissement reçu par les tiges de longueur  $L_1$ .

Situations	Date de semis	Densité de pieds/m <sup>2</sup>	Pourcentages types de pieds			Nombres écarts > 10cm /m. linéaire	Date stade B <sub>II</sub>	Nombre d'épis / m <sup>2</sup>
			I	IV	V			
1	21-11	248	59	19	23	1,5	25-04	422
2	12-12	153	12	19	65	2,1	26-04	533
3	12-12	326	33	27	37	0,4	26-04	575
4	12-12	190	10	33	54	1,3	26-04	552
5	12-12	371	36	15	49	0,	26-04	611
6	15-02	370	13	19	67	0,2	15-05	638
7	16-02	263	2	11	87	1,1	15-05	638
8	16-02	415	9	10	81	0,1	15-05	686
9	17-02	450	15	15	66	0,1	14-05	638

TABLEAU 36 - CARACTERISTIQUES GENERALES DES PARCELLES SUR LESQUELLES ONT ETE SUIVIS NL<sub>1</sub> et P.  
Variété TALENT - Traitement N<sub>X+80</sub> - 1979

### 2.3.2. Protocole - Dispositif

#### Choix des "n" peuplements étudiés

Nous avons utilisé un réseau d'essais fumure azotée, implanté en 1979, dans la même petite région que nos essais des deux campagnes précédentes, dans le cadre d'une autre étude conduite par la Chaire d'Agronomie (Voir annexe 14).

Chaque essai comportait trois traitements azotés :

- Parcelle témoin non fertilisée ( $N_0$ ) (1), parcelles recevant une dose X (traitement  $N_X$ ) ou X + 80 (traitement  $N_{X+80}$ ).
- Entre essais, variaient : le lieu et un des facteurs suivants : date de semis, densité de semis, type de sol.
- Une seule variété était présente : TALENT.

Nous avons comparé les traitements  $N_{X+80}$  des différents essais,

- *pour lesquels le nombre d'épis avait toutes chances d'être limité par la compétition pour la lumière.*

La dose X + 80 correspond en effet à un apport montaison très supérieur à la dose jugée suffisante à l'obtention du rendement objectif (dose X).

Les contrôles des autres facteurs du milieu et de l'état sanitaire pendant la montaison, les courbes de réponse du nombre d'épis à la fumure azotée sur chaque essai, ont permis de vérifier a posteriori cette hypothèse.

- *qui correspondent à des techniques culturales susceptibles de faire varier  $G_s$  : (1)*

Les dates de semis variaient du 21 novembre au 17 février.

Les densités de pieds de 150 à 450 pieds par mètre carré.

Ont été éliminés les essais pour lesquels la répartition des pieds était très irrégulière par suite d'une mauvaise levée ou des dégâts des fortes gelées de l'hiver.

Suivi du nombre de tiges de "longueur tige + épi" supérieure à 40 mm ( $N_{L_1}$ ) et de l'éclairement au niveau de leur feuillage

- Pour chacun des peuplements étudiés, sur des prélèvements effectués tous les 5 à 7 jours à partir du début de la montaison du brin-maître, et jusqu'à ce qu'il apparaisse stable, nous avons déterminé le nombre de tiges de chaque rang de longueur tige + épi supérieure ou égale à 40 mm, par unité de surface. Les nombres d'épis ont été comptés à la floraison et la récolte.
- A chaque date de prélèvement, par prise de photos hémisphériques (BONHOMME, 1974, 1976), nous avons déterminé la porosité du couvert foliaire dominant le feuillage des tiges de longueur  $L_1$ .

---

(1) Les principales caractéristiques de ces situations au stade  $B_{II}$ , sont consignées dans le tableau 36.



Situations	Dates d'observation	Porosité (%)		L.A.I.(2) (Indice foliaire total)	Nombre de clichés	N <sub>L<sub>e</sub></sub> /NE (1)
		u Moyenne	σ/u Coefficient de variation			
1	14-05	81	19	0,28	13	0,18
	22-05	59	17	0,71	15	0,81
	29-05	51	35	0,96	16	0,94
	5-06	34	19	2,43	8	1,00
2	14-05	59	21	0,36	10	0,36
	22-05	30	29	0,86	12	0,86
	12-06	-	-	-	-	0,89
3	14-05	47	22	1,05	15	0,54
	22-05	26	23	1,85	16	0,91
4	10-05	92	9	0,07	15	0,03
	14-05	57	19	0,66	15	0,44
	22-05	24	-	2,51	7	0,98
	30-05	16	-	3,92	6	0,94
5	4-05	100	0,5	0,	8	0,
	10-05	74	7	0,41	15	0,18
	14-05	48	18	0,96	15	0,79
	22-05	14	-	3,93	8	1,03
6	22-05	77	9	0,38	10	0,14
	29-05	45	11	1,79	12	1,0
	5-06	13	-	4,62	7	0,99
	12-06	-	-	-	-	1,09
7	29-05	33	23	2,19	14	0,88
	5-06	-	-	-	-	1,04
	12-06	-	-	-	-	1,15
8	22-05	78	16	0,31	15	0,45
	29-05	33	13	2,81	15	1,0
	5-06	-	-	-	-	0,79
	12-06	-	-	-	-	0,87
9	22-05	91	7	0,09	14	0,
	29-05	69	20	0,53	15	0,72
	5-06	27	-	3,31	7	1,02
	12-06	-	-	-	-	0,92

TABLEAU 37

EVOLUTION DE LA POROSITÉ  
COUVERT ET DE L'INDICE  
FOLIAIRE AU-DESSUS DU  
FEUILLAGE DES TIGES  
HAUTEUR  $L_e = 40$  mm

(1) : Rapport du nombre de tiges de longueur de "tige + épi" supérieure ou égale à  $L_e$ , au nombre d'épis comptés à la floraison ( $L_e = 40$  mm).

(2) LAI obtenu par la formule  $LAI = -2,56 \log_{10} P_{35^\circ}$  (BONHOMME, 1974).  
avec :  $P_{35^\circ}$  : porosité pour la hauteur de visée  $35^\circ$

- Porosité non mesurée.

tige + épi = 40 mm :

: L'objectif, d'angle de visée 180 degrés, était placé à 9-10 cm au-dessus du niveau du sol, c'est-à-dire approximativement à la hauteur moyenne du feuillage des tiges de longueur tige + épi = 40 mm. Un cliché donne une image de la voûte végétale surplombant le point de mesure : pourcentage de ciel vu, pourcentage de couverture. Le pourcentage de ciel vu correspond à la porosité du couvert donc à la part des rayons lumineux qui arrivent au point de mesure.

: Connaissant le rayonnement global au-dessus de la culture, il est possible d'en déduire le rayonnement reçu par les tiges de longueur tige + épi = 40 mm, qui est proportionnel à la porosité mesurée.

Moyennant un certain nombre d'hypothèses sur la géométrie du couvert, la connaissance de la porosité permet une bonne évaluation de l'indice foliaire (LAI) de la voûte végétale dominant l'objectif (BONHOMME, 1974).

### 2.3.3. Résultats

Remarque préliminaire : On constate que pour chacun des peuplements étudiés, les clichés réalisés en différents points du peuplement, donnent des porosités peu variables : les coefficients de variation de la porosité sont de l'ordre, le plus souvent, de 10-20%, et au plus de 35% ( Tableau 37 ) . La condition d'une régularité suffisante de répartition des pieds sur la surface peut donc être considérée comme réalisée.

Cette constatation prend un intérêt particulier lorsqu'on considère que les peuplements suivis ont été implantés par des agriculteurs, dans leurs parcelles, dans les conditions de la pratique. Leur hétérogénéité (1) était comparable à celle décrite, pour nos essais, en 1977 et 1978.

La figure 27 représente, pour chacun des peuplements suivis, la relation entre le rapport :

$$R = \frac{NL_1}{NE_1}$$

et la porosité du couvert (P); ( $L_1 = 40$  mm).

Sur une courbe, les différents points représentent les dates d'observations successives.

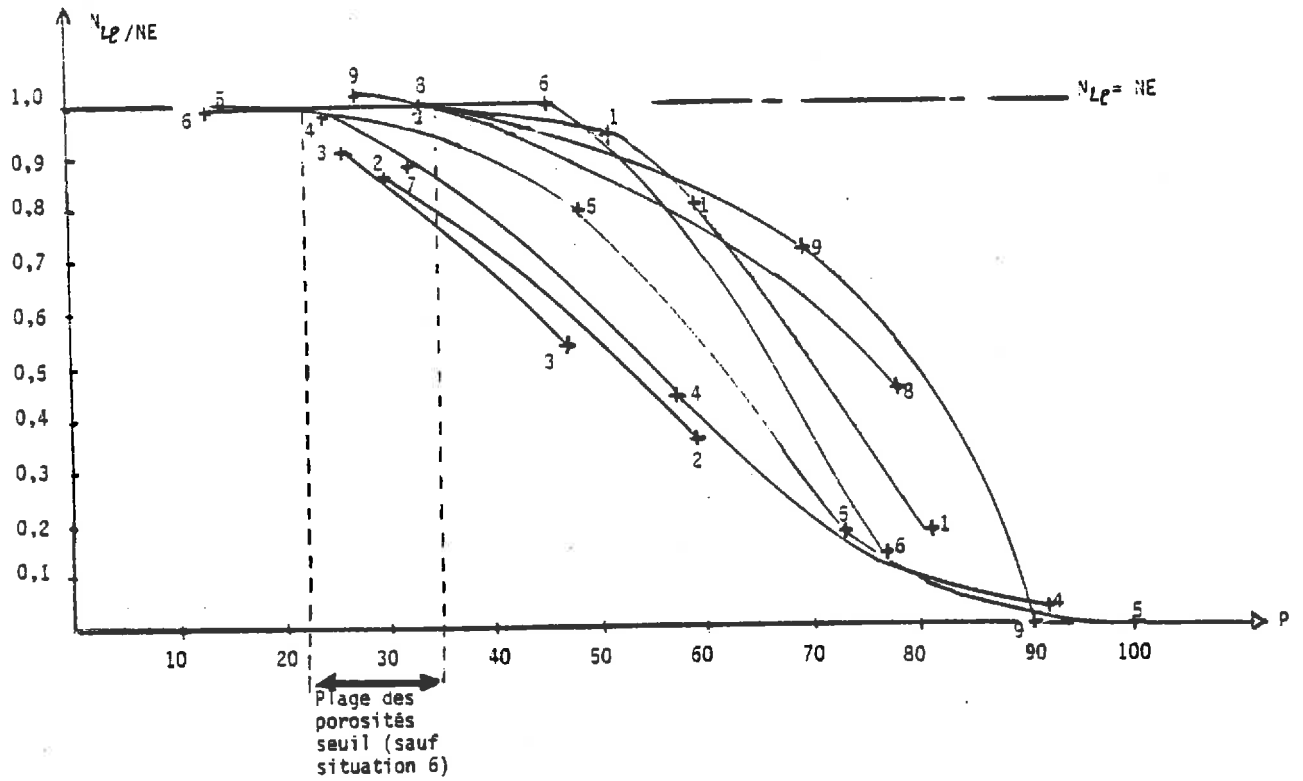
---

(1) Jugée sur les nombres d'écarts supérieurs à 10 cm sur la ligne, par mètre linéaire.

FIGURE 27

VARIATIONS DE  $N_{Lc}/NE$  ET DE P - VARIETE TALENT - 1979 -

$N_{Lc}$  = Nombre de tiges ayant atteint  $h_c$  par  
 $h_c = 40$  mm  
 $NE$  = Nombre d'épis par  $m^2$   
 $P$  = Porosité du couvert exprimée en %



Aux premières dates de mesure, le nombre de tiges ayant dépassé 40 mm ( $NL_1$ ) est faible, la porosité du couvert est élevée. Plus on avance dans la montaison, plus R augmente, plus P diminue.

- On note que lorsque  $P = 90 - 100\%$ ,  $R = 0$ .

Dès que R devient positif, P diminue rapidement.

Ceci montre que la hauteur de mesure dans le couvert a été correctement choisie : l'objectif prend une tige en compte lorsqu'elle s'est allongée d'au moins 40 mm et pas avant. *La porosité mesurée, exprime donc bien l'encombrement créé au-dessus et autour des tiges de longueur tige + épi = 40 mm, par les tiges plus âgées qu'elles.*

- L'augmentation du rapport R est bornée pour la valeur 1 : c'est-à-dire que le nombre de tiges  $NL_1$  ne dépasse, sur aucune situation le nombre d'épis NE (le Tab. 37 donne les valeurs de R). Il semble donc que toutes les tiges qui s'allongent d'au moins 40 mm, arrivent effectivement à maturité. *L'hypothèse  $H_5$  est donc vérifiée.*

La "longueur de tige-épi limite" ( $L_1$ ) semble ainsi, pour une variété, peu dépendante de la structure du peuplement.

- On constate que lorsque le rapport R atteint 1, la porosité du couvert est de 23 à 35%, à une exception près pour laquelle elle est encore de 45% (situation 6 ; Figure 27). Cette plage de variation de  $\pm 11\%$  entre peuplements est du même ordre de grandeur que la précision de la mesure de P intra-peuplement ; on peut donc considérer que *lorsque R atteint 1, la porosité du couvert est identique sur les différents peuplements.*

Ainsi, dans notre expérience :

*Quel que soit le peuplement, aucune tige de longueur de tige + épi inférieure à 40 mm ne monte plus à partir du moment où l'éclairement, à une hauteur d'environ 10 cm dans le couvert, devient inférieur à environ 30% du rayonnement global incident.*

Remarquons que l'indice foliaire total à ce moment-là, évalué selon la formule donnée par BONHOMME (1974) (Tab.37) varie de 1,8 à 3,9 selon les peuplements. Ceci suggère une variation selon la structure du peuplement, de la disposition des étages foliaires au-dessus des tiges de longueur tige + épi =  $L_1$ , entraînant une variation de la

répartition de l'énergie lumineuse dans le couvert, pour une même surface photosynthétisante totale.

Nous pouvons interpréter la stabilité, entre peuplements, de la porosités seuil, comme traduisant une constance de l'énergie lumineuse seuil nécessaire à la montée d'une tige.

En effet :

- La distance entre les dates extrêmes de réalisation de la porosités seuil pour les différents peuplements considérés, est faible du 22 mai au 5 juin (cf. Tab. 37) ;
- Ces dates de réalisation sont entachées d'une certaine imprécision du fait du mode de détermination statistique du rapport R ;
- Les variations du rayonnement sur une période aussi courte, sont faibles.

Nous reformulerons donc l'hypothèse  $H_3$ , de la manière suivante :

En situation de compétition pour la lumière, le nombre d'épis d'un pied serait déterminé lorsqu'une talle de longueur tige + épi inférieure à  $L_1$ , recevrait une énergie lumineuse inférieure à une quantité  $G_s$  seuil, nécessaire au maintien, pour cette talle, d'un bilan photosynthétique positif.  $G_s$  serait constante pour tout pied d'un peuplement et constante pour des pieds de peuplements différents.

Il faut cependant remarquer que les peuplements étudiés n'ont pas (ou peu) souffert de compétition pour l'azote avant le stade  $B_{II}$ . On peut envisager qu'une carence précoce en azote, en modifiant les propriétés optiques des feuilles, puisse déplacer la valeur du seuil  $G_s$ . Il sera important par rapport à cette hypothèse, d'étudier dans un travail ultérieur, le comportement de peuplements non fertilisés au tallage et souffrant de compétition pour la lumière pendant la montaison.

### 3. Conclusion *partielle*

Nous venons de mettre en évidence l'importance pour l'évolution d'une tige pendant la montaison, de l'état de croissance de ses capteurs de la ressource limitante.

*Cet état doit être considéré dans l'absolu, mais aussi par rapport à celui des capteurs des tiges plus âgées du peuplement : une tige dont l'appareil racinaire est plus développé ou le feuillage en position plus dominante, peut utiliser une quantité d'azote, intercepter une quantité d'énergie lumineuse supérieure d'autant plus grande que les racines des tiges plus âgées sont moins nombreuses, leur feuillage moins dominant.*

C'est ainsi que s'explique pour une large part, les différences de comportement concernant aussi bien la montée-régression, que la fabrication de matière sèche entre tiges de différents âges, pieds de différents types.

En situation de compétition, nous faisons l'hypothèse de l'existence, pour le devenir d'une tige, d'un état critique : pour ses racines, lorsque l'azote est facteur limitant, pour son appareil aérien, lorsque la lumière est le facteur limitant :

- Seules les talles qui ont au moins trois feuilles lorsque l'azote devient limitant pour sa tige-mère, monteront ;
- Seules les talles qui ont une longueur de tige + épi égale au moins à  $L_1$  lorsque la quantité de lumière qui parvient au niveau du feuillage des tiges de longueur  $L_1$  devient inférieure à une quantité seuil constante quel que soit le peuplement, monteront.

Il est notable que cet état critique soit associé à un stade de développement de la tige à peu près stable que, par analogie, nous qualifierons de "*stade critique*" (stade trois feuilles et  $C_3 - C_4$  respectivement dans nos conditions). Nous constatons là une interaction très étroite entre stade de développement et utilisation des facteurs du milieu ; pour l'interpréter, un recours à des hypothèses mettant en cause des facteurs internes, n'est pas nécessaire : *le stade de développement critique correspond à une possibilité de capture des nutriments. C'est la quantité de facteurs présente dans le milieu au voisinage de la tige à ce stade, qui détermine la croissance effective.*

*Les hypothèses ci-dessus expriment des conditions nécessaires et suffisantes à la montée d'une tige : elles constituent un élément de modélisation qualitative de la croissance. Par contre, nous ne sommes pas arrivées au point de quantifier les relations entre croissance pendant la montaison et quantité du facteur. Un effort en ce sens devra constituer un des principaux axes d'un prolongement à ce travail.*

Nous allons maintenant étudier dans quelle mesure les hypothèses émises au niveau de l'individu tige, concernant son devenir - montée ou régression - permettent de reconstituer le comportement du peuplement c'est-à-dire de prévoir le nombre d'épis formés par unité de surface. En même temps qu'une mise à l'épreuve de ces hypothèses, il s'agit là d'une étape essentielle rapport à la préoccupation de l'agronome dont l'objet d'étude est le caractère de la production d'un rendement.

## C - RECONSTITUTION DU COMPORTEMENT D'UNE SURFACE.

### ÉLÉMENTS DE MODÉLISATION

Sur la base des hypothèses issues de l'étude analytique précédente, nous avons essayé en 1979 de modéliser la formation du nombre d'épis d'un peuplement à partir des caractéristiques de sa structure en début de montaison (stade B<sub>II</sub>), lorsque, soit l'azote, soit la lumière était limitant pendant cette phase.

L'analyse des composantes du rendement en 1977 et 1978 (voir p.89) a montré que, pour les peuplements les plus proches de la pratique agricole courante (traitements  $N_{x+60}$  -  $N_x$ ), la caractérisation des conditions de nutrition pendant la montaison était relativement complexe, les facteurs azote et lumière intervenant en interaction.

*De ce fait, pour cette première tentative de modélisation, nous nous sommes volontairement placée dans des milieux extrêmes pour lesquels on pouvait prévoir que l'un ou l'autre des facteurs azote ou lumière, serait limitant, et que leurs interactions seraient faibles.* Nous avons ainsi retenu pour modéliser la formation du nombre d'épis, en situation de compétition pour l'azote, des parcelles non fertilisées ( $N_0$ ) (1), en situation de compétition pour la lumière, des parcelles recevant une fumure azotée a priori largement excédentaire ( $N_{x+80}$ ) (1). Les éléments de prévision que nous proposons, concernent donc des cas relativement simples par rapport aux cas les plus fréquents au champ ; il sera essentiel d'en tenir compte lorsque nous examinerons leurs possibilités d'extrapolation à des milieux différents.

---

(1) Parcelles du dispositif présentées en annexe 11 et p. 153 du texte dans le chapitre précédent.



Année	Variété	Mortalité entre Stade B <sub>II</sub> et maturité
1977	<u>TALENT</u>	3% (122)
1978		4% (433)
1977	<u>CAPITOLE</u>	6% (130)
1978		5% (360)

TABLEAU 38 - DISPARITION DE PIEDS PENDANT LA MONTAISON  
TOUS TRAITEMENTS CONFONDUS, D'APRÈS UN SUIVI  
DE PIEDS EN PLACE (exprimée en % du nombre  
de pieds comptés au stade B<sub>II</sub>).

( ) Effectifs

## I - ELEMENTS DE MODELISATION DU NOMBRE D'EPIS PAR UNITE DE SURFACE EN SITUATION DE COMPETITION POUR L'AZOTE

Nous avons, en pots, mis en évidence pour une talle, un stade critique par rapport à l'utilisation de l'azote : seules montent les talles qui avaient trois feuilles lorsque l'azote est devenu limitant pour leur tige-mère. Nous avons émis l'hypothèse que ce stade critique puisse correspondre à l'acquisition par la talle de son autonomie nutritionnelle ; cette hypothèse serait compatible avec les comportements individuels observés au champ (voir p. 133).

Si le stade trois feuilles constitue un stade critique pour une tige au champ également (Hypothèse  $H_7$ ), le nombre d'épis formé par un peuplement en situation de compétition pour l'azote, est le nombre de tiges qui avaient au moins trois feuilles lorsque la compétition est apparue.

### 1 - Principes du modèle

Remarque préliminaire : Nous ramènerons d'emblée le problème de la prévision d'un nombre d'épis au champ, à celui des *talles-épis*. Nous supposons que tous les brins-mâtres montent (Hypothèse  $H_8$ ). En effet, sauf densités très élevées (PUCKRIDGE, 1967) et conditions extrêmes, il semble qu'on puisse négliger la mortalité des brins-mâtres pendant la montaison.

(On peut constater sur le tableau 38, les faibles pourcentages de mortalité obtenus sur nos essais en 1977 et 1978 par suivi des pieds en place)<sup>(1)</sup>

Il s'agit maintenant de déterminer la date d'apparition de la compétition et le nombre de talles du peuplement ayant au moins trois feuilles à ce moment-là.

---

(1) Ces chiffres sont très inférieurs à ceux avancés par BALDY (1973) et HUET (1977), dont les résultats proviennent de comptages moyens effectués à différentes dates sur des emplacements différents. GRANGER (1979) qui a procédé de la même manière que nous, par suivi de pieds en place, arrive à des chiffres comparables aux nôtres.

### 1.1. DETERMINATION DE LA DATE D'APPARITION DE LA COMPETITION

Nous avons montré la très grande sensibilité aux conditions de nutrition azotée dans lesquelles est placé un pied, des croissances de ses boules de talles et de ses tiges les plus jeunes : l'interruption du processus d'émission de talles, la diminution de la teneur en azote dans la plante et le ralentissement de la croissance des tiges les plus jeunes sont les premières manifestations d'une alimentation azotée limitante. Nous retiendrons comme hypothèse de travail :

*L'interruption pour un pied du processus d'émission de talles, marque le moment auquel il commence à manquer d'azote (Hypothèse H<sub>9</sub>).*

Nous privilégions ainsi, la première des caractéristiques précédentes seule à permettre une datation a posteriori, du début de la compétition.

Pour cette datation, nous pouvons nous appuyer sur la connaissance de la chronologie de l'émission des talles, acquise dans les chapitres précédents, et dont nous avons constaté la stabilité dans des milieux très différents. Nous en rappelons ci-dessous les principaux points :

- *En l'absence de facteur limitant dans le milieu, le modèle théorique de FRANQUIN (1974) constitue le modèle de base de l'apparition des tiges de rangs successifs et de leurs feuilles. On peut considérer que les seules déviations importantes par rapport à ce modèle sont les avortements de la talle de première feuille seule pour les pieds de type IV, de toutes les talles pour les pieds de type I (1).*

---

(1) Rappel : Nous ne nous préoccupons pas ici de ces pieds sans talle dont les brins-mâtres montent nécessairement étant donné H<sub>8</sub>.

En effet, les pieds de type II et III sont en proportions très faibles (de l'ordre de 5% en 1977 et 1978 pour des peuplements de structure variable). D'autre part, les pieds pour lesquels la  $T_1$  et (ou) la  $T_2$  semblent avoir un phyllochrone légèrement différent des autres tiges (voir p. 69 & tableau 11c) sont peu fréquents et difficiles à mettre en évidence de manière fiable au champ.

Ce modèle théorique peut être schématisé de la manière indiquée dans le tableau 39. Il permet de classer les différentes tiges d'un pied quelconque du peuplement, dans l'ordre de leurs phyllochrones d'émission, c'est-à-dire *par ordre d'âge physiologique*.

Nous désignerons par "i", l'âge d'une tige émise au  $i^e$  phyllochrone ("i" est d'autant plus élevé que la tige est jeune).

- *Quand l'azote devient limitant, il y a arrêt de l'émission de talles, mais la durée du phyllochrone ne semble pas modifiée : les feuilles continuent, pour les tiges existantes, à apparaître aux mêmes intervalles de temps (voir p. 123).*

Ces résultats nous permettent de préciser l'hypothèse  $H_9$  :

*Si, dans un peuplement pour lequel l'azote est facteur limitant, "i" est l'âge de la plus jeune tige d'un pied "p", l'alimentation azotée est devenue limitante pour le pied "p", pendant l'écoulement du phyllochrone "i + 1" (Hypothèse  $H_{10}$ ). Soit " $t_{i+1}$ " cette date.*

Selon les observations faites en pots, à la date " $t_{i+1}$ ", seules sont affectées les tiges les plus jeunes, les tiges-mères des différentes unités ne l'étant que plus tard. Au champ cependant, ce décalage entre les réactions des tiges des différents âges semble de durée beaucoup plus limitée. Nous n'en tiendrons donc pas compte.

L'hypothèse  $H_{10}$  peut donc être reformulée de la manière suivante :  
*Toutes les tiges du pied "p" ont commencé à manquer d'azote pendant l'écoulement du phyllochrone "i + 1" (Hypothèse  $H_{11}$ ).*

Nous avons constaté au sein d'un peuplement, une variabilité selon le pied, de l'âge "i" de la (des) dernière(s) tige(s) apparue(s).

Numéro du phyllochrone d'émission des tiges	Tiges	1 phyllochrone : $\longleftrightarrow$	Pied de type V
1	BM	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 $\longrightarrow$	
4	T <sub>1</sub>	1 2 3 4 5 6 7 $\longrightarrow$	1 u <sub>1</sub>
5	T <sub>2</sub>	1 2 3 4 5 6 $\longrightarrow$	1 u <sub>2</sub>
6	T <sub>3</sub> -T <sub>1p</sub>	1 2 3 4 5 $\longrightarrow$	2 u <sub>3</sub>
7	T <sub>4</sub> -T <sub>11</sub> -T <sub>2p</sub>	1 2 3 4 $\longrightarrow$	3 u <sub>4</sub>
9	T <sub>5</sub> -T <sub>12</sub> -T <sub>21</sub> -T <sub>3p</sub> -T <sub>1pp</sub>	1 2 3 $\longrightarrow$	5 u <sub>5</sub>
9	T <sub>6</sub> -T <sub>13</sub> -T <sub>22</sub> -T <sub>31</sub> -T <sub>4p</sub> -T <sub>1p1</sub> -T <sub>2pp</sub> -T <sub>11p</sub>	1 2 $\longrightarrow$	8 u <sub>6</sub>
10	T <sub>7</sub> -T <sub>14</sub> -T <sub>23</sub> -T <sub>32</sub> -T <sub>41</sub> -T <sub>5p</sub> -T <sub>1p2</sub> -T <sub>21p</sub> -T <sub>3pp</sub> -T <sub>1ppp</sub> -T <sub>12p</sub> -T <sub>21p</sub> -T <sub>111</sub>	1 $\longrightarrow$	13 u <sub>7</sub>

TABLEAU 39 - MODELE D'APPARITION DES FEUILLES ET TALLES D'UN PIED

(Sur les flèches sont indiqués les nombres de feuilles des différentes tiges)

Note : Nous avons effectivement observé ce modèle, au champ, jusqu'au phyllochrone 8, en pots, jusqu'au phyllochrone 9.

La ligne correspondant au phyllochrone 10 résulte d'une extrapolation.

Nombre de tiges émises aux phyllochrones successifs

Termes de la suite de FIBONACCI  
( $u_n = u_{n-1} + u_{n-2}$ )

En formulant l'hypothèse  $H_{11}$  pour tout pied du peuplement, nous imputons implicitement cette variabilité à une hétérogénéité intra-peuplement, des conditions de nutrition azotée. Dans un peuplement non fertilisé, où l'azote est globalement limitant, cette hétérogénéité est probable, étant donné l'irrégularité de la localisation des résidus culturaux.

Nous indicerons donc "i" et " $t_{i+1}$ " pour chaque pied (indice "p") de la manière suivante :

$$i(p)$$

$$t_{i(p)+1}$$

Nous supposerons par contre que "i" ne dépend pas du type du pied : on constate en effet que statistiquement les dernières talles émises sont les mêmes sur les deux types de pieds.

1.2. DETERMINATION DU NOMBRE DE TALLES D'UN PIED AYANT AU MOINS TROIS FEUILLES A LA DATE  $t_{i+1}$

La date " $t_{i+1}$ " se produit pendant le  $(i+1)^e$  phyllochrone. Le modèle théorique d'apparition des talles permet, connaissant "i+1", de déduire le nombre de feuilles qu'avaient à la date " $t_{i+1}$ " toutes les talles du pied émises aux phyllochrones précédant le  $(i+1)^e$  :

Phyllochrone d'émission d'une talle	Nombre de feuilles de cette talle à la date " $t_{i+1}$ "
i	1 à 2 p
i-1	2 à 3 p
i-2	3 à 4 p
⋮	⋮
⋮	⋮
j	(i-j+1) à (i-j+2)p
⋮	⋮
4 (talle $T_1$ )	(i-3) à (i-2)p

$n_p$  : La  $n^e$  feuille pointe de moins de 10 mm au-dessus de la ligule de la feuille engainante.

Selon l'hypothèse H<sub>7</sub>, seules monteront les tiges émises aux phyllochrones 4 à "i-2".

Le nombre des tiges émises à chacun des phyllochrones 4 à "i-2" est égalment donné par le modèle théorique : le tableau 39, qui décrit ce modèle montre que quel que soit le type de pieds, IV ou V, ces nombres correspondent aux termes "u<sub>n</sub>" de la série de FIBONACCI (PLANTEFOL, 1948), définis de la manière suivante :

$$\begin{aligned} u_1 &= 1 \\ u_2 &= 1 \\ &\vdots \\ u_n &= u_{n-1} + u_{n-2} \end{aligned}$$

On constate que le terme correspondant au phyllochrone "j" est :  
pour les pieds de type V, le terme "u<sub>j-3</sub>",  
pour les pieds de type IV, le terme "u<sub>j-4</sub>".

Le nombre total de talles du pied ayant trois feuilles au moins à l'intérieur "i+1", est donc égal :

pour les pieds de type V à :  $\sum_{j=4}^{j=i-2} u_{j-3}$

pour les pieds de type IV à :  $\sum_{j=4}^{j=i-2} u_{j-4}$

Le nombre d'épis formés par le peuplement peut alors s'écrire :

$$NE = NP + \sum_{p=1}^{xNP} \left( \sum_{j=4}^{i(p)-2} u_{j-3} \right) + \sum_{p=1}^{yNP} \left( \sum_{j=4}^{i'(p)-2} u_{j-4} \right) \quad (1)$$

expression dans laquelle :

NP : est le nombre de pieds du peuplement, c'est-à-dire le nombre de brins-maîtres (voir Hypothèse H<sub>8</sub>).

x et y : pourcentages de pieds de types V et IV respectivement, par rapport au nombre total de pieds du peuplement

i(p) : numéro du phyllochrone d'émission de la dernière tige qu'a émis un pied de type V

i'(p) : numéro du phyllochrone d'émission de la dernière tige qu'a émis un pied de type IV

p : indice relatif au pied.

On peut simplifier la sommation sur "p" en considérant pour chaque type de pied, les différentes valeurs possibles pour  $i(p)$  et  $i'(p)$ .

Ces valeurs sont les mêmes pour un pied de type IV ou V.

Nous les noterons  $i_1, \dots, i_k, \dots, i_N$ .

$\delta_1, \dots, \delta_k, \dots, \delta_N$  sont les proportions des pieds ayant cessé de taller au phyllochrone  $i_k$

$x\delta_k$  et  $y\delta_k$  sont les proportions de pieds respectivement de type V et IV, dont la dernière talle est d'âge  $i_k$ .

L'expression (1) devient alors :

$$NE = NP + \sum_{k=1}^N NP \cdot x \cdot \delta_k \left( \sum_{j=4}^{i_k-2} u_{j-3} \right) + \sum_{k=1}^N NP \cdot y \cdot \delta_k \left( \sum_{j=4}^{i_k-2} u_{j-4} \right)$$

$$NE = NP \left[ 1 + \sum_{k=1}^N \delta_k \sum_{j=4}^{i_k-2} (x u_{j-3} + y u_{j-4}) \right] \quad (2)$$

## 2 - Confrontation aux données expérimentales

### 2.1. PROTOCOLE

Nous avons testé ce modèle prédictif du nombre d'épis en 1979, sur les parcelles non fertilisées du réseau d'essais déjà signalé p.153 et décrit en annexe 11..

Les observations effectuées les années précédentes sur les parcelles témoins de nos propres essais (cf. Première partie) et de l'ensemble du réseau suivi dans la même région par MEYNARD et BOIFFIN (1979), donnaient en effet à penser que sur ces traitements l'azote serait très précocément facteur limitant avant le début de la montaison, avant la lumière.

D'autre part, la large gamme de dates de semis et densités pieds que représentaient ces peuplements (cf. Tab. 40) laissait prévoir des dates de début de la compétition variables par rapport au stade de la culture.

- Sur chacune des situations, nous avons déterminé les différentes caractéristiques  $\delta_k, x, y, NP$ , par observation de la structure du peuplement au stade  $B_{II}$ .



Situations	Date de semis	Densité de pieds/m <sup>2</sup>	Pourcentages types de pieds			Total types I + IV + V (%)	Arrêt du tallage à (% de pieds)			M.S./Pied Stade 8 <sub>II</sub> (g)	Nombre épis /m <sup>2</sup>	Pour mémoire	
			I	IV	V		T <sub>2</sub>	T <sub>3</sub>	T <sub>4</sub>			M.S./pied (g)	Nombre épis /m <sup>2</sup>
2	12-12	165	12	19	65	96	21	76	3	0,130	321	0,195	533
3	12-12	341	33	27	37	97	48	52	0	0,098	351	0,127	575
4	12-12	190	15	13	65	93	36	62	2	0,146 <sup>(1)</sup>	342	0,138	552
5	12-12	372	25	26	47	98	75	25	0	0,077	390	0,102	611
1	21-11	256	59	18	22	99	64	36	0	0,075	322	0,084	422
15	1-12	209	60	9	28	97	68	32	0	0,094 <sup>(1)</sup>	251	0,093	363
22	16-02	540	16	1	83	100	85	15	0	0,088	546	0,127	674
21	16-02	275	3	6	91	100	46	45	9	0,140	293	0,180	666
8	16-02	480	30	3	66	99	89	11	0	0,139	484	0,200	686
7	16-02	269	12	9	80	100	56	40	4	0,189	330	0,241	638
6	15-02	370	8	12	69	89	70	30	0	0,116	369	0,136	638
9	17-02	446	26	8	66	100	76	23	1	0,077	531	0,118	638
25	16-02	416	47	15	38	100	92	8	0	0,068	438	0,103	601
26	16-02	263	3	8	85	96	16	63	21	0,163 <sup>(1)</sup>	525	0,164	non
27	16-02	292	5	5	83	93	45	46	9	0,146	345	0,162	compté
28	3-02	431	27	18	55	100	63	37	0	0,080	399	0,131	

(1) (2) (3) (4) (5) (6) (7) (8) (9) (10) (11) (12) (13)

TABLEAU 40 - DATE DE SEMIS, ELEMENTS DE CARACTERISATION DE LA STRUCTURE AU STADE 8<sub>II</sub>, ET NOMBRE D'EPIS PAR METRE CARRE

DES PEUPELEMENTS SUIVIS EN 1979. Parcelles non fertilisées - Variété TALENT

(Pour mémoire : Matière sèche/pied et Nombre d'épis/m<sup>2</sup> des traitements fertilisés (dose X + 80))

- Les nombres d'épis au mètre carré, ont d'autre part, été comptés à la floraison (voir protocole d'observation, annexe 11).

## 2.2. RESULTATS

- Pour tous les essais, l'azote a été très sévèrement limitant pendant la montaison sur les parcelles  $N_0$ , comme le montre la comparaison des nombres d'épis obtenus sur ces parcelles par rapport aux parcelles fertilisées ( $N_{x+80}$ ) (voir colonnes 11 et 13 du tableau 40).

- La compétition a commencé très tôt avant le stade  $B_{II}$  sur la plupart des situations ; la nette infériorité des matières sèches du pied moyen sur les parcelles  $N_0$  par rapport aux traitements  $N_y$  en témoigne (voir colonnes 10 et 12 du tableau 40).

Cependant trois situations, notées <sup>(1)</sup> dans le tableau 40, font exception. Mais étant donné que la majorité des brins-maitres à 7 feuilles n'avaient pas de talle de 4e feuille ( $T_4$ ), alors que leur talle de 3e feuille ( $T_3$ ) avait 2 feuilles, nous avons considéré que la compétition commençait pour ces situations au moment du prélèvement. Nous avons en effet vu que l'arrêt du tallage herbacé était un des premiers signes visibles d'une compétition pour l'azote. Nous avons ainsi, pour tous les peuplements étudiés, pu dater l'apparition de la compétition pour l'azote.

- Le tallage herbacé a été interrompu au plus tard au tout début de l'émission des talles de 4e feuille (donc très peu avant le prélèvement), au plus tôt pendant celle des talles de 2e feuille :

$i_k$  prend donc les seules valeurs 5, 6, 7.

On n'observe pas de différence entre les dates moyennes d'arrêt du tallage pour les types de pieds IV et V, comme nous l'avions supposé.

- Remarquons d'autre part, que les pieds de types I, IV, V représentent pratiquement 97% des pieds du peuplement.

Les conditions d'application de la formule (2) sont donc réunies. Nous pouvons alors écrire :

Situations 1979	Nombre de pieds/m <sup>2</sup>	y <sub>k</sub> (%)		x (%)	y (%)	PREVUS		OBSERVES		
		i <sub>k=6</sub>	i <sub>k=7</sub>			NE/pied	NE/m <sup>2</sup>	NE/pied	NE/m <sup>2</sup>	
2	165	76	3	69	19	1,57	259	1,95	321	
3	341	52	0	37	27	1,19	407	1,03	351	
4	190	62	2	65	13	1,43	272	1,30	342	
5	372	25	0	26	26	1,06	396	1,05	390	
1	256	36	0	22	18	1,08	276	1,26	322	
15	209	32	0	28	9	1,09	228	1,20	251	
22	540	15	0	83	1	1,12	607	1,01	546	
21	275	45	9	91	6	1,58	434	1,07	293	
8	480	11	0	66	3	1,07	515	1,01	484	
7	269	40	4	30	9	1,39	373	1,23	330	
6	370	30	0	69	12	1,21	447	1,0	369	
9	446	23	1	66	8	1,17	520	1,19	531	
25	416	8	0	38	15	1,03	429	1,05	438	
26	263	63	21	85	8	1,91	502	2,0	525	
27	292	46	9	83	5	1,54	448	1,18	345	
28	431	37	0	55	18	1,20	519	0,95	399	
<b>1978</b>										
d <sub>1</sub>	N <sub>0</sub>	118	59	39	54	18	1,81	214	2,33	275
d <sub>2</sub>		266	45	8	64	11	1,40	372	1,18	315
d <sub>3</sub>		487	9	0	46	18	1,04	507	0,98	476
<b>1977</b>										
d <sub>1</sub>	N <sub>0</sub>	164	69	6	29	51	1,27	208	1,5	246
d <sub>2</sub>		275	45	0	43	34	1,19	328	1,29	356
d <sub>3</sub>		404	19	0	24	40	1,05	422	0,98	394

**TABLEAU 47** - ELEMENTS DE PREVISION DU NOMBRE D'EPIS PAR PIED ET PAR METRE CARRE, EN SITUATION DE COMPETITION POUR L'AZOTE - CONFRONTATION AUX DONNEES EXPERIMENTALES

Variété TALENT - Parcelles non fertilisées : 1979 - 1978 - 1977.

	a	b	r	
1979	0,98	0,017	0,72	16 observations
1979	1,18	-0,24	0,78	22 observations
1977-1978				

$$NE/pied\ observé = a\ NE/pied\ prévu + b$$

	a'	b'	r	
1979	0,66	115	0,81	16 observati
1979	0,66	115	0,85	22 observati
1977-1978				

$$NE/m^2\ observé = a'\ NE/m^2\ prévu + b'$$

$$NE = NP \left[ 1 + \sum_{k=1}^N \gamma_k \left( \sum_{j=4}^{i_k-2} x u_{j-3} + y u_{j-4} \right) \right]$$

où  $i_k = 5, 6, 7$

$k = 1, 2, 3$

$\gamma_1$  = Proportions des pieds IV ou V dont la dernière talle herbacée est  $T_2$  ( $i_k = 5$ )

$\gamma_2$  = Proportions des pieds IV ou V dont la dernière talle herbacée est  $T_3$  ( $i_k = 6$ )

$\gamma_3$  = Proportions des pieds IV ou V dont la dernière talle herbacée est  $T_4$  ( $i_k = 7$ )

$x$  et  $y$  = Pourcentages de pieds de types V et IV.

Cette formule se ramène à :

$$NE = NP \left[ 1 + \gamma_2 \left( \sum_{j=4}^4 x u_{j-3} + y u_{j-4} \right) + \gamma_3 \left( \sum_{j=4}^5 x u_{j-3} + y u_{j-4} \right) \right]$$

Les termes liés à  $\gamma_1$  disparaissent ; les pieds qui s'arrêtent de taller à  $T_2$  ne feront monter que le brin-maitre.

$u_1$  et  $u_2$  étant égaux à 1 :

$NE = NP \left[ 1 + \gamma_2 x + \gamma_3 (2x + y) \right]$   
 ou  
 $NE/Pied = 1 + \gamma_2 x + \gamma_3 (2x + y)$

Nous avons consigné dans le tableau 47 les valeurs observées de  $N_p, \gamma_k, x, y, NE$ , pour les différentes situations de 1979. Les nombres d'épis prévus par pied et par mètre carré, sont indiqués dans le même tableau.

Les corrélations entre valeurs prévues et valeurs observées sont en 1979 de 0,72 et 0,81 respectivement pour les nombres d'épis par pied et les nombres d'épis par mètre carré (cf. Fig. 28 & 29). Elles restent du même ordre (0,78 et 0,85) lorsqu'on complète les situations de 1979 par les quelques parcelles non fertilisées étudiées pour la variété TALENT en 1977 et 1978 ( $(d_1, d_2, d_3) N_0$ ). (Voir tableau ci-contre).

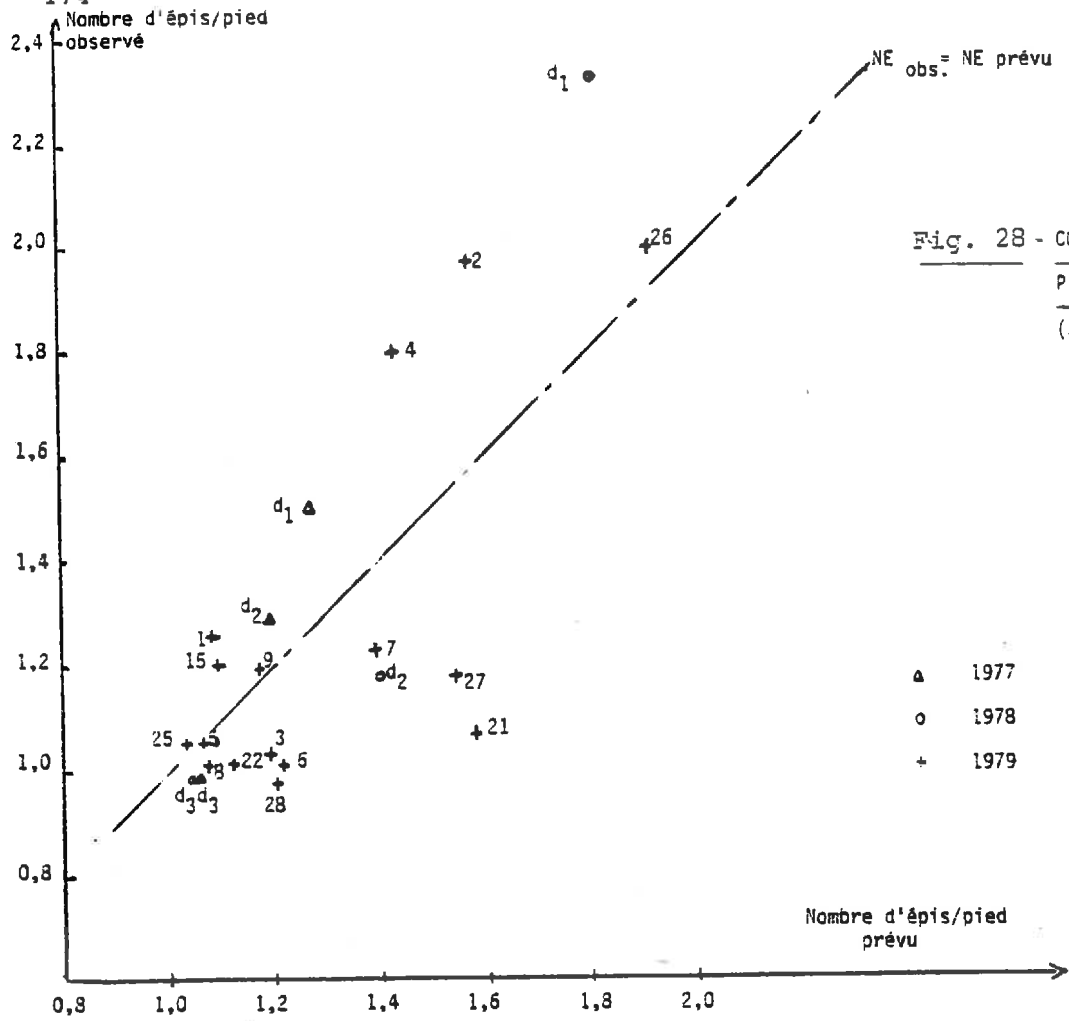


Fig. 28 - COMPARAISON DES NOMBRES D'EPIS PIED, PREVUS ET OBSERVES (Parcelles non fertilisées)

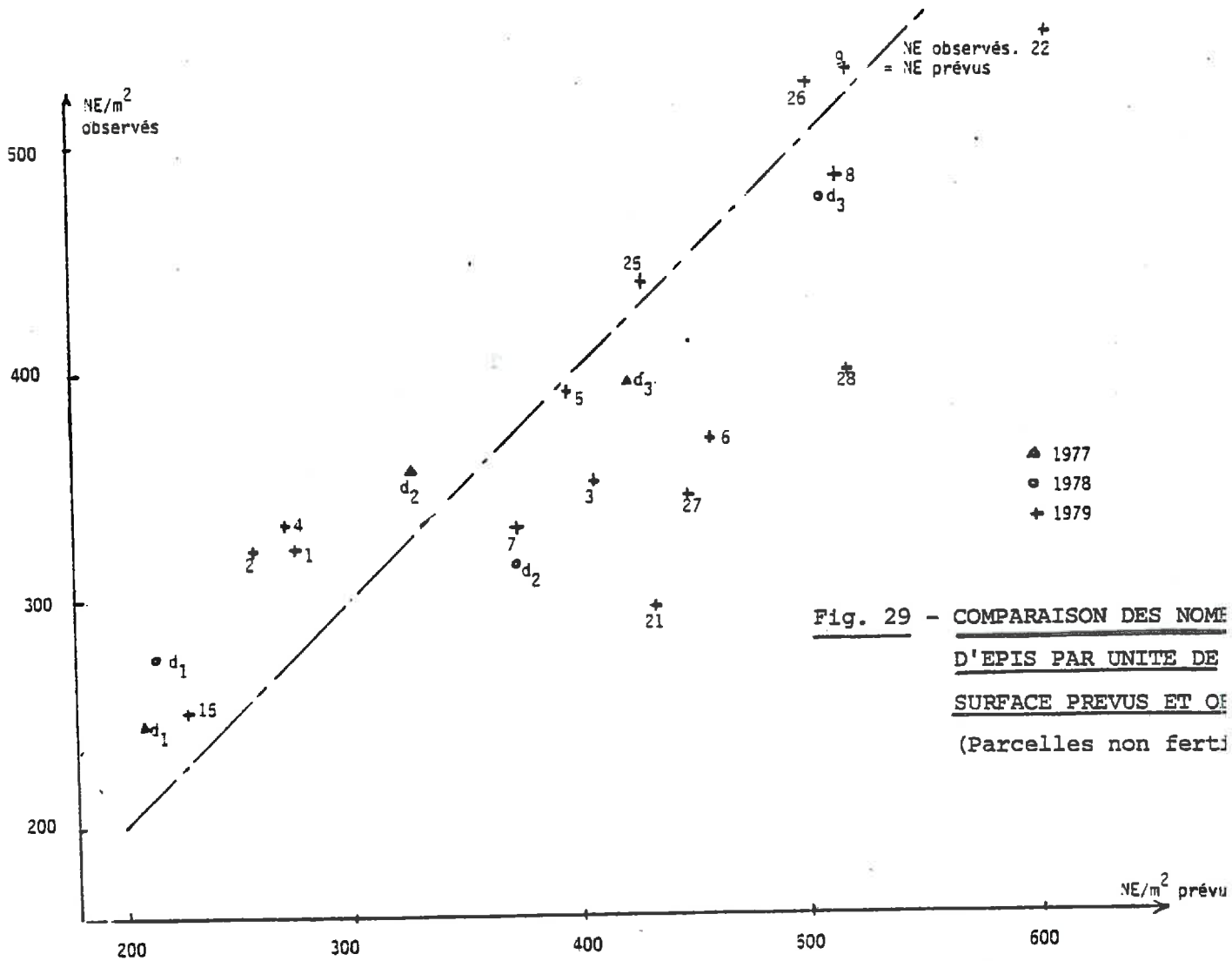


Fig. 29 - COMPARAISON DES NOMBRES D'EPIS PAR UNITE DE SURFACE PREVUS ET OBSERVES (Parcelles non fertilisées)

Notre prévision est en moyenne correcte : les points s'organisent autour de la droite valeur prévue = valeur observée.

Cependant les corrélations ne sont pas très élevées. Elles ne sont pas meilleures que les corrélations couramment constatées entre Nombre d'Epis/pied et 1/Nombre de Pieds ou Nombre d'Epis/mètre carré et Nombre de Pieds/mètre carré ( 0,73 et 0,73 respectivement).

*Mais il nous paraît essentiel de souligner que, contrairement à ces dernières elles reposent sur la confrontation d'un comportement observé et d'une prévision faite à partir d'un modèle théorique bâti sur des hypothèses de fonctionnement de la plante dans un peuplement. De ce fait, l'analyse des caractéristiques des situations pour lesquelles il y a eu erreur de prévision peut, par un retour à ces hypothèses, suggérer des voies d'amélioration du modèle.*

### 2.3. DISCUSSION DE LA VALIDITE DU MODELE PROPOSE

Selon les cas, nous avons pu être pessimiste ou optimiste :

- La plupart des situations pour lesquelles nous avons été pessimiste, correspondent à des peuplements de densités faibles, inférieures à 250 pieds par mètre carré ( $d_1$  en 1978 ; situations 1, 2, 4, en 1979). Sur ces situations la compétition pour l'azote ne venait manifestement que de commencer (1) ; il est possible que très localement certains pieds aient continué à taller. Sous cette hypothèse, une observation plus tardive du peuplement aurait permis une meilleure prévision.
- Les situations pour lesquelles nous avons été très optimiste sont des semis de février, donc exceptionnellement tardifs (2). (Situations 6, 21, 27, 28). Nous avons prévu la montée de talles (prévision de 1,2 à 1,6 épis par pied) alors que pratiquement seuls les brins-maitres sont montés (NE/pied obtenu : 0,95 à 1,2). Un certain nombre de talles ont régressé, bien qu'ayant trois

---

(1) Pour  $d_1$  en 1977 et 1978, voir p.57 En 1979, pour plusieurs des situations, la compétition s'extériorisait encore peu au moment du prélèvement (voir p.111)

(2) Parcelles ressemées à la suite du gel très sévère de l'hiver 1978-79.

Longueur de la racine adventive la plus longue (mm)	NOMBRE DE FEUILLES DE LA TIGE					
	< 2		2 à 3e		3 à 4e	
	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
0	95	100	33	57	0	14
]0,5]	5	0	20	22	18	21
]5,15]	0	0	13	11	9	14
]15,30]	0	0	13	0	36	36
>30	0	0	20	0	36	14

(1) Semis de fin novembre et début décembre

(2) Semis de la mi-février

Total %	100	100	100	100	100	100
Effectifs de tiges	20	37	15	18	11	14

Effectifs de pieds : Semis de décembre : 20 pieds (situations 1,2 et 15)  
 : Semis de février : 18 pieds (situations 6 et 7)

**TABEAU 42- ELONGATION DES RACINES ADVENTIVES DES TALLES EN FONCTION DE LEUR NOMBRE DE FEUILLES, POUR DEUX DATES DE SEMIS AU CHAMP (1979)**

feuilles au début de la compétition.

Les quelques observations d'état racinaire des différentes tiges effectuées au stade B<sub>II</sub> sur certaines situations appartenant aux deux groupes de dates de semis (novembre - décembre et février) suggèrent la possibilité d'un déplacement du stade critique de trois feuilles vers un stade plus avancé. Il semble en effet que, pour les semis de février, l'apparition des racines des talles ait été plus tardive ou leur croissance plus lente (Tab. 42).

Cependant, étant donné la faiblesse des échantillons de pieds sur lesquels portent ces observations, cet effet de la date de semis sur les relations développement aérien-croissance racinaire, demande à être éprouvé. On ne peut exclure en particulier, que cet effet s'exprime plus ou moins selon les caractéristiques thermiques du type de sol ; il est en effet notable que les quatre situations précédentes (6, 21, 27, 28) soient des "Terres Blanches" (1). Le comportement de peuplements qui, semés à la même date mais en "Terres Rouges" (situations 7 et 26), font, conformément à notre prévision, monter un certain nombre de talles, va dans le sens de cette hypothèse.

*Ainsi, bien que le modèle que nous proposons ait permis dans la majorité des cas, une prévision satisfaisante du nombre d'épis, la discussion précédente souligne la nécessité pour pouvoir l'améliorer et l'extrapoler à différents milieux du champ, d'être capable de prendre en charge un certain nombre d'interactions inévitables en milieu naturel.*

- L'hypothèse émise en pots, de l'existence pour une tige d'un stade critique à trois feuilles par rapport à l'utilisation de l'azote rend bien compte des nombres d'épis observés sur la majorité des parcelles suivies en 1979. Il est très vraisemblable que le caractère déterminant de ce stade soit à mettre en rapport avec l'acquisition pour une talle d'une certaine autonomie nutritionnelle.

Cependant nos résultats suggèrent *une certaine variabilité de ce stade critique*, liée en particulier aux variations, entre milieux ou années climatiques,

---

(1) Les "Terres Blanches" (cf. Annexes 3 & 1<sup>6</sup>.) sont des sols qui se réchauffent plus lentement au printemps que les "Terres Rouges" ; la croissance en début de végétation y est plus faible.



des facteurs et conditions dont dépendent les relations entre croissance racinaire et développement aérien. Nous avons fait allusion à l'influence possible sur ces relations, du micro-climat : température au niveau du sol, photopériode (à travers la date de semis) en particulier, sans que les travaux antérieurs nous permettent de préciser ces hypothèses.

On peut d'autre part, supposer que la quantité d'azote minéral présente dans le milieu et l'état hydrique du profil qui en conditionne pour une large part la mobilité, puisse modifier de manière sensible la valeur du stade critique observé au champ, le déplaçant vers des stades plus avancés lorsqu'ils deviennent plus défavorables.

- L'intervention des interactions entre les différents facteurs du milieu ne doit pas seulement être examinée par rapport à la stabilité du stade critique base de notre modèle ; elle doit également être discutée par rapport au *domaine d'application de ce modèle*. Le modèle que nous proposons, suppose que l'azote est le facteur qui devient le premier limitant pendant le cycle et est seul limitant pendant la formation du nombre d'épis. Nous l'avons testé sur des situations culturales correspondant à ces conditions. Or, dans la pratique la plus courante, les conditions de nutrition azotée du peuplement sont plus complexes ; l'intervention en interaction dès la première phase de la montaison, des facteurs azote et lumière est en particulier fréquente. Ces facteurs peuvent être limitants successivement, ou, du fait de l'hétérogénéité de répartition des pieds sur la surface et de position des différentes tiges par rapport au flux d'énergie incidente, simultanément sur des individus du peuplement (pieds, tiges), différents. Il est probable que la montée d'une tige mette alors en cause non seulement l'existence d'un stade critique par rapport à l'utilisation de l'azote, mais aussi, en particulier, son état relatif de croissance et développement par rapport aux tiges plus âgées du couvert dont nous avons vu l'importance dans un précédent chapitre.

*Les possibilités d'extrapolation de notre modèle dépendent donc d'un progrès dans la connaissance à la fois de la physiologie de la plante et du fonctionnement du peuplement végétal dans des situations de compétition complexes.*

II - ELEMENTS DE MODELISATION DU NOMBRE D'EPIS PAR UNITE DE SURFACE EN SITUATION DE COMPETITION POUR LA LUMIERE PENDANT LA MONTAISON

1 - Principes du modèle

L'étude au niveau du pied nous a amenée, en situation de compétition pour la lumière, à émettre l'hypothèse que le nombre d'épis d'un pied serait déterminé lorsqu'une talle de longueur tige + épi inférieure à  $L_1$  recevrait une énergie lumineuse  $G_s$  seuil, constante pour tout pied d'un peuplement, constante pour des pieds de peuplements différents.

Lorsqu'on considère une tige *quelconque* du peuplement, de longueur tige + épi inférieure à  $L_1$ , l'évènement " $G > G_s$ " est aléatoire : soit "p" sa probabilité.

Nous avons vu que les tiges d'un même âge occupaient des positions très comparables dans l'étagement du couvert. Nous considérerons donc qu'elles ont la même probabilité de recevoir, au stade correspondant à une longueur  $L$ , inférieure à  $L_1$ , une énergie  $G$  supérieure à  $G_s$ .

Nous écrirons donc :

$$p = f(i) = p_i$$

où "i" est l'âge de la tige, c'est-à-dire correspond au numéro de son phyllochrone d'émission.

Soit  $\overline{p_i}$  l'espérance mathématique de  $p_i$  pour un peuplement donné ; un estimateur de  $\overline{p_i}$  est le rapport :

$$\frac{(NE)_i / m^2}{N_i / m^2} = \hat{p}_i$$

où  $(NE)_i$  et  $N_i$  sont, comptés à l'unité de surface, respectivement :

- Le nombre d'épis d'âge "i" à la récolte,
- Le nombre de tiges herbacées d'âge "i".

Pour prévoir le nombre total d'épis  $NE = \sum_i (NE)_i = \sum_i \hat{p}_i \cdot N_i$ , formé par le peuplement en conditions de compétition pour la lumière pendant la montaison, nous allons chercher à expliciter pour tout "i", les termes " $\hat{p}_i$ " et " $N_i$ ".

- Nous nous contenterons ici, en nous appuyant sur les lois de pénétration et d'utilisation de la lumière dans un couvert, de rechercher une formalisation mathématique de " $p_i$ ". Notre but n'est pas d'établir un modèle quantitatif de la photosynthèse (dont nous n'avons pas les moyens dans ce travail), mais de déterminer les principales caractéristiques du peuplement et de son micro-climat, dont dépendent les probabilités " $p_i$ ".
- Nous supposerons les nombres " $N_i$ " connus par observation directe ; les  $t_i$  qui nous importent pour une prévision du nombre d'épis, sont en effet, toutes les tiges de rang " $i$ ", telles que " $p_i$ " ne soit pas nulle. Nous imposons de ce fait, un stade minimal de la culture à partir duquel pourra se faire la prévision. Les observations effectuées sur des peuplements de structures très variées, couvrant largement les gammes de la pratique agricole, semblent nous autoriser à prendre pour ce stade, le stade  $B_{II}$ . En effet, sur nos essais de 1977 et 1978, les plus jeunes tiges qui ont donné un épi étaient  $T_{11}$  et  $T_{2p}$ , même sur une densité aussi faible que d'habitude. Ces tiges étaient généralement présentes au stade  $B_{II}$  du brin-maitre.

#### Recherche de l'expression de " $p_i$ "

" $p_i$ " est la probabilité pour une tige d'âge " $i$ " que l'énergie lumineuse  $G_i(t)$  qu'elle reçoit à l'instant " $t$ " reste supérieure à " $G_s$ " jusqu'au moment " $t_i$ " où elle atteint une longueur de tige + épi de " $L_1$ "

$$p_i = \text{Proba } (G_i(t) > G_s, \forall t \leq t_i)$$

On peut simplifier cette expression en supposant que l'évènement  $G_i(t) > G_s$  est réalisé pour une tige à tout instant " $t$ " si, et seulement si, il est réalisé à l'instant " $t_i$ ". En effet, la croissance étant exponentielle, le couvert au-dessus de la tige " $i$ ", se densifie au cours du temps ; si l'on néglige en première approche les fluctuations très temporaires du rayonnement au-dessus du couvert " $G_i$ " est une fonction décroissante de " $t$ ".

$$p_i = \text{Proba } (G_i(t_i) > G_s)$$

Dans une approche très simplificatrice nous allons maintenant expliciter " $G_i(t_i)$ " à l'aide des relations suivantes numérotées de (1) à (4) :

- (1) - MONSI et SAEKI (1953) ont montré que la loi de BEER-LAMBERT rendait bien compte de l'extinction des rayons lumineux dans un couvert ; ce résultat est confirmé par plusieurs travaux ultérieurs en particulier ceux de CHARTIER (1966). C'est-à-dire que :

$$G_i = G_0 e^{-\Gamma F_i} \quad (1)$$

avec :

$G_i$  : Energie lumineuse que reçoit une tige d'âge "i", de longueur tige + épi  $L_1$

$G_0$  : Energie lumineuse incidente au-dessus du couvert

$\Gamma$  : Coefficient d'extinction, fonction du port du feuillage et des propriétés optiques des feuilles

$F_i$  : Indice foliaire au-dessus du feuillage des tiges "i" de longueur tige + épi  $L_1$ .

- (2) - Si nous supposons en première approche que toutes les talles d'un même âge occupent dans le couvert le même étage, d'autant plus bas que la tige est plus jeune, ("i" plus élevée), " $F_i$ " correspond à la surface foliaire " $f_j$ " des " $n_j$ " tiges "j" plus âgées que la talle "i", "j" variant de 1 à "i-1" :

$$F_i = \sum_{j=1}^{i-1} n_j \cdot f_j \quad (2)$$

- (3) - Nous disposons de peu de renseignements concernant les relations entre l'indice foliaire partiel (feuilles) ou total (feuilles + tiges), et la matière sèche d'une tige. AASE (1978) observe une forte corrélation entre L et M.S. jusqu'au stade 5 de FEEKES, c'est-à-dire au stade  $B_{II}$  du brin-maitre. Il ne donne pas la forme de la liaison pour un stade plus avancé, indiquant seulement qu'elle est moins bonne; CLIFFORD et EVANS (1972) rapportent une série de résultats montrant que la liaison devient ensuite quadratique :

$$MS = cL^2 + d, \text{ pendant un certain temps.}$$

Le stade "longueur tige + épi =  $L_1$ " étant <sup>peu</sup> distant de  $B_{II}$  (au moins sous l'hypothèse  $L_1 = 40$  mm, variété TALENT), nous ferons l'hypothèse que la linéarité est encore acceptable à ce stade. Ce qui nous amène à écrire

$$f_j = \alpha m_j + \beta \quad (3)$$

où " $m_j$ " est la matière sèche d'une tige "j" à l'instant " $t_i$ " et  $\alpha, \beta$ , des constantes.

- (4) - L'analyse des courbes de croissance pendant la montaison des tiges des différents rangs, a montré qu'elles étaient bien ajustées par des fonctions exponentielles du temps exprimé en degrés x jours ; les coefficients "k" de l'exponentielle semblant dépendre du rang de la tige, seront notés "

$$m_j = m_{j0} e^{kj \sum_{t=0}^{t_i} \theta} \quad (4)$$

avec :

$t = 0$  : Stade  $B_{II}$  du brin-maitre

$m_{j0}$  : Matière sèche d'une tige "j" à l'instant  $t_0$

$\theta$  : degrés x jours

A travers le choix de l'instant zéro, nous privilégions le stade  $B_{II}$  du brin-maitre, début de la montaison : ce stade a été retenu pour l'observation des " $N_i$ " (nombre par unité de surface des tiges herbacées d'âge  $i$ ) et il constitue le point zéro de l'étude des courbes de croissance mené dans la partie précédente.

Reprenant les expressions (1), (2), (3), (4), nous pouvons exprimer " $p_i$ " de la façon suivante :

$$p_i = \text{Proba} \left[ G_0 e^{-\Gamma F_i} > G_s \right]$$

$$p_i = \text{Proba} \left[ G_0 e^{-\Gamma \sum_{j=1}^{i-1} n_j f_j} > G_s \right]$$

$$p_i = \text{Proba} \left[ \lambda G_0 e^{-\Gamma \alpha \sum_{j=1}^{i-1} n_j m_j} > G_s \right]$$

$$p_i = \text{Proba} \left[ \lambda G_0 e^{-\Gamma \alpha \sum_{j=1}^{i-1} n_j m_{j0} e^{k_j \sum_{t=0}^{t_i} \theta}} > G_s \right] \quad (5)$$

## 2 - Discussion des variables intervenant dans la détermination du nombre d'épis

Nous ne chercherons pas à établir l'expression de  $\hat{p}_i$

Il semble en effet qu'actuellement, on ne dispose pas d'outils statistiques permettant de résoudre un problème aussi complexe de dynamique des populations (LEFORT, communication orale). Nous pouvons seulement écrire :

$$\hat{p}_i = f_{(i)} [t_i, (\bar{n}_j, \bar{m}_{j0}, k_j, \sigma_{nj}, \sigma_{mj0}, V_j), G_s, G_0, \theta]$$

Le nombre d'épis du peuplement  $NE = \sum_i \hat{p}_i \cdot N_i$ , peut alors être exprimé de la manière suivante :

$$NE = \sum_i g_i \left[ N_i, t_i, (\bar{n}_j, \bar{m}_{j0}, k_j, \sigma_{nj}, \sigma_{mj0}, V_j), G_s, G_0, \theta \right]$$

Cette expression fait apparaître trois types de variables intervenant dans la détermination du nombre d'épis.

### 2.1. VARIABLES CARACTERISANT LES TIGES "i".

$N_i$  : Nombres de tiges des différents rangs comptées au stade  $B_{II}$

$t_i$  : Instant auquel une tige "i" qui monte atteint une longueur tige + épi égale à  $L_1$ .

$N_i$  est fonction : de la densité de pieds du <sup>peupl</sup> ~~peuplement~~

: des proportions des pieds dont les bourgeons les plus âgés ont avorté

: du phyllochrone d'arrêt du tallage herbacé.

Mais seules les deux premières caractéristiques semblent importer pour le nombre d'épis. Dans nos conditions, pour des peuplements de structures très variées, nous avons en effet constaté que les talles herbacées les plus jeunes ne montent pas, un grand nombre n'atteignent même pas  $L_1$  (voir pp. 107 et 149). Le rang d'arrêt du tallage herbacé n'a donc pas une influence directe sur le nombre d'épis.

$t_i$  est une expression des décalages de stades entre les talles "i" et le brin-maitre. En effet :

Situation	Date de semis	Date d'observation	B.M.	T <sub>1</sub>	T <sub>2</sub>	T <sub>3</sub>	
1	21 nov.	25 avril	B <sub>II</sub>	-(1)	A <sub>10</sub>	A <sub>7</sub>	[ Même parcelle
9	17 février	14 mai	B <sub>II</sub>	A <sub>7</sub>	A <sub>6</sub>	A <sub>2</sub>	
4	12 déc.	26 avril	B <sub>II</sub> <sup>+</sup>	B	B <sub>II</sub>	A <sub>4</sub>	[ Même parcelle
6	15 février	15 mai	B <sub>II</sub> <sup>+</sup>	A <sub>8</sub>	A <sub>5</sub>	A <sub>2</sub>	

(1) Effectif très faible. Pourcentage d'avortement de T<sub>1</sub> très élevé.

**TABLEAU 43** - INFLUENCE DE LA DATE DE SEMIS SUR LES  
 DECALAGES DE STADES ENTRE TIGES DE  
 RANGS SUCCESSIFS AU DEBUT DE LA  
 MONTAISON - Variété TALENT - Traitement N<sub>y</sub>  
 1979.

$$\sum_{t_0}^t \theta = \sum_{\substack{\text{st. B}_{II} T_i \\ \text{st. B}_{II} B.M.}} \theta + \sum_{\substack{\text{st. L}_1 T_i \\ \text{st. B}_{II} T_i}} \theta$$

Nous avons vu que, quels que soient l'année, le milieu, la structure du peuplement et le rang "i", le nombre de degrés x jours nécessaires au passage d'un stade donné à un stade suivant donné, est constant (cf. p.123 et Ann.1) En revanche, le premier terme,

$$\sum_{\substack{\text{st. B}_{II} T_i \\ \text{st. B}_{II} B.M.}} \theta ,$$

qui est directement fonction de la différence de stades entre le brin-maître et la talle "i", au stade  $B_{II}$  du brin-maître, augmente avec "i" (cf. p.59) et pour un même rang "i", augmente semble-t-il, pour des semis plus tardifs (Tab.43 ).

Il en résulte une augmentation de  $\sum_{t_0}^t \theta$  et donc une diminution de  $\hat{p}_i$ .

*Ainsi, dans un peuplement, plus les décalages de stades au début de la montaison entre les tiges de rang "i" et les brins-maîtres, sont importants, plus les chances de montée sont pour ces tiges réduites.*

*Il s'ensuit que plus les décalages de stades entre tiges successives d'un peuplement sont importants, moins ce peuplement forme d'épis. C'est ainsi qu'on pourrait expliquer l'infériorité des nombres d'épis par mètre carré, en semis tardifs par rapport à des semis précoces.*

## 2.2.VARIABLES CARACTERISANT L'OMBRE CREEE AU NIVEAU DU FEUILLAGE DES TIGES DE LONGUEUR TIGE + EPI $L_1$ PAR LES TIGES EN TRAIN DE MONTER.

### - Leur nombre et leur répartition sur la surface

$\bar{n}_j$  représente le nombre moyen de tiges qui exercent un ombrage sur une tige "i" quelconque. L'influence de  $\bar{n}_j$  traduit l'importance de deux caractéristiques de la structure du peuplement :

: *La densité de pieds* qui, par ce biais, a une influence dépressive sur le nombre d'épis alors qu'elle joue positivement sur celui-ci à travers  $N_i$ . Cette action complexe se manifeste par une augmentation moins que propor-



tionnelle du nombre d'épis par mètre carré en fonction du nombre de pieds par mètre carré (LEFORT, SEBILLOTTE, 1968), expression d'un phénomène de "compensation".

Nous avons cependant pu constater que cette compensation n'était pas totale : le nombre d'épis restant supérieur en densité forte (voir p.94). L'hypothèse d'un seuil d'éclairement constant provoquant l'arrêt du tallage-épi peut rendre compte de ce résultat : en effet, en densité forte, le niveau d'éclairement à hauteur du feuillage des tiges de longueur tige + épi =  $G_s$  s'abaisse plus rapidement qu'en densité faible. Le seuil  $G_s$  est donc atteint plus tôt alors que les tiges qui montent ont un état individuel de croissance inférieur.  $G_s$  étant constant entre peuplements, les tiges en train de monter lorsque le seuil est atteint, sont nécessairement plus nombreuses en densité forte.

: *L'hétérogénéité de répartition des pieds sur la surface.*

Pour une densité de pieds donnée, plus la répartition des pieds est hétérogène, plus un pied donné est, en moyenne, proche de ses voisins, c'est-à-dire, plus  $\bar{n}_j$  est fort. Une augmentation de l'hétérogénéité provoque donc une diminution de  $\hat{p}_i$ , d'où du nombre d'épis formés par le peuplement.

- Leur matière sèche au stade  $B_{II}$  ( $\bar{m}_{j0}$ ) et leur vitesse de croissance pendant la montaison ( $k_j$ )

Plus  $\bar{m}_{j0}$  et  $k_j$  sont élevés, plus la surface foliaire moyenne des tiges "j" en train de monter est élevée quand les tiges "i" atteignent la longueur tige + épi =  $L_1$ . Parmi les tiges "j", les brins-maîtres ont une part prédominante dans l'ombrage créé aux étages inférieurs du couvert : au stade  $B_{II}$  du peuplement, leur matière sèche  $\bar{m}_{j0}$  est en effet très supérieure à celle des autres tiges (voir p. 59).

Les deux facteurs de variation les plus importants de  $\bar{m}_{j0}$  et  $k_j$ , la nutrition azotée avant le stade  $B_{II}$  (voir p.61) et, vraisemblablement, la variété (JONARD, 1964) sortent du domaine d'application de la formule (5) :

l'hypothèse de base sur laquelle repose cette formule, la constance de l'énergie seuil  $G_s$ , a été éprouvée sur une gamme de peuplements d'une seule variété, pour lesquels la compétition pour l'azote avant le stade  $B_{II}$  est restée limitée. Il est cependant notable que le mode d'intensification

vention dans la fonction  $g_i$  des variables  $\overline{m}_{j0}$  et  $k_j$  rende compte de l'effet variété observé par JONARD (1964). Cet auteur constate que, des deux variétés CAPPELLE et ETOILE DE CHOISY, celle pour laquelle le rapport de la vitesse de croissance du brin-maitre à la vitesse de croissance des talles est, avant le stade B, le plus ~~faible~~ <sup>fort</sup>, fournit un nombre d'épis inférieur. Les comportements de nos deux variétés en 1977, seule année pour laquelle la comparaison inter-variétés est fiable, semble indiquer un effet comparable entre CAPITOLE et TALENT, la première variété ayant une croissance du brin-maitre supérieure et faisant monter moins d'épis.

2.3. VARIABLES CLIMATIQUES : INSOLATION ET TEMPERATURE DURANT LA PERIODE OÙ DES TIGES "i" ATTEIGNENT "L<sub>1</sub>".

Il est remarquable que la période à prendre en compte après le stade B<sub>II</sub>, soit relativement courte : le nombre d'épis semble être déterminé, même dans les peuplements peu denses, dès trois semaines à un mois après le stade B<sub>II</sub>, c'est-à-dire dès la mi-montaison.

- Plus la température est élevée, plus la croissance des tiges "j" en train de monter est rapide et l'ombrage qu'elles créent au niveau des tiges herbacées, important. La formule (5) nous permet de prévoir un effet dépressif de la température sur le nombre d'épis. Ce résultat est conforme aux observations de JONARD (1964), qui constate une corrélation négative entre la température moyenne pendant la phase B - C<sub>II</sub> et le pourcentage de talles herbacées qui montent.
- Les variations inter-annuelles d'insolation étant en un lieu donné, relativement plus faibles, leur influence sur le nombre d'épis est vraisemblablement plus limitée. Faute d'un nombre d'années climatiques suffisant et de renseignements bibliographiques sur ce point, nous n'avons pas les moyens d'en discuter l'importance.

Nous sommes ainsi amenée à exprimer le nombre d'épis de la manière suivante :

$$NE = F \left( \begin{array}{l} \text{Densité} \\ \text{de} \\ \text{pieds} \end{array} , \begin{array}{l} \text{Proportions} \\ \text{des types} \\ \text{de pieds} \end{array} , \begin{array}{l} \text{Décalages} \\ \text{stades} \\ \text{entre tiges} \end{array} , \overline{m}_{j0} V_j , \begin{array}{l} \text{Hétérogénéité} \\ \text{de répartition} \\ \text{des pieds} \end{array} , \begin{array}{l} \text{Insolation,} \\ \text{Température} \end{array} \right)$$

A travers la discussion de la signification des différentes variables apparaissant dans la fonction "g", nous retrouvons les principales causes des variations du nombre d'épis, depuis longtemps mises en évidence expérimentalement : densité de semis, date de semis, variété. Mais l'apport de ce travail est de mettre l'influence de ces différentes techniques en relation avec les variations de la structure du peuplement qu'elles créent au début de la montaison. L'ébauche de modélisation du nombre d'épis que nous proposons, constitue une première étape dans l'explicitation des modalités d'intervention des principales techniques culturales et du milieu, et une base pour l'étude de leurs interactions.

### 3 - Recherche d'une expression simple de la fonction F -

Valeur prédictive de la matière sèche totale du peuplement au stade  $B_{II}$

#### 3.1. SIMPLIFICATION A PRIORI

Nous avons identifié les caractéristiques de la structure du peuplement et du milieu intervenant dans la détermination du nombre d'épis et établi leurs sens d'action sur cette composante. Mais nous n'avons pu aboutir à une formulation théorique de la fonction F, dont la connaissance est pourtant indispensable à une prévision du nombre d'épis.

Nous allons tenter de déterminer F de manière empirique, en essayant par des méthodes de corrélation-régression, d'exprimer, par une loi linéaire simple, la liaison entre le nombre d'épis et les caractéristiques de la structure du peuplement au stade  $B_{II}$  observées dans différentes situations culturales.

L'analyse précédente nous autorise à formuler un certain nombre d'hypothèses permettant de réduire le nombre de variables à envisager :

- Nous supposons que tous les brins-maîtres présents au stade  $B_{II}$ , nous avons déjà discuté ce point p. 163:  $\hat{p}_1 = 1$ .
- Nous pouvons considérer que l'ombrage créé par les tiges en train de monter sur les tiges de longueur tige + épi inférieure à  $L_1$  est principalement dû au feuillage des brins-maîtres.
- Nous faisons alors l'hypothèse que, pour "i" différent de "1",  $\hat{p}_i$  peut être approché par :

$$\hat{p}_i \approx \phi(NP) \frac{\overline{m}_{i0}}{\overline{m}_{10}}$$

avec :

$i$  : âge de la tige ( $i = 1$  : pour le brin-maitre  
 $i = 4$  : pour la talle  $T_1$   
 $i = 3+k$  : pour la talle  $T_k$ )

$\overline{m}_{i0}$  : Matière sèche moyenne des tiges d'âge "i" existant au stade  $B_{II}$  du brin-maitre

$\phi(NP)$  : Fonction décroissante du nombre de pieds (NP), prenant en compte l'influence négative de  $n_j$  sur  $p_i$  (voir p. 185 et relation (5))

$\frac{\overline{m}_{i0}}{\overline{m}_{10}}$  : Indicateur des décalages moyens d'état de croissance et de développement entre les talles d'âge "i" et les brins-maitres

- Le nombre d'épis du peuplement -  $NE = \sum_{i=1}^n N_i \hat{p}_i$  - peut sous ces hypothèses, être exprimé par :

$$NE = NP + \sum_{i=4} \left[ N_i \cdot \left( \phi(NP) \cdot \frac{\overline{m}_{i0}}{\overline{m}_{10}} \right) \right] \quad \text{avec : } N_i : \text{Nombre de tiges d'âge "i" par unité de surface}$$

$$NE = NP + \left[ \phi(NP) \cdot \frac{\sum_{i=4} N_i \cdot \overline{m}_{i0}}{\overline{m}_{10}} \right]$$

$$NE = \left[ NP - NP \cdot \phi(NP) \right] + \left[ \phi(NP) \cdot \frac{\sum_{i=4} N_i \overline{m}_{i0} + NP \cdot \overline{m}_{10}}{\overline{m}_{10}} \right]$$

$$NE = \beta(NP) + \phi(NP) \frac{MS/m^2}{\overline{m}_{10}} \quad \text{avec } MS/m^2 : \text{Matière sèche totale du peuplement par unité de surface au stade } B_{II} \text{ du brin-maitre.}$$

Nous obtenons ainsi une expression très simple du nombre d'épis par mètre carré. C'est cette forme que nous allons confronter aux données expérimentales.

Situations	Date de semis	Densité de pieds/m <sup>2</sup>	Pourcentages types de pieds			Nombres écarts > 10cm /m. linéaire	Date stade B <sub>II</sub>	Au stade B <sub>II</sub> du Brin-Maitre :			Nom d'é /
			I	IV	V			MS/m <sup>2</sup> (g)	MS.BM(g)	MS.T <sub>2</sub> (g)	
1	21-11	248	59	19	23	1,5	25-04	20,9	0,066	0,019	42
2	12-12	153	12	19	65	2,1	26-04	29,9	0,101	0,028	53
3	12-12	326	33	27	37	0,4	26-04	41,4	0,083	0,020	57
4	12-12	190	10	33	54	1,3	26-04	26,3	0,097	0,030	55
5	12-12	371	36	15	49	0,	26-04	37,8	0,080	0,019	61
6	15-02	370	13	19	67	0,2	15-05	50,4	0,108	0,024	63
7	16-02	263	2	11	87	1,1	15-05	63,4	0,122	0,043	63
8	16-02	415	9	10	81	0,1	15-05	82,8	0,106	0,024	68
9	17-02	450	15	15	66	0,1	14-05	53,1	0,089	0,019	63
10	20-10	57	57	13	25	6,5	23-04	4,6	0,053	0,028	38
11	21-10	51	57	13	25	7,0	23-04	3,1	0,053	0,028	38
12	21-10	92	36	8	38	6,6	23-04	5,5	0,047	0,016	38
13	21-10	93	36	8	38	6,1	23-04	5,6	0,047	0,016	38
14	21-10	152	28	12	25	4,2	23-04	11,1	0,073	0,023	38
15	1-12	206	53	18	23	1,9	25-04	19,1	0,075	0,020	38
16	12-12	176	10	12	69	1,9	26-04	27,4	0,095	0,027	5
17	12-12	200	17	27	49	2,0	26-04	21,0	0,077	0,027	5
18	12-12	335	34	19	44	0,4	26-04	34,6	0,084	0,023	6
19	15-02	380	13	19	67	0,2	15-04	46,0	0,108	0,024	6
20	16-02	269	2	5	93	0,4	15-05	47,0	0,106	0,032	6
21	16-02	287	3	5	92	0,5	15-05	51,7	0,115	0,036	6
22	16-02	545	8	5	87	0,	15-05	69,2	0,103	0,023	6
23	16-02	280	2	11	87	0,4	15-05	52,9	0,122	0,043	6
24	16-02	256	2	11	87	0,8	15-05	61,6	0,122	0,043	6
25	16-02	401	22	38	40	0,2	14-05	41,3	0,071	0,014	6

TABLEAU 44 - DATE DE SEMIS, ELEMENTS DE CARACTERISATION DE LA STRUCTURE AU STADE B<sub>II</sub> ET NOMBRE D'EPIS/METRE CARRE DES PEUPLIERS SUIVIS EN 1979 - Parcelles fertilisées (dose X + 80) - Variété TALENT.

(1) : Situations pour lesquelles la porosité du couvert a été suivie (voir tableau 36, p 152)

### 3.2. CONFRONTATION AUX DONNEES EXPERIMENTALES

En 1979, sur des traitements pour lesquels le nombre d'épis a été limité par la compétition pour la lumière et qui représentent une large gamme de densités de pieds et dates de semis (1), nous avons caractérisé la structure du peuplement et compté le nombre d'épis à la floraison. Ces caractéristiques sont consignées dans le tableau 44.

Nous observons sur l'ensemble de ces situations, les corrélations suivantes entre les trois variables : NP,  $\frac{MS/m^2}{m_{10}}$ , NE :

	NE	$\frac{MS/m^2}{m_{10}}$
NP	0,78	0,93
$\frac{MS/m^2}{m_{10}}$	0,88	-

(26 observations)

NE : Nombre d'épis par mètre carré  
 NP : Nombre de pieds par mètre carré  
 $\frac{MS}{m^2}$  : Matière sèche totale du peuplement par mètre carré  
 $\overline{m}_{10}$  : Matière sèche moyenne des brins-maîtres

au stade B<sub>II</sub> du brin-maître

Les variations du nombre d'épis sont ainsi bien ajustées par une relation linéaire de la seule variable  $\frac{MS/m^2}{m_{10}}$ , ce qui revient à dire que  $\phi$  (NP) et  $\beta$  (NP) peuvent être approximées par des constantes:

$$NE = 323 + 0,59 \frac{MS/m^2}{m_{10}} \quad r = 0,88 \quad (26 \text{ observations})$$

\*\* : Coefficient de régression significatif au seuil 1%.

On peut simplifier cette expression, en remarquant que les variables  $\frac{MS}{m^2}$  et  $\frac{MS/m^2}{m_{10}}$  sont très corrélées ( $r = 0,95$ ) ; cette corrélation tient à la faible variabilité de  $m_{10}$ , mais aussi au fait que les peuplements qui ont les pieds les plus gros (semis précoces, densités faibles,

(1) Traitements N<sub>x+80</sub> précédemment décrits (p.153) pour une partie desquels nous avons suivi la porosité du couvert.

peuplements ayant peu souffert de la gelée), ont des brins-maitres de fortes matières sèches ( $r=0,82$  entre matière du pied et  $\overline{m}_{10}$  au stade  $B_{II}$ ). On obtient ainsi :

$$NE = 357 + 5,18 \text{ MS/m}^2 \quad (1) \quad r = 0,91 \quad (26 \text{ observations})$$

\*\*

Cette liaison semble avoir une *valeur très générale* : utilisant les données du réseau pluri-annuel suivi par MEYNARD et BOIFFIN (1979) dans la même petite région, nous observons, chaque année, une liaison du même type :

$$\text{en 1977 : } NE = 308 + 6,62 \text{ MS/m}^2 \quad r = 0,81 \quad (11 \text{ observations})$$

\*\*

$$\text{en 1978 : } NE = 413 + 4,53 \text{ MS/m}^2 \quad r = 0,91 \quad (10 \text{ observations})$$

\*\*

Il est notable que cette liaison entre NE et  $\text{MS/m}^2$  reste forte lorsqu'on réunit les points relatifs aux trois années :

$$NE = 366 + 5,14 \text{ MS/m}^2 \quad r = 0,91 \quad (46 \text{ observations})$$

\*\*

Les variations climatiques entre les trois années considérées ont eu un effet faible comparé à celui des caractéristiques du peuplement appréciées par sa matière sèche en début de montaison. Cette remarque doit probablement être rapportée au caractère très comparé des climats des trois années étudiées : printemps froid et peu ensoleillé (voir annexes 3 et 12).

Il est probable que si nous avions disposé d'une gamme de densités plus importante, la liaison entre NE et  $\text{MS/m}^2$  aurait été curvilinéaire.

- (1) Les variations de  $\text{MS/m}^2$  sont, dans nos conditions, principalement imprimées par celles du nombre de pieds/m<sup>2</sup> (NP) des rapports de poids secs entre talles et brins-maitres ( $\overline{m}_{i0}/\overline{m}_{10}$ ) et de la proportion de pieds sans talles (%type I). On obtient la régression progressive suivante :

$$\text{MS/m}^2 = 0,16 \text{ NP} + 190 \frac{\overline{m}_{50}}{\overline{m}_{10}} - 0,097 (\% \text{ type I}) - 54$$

\*\*                      \*\*                      \*

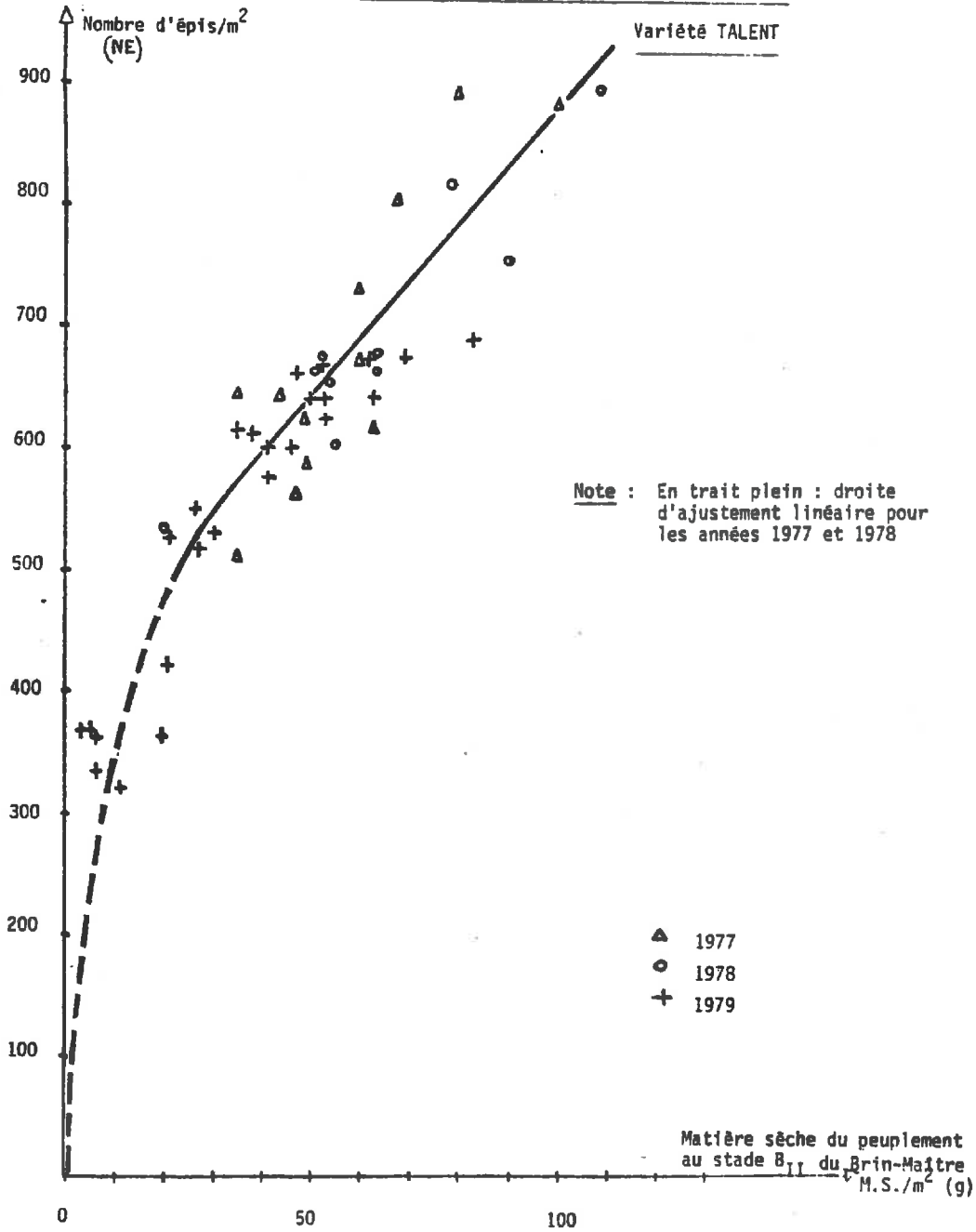
$r = 0,86$  (26 observations).

(Les variables sont écrites dans l'ordre de leur entrée dans la régression progressive)

Etant donné la corrélation élevée existant entre les matières sèches des talles successives d'un pied ( $\overline{m}_{i0}$ ,  $i \neq 1$ ), nous n'avons introduit dans la régression que la matière sèche moyenne d'une seule tige, la talle  $T_2$  ( $\overline{m}_{50}$ ).

FIGURE 30

- MATIERE SECHE PAR METRE CARRE AU STADE B<sub>II</sub> ET NOMBRE D'EPIS PAR METRE CARRE, EN SITUATION DE COMPETITION POUR LA LUMIERE -





passant par le point (MS = 0 ; NE = 0), telle que celle que nous avons tracée sur la figure 30.

Dans le raisonnement qui nous a amenée à la formulation théorique :

$NE = h \left( \frac{MS/m^2}{MS.BM} \right)$  et  $NE = h'(MS/m^2)$ , nous avons délibérément négligé l'influence de l'hétérogénéité de répartition des pieds sur la surface. Le nombre, par mètre linéaire d'écartes supérieurs à 10 centimètres entre pieds successifs ( $E_C(10)$ ), qui en est un bon indicateur améliore en 1979, l'explication du nombre d'épis :

$$NE = 453 + \underset{**}{3,51} MS/m^2 - \underset{**}{19} E_C(10) \quad r = 0,93 \quad (26 \text{ observations})$$

*Nous mettons ainsi en évidence deux caractéristiques du peuplement très globales, facilement mesurables, qui, quand la lumière est facteur limitant pendant la montaison, semblent permettre une très bonne prévision du nombre d'épis dès le stade  $B_{II}$ .*

L'extrapolation des relations obtenues doit cependant se faire avec précaution :

- Nous avons déjà souligné que l'hypothèse de base de ce modèle, la constance entre peuplements, de l'énergie lumineuse minimale nécessaire à la montée d'une tige, n'a été vérifiée que pour une seule variété et dans des conditions d'alimentation azotée peu limitant avant le stade  $B_{II}$ . Nous ne reviendrons pas sur la nécessité pour étendre le domaine d'application de ce modèle de prendre en compte les interactions entre facteurs nutritifs, et l'influence de la variété sur les relations croissance-développement au sein du pied.
- Bien que les variables introduites dans le processus de régression proviennent d'un modèle théorique élaboré à l'échelle de l'individu, les dernières étapes de notre modélisation relèvent d'une démarche de type corrélatif. Il en résulte que, contrairement aux coefficients de notre modèle de prévision du nombre d'épis en situation de compétition pour l'azote, les coefficients des relations obtenues ici

l'échelle du peuplement, n'ont aucune signification biologique. On peut penser qu'ils sont très dépendants du milieu dans lequel ils ont été obtenus, de l'année climatique et de la variété, sans qu'on soit en mesure de préciser leurs variations selon ces différents facteurs.

*Mais, dès à présent, de ces relations nous pouvons retenir l'influence déterminante de la structure du peuplement au stade  $B_{II}$  sur l'utilisation de l'énergie lumineuse pendant la phase d'élaboration du nombre d'épis. Au stade  $B_{II}$ , le nombre d'épis est aux variables climatiques de début de montaison près, quasiment déterminé.*

Nous mettons ainsi en évidence un moment très précoce de la vie du peuplement, décisif pour son évolution ultérieure : le nombre d'épis par mètre carré est d'autant plus faible que le peuplement est, au stade  $B_{II}$  du brin-maître, composé d'un nombre de pieds plus faible, de tiges à états de croissance et de développement comparables, d'une proportion de pieds de type IV et surtout I plus forte, et que la répartition de ces pieds sur la surface est hétérogène.

*Il est notable que l'influence des phases précoces du cycle ne tient pas seulement au fait que se fixe alors le nombre de pieds ; les caractéristiques propres au matériel végétal utilisé, la qualité du semis (profondeur et régularité en particulier), ont des répercussions importantes. On voit les limites de la plasticité de la réponse d'un peuplement de blé aux conditions de semis, pourtant généralement présentée comme une caractéristique essentielle de cette culture. La notion "d'histoire du peuplement" prend ici toute sa force.*

### III - RETOUR SUR LA DEMARCHE DE MODELISATION

Bien que nous ayons, à plusieurs reprises, souligné dans notre étude bibliographique, la difficulté à synthétiser pour une étude du peuplement des résultats analytiques, souvent très partiels, obtenus dans des conditions très différentes, divers auteurs ont tenté une modélisation des processus mis en jeu dans la croissance et le développement. Il nous paraît important de situer notre démarche par rapport à celles mises en oeuvre dans ces travaux.

Il est de fait, que la majorité des modèles sont des modèles analytiques, très sectoriels, relatifs à un aspect particulier de la croissance ou du développement, le plus souvent de l'organe ou de la plante isolée. Ces modèles, relevant pour la plupart de disciplines d'amont, physiologie végétale et bioclimatologie en particulier, ne peuvent entrer comme sous-modèles d'un modèle de comportement du peuplement végétal qu'à condition que soient explicitées, ou au moins supposées, les relations entre les différents compartiments auxquels ils se réfèrent.

Une première approche en ce sens est la construction d'un schéma d'élaboration du rendement, organigramme du système plante-milieu qui, selon SEBILLOTTE (1978), fait apparaître les relations entre les processus mis en jeu dans le peuplement tout au long du cycle et qui dégage la nature et les modalités d'action des principaux facteurs et conditions intervenant dans la formation du rendement.

Une autre approche consiste à considérer la surface comme une simple addition de plantes, identiques, indépendantes. Bien que très simplificatrice elle a pu conduire à la construction de modèles rendant bien compte de la fabrication de matière sèche. Les modèles de DE WIT (1960) relatifs au maïs et YU et al. (1975), relatifs au dactyle, nous semblent en représenter les exemples les plus accomplis.

La complexité des relations sociales chez une plante à talles comme le blé pourrait expliquer l'absence, à notre connaissance, de tels modèles pour cette culture. Il est significatif que le modèle de DE WIT concerne une plante sans ramification et que le modèle de YU et al. ait été établi

pour la phase de tallage herbacé pendant laquelle, les phénomènes de dominance étant limités, les relations sociales sont beaucoup plus simples que pendant la phase reproductrice. Il est également notable que ces deux modèles supposent une alimentation minérale non limitante.

YU et al. soulignent le caractère très restrictif de leurs hypothèses et les possibilités limitées d'extrapolation de leur modèle. Ils mettent en cause l'absence d'études précises sur les conséquences morphogénétiques de la concurrence, qui seraient indispensables pour l'introduction "de la dynamique du tallage et de la hiérarchisation des talles au sein des touffes en rapport avec les phénomènes de concurrence intra-spécifique".

La démarche que nous avons utilisée pour la modélisation du comportement d'un peuplement de blé, est fondée sur cette étude des relations entre individus et la prise en compte de la variabilité de leurs états. C'est son principal apport, nous semble-t-il, par rapport aux démarches précédentes dont elle est très complémentaire. Le fait que nos modèles fournissent une prévision correcte du nombre d'épis montre qu'en retenant comme caractéristiques de description des individus, leur âge, leur type, leurs états relatifs, nous avons pris en compte les caractéristiques de la variabilité intra-peuplement, prépondérantes pour le comportement de la surface.

Il n'en reste pas moins que nous n'avons pu ici, aller au bout de notre préoccupation.

D'une part, les seuils retenus pour la construction de chacun des modèles ont été déterminés statistiquement, pour un ensemble moyen d'individus, donc sans intégrer explicitement la variabilité des états du milieu au niveau de chaque individu ; opérant par destructions successives d'échantillons, cette attitude nous était imposée, la seule correction possible étant l'introduction de covariables caractérisant la structure du peuplement à chaque prélèvement. D'autre part, en utilisant une valeur moyenne nous supposons une réaction identique de chaque plante aux états du milieu. Enfin, rappelons que nous n'avons pas étudié les effets d'une distribution verticale variable de l'azote dans le sol, ni des situations où l'eau est facteur limitant. Pour une telle approche, il importerait de compléter notre modèle par une étude de la cinétique de l'enracinement et ainsi d'intégrer les relations allométriques de croissance entre les parties aériennes et racinaires et de leurs variations selon les états du milieu.

Les éléments de modélisation de ces relations fournis par les travaux de BALDWIN (1976) nous semblent constituer un apport très intéressant pour un approfondissement de nos modèles dans cette direction.

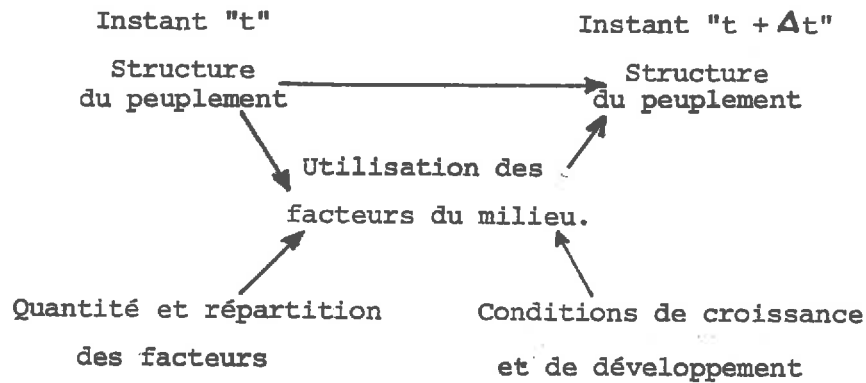
Une autre difficulté, inhérente à notre démarche est clairement apparue dans notre tentative de modélisation du nombre d'épis en situation de compétition pour la lumière : nous nous sommes trouvée dans l'incapacité d'intégrer sur l'ensemble de la surface, une fonction faisant intervenir des variables, aléatoires du fait justement de l'hétérogénéité entre individus.

Ces remarques montrent la nécessité, pour construire un modèle de comportement du peuplement qui tienne compte des relations sociales, de progresser en même temps dans la connaissance des interactions entre individus et dans la mise au point de méthodes statistiques capables de traiter ces interactions. L'élaboration de modèles explicatifs, qui seuls contiennent les conditions de leur extrapolation, c'est-à-dire de leur utilisation pratique, ne pourra se faire qu'à ce prix.

CONCLUSION



Au début de ce travail, nous proposons la notion de structure du peuplement comme outil d'analyse de la formation du rendement dans un milieu donné. Nous posons le schéma suivant :



Nous avons précisé ce schéma pour la phase de formation du nombre d'épis, lorsque l'azote ou la lumière sont limitants.

Les résultats suivants ont été obtenus :

- La structure du peuplement observée à un stade donné, même très précoce, révèle la succession des états antérieurs de la structure et en conditionne l'évolution.

Sa description fait appel aux caractéristiques suivantes :

- . Composition du peuplement en tiges des différents âges, et en pieds des différents types.
- . Etats absolus et relatifs de croissance et de développement de ces individus.
- . Hétérogénéité de répartition des pieds sur la surface.

Tout au long du cycle, l'état de croissance d'une tige est très dépendant de son âge physiologique. Mais les différences d'âge entre tiges s'extériorisent plus ou moins selon les pieds ; nous avons établi une typologie valable pour les pieds de tous les peuplements étudiés (variété, date de semis, densité de pieds) et tous les milieux (année climatique, type de sol) jusqu'aux expérimentations en pots. L'origine de ces types semble principalement mettre en cause les conditions de la levée et des caractéristiques propres aux semences.



Les proportions et les états de ces différentes catégories d'individus révèlent à un stade donné, l'histoire passée du peuplement ; elles indiquent en particulier la date d'apparition d'une compétition dans le peuplement et la nature du facteur limitant.

Les états relatifs de croissance et de développement au moment où la compétition débute, sont déterminants pour l'instauration des rapports de dominance dans le peuplement. Ils conditionnent l'évolution ultérieure de la structure et la production du nombre d'épis qu'il s'agisse de compétition pour l'azote ou pour la lumière. Observée au stade  $B_{II}$ , moment où dans la majorité des situations culturales s'accroît la concurrence entre individus, la structure constitue un bon prédicteur du nombre d'épis final : les peuplements les plus homogènes en début de montaison quant aux états relatifs de croissance et de développement fournissent toujours les nombres d'épis les plus élevés. Cette constatation semble rendre compte au moins partiellement, de l'influence positive sur le nombre d'épis de dates de semis précoces et de densités de pieds élevées. On éclaire ainsi l'absence de rattrapage total d'un nombre de pieds insuffisants par le phénomène de tallage-épi .

- Les modalités selon lesquelles la structure du peuplement telle que nous l'avons décrite, détermine l'évolution de la population des tiges herbacées (montée en épi ou régression), ont pu être explicitées :

- . En situation de compétition pour l'azote, seules montent les tiges ayant au moins trois feuilles lorsque la compétition apparaît.
- . En situation de compétition pour la lumière, seules montent les talles ayant une longueur de tige égale au moins à  $L_1$  ( $L_1 = 40$  mm dans nos conditions) lorsque la quantité de lumière qui parvient au niveau du feuillage des tiges de longueur  $L_1$  devient inférieure à une quantité seuil constante quel que soit le peuplement.

Ces conditions de montée expriment l'existence pour une tige d'un stade critique par rapport à l'utilisation de l'azote ou de la lumière : l'évolution d'une tige qui a atteint les stades trois feuilles ou longueur "tige + épi" =  $L_1$ , est déterminée de manière irréversible : elle monte.

Ces stades critiques semblent pouvoir être mis en relation :

- . Pour l'utilisation de l'azote, avec l'existence de racines fonctionnelles pour la tige considérée,
  - . Pour la lumière, avec la possibilité pour la tige d'intercepter une quantité de lumière permettant un bilan photosynthétique positif.
- Sur la base de l'existence de ces stades critiques, nous avons pu, dans des situations où seul l'un des facteurs azote ou lumière est limitant, élaborer, pour chacun de ces cas, un modèle de prévision du nombre d'épis.

Ces modèles prennent en compte :

- . En situation de compétition pour l'azote : le nombre de pieds du peuplement et leurs types, et l'âge des différentes tiges lorsque la compétition apparaît.
- . En situation de compétition pour la lumière : la matière sèche totale du peuplement au stade  $B_{II}$ , qui est l'expression synthétique du nombre de pieds et des états relatifs de croissance et développement des tiges de rangs successifs, et l'hétérogénéité de répartition spatiale des pieds.

Ces modèles intègrent ainsi, partiellement, la variabilité des états individuels au sein du peuplement.

Testés dans les conditions de leur établissement (un seul des facteurs, azote ou lumière limitant), pour une seule année climatique et une variété, ces modèles ont permis une prévision correcte du nombre d'épis.

Ils ont fourni en 1979, dans notre région d'expérimentation des éléments pour une adaptation cas par cas des techniques culturales, plus spécialement de la fertilisation azotée ; ils ont en particulier servi à prévoir, à partir des structures observées au stade  $B_{II}$ , les peuplements épis et de là, les rendements probables permettant ainsi de fixer les doses d'azote à apporter en début de montaison. L'ensemble des résultats obtenus encourage à perfectionner ces modèles.

Les hypothèses à partir desquelles ils sont construits suggèrent deux grandes voies pour leur amélioration :

- . L'étude des caractéristiques du milieu et du matériel végétal susceptibles de modifier les états relatifs de croissance et de développement, en premier lieu la photopériode et la variété.
- . La recherche d'une combinaison de ces deux modèles de façon à pouvoir rendre compte de la formation du nombre d'épis dans les situations culturales moyennes qui associent, en général, les deux types de compétition.

=====



ANNEXES

Annexe 1	Proposition d'une échelle quantitative de stade	p. 205
Annexe 2	Dispositifs expérimentaux en 1976-77 et 1977-78	p. 211
Annexe 3	Milieu (campagnes 1976-77 et 1977-78)	p. 215
Annexe 4	Profils culturaux	p. 220
Annexe 5	Observations et mesures en 1977 et 1978	p. 223
Annexe 6	Rendement des essais 1976-77 et 1977-78	p. 228
Annexe 7	, relative à la première partie, C II (description des états de croissance et de développement des individus du peuplement au stade B <sub>II</sub> du brin-maitre)	p. 232
Annexe 8	Protocole en pots, variété TALENT 1978	p. 241
Annexe 9	, relative à la seconde partie, B I (régression et croissance)	p. 245
Annexe 10	, relative à la seconde partie, B II (utilisation des facteurs du milieu par les différentes tiges selon leur rang)	p. 252
Annexe 11	Campagne 1978-79 ; milieu, dispositif et contrôles	p. 255

=====



## ANNEXE I

### PROPOSITION D'UNE ECHELLE QUANTITATIVE DE STADE

Etant donné la nature discontinue, qualitative de l'échelle de notation des stades (donnée p. 207) les comparaisons de différentes populations (tiges de rangs différents d'un même traitement, tiges d'un même rang pour différents traitements), ne peuvent reposer que sur des comparaisons de distributions qu'on sait mal faire. D'autre part, l'étude des relations entre le stade et les autres caractéristiques de l'individu étudiées (matière sèche, nombre de feuilles) sont limitées : comment par exemple, comparer à l'intérieur d'une population les variabilités respectives des poids secs et des stades.

*De façon à pouvoir appliquer les outils statistiques classiques, également à la variable stade, nous avons essayé d'établir une échelle quantitative des stades. Pour cela, nous avons recherché la loi d'évolution des stades de l'apex d'une tige en fonction des conditions de milieu.*

#### PROTOCOLE

Pour trois années climatiques successives (1977, 1978, 1979), à intervalles réguliers, fréquents (1), nous avons noté les stades de chacune des tiges d'au moins trente pieds sur chaque traitement observé à chaque date de prélèvement. Nous avons retenu pour ce suivi :

- La variété TALENT
- Trois traitements de la densité moyenne ( $d_2$ ) correspondant à des conditions de nutrition très différentes (cf. texte p.32) :  $N_0$ ,  $N_{x/40}$ ,  $N_x$  (2).

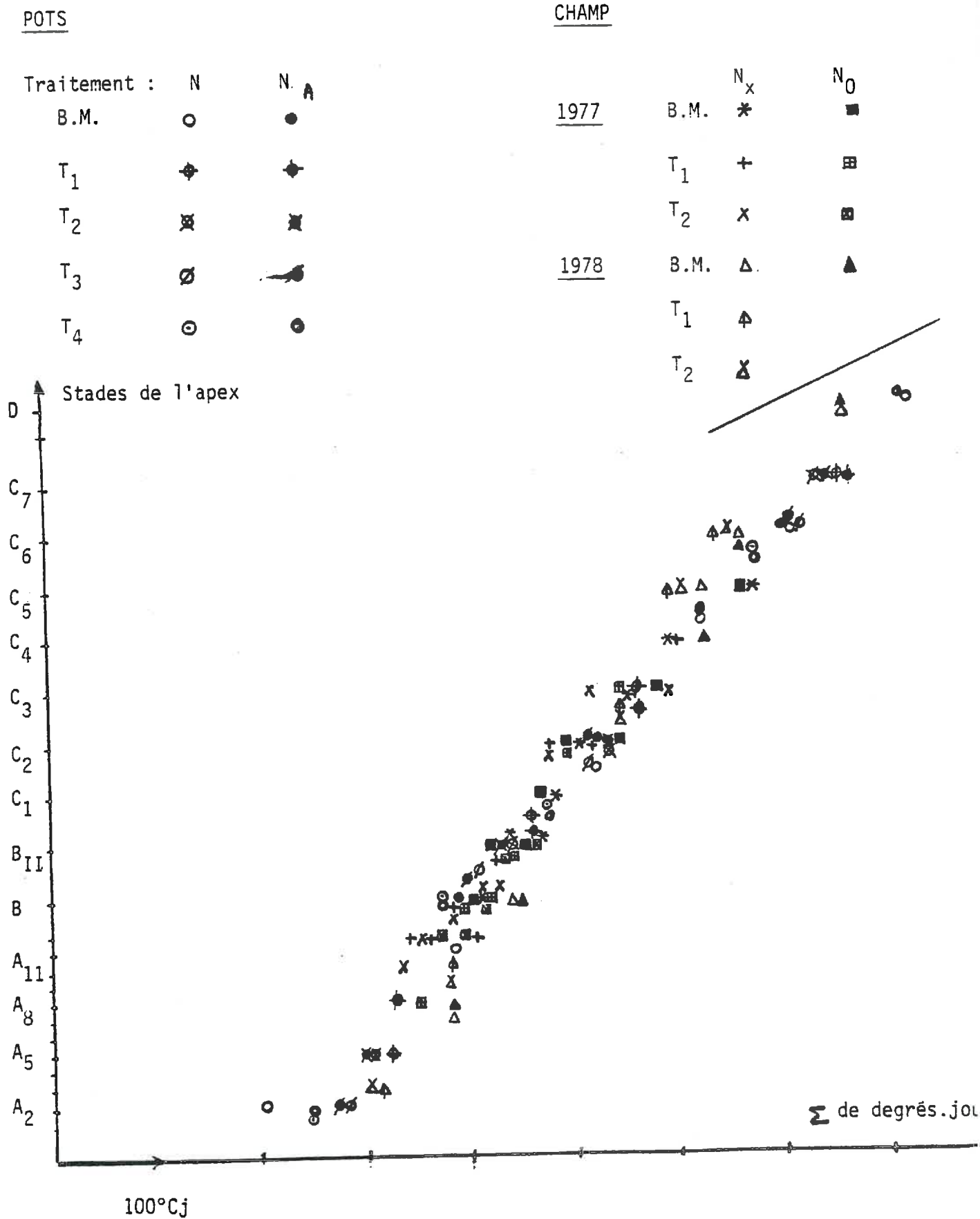
En 1978 et 1979, le suivi du champ a été complété par un suivi en pots, sur des traitements représentant une large gamme de conditions d'alimentation azotée (cf. annexe 8, p. 241).

#### RESULTATS

- La date de réalisation d'un stade (3) est apparue pour toute tige (voir texte p.60, 109, 123).

- 
- (1) Onze dates d'observation échelonnées du stade B à la floraison : les dates précises sont données annexe 5, p. 223).
  - (2) Les traitements  $N_{x/40}$  et  $N_x$  ne se différencient qu'après le stade  $B_{II}$  : ils reçoivent le même apport Y (cf. annexe 3) au tallage (stade A) mais un apport montaison (stade  $B_{II}$ ) respectivement de Z - 40 et Z (cf. annexe 2, p.211).
  - (3) Correspondant, selon la convention couramment utilisée, au moment où 50% au moins des tiges observées ont atteint ou dépassé le stade considéré.

FIGURE 31 - NOMBRE DE DEGRES x JOURS NECESSAIRES AU PASSAGE D'UN STADE AU STADE SUIVANT - VARIETE TALENT -



ECHELLE DE NOTATION DES STADES DE L'APEX

x végétatif

- : x ébauches d'épillets visibles sur l'apex 7 (A)
- : glumes visibles sur 1 épillet seulement (généralement le 4ème en partant de la base de l'apex) 10 (A4)
- : glumes visibles sur 2 à 4 épillets 20 (B)
- : glumes visibles sur plus de 4 épillets 21
- : glumelles visibles sur 1 épillet seulement 22
- : glumelles visibles sur plusieurs épillets ; mamelon floral encore peu apparent 23
- : mamelon floral bien formé sur au moins 1 épillet 24
- : boules des 3 anthères se devinent sur x bourgeons floraux de l'épillet le plus avancé 25 (C1)
- : boules des 3 anthères très nettes " " " " " " 26 (C2)
- : boules des 3 anthères très nettes " " de plusieurs épillets 27 (C3)

(1.5)

Partir de x = 6, nous avons pu établir une correspondance entre C<sub>1</sub> et la différenciation de la fleur la plus avancée telle qu'elle est décrite par JONARD, KOLLER, VINCENT (1952)

- : Ecartement - Stigmates sur la fleur la plus avancée 42
- : Allongement des stigmates 43
- : Apparition des poils sur l'ovaire (Anémiose = stade D)
- : gonflement
- : épi fend la gaine sans dépasser la ligule de la dernière feuille
- : moins de la moitié de la longueur de l'épi est visible au-dessus ligule dernière feuille
- : plus de la moitié de la longueur de l'épi est visible au-dessus ligule dernière feuille
- : épi totalement dégagé de la gaine, pas d'étamine visible
- : moins de 5 étamines visibles
- : au moins 5 étamines visibles
- : étamines en train de tomber

ECHELLE QUANTITATIVE

ECHELLE QUALITATIVE  
(voir texte p.208  
209)

Somme de degrés-jours	1977	1978
	(semis:22 nov)	(semis:29 nov)
Semis - Stade A	467	467
Semis - stade B	629	592

TABLEAU 45 - NOMBRE DE DEGRES.JOURS NECESSAIRES A LA REALISATION DES STADES A ET B - VARIETE TALENT



- Elle dépend, dans nos conditions, principalement de la température ; nous en donnons pour exemple les sommes de degrés x jours cumulés depuis le semis correspondant aux dates de réalisation des stades A et B du brin-maître (Tab. 43 ; voir aussi Fig. 11 dans le texte p. 120). Cette prépondérance de la température peut sembler contradictoire avec les résultats de certains auteurs qui font intervenir surtout pour le stade B, la photopériode (JONARD, 1964 ; HOUDARD, 1978). On peut penser que, dans nos conditions, l'influence de ce dernier facteur ne s'est pas extériorisée du fait d'une expérimentation en un même lieu pour les deux campagnes, et surtout des dates de semis très voisines (22 novembre 29 novembre respectivement pour 1977 et 1978).

Nous avons cherché à préciser la loi :

$$\Delta \text{stade} = f \Delta (\sum \text{degrés.jours}) \quad (1)$$

pour chaque tige, en rapportant l'intervalle séparant les dates de réalisation de deux stades successifs à la somme de degrés.jours correspondante (2).

On constate que sur la période du cycle étudiée (stade  $\geq A_1$ ), les réponses à la température sont très comparables entre tiges de rang différent, et très stables selon les milieux (année climatique ; pots, champ) (cf. Figure 31) : les distances en degrés x jours sont :

- entre les stades $A_x$ et $A_{x+1}$	: 10 degrés x jours environ
" " " $A_{II}$ et B	: 35 " " "
" " " B et $B_{II}$	: 40 " " "
" " " $B_{II}$ et $C_1$	: 35 " " "
" " " $C_x$ et $C_{x+1}$	: 30 " " "
" " " $C_7$ et D (méiose)	: 40 " " "

(MASLE-MEYNARD, SEBILLOTTE, 1979).

Sur la base des distances ainsi établies, nous avons pu transformer l'échelle qualitative des stades initiale en une échelle quantitative, ayant un sens vis-à-vis de la différenciation de l'apex.

On peut admettre, dans nos conditions, sur la période  $A_1$  - méiose (D), une échelle linéaire identique pour les différentes tiges d'un pied et les différents traitements de pas égal à  $10^\circ - 15^\circ\text{C}$ . Les codes de cette

(1) Cumulés depuis le semis.

(2) La relation entre température moyenne et développement élémentaire pendant un intervalle  $\Delta t$  est à peu près linéaire, dans une certaine gamme de températures (GESLIN, 1944 ; DURAND, 1967). L'ajustement à une droite dans la gamme des températures journalières de notre climat donne comme zéro de végétation  $0^\circ\text{C}$  (GESLIN, 1944). Nous avons donc retenu comme échelle de temps pour étudier l'évolution des stades, la somme des températures moyennes journalières cumulées au-dessus de  $0^\circ\text{C}$ .

échelle sont donnés sur la droite du tableau ci-joint en correspondance des stades qualitatifs habituels (1) :

- Nous avons arbitrairement donné au pas de 10 - 15°C la valeur 1. Les distances entre, par exemple, les stades  $A_x - A_{x+3}$ ,  $B - B_{II}$ ,  $C_x - C_{x+1}$  sont ainsi égales à 3.

Cette quantification des stades de l'apex nous a permis :

- : Une comparaison objective des états de développement de différentes tiges ou de différentes parcelles, non seulement sur leur valeur moyenne, mais aussi leur variabilité (voir texte p.60, 70, 74).
- : Une analyse des relations état de croissance - état de développement d'une tige (voir texte p. 68, 71, 80, 102).

L'échelle que nous proposons est probablement tributaire de la variété étudiée et du contexte climatique global (en particulier, rayonnement et photopériode du lieu d'essai). Si sa stabilité entre années et entre peuplements placés dans des conditions de milieu variées se confirme, elle pourra permettre un allègement considérable du travail nécessaire au suivi des stades.



---

(1) Nous avons étendu cette échelle à la variété CAPITOLE dont la vitesse de développement apparaît très voisine de celle de TALENT, avec cependant une tendance à un très léger retard.

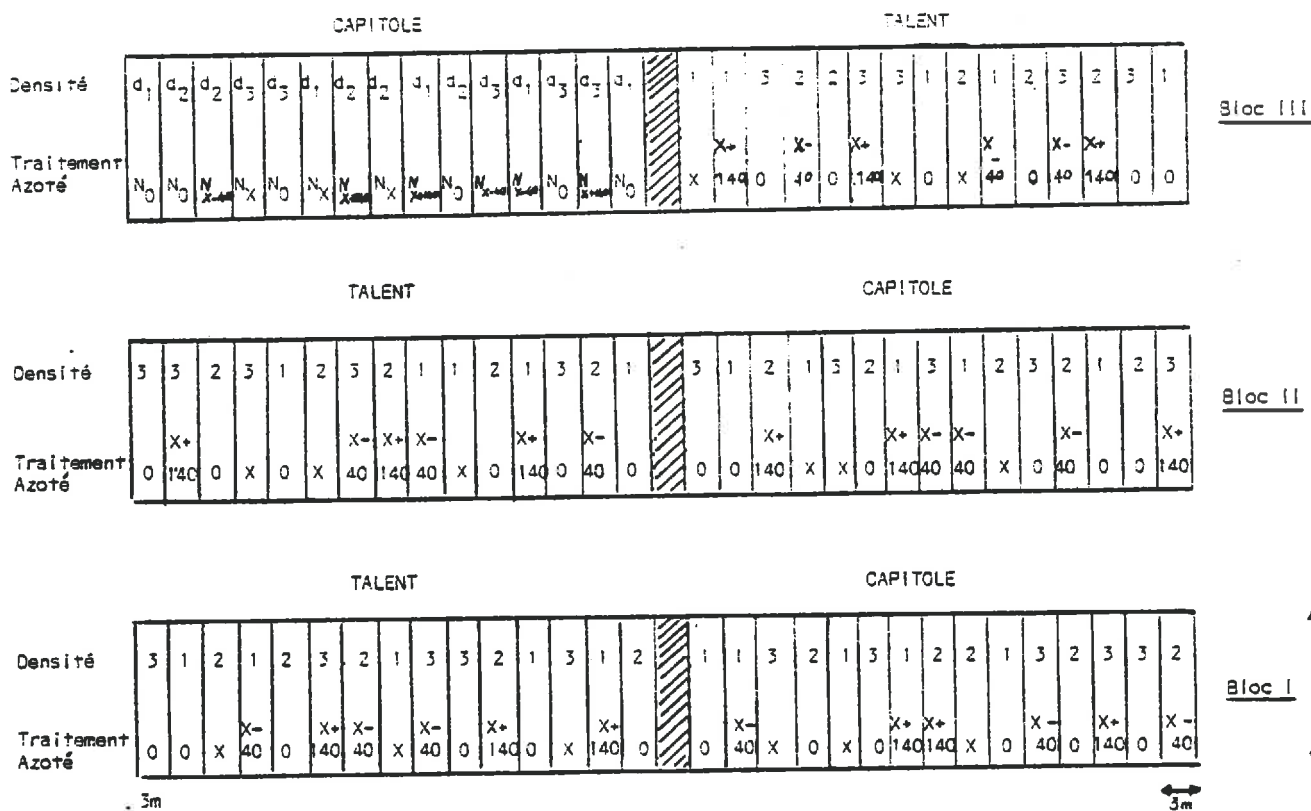


Figure 32 PLAN DE L'ESSAI 1976 - 1977 (1)

(1) même type de dispositif en 1977-

ANNEXE 2

DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX EN 1976-77 ET 1977-78

- 1 - Les deux années, *notre essai au champ* a été implanté en Champagne Crayeuse sur une parcelle d'agriculteur.

Le semis a été effectué, les deux années, fin novembre sur des parcelles contiguës, appartenant à un même agriculteur, de même type de sol (Terres Blanches, voir annexe 3 ) et histoires culturales voisines, derrière le même précédent cultural (Betterave sucrière).

Les façons culturales et le semis ont été effectués par l'agriculteur avec son matériel ; les conditions d'implantation sont consignées ci-dessous.

	Récolte Betteraves	Conditions	Labour	Conditions	Façons superficielles	Conditions	Date de semis
1976-77	12 novembre	Humides	20 nov.	Humidité moyenne	2 passages de herse-croskill 20 novembre	Humidité moyenne	22 nov.
1977-78	18 novembre	Humides	28 nov.	Bonnes	2 passages de herse 28 novembre	Bonnes	29 nov.

- 2 - Le dispositif des deux années est le même. Les facteurs mis en variation sont :

- La densité de semis : trois niveaux ( $d_1, d_2, d_3$ )
- La fertilisation azotée : quatre niveaux ( $N_0, N_{X-40}, N_X, N_{X+140}$ )
- La variété : deux variétés (TALENT et CAPITOLE).

Le plan de l'essai est donné, pour 1977, ci-contre. (Figure 32).

- La taille des parcelles est relativement importante pour ce type d'essai. Elle était nécessaire pour que nous puissions prélever des placettes en cours de végétation sans que l'éclaircissage du peuplement ainsi réalisé influe sur les placettes prélevées à maturité (effet de bordure) ni sur le rendement de la parcelle apprécié par un prélèvement à la moissonneuse-batteuse.

La largeur des parcelles correspond à un semoir (trois mètres en 1977, quatre en 1978) et les placettes (de trois lignes) ont toujours été situées sur les

Obtenteur	Année d'inscription	Caractères culturaux			Alternativité	Précocité	Résistance à la verse	Résistance aux maladies:			Qualité	
		Tallage épi	Fertilité de l'épi	Poids de 1000 g.				Piétin verse	Fusariose épi	Oïdium	Alvéographe W	CHOPIN G
CAPITOLE TALENT C.BENOIST	1973	7	6	4,5	2	7	7	3	5	5	4	5
VILMORIN	1964	5,5	5	6,0	5	7,5	6	2	5	6,5	6,5	6,5

(Le niveau du caractère concerné augmente de 0 à 9)

TABLEAU 46 - CARACTERES DES VARIETES ETUDIEES (notes GEVES)

$$X = 3R - (N_{hiv} + N_{res} + N_{hum} - N_{rec}) \quad (\text{kg N/ha})$$

$$Y = (45 - B) K - A \quad (\text{kg N/ha})$$

	1977	1978	
R (Qx/ha) : Objectif de rendement	70	70	Q/ha
3R : Besoins du blé	210	210	kg/ha
N hiv : Reliquat minéral en sortie d'hiver (sur 60 cm)	34	12	kg/ha
N res : Azote minéralisé par les résidus organiques récents	25	25	kg/ha
N hum : Azote minéralisé par l'humus du sol	20	20	kg/ha
N rec : Reliquat minéral estimé après récolte	20	20	kg/ha
	<u>X = 160</u>	<u>170</u>	<u>kg/ha</u>

	1977	1978
45 : Besoins du blé jusqu'au stade B	45	45
B : Quantité d'azote déjà absorbé en sortie d'hiver	0	0
K : Coefficient correcteur (fonction du nombre de pieds)	1,5 (250 pieds)	1,8 (236 pied)
A : Reliquat minéral assimilable sur la profondeur d'enracinement au stade B <sub>II</sub> (40 cm)	5	0
	<u>Y = 60</u>	<u>80</u>

kg/h

TABLEAU 47 - CALCUL DE LA DOSE TOTALE D'ENGRAIS

AZOTE, X

TABLEAU 48 - CALCUL DE LA DOSE TALLAGE Y

	1977	1978
1er apport (stade A du brin-maitre)	15 mars	29 mars
2ème apport (stade B <sub>II</sub> du brin-maitre)	16 avril	24 avril

TABLEAU 49 - DATE DES APPORTS D'AZOTE

mêmes lignes de semoir, de façon à éviter les risques d'une confusion d'effet entre traitements et lignes de semoir.

Cette taille de parcelle imposait un essai de dimensions importantes ; nous avons opté pour un *dispositif en blocs*, de manière à prendre en compte l'existence, d'une part d'un léger gradient de profondeur de sol dans la parcelle, et d'autre part des hétérogénéités liées à la récolte du précédent (roulages, répartition des verts), orientées parallèlement aux blocs.

A l'intérieur de chacun des blocs, les variétés sont regroupées en grandes parcelles, alors que densité et traitement azoté sont randomisés.

3 - Les traitements appliqués relèvent d'un souci de créer une large gamme de variation des facteurs expérimentaux, sans trop s'éloigner de la pratique agricole courante.

3.1. - Les densités semées (1) ont été :  $d_1 = 150$  grains par mètre carré  
 $d_2 = 300$  " " " "  
 $d_3 = 450$  " " " "

La pratique courante dans notre région d'expérimentation se situe pour un semis de fin novembre, entre les densités  $d_2$  et  $d_3$ .

3.2. - Les deux variétés étudiées ont été choisies par rapport à leurs modalités différentes d'élaboration du rendement (Tab. 46).

3.3. - La fertilisation azotée :

- Les doses totales de fumure azotée ont été choisies de façon à réaliser une gamme de conditions de nutrition de part et d'autre d'une dose X prévue optimale par la méthode des bilans (HEBERT, 1969 ; REMY et HEBERT, 1977). Cette méthode de fertilisation, actuellement la plus rationnelle, est en voie de vulgarisation dans notre région d'expérimentation.

- Le mode et les éléments du calcul de la dose X sur les essais des deux années sont donnés sur le tableau 47.

Ce calcul est subordonné :

- . au choix d'un objectif de rendement (70 quintaux à l'hectare ; les besoins de la culture sont évalués à trois kilos d'azote par quintal de grain) ;
- . à la mesure des reliquats d'azote minéral dans le sol en fin d'hiver (20 février) sur la profondeur exploitable par les racines ;
- . à l'estimation, d'après des références (ITCF, 1978) des autres paramètres.

- La dose X est fractionnée en deux apports ; le premier apport ("apport tallage", dose Y) est appliqué au stade A ; le second au stade B<sub>II</sub> (apport montaison, dose Z, telle que  $Z+Y=X$ ).

La valeur de Y est calculée selon une formule proposée par REMY et HEBERT (1977) ; celle-ci est donnée au tableau 48. Elle met

---

(1) Contrôlées derrière le semoir.

en jeu un coefficient "correcteur" K, tendant à augmenter la dose du premier apport dans les cas d'un stade du blé peu avancé ou d'une densité de peuplement faible.

Les dates effectives des apports sur nos essais sont données tableau 49.

Les traitements retenus sont :

- Traitement  $N_0$  : témoin non fertilisé
- Traitement  $N_{X-40}$  : dose totale X-40 kg N/ha, dose tallage Y
- Traitement  $N_X$  : dose totale X, dose tallage Y
- Traitement  $N_{X+140}$  : dose totale X+140 kg N/ha, dose tallage Y

=====

### ANNEXE 3

#### MILIEU

(CAMPAGNES 1976-77 et 1977-78)

Nous avons implanté nos essais dans un milieu susceptible de permettre l'extériorisation des effets de la nutrition azotée sur le peuplement :

- Sol à réserve hydrique et minérale importantes.
- Climat présentant des déficits climatiques limités jusqu'en juin.

#### 1 - LES SOLS

Nos essais sont implantés en Champagne Crayeuse sur des sols d'appellation vernaculaire "Terres Blanches", qualifiés par les pédologues de "Rendzines brunes développées sur paléosols de craie cryoturbée".

Cette formation décrite par DUTIL et BALLIF (1968) est très fréquente dans ce milieu. Elle est caractérisée par la présence à faible profondeur (dans le cas de nos essais : 25 à 38 cm) de "poches de cryoturbation", vasques de gravillons en général recimentés, entourées d'éléments grossiers de craie remaniée. Ce paléosol repose sur de la craie "en place" très fissurée, originaire du Crétacé Supérieur (étage Sénonien) qui constitue le substrat de ces sols.

Dans le cas de nos essais, la craie remaniée est recimentée par des précipitations de carbonates, et à faible profondeur la macro-porosité est inexistante dans le paléosol : il en résulte une profondeur maximale d'enracinement relativement faible : 55 cm en 1977 ; 50 cm en 1978. (La figure 33 schématise les profils pédologiques réalisés sur chacun des essais).

Le comportement de ces "Terres Blanches" vis-à-vis du blé est décrit entre autres par SEBILLOTTE et al., 1978 :

- Ces sols se réchauffent relativement lentement au printemps ; ce qui a pour conséquence une *vitesse de croissance en début de végétation, faible* par rapport à celle qu'on observe dans les "Terres Rouges" ou dans les terres de limon de la même région. Il semblerait que les *faibles tallages-épis* obtenus sur ces terres blanches (rarement plus de deux épis par pied, même pour des densités de peuplement faibles) soient liés à ce mauvais départ de végétation.
- Ils assurent une *bonne alimentation hydrique en fin de végétation*, à condition que les racines accèdent à la craie sous-jacente ; c'est le cas de nos essais, les deux années.

Ce rôle privilégié de la craie serait lié à sa porosité, qui permettrait :

" - un stockage d'eau important ; la gamme d'eau utile trouvée pour l'échantillon de craie broyée est de 18,5% (RONCIN, 1978), chiffre encore inférieur à celui donné par GRAS et MONNIER, 1963 (25% pour des éléments grossiers de craie enrobés dans un matériau limoneux) ;



Echelle 1/10

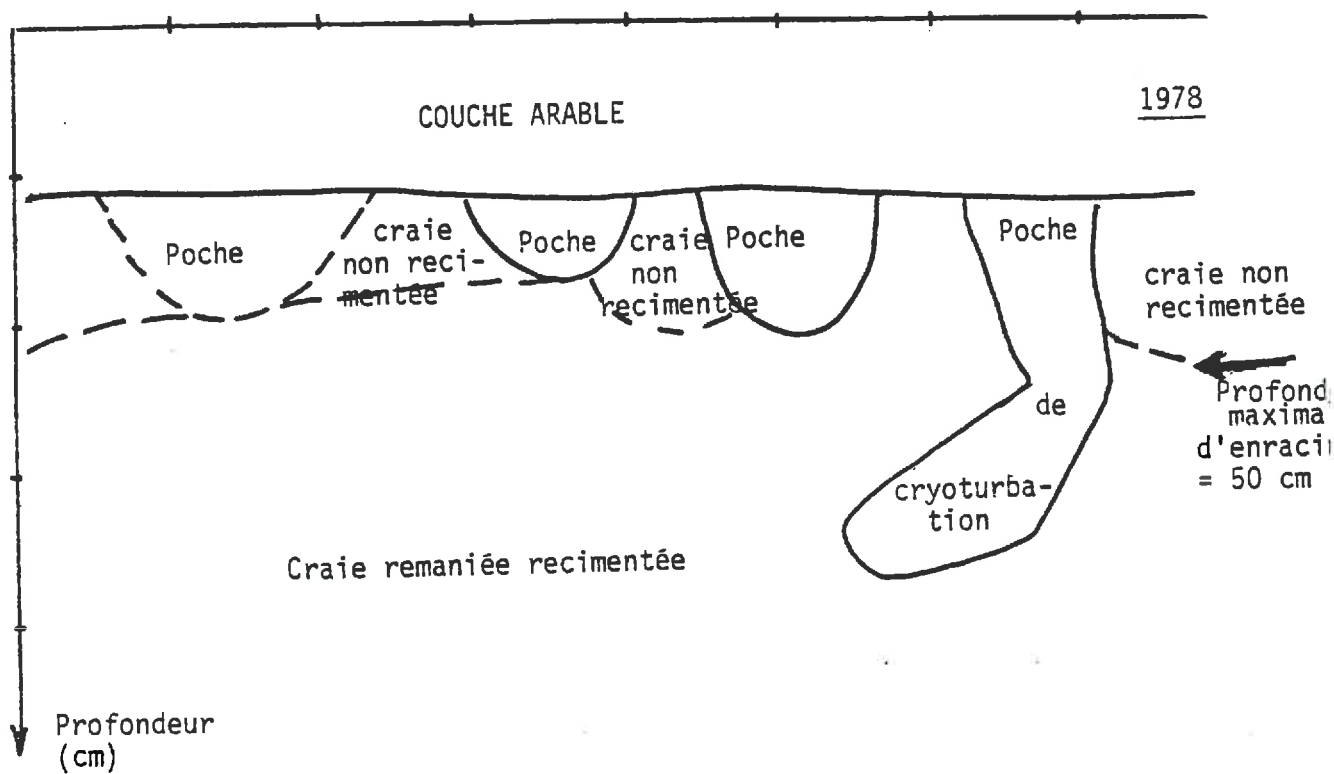
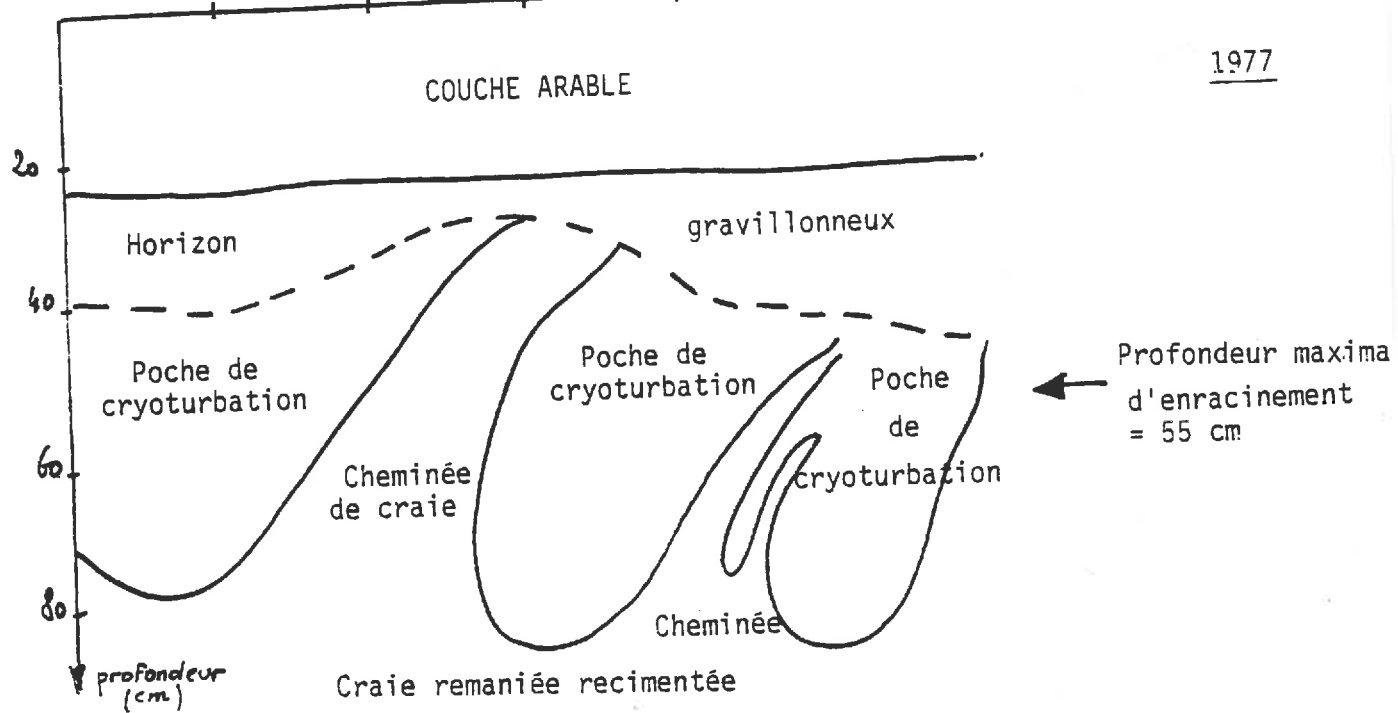


FIGURE 33- PROFILS DES SOLS DE NOS ESSAIS

(1) - Teneurs jugées satisfaisantes par la Station INRA. CHALONS SUR. MARNE

	Matière organique en %	N Kjeldahl %	C/N	CaCO <sub>3</sub> total en %	Ph eau	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> Joret-Hebert ppm(1)	K échangeable ppm(1)	Mg échangeable ppm(1)
7	3,9	0,279	8,1	77,8	8,1	253	181	48
3	3,5	0,250	8,1	76,6	7,9	240	185	43

TABLEAU 50 ANALYSE CHIMIQUE DES SOLS DES ESSAIS 1977 et 1978 (couche travaillée)

		1976 - 77	1977 - 78
<u>Octobre</u>	1ère	11	34
	2ème	31	0
	3ème	37	20
<u>Novembre</u>	1ère	25	14
	2ème	7	49
	3ème	21	18
<u>Décembre</u>	1ère	42	12
	2ème	5	11
	3ème	6	21
<u>Janvier</u>	1ère	17	8
	2ème	17	16
	3ème	23	53
<u>Février</u>	1ère	40	22
	2ème	58	26
	3ème	4	10
<u>Mars</u>	1ère	5	8
	2ème	17	96
	3ème	38	52
<u>Avril</u>	1ère	14	6
	2ème	7	29
	3ème	9	14
<u>Mai</u>	1ère	41	9
	2ème	23	40
	3ème	9	17
<u>Juin</u>	1ère	21	10
	2ème	44	20
	3ème	12	32
<u>Juillet</u>	1ère	21	39
	2ème	3	1
	3ème	43	6

TABLEAU 51  
PRECIPITATIONS DECADEAIRES  
(Station de ROMILLY-sur-SEINE)

Horizon	1977			1978			Humidité équivalente	Humidité à pF 4,2
	9-03	14-04	8-06	21-02	23-04	13-06		
- 20 cm	20,1	22,6	17,3	31,1	20,3	12,8	} 26,0	} 9,5
- 40 cm	18,9	19,3	16,8	26,0	19,1	13,8		
- 60 cm	19,0	18,6	17,2	22,8	19,4	15,1		

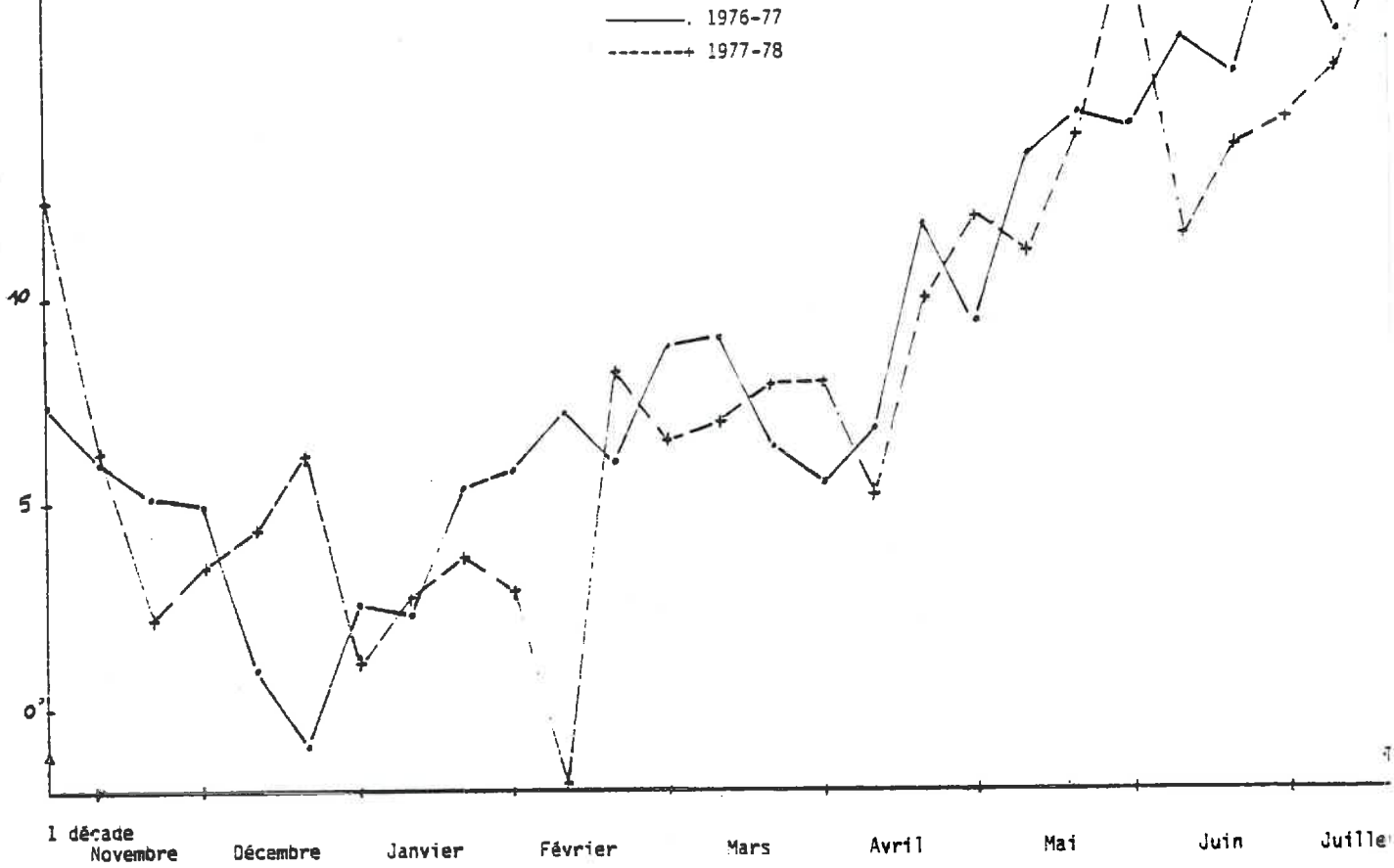
TABLEAU 52 - HUMIDITE DU SOL PAR HORIZON (EXPRIME EN % DE LA TERRE SECHE)

(1) d'après SEBILLOTTE et al. 1978 pour les terres blanches de Champagne.

Températures moyennes journalières

FIGURE 34 - TEMPERATURES MOYENNES DECADEIRES

(station de ROMILLY-sur-SEINE)



E.T.P.-P CUMULES. (mm)

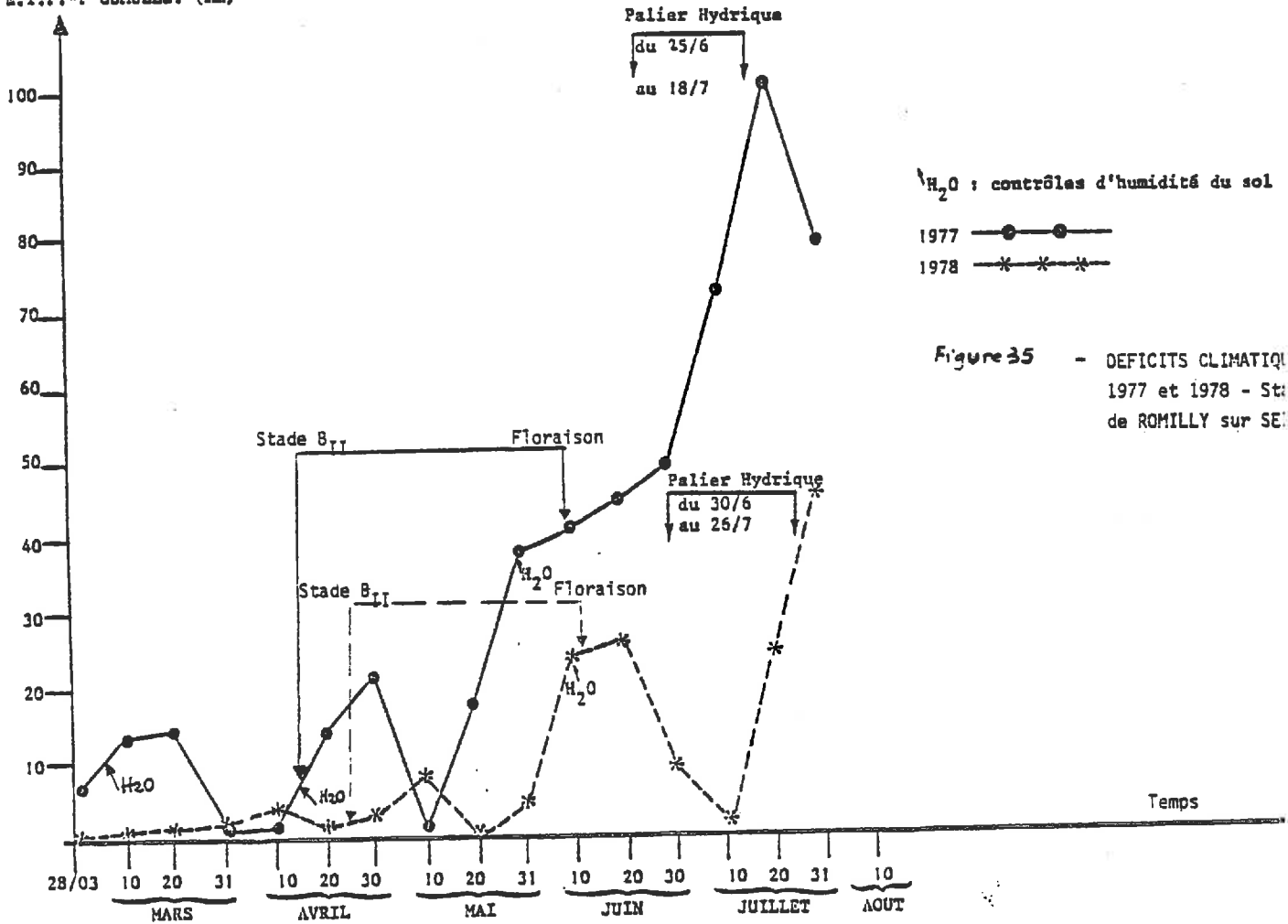


Figure 35 - DEFICITS CLIMATIQUES 1977 et 1978 - Station de ROMILLY sur SEINE

- une forte mobilité de l'eau non saturante (porosité de type ouvert et diamètre de l'ordre du demi-micron, GRAS, 1972 ; PEDRO, 1972) ;

- et peut-être, si le milieu est suffisamment continu, des remontées capillaires en provenance d'horizons profonds non colonisés par les racines". (SEBILLOTTE et al., 1978).

Les analyses chimiques de la couche arable des sols de nos parcelles d'essai (Tableau 50) révèlent un taux de calcaire très élevé : la minéralisation sur ces sols est vraisemblablement faible ; en témoigne le taux de matière organique, élevé pour des parcelles de vieille culture, ne bénéficiant que de restitutions organiques modérées.

Les niveaux en acide phosphorique assimilable, potassium et magnésium échangeables ont été jugés satisfaisants par la Station INRA de CHALONS-sur-MARNE!

## 2 - LE CLIMAT

(Tab. 51 et Fig. 34 et 35).

La campagne 1976-77 est marquée par :

- Un automne pluvieux ayant entraîné de mauvaises conditions pour la récolte des betteraves et l'implantation des blés qui, sur la parcelle de notre essai, se sont très nettement répercutées sur *l'état structural du profil*.
- Un hiver pluvieux qui a provoqué une percolation importante des nitrates du sol, et doux.
- Un *printemps plus froid* que la normale et assez humide.
- Un déficit climatique printanier très modéré (77 mm fin juillet) et ne débutant que vers la mi-mai.

La campagne 1977-78 lui est très semblable, cependant :

- L'automne, légèrement moins pluvieux présente quelques périodes favorables aux interventions techniques.
- L'hiver a été moins humide, mais les pluies très abondantes de mars ont provoqué le drainage des reliquats d'azote minéral qui avaient été mesurés fin février ; les températures hivernales ont été en moyenne moins douces.
- Les températures ont été encore *plus froides* en juin 1978 qu'en juin 1977.
- Le déficit climatique n'a débuté que mi-juillet pour n'atteindre fin juillet que 44 mm.

De ce fait, en 1978 comme en 1977, les profils sont pendant toute la période de végétation, restés humides, très éloignés du point de flétrissement (Tab. 52).

=====

## ANNEXE 4

### PROFILS CULTURAUX

#### 1 - PRINCIPE DE REALISATION

Nous avons réalisé sur nos essais des profils culturaux à différentes dates dans un double but :

- Détection des problèmes éventuels concernant l'absorption de l'azote (profondeur d'enracinement limitée, effet de l'état structural sur la densité d'enracinement dans la couche travaillée)
- Comparaison globale des enracinements de peuplements de densité de pieds de variété différente.

Pour cela, nous avons utilisé une méthode de notation de l'enracinement sur profil, mise au point à la Chaire d'Agronomie de l'INA-PG (1) : le profil a été divisé en carrés de 5 cm de côté, et dans chacun des carrés une note de densité d'enracinement (0 à 5, pour une densité d'enracinement de nulle à très forte) a été donnée.

#### 2 - DESCRIPTION DES PROFILS CULTURAUX DES DEUX ANNEES

(se référer à la figure 36 .)

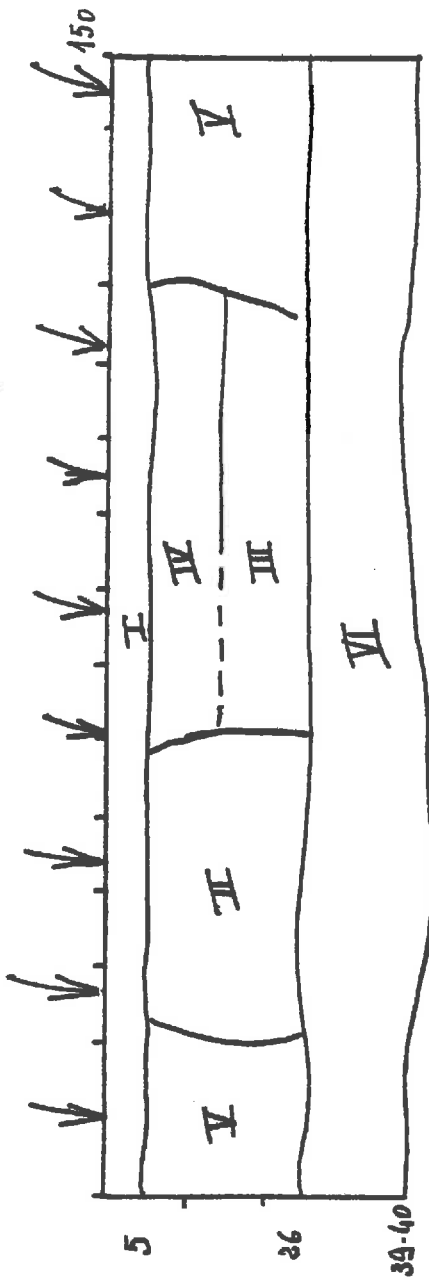
##### 1977

- I - Lit de semence ; terre fine et petites mottes arrondies en proportion 1/2 - 1/2 ; très poreux, peu cohérent.
- II - Structure massive, peu fissurée, très cohérente ; racines non ramifiées très peu abondantes, localisées dans les fissures.
- III - Mottes d'un diamètre voisin du décimètre, arrondies, peu poreuses et cohérentes. Enracinement principalement extra-motte, un peu plus dense qu'en II.
- IV - Mottes de diamètre variant de 3 à 10 cm, de cohésion et de porosité moyennes ; environ 20% de terre fine autour des mottes ; densité d'enracinement moyenne ; surtout localisé entre les mottes.
- V - Terre fine (plus de 50%) et petites mottes de diamètre inférieur à 3-4 cm ; peu cohérentes ; l'ensemble est très poreux, et la colonisation racinaire est forte.
- VI - Horizon non travaillé, constitué de gravillons calcaires (50%) et de terre fine. Structure continue ; densité d'enracinement moyenne à faible.

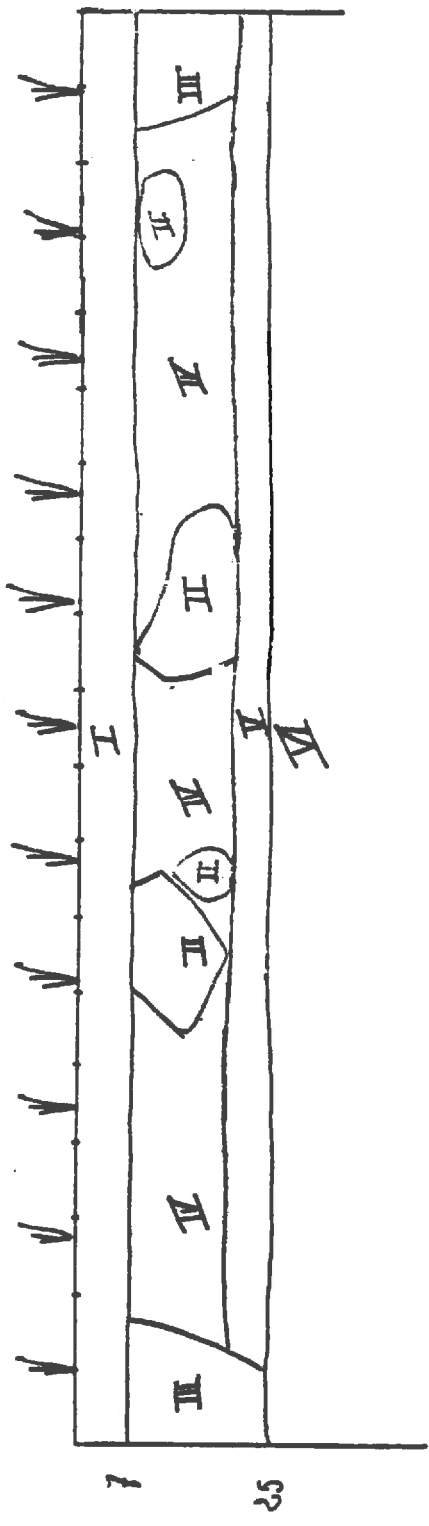
---

(1) En particulier par H. MANICHON.

ECHELLE 1/10



PROFIL CULTURAL  
REPRESENTATIF DE  
L'ESSAI 1977



PROFIL CULTURAL  
REPRESENTATIF  
DE L'ESSAI 1978

FIGURE 36 - PROFILS CULTURAUX DE LA COUCHE ARABLE DE NOS ESSAIS

1978

- I - Lit de semence ; structure grumeleuse ; très poreux, peu cohérent.
- II - Mottes de diamètre voisin de 10 cm, cohérentes, de porosité moyenne à faible, entre lesquelles on trouve 20 à 40% de terre fine ; enracinement peu ramifié, localisé principalement entre les mottes.
- III - Terre fine et petites mottes ressoudées ensemble ; cohésion d'ensemble moyenne ; porosité moyenne sauf localement au niveau des petites mottes peu poreuses. Racines ramifiées, d'abondance moyenne.
- IV - Zone très meuble, constituée de très petites mottes et de terre fine ; racines très ramifiées, densité forte.
- V - Structure continue, cohésion et porosité moyennes ; densité d'enracinement moyenne.
- VI - Craie remaniée à poches de cryoturbation (voir annexe 3, p. 215).

3 - DENSITES D'ENRACINEMENT DE LA COUCHE TRAVAILLEE

- Effet année (traitement  $d_2 N_x$ )

Note moyenne 0-20 cm : 1977 : 2,7  
: 1978 : 3,3 (différence significative à 5%)

La supériorité de 1978 semble pouvoir être attribuée au meilleur état structural du profil que l'on peut constater supra.

- Effets densité de pieds (TALENT 1978)

Note moyenne 0-20 cm :  $d_1 N_{x+140}$  : 2,6  
:  $d_3 N_{x+140}$  : 3,0 (différence significative à 5%)

La supériorité de la densité forte semble avoir un caractère général ; on la retrouve en effet en 1977 sur les deux variétés, mais non significativement.

- Effet variété (traitement  $d_2 N_x$  - 1978)

Note moyenne 0-20 cm : TALENT : 3,3  
: CAPITOLE : 3,1 (différence non significative)

(Tous tests : méthode du "t" de STUDENT).

=====

## ANNEXE 5

### OBSERVATIONS ET MESURES EN 1977 ET 1978

(Se référer au tableau 53)

- Toutes les observations et mesures ont été faites sur des placettes de trois lignes contiguës de 0,33 m en 1977, de 0,50 m en 1978 (écartement des lignes voisin de 0,17 m).
- A chaque date, les observations, les prélèvements et les dépouillements ont été faits à deux échelles :
  - . Celle du pied individualisé, voire repéré sur la surface,
  - . Celle du pied moyen du traitement.

#### 1 - MESURES ET OBSERVATIONS A L'ECHELLE DU PIED.

Les pieds observés sont ceux des lignes centrales des placettes.

##### 1.1. Repérage des pieds sur la placette

Sur la densité 2 de TALENT à toutes les dates en 1977, sur tous les traitements à la récolte 1977, et à toutes les dates sur toutes les densités des deux variétés en 1978, la position des pieds sur la ligne a été repérée avant le prélèvement (voir figure 25, p. 140).

L'environnement d'un pied de la ligne centrale est ainsi connu par deux critères, correspondant aux deux axes d'étude privilégiés dans un peuplement semé en lignes.

- . La position et les caractéristiques des pieds de la même ligne,
- . Le nombre de pieds et les caractéristiques moyennes des pieds des lignes contiguës.

##### 1.2. Suivi de pieds en place

A la levée et au stade B<sub>II</sub>, nous avons observé et marqué des pieds ne devant être prélevés que plus tard.

##### Type de suivi A : baguage de pieds à la levée

En 1977, à une date, et en 1978, à deux dates, nous avons bagué les coléoptiles levés. Les placettes concernées ont été prélevées au stade B<sub>II</sub> ou à la récolte, et pour la densité d<sub>2</sub> de TALENT en 1977, courant montaison.

Il a donc été possible de comparer le comportement des pieds selon leur "date" de levée (en 1977, deux classes : pieds bagués, les premiers levés et pieds non bagués ; en 1978, trois classes : pieds bagués dès la première date de baguage, pieds bagués seulement à la deuxième date, neuf jours plus



TABLEAU 53

PROTOCOLE D'OBSERVATION AU CHAMP - (Pour la signification des lettres A,B, a, b, c, d, I, T, x, y, se reporter aux tableaux 54 et au texte p. 226 & 227)

Prélèvement ou suivi :		ECHELLE DU PIED (ligne centrale de placettes)						ECHELLE DU PEUPELEMENT (ensemble de la placette)					
Date	Stade du B.M.	SUIVI DES PIEDS EN PLACE			PRELEVEMENT DE PIEDS REPERES			Structure du peuplement		Observations	mili. (voir an)		
		Nombre de d <sub>2</sub> TALENT	Autres traitements	Observations et mesures	Nombre de lignes d <sub>2</sub> TALENT	Autres traitements	Observations d <sub>2</sub> TALENT	Autres	Type de: Prélèvement placette (31 lignes)			Dépouillement	
1977	20/2	31	3	A		4	2	a	Chaque tige séparée - Pieds regroupés selon leur type - Tous types Placettes de 3 lignes contiguës même nombre que les nombres de lignes dépuillées pied par pied M.B. 10 placettes	1 = Chaque tige séparée	x y	Analyse N minér Profils cultura Profils cultura Profils cultura Parasi Reliqu N minér	
	6/4	B				2							
	11/4					2							
	14/4	B II	7	1		B	4	2					a
	15/4					2							
	18/4					2							
	21/4	C <sub>2</sub>				2							
	25/4					3	1	a'					a
	28/4	C <sub>4</sub> -C <sub>5</sub>				2							
	2/5	C <sub>1</sub> II				1	1	b'					
	10/5					2							
	2/6	F				2							
	6/6					2							
8/6				3	1	b'	b						
9/6													
28/6	St.Laiteux Pâteux Maturité Récolte				7	1	c'	c			Rendement composantes	Parasi Reliqu N minér	
1978	21/2	3	3	A		2		d'	4 Même remarque que 1977 10 placettes Même remarque que 1977 M.B. 10 placettes	T I	x <sub>2</sub> MS/m <sup>2</sup> y	Analys N minér Profi ral Profi raux Paras Rendement et composantes Reliqu minér	
	29/3	A <sub>1-2</sub>				2							
	6/4	A <sub>6</sub>				2							
	11/4					2							
	19/4	B	7	1 à 4		B	4	2					d
	24/4	B II				2							
	10/5	C <sub>5</sub>				2	2	b'					
	14/5	C II				2							
	18/5					2							
	22/5	D				2							
	6/6	F				2							
	9/6					2							
	12/6					2							
27/6	St.Laiteux Pâteux Maturité Récolte				7 à 10	1 à 4	c'	c			Rendement et composantes	Reliqu minér	
1979	Sortie hiver (20-25/2)											Comptage pieds + anal	N minér
	B II											10 placettes Voir annexe	
	C <sub>2-3</sub> à E											Sur placettes ← Photo. hémisphériques + long. tige	Profi
F												Pieds au hasard ← Comptage épis	Profi
Maturité												10 placettes global Rendement Composantes	Par

TABLEAU 54

MESURES ET OBSERVATIONS INDIVIDUELLES (Lignes centrales des placettes)

CODES DU TABLEAU 53	a	b	c	d
Nombre de pieds	x	x	x	x
<u>VARIABLES RELATIVES AU PIED :</u>				
Longueur rhizome	(x)		x	x
Longueur blanche				x
Nombre de tiges primaires	x	x	x	x
Nombre de tiges secondaires	x	x	x	x
<u>VARIABLES RELATIVES AUX TIGES (<math>T_i</math>)</u>				
Nombre de feuilles	x			x
Poids sec tige	x	x	x	x
Poids sec épi		x	x	
Longueur tige	(x)	x	x	x
Longueur tige + épi		x	x	
Stade de l'apex	(x)	(x)		x
Nombre épillets totaux		x	x	
Nombre épillets avortés		x	x	
Nombre de talles de la tige	x	x	x	x
Nombre de grains			x	
Poids de grains			x	
Parasitisme tige			x	

(x) = sur 10 pieds seulement par traitement.

a', b', c', idem a, b, c, respectivement sauf :

- Nombres de feuilles : non observé

- Stades de l'apex et longueur de tige observés sur toutes les tiges

d' : Observations supplémentaires par rapport à d : stades de l'apex et longueur de tige sur chaque tige.

tard, et pieds non bagués) à plusieurs moments du cycle.

Type de suivi B : baguage des talles au stade B<sub>II</sub>

En 1978, sur tous les traitements, en 1977 sur certains seulement ( $d_{1N_0}$ ,  $d_{1N_{x+140}}$ ,  $d_{2N_x}$ ,  $d_{3N_0}$ ,  $d_{3N_{x+140}}$  des deux variétés) les talles des pieds des lignes centrales des placettes prélevées à la récolte ont été baguées début de la montaison (marquage de la talle par un fil de couleur caractéristique de son rang, notation de son nombre de feuilles).

Cette méthode de marquage précoce, est, malgré les difficultés que représente l'observation d'un pied en place dans un peuplement, la seule qui permet une identification fiable des tiges selon leur rang à la récolte.

1.3. Les mesures et observations individuelles sur les pieds prélevés sont consignées sur le tableau 54.

Deux points méritent d'être soulignés :

- Les tiges sont en général identifiées par le numéro de leur feuille axillaire ( $T_1$ ,  $T_2$ ,  $T_3$  etc...). A la floraison, cette identification n'est possible, les feuilles de la base du pied ayant disparu. Les tiges sont alors identifiées par leur niveau d'insertion sur la tige-mère ( $I_1$ ,  $I_2$ ,  $I_3$  ....).

CORRESPONDANCE ENTRE IDENTIFICATION EN I ET EN T :

	Pied de type V	Pied de type IV	Pied de type III
$I_1$	$T_1$	$T_2$	$T_3$
$I_2$	$T_2$	$T_3$	$T_4$
$I_3$	$T_3$	$T_4$	-

Les différents types de pieds ne sont donc plus identifiables à la floraison.

Il en est de même à la récolte, sauf quand un baguage précoce a été réalisé (voir supra).

- Les deux années, la densité 2 de TALENT a fait l'objet d'un suivi plus fréquent et de notations plus systématiques : ainsi, les apex de toutes les tiges, de tous les pieds des lignes centrales ont été observés à huit dates de prélèvement échelonnées pendant la montaison.

2 - MESURES ET OBSERVATIONS A L'ECHELLE DE LA PLACETTE (PEUPEMENT) :

Pour chaque ligne de la placette :

- . Dépouillement T : (voir Tab.53) : les pieds sont regroupés selon leur type (I, II, III, IV, V) (voir texte p. 75).

Pour chaque type de pied (mesures x) :

: Nombre des tiges des différents rangs.

: Poids sec moyen des tiges des différents rangs.

- Dépouillement I : Les pieds de la ligne ne sont pas partitionnés selon leur type car le prélèvement est trop tardif pour que les tiges puissent encore être identifiées selon leur rang (sauf si elles ont été baguées au début de la montaison).

Pour l'ensemble des pieds de la ligne (mesures y) :

: Nombre des tiges identifiées selon leur niveau d'insertion sur leur tige-mère ( $I_i$ ).

: Pour chaque groupe de tiges  $I_i$  : poids secs.

### 3 - OBSERVATIONS ET MESURES PLUS GLOBALES

- Les deux années, prélèvements à la moissonneuse-batteuse (voir annexe 6, p. 228)
- Les deux années, prélèvements de dix placettes par traitement pour l'obtention des composantes du rendement (Nombre d'épis par mètre carré, Nombre de grains par mètre carré Poids de 1000 grains).
- En 1978 , prélèvements de dix placettes par traitement au stade  $B_{II}$  pour un meilleur échantillonnage de la matière sèche du peuplement.

TABLEAU 55 - TAILLE DES ECHANTILLONS

#### Observations sur lignes centrales (pied / pied)

	1977	1978
Longueur de ligne (cm)	$d_1 = 66$ $d_2, d_3 = 33$	100 50
Nombre de pieds	$d_1 = 15 \text{ à } 20$ $d_2 = 25 \text{ à } 30$	20 à 25 30 à 40

Au total, environ 4200 pieds observés pied par pied en 1977  
2500 " " " " " " en 1978.

Observations sur lignes latérales : mêmes longueurs de ligne ;  
nombre de pieds observés : le double.

## ANNEXE 6

### RENDEMENTS DES ESSAIS 1977 et 1978

Notre expérimentation au champ était intégrée à un réseau pluriannuel associant enquête et expérimentation, mené par la Chaire d'Agronomie de l'INA-PG, en collaboration avec le CETA de ROMILLY, dans le but d'améliorer la conduite du blé dans cette région, en particulier par adaptation de la Méthode des Bilans (HEBERT, 1969 ; REMY et HEBERT, 1977). Nos commentaires sur les rendements s'appuieront sur les conclusions de cette étude (MEYNARD et BOIFFIN, 1979 ; BOIFFIN et al. à par.), qui nous permettra ainsi de resituer nos résultats dans la variabilité régionale.

#### 1 - COURBES DE RENDEMENT DES ESSAIS

(d'après les résultats de la récolte de nos parcelles à la moissonneuse-batteuse, voir figure 37).

- Effet année : Les rendements obtenus sont élevés en 1977 (50 à 70 Qx/ha sur les T<sub>X</sub>, exceptionnellement élevés en 1978 (71 à 84 Qx/ha sur les T<sub>X</sub>).
- Effet variété : Les-deux années, le rendement de CAPITOLE est supérieur celui de TALENT, classement généralement observé dans notre milieu.
- Effet azote : Sur les trois densités de peuplement, les courbes de réponse à l'azote montrent un fort effet des fumures, surtout sur la variété TALENT (30-35, 40-45 quintaux sur les témoins zéro en 1977 et 1978 respectivement). La réponse est très forte jusqu'à la dose X, l'augmentation de rendement pour des apports supplémentaires restant faibles.
- Effet densité : Sur les deux variétés, l'effet densité est très net, opposant la densité la plus faible aux deux autres qui se comportent de manière peu différente ; mais il est variable selon le niveau de fumure sur les témoins non fertilisés, les trois densités fournissent des rendements très voisins ; sur les traitements fertilisés par contre, le rendement de la densité faible plafonne à un niveau inférieur de 5-10 quintaux environ à celui des deux densités plus élevées. Ces réactions montrent l'importance des phénomènes dits de compensation couramment constatés, mais aussi leur variabilité. Le rendement visé à la dose X était 70 Qx/ha. Cet objectif a été dépassé de plus de 10 Qx/ha en 1978, alors qu'en 1977 seule la variété TALENT l'approchait, la variété CAPITOLE plafonnant 15 à 20 Qx en-dessous.

#### 2 - RENDEMENT DE NOS ESSAIS REPLACES DANS LA VARIABILITE REGIONALE

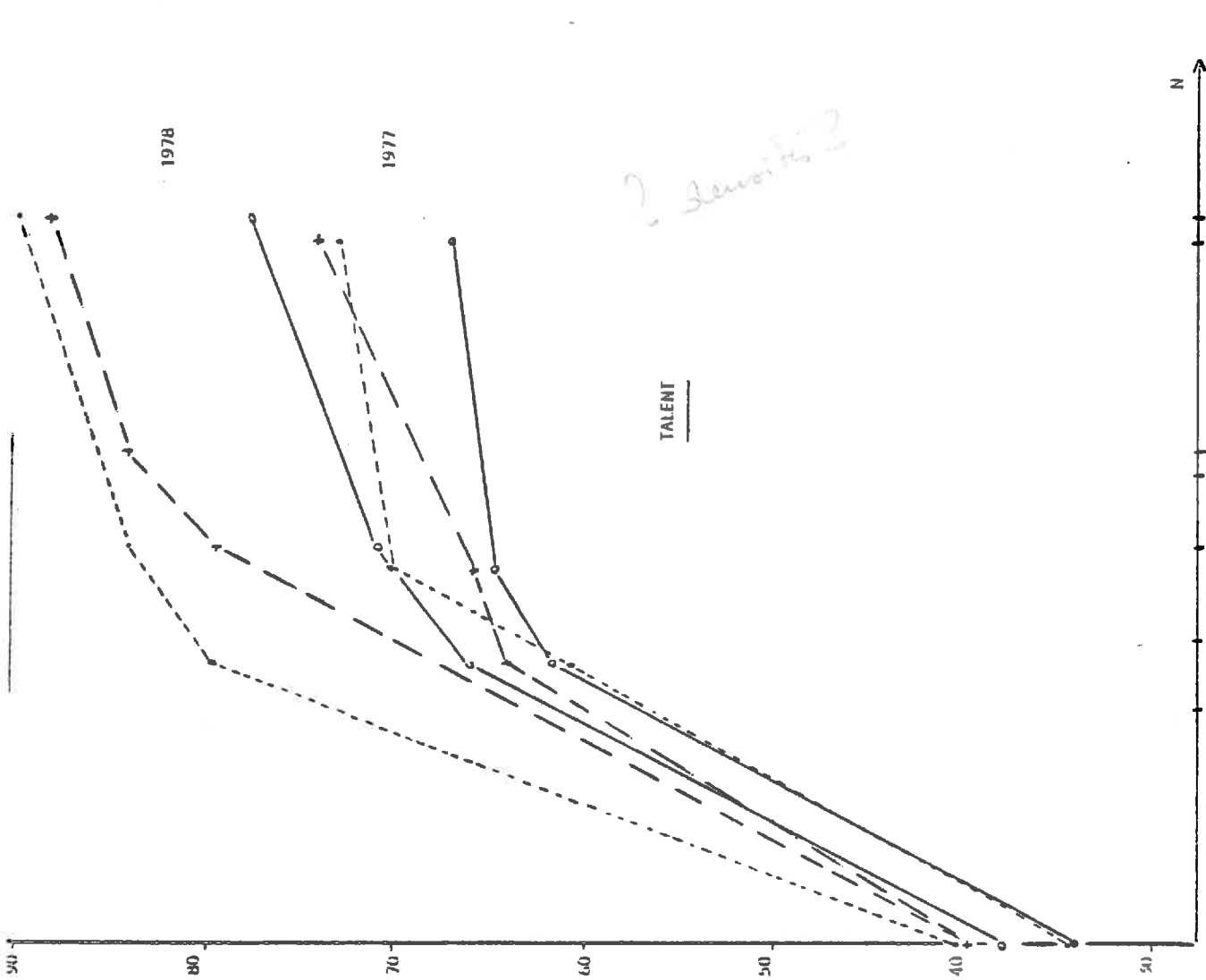
Les rendements de nos essais sont légèrement inférieurs à la moyenne régionale en 1977, supérieurs en 1978 :

(Moyennes des essais du réseau : en 1977 : 69,8 Qx/ha à la dose X  
- Variété TALENT - : en 1978 : 74,5 Qx/ha " ")

Les différences entre les deux années constatées sur le réseau sont dans le même sens que sur nos essais. La supériorité des rendements en 1978 est due tant à une supériorité des poids de 1000 grains que des nombres de grains à l'unité de surface.

Q<sub>2</sub>/ha à 16% d'humidité

90  
80  
70  
60  
50  
40



N

100 Nx-40 Nx Nx+40 Nx+140  
200 Nx-40 Nx Nx+40 Nx+140  
300 Nx-140 Nx+140

1978  
1977

*2 semis 2*

1978 (1)

1977

**CAPITOLE**

(1) étant donné les accidents survenus au semis et à la levée sur la densité 1 de CAPITOLE, le contrôle de son rendement à la moissonneuse-batteuse n'aurait aucun sens.

N

100 Nx-40 Nx Nx+40 Nx+140  
200 Nx-40 Nx Nx+40 Nx+140  
300 Nx-140 Nx+140

1977  
1978

2.1. Poids de 1000 grains

	TALENT	CAPITOLE
1977	35	40
1978	39	42

Poids de 1000 grains à  


---

(g)

Deux facteurs de différenciation ont pu être mis en cause :

- L'état sanitaire de la culture aurait joué un rôle important en 1977. Au contraire, en 1978, son effet aurait été négligeable (MEYNARD et BOIFFIN, 1979 ; BOIFFIN et al., à paraître).

Des notations de parasitisme des feuilles et du pied ont été faites les deux années, sur tous les traitements de nos essais. Nous avons noté la surface foliaire détruite au stade laiteux-pâteux (dix observations par traitement) et les proportions de tiges attaquées à la base (cent tiges par traitement).

La confrontation des résultats avec ceux des auteurs cités plus haut montre que si le parasitisme limité en 1978, n'a vraisemblablement pas affecté le poids de 1000 grains cette année-là, il a pu jouer un rôle important en 1977.

NOTES MOYENNES DE L'ESSAI

Parasitisme foliaire	1977	1,2 = 20%	} de la surface foliaire détruite par le parasitisme fongique (Septoriose, Rouille brune, Oïdium)
	1978	0,8 = 10%	
Parasitisme pied	1977	28%	} de pieds très atteints (Fusariose et Piétin verse)
	1978	6%	

- Les conditions climatiques ont été favorables les deux années pendant la phase de remplissage du grain. En particulier le déficit climatique est resté faible (le sol ne s'est jamais desséché en profondeur : annexe 3) et les températures n'ont jamais dépassé 30°C trois jours de suite : il n'y a pas eu d'échaudage physiologique (GESLIN et JONARD, 1948).

Au contraire en 1978, les températures douces entre la floraison et la maturité ont allongé la durée de la période de remplissage du grain, augmentant les possibilités d'assimilation photosynthétique et le palier hydrique en particulier a été exceptionnellement long; la culture a été soumise pendant cette période à une insolation de 346 heures, contre 307 heures en 1977. Ainsi pourrait s'expliquer la supériorité des poids de 1000 grains en 1978 par rapport à 1977 (MEYNARD et BOIFFIN, 1979).

2.2. Nombre de grains au mètre carré

Les différences interannuelles ne sont pas imputables au parasitisme, trop faible à la floraison pour avoir eu un effet sur cette composante. Il n'est pas impossible que l'état structural du profil, défavorable en 1977 (voir annexe 4) ait eu un rôle dépressif sur l'assimilation de l'azote et, par contre-coup sur le nombre de grains, comme l'ont montré BOIFFIN et al. (à paraître) dans ce milieu. Nous discutons cette hypothèse dans le texte p. 93.

=====



ANNEXE 7

RELATIVE A LA PREMIERE PARTIE, C II  
 (DESCRIPTION DES ETATS DE CROISSANCE  
 ET DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS  
 DU PEUPELEMENT AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE)

TABLEAU 56 - STADES MEDIANS DES DIFFERENTES TIGES POUR DIFFERENTS TRAITEMENTS DE LA VARIETE TALENT (1)

Tiges	TALENT						CAPITOLE
	1977 Traitements			1978 Traitements			1978
	d <sub>2</sub> N <sub>0</sub>	d <sub>2</sub> N <sub>y</sub> répétition		d <sub>2</sub> N <sub>0</sub>	d <sub>2</sub> N <sub>y</sub>	d <sub>3</sub> N <sub>y</sub>	d <sub>2</sub> N <sub>y</sub> à titre indicatif
BM	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>	B <sub>II</sub>
T <sub>1</sub>	B	B	B	B	B	B <sub>II</sub>	B
T <sub>2</sub>	A <sub>10</sub>	A <sub>10</sub>	B	A <sub>10</sub>	A <sub>10</sub>	B	A <sub>11</sub>
T <sub>3</sub>	A <sub>1-3</sub>	A <sub>4-6</sub>	A <sub>1-3</sub>	A <sub>1-3</sub>	A <sub>7-8</sub>	A <sub>1-3</sub>	A <sub>4-6</sub>
T <sub>4</sub>	végétatif						végétatif
Effectif pieds	(17)	(17)	(29)	(81)	(64)	(124)	(31)

(1) Selon la convention couramment adoptée, un stade a été jugé réalisé lorsque 50% des tiges du rang considéré l'avaient atteint ou dépassé.

(Texte p. 52)

TABLEAU 57 - NOMBRE DE FEUILLES APPARUES (1) SUR LES DIFFERENTS TRAITEMENTS POUR LES TIGES DES DIFFERENTS RANGS AU

STADE B<sub>II</sub> DU BRIN - MAITRE

	TALENT						Moyenne des différences entre tiges successives	CAPITOLE
	d <sub>1</sub>		d <sub>2</sub>		d <sub>3</sub>			
	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>y</sub>		
BM	6,1	6,3	5,6	6,3	6,0	6,0	← 3,2 ←	6,8
σ	0,8	0,7	0,8	0,7	0,	0,5		0,5
eff	16	15	7	17	16	21		8
T <sub>1</sub>	3,4	2,0	-	3,8	2,6	2,8	← 0,7 ←	3,5
σ	0,9	1,4	-	0,5	0,9	1,5		1,0
eff	5	4	-	8	5	4		6
T <sub>2</sub>	2,6	2,9	2,6	2,9	2,0	2,6	← 0,9 ←	3,0
σ	0,4	0,7	0,3	0,1	0,2	1,0		0,6
eff	14	14	5	14	13	15		7
T <sub>3</sub>	1,9	2,1	1,8	1,8	-	1,5	←	1,7
σ	1,0	0,5	0,5	0,4	-	0,5		0,8
eff	14	11	4	13	-	12		7
BM	6,0	6,7	6,1	6,2	5,9	6,0	← 2,8 ←	6,5
σ	1,0	0,6	0,5	0,7	0,4	0,5		0,9
eff	23	14	79	67	34	123		22
T <sub>1</sub>	3,8	3,6	3,1	3,5	3,0	3,4	← 0,7 ←	3,8
σ	0,8	0,8	0,8	0,8	0,6	0,6		0,4
eff	17	10	58	48	27	78		9
T <sub>2</sub>	3,2	2,7	2,4	2,3	2,8	2,8	← 1,2 ←	2,9
σ	0,7	0,9	0,7	0,7	0,4	0,7		0,4
eff	20	12	71	63	31	104		15
T <sub>3</sub>	2,0	1,8	1,3	1,8	1,1	1,3	←	1,8
σ	0,6	0,6	0,5	0,5	0,3	0,5		0,4
eff	20	12	46	58	13	110		18

Légende : μ : moyenne  
 σ : écart type  
 eff: effectif

(1) dépassant la ligule de la feuille engainante.

Tiges	TALENT 1977						TALENT 1978					
	N <sub>0</sub> <sup>d<sub>1</sub></sup>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub> <sup>d<sub>2</sub></sup>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub> <sup>d<sub>3</sub></sup>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub> <sup>d<sub>1</sub></sup>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub> <sup>d<sub>2</sub></sup>	N <sub>y</sub>	N <sub>0</sub> <sup>d<sub>3</sub></sup>	N <sub>y</sub>
Matière sèche du B.M. moyen	(1) 0,108 a (44)	0,146 b (53)	0,107 a (34)	0,144 b (93)	0,116 a (53)	0,148 b (58)	0,098 a (124)	0,103 a (107)	0,095 a (131)	0,118 b (135)	0,104 a (311)	0,118 b (135)
MS.T <sub>1</sub>	0,062 b (15)	0,047 ab (13)	0,043 ab (11)	0,070 b (40)	0,033 a (16)	0,049 ab (10)	0,044 ab (79)	0,036 a (72)	0,044 ab (92)	0,053 b (91)	0,025 (150)	0,053 b (91)
MS.T <sub>2</sub>	0,044 a (32)	0,065 bc (46)	0,041 a (36)	0,072 c (69)	0,024 (35)	0,055 ab (37)	0,038 a (102)	0,036 a (100)	0,037 a (104)	0,045 (121)	0,019 (169)	0,045 (121)
MS.T <sub>3</sub>	0,026 bc (31)	0,034 c (46)	0,015 a (36)	0,024 b (78)	- (0)	0,011 a (32)	0,020 b (110)	0,021 b (101)	0,013 a (56)	0,021 b (121)	0,012 a (19)	0,021 b (121)
MS.T <sub>4</sub>	0,003 a (8)	0,004 a (39)	- (0)	0,005 a (12)	- (0)	- (0)	0,005 a (49)	0,007 b (80)	0,007 b (2)	0,006 ab (69)	- (0)	0,006 ab (69)
MS.T <sub>5</sub>							- (0)	0,001 (1)	- (0)	- (0)	- (0)	- (0)
MS/T <sub>1s</sub>							0,008 a (58)	0,007 a (71)	0,007 a (15)	0,008 a (70)	0,001 (3)	0,007 a (71)
MS/T <sub>2s</sub>	0,009 a (12)	0,005 a (32)	0,006 (1)	0,008 a (9)	- (0)	- (0)	0,005 a (47)	0,003 b (90)	0 (3)	0,004 ab (64)	- (0)	0,003 b (90)
MS/T <sub>3s</sub>							0,003 a (5)	0,002 a (19)	- (0)	0,001 (1)	- (0)	0,002 a (19)
	<u>CAPITOLE 1977</u>						<u>CAPITOLE 1978</u>					
MS.BM	0,126 a (29)	0,143 a (36)	0,121 a (46)	0,145 a (37)	0,130 a (60)	0,124 a (59)	0,088 b (68)	0,106 a (87)	0,096 ab (84)	0,085 b (146)	0,090 ab (137)	0,096 ab (84)
MS.T <sub>1</sub>	0,071 b (15)	0,082 b (11)	0,030 a (12)	0,069 b (17)	0,036 a (19)	0,050 a (12)	0,040 a (43)	0,039 a (53)	0,051 a (59)	0,040 a (61)	0,039 a (86)	0,040 a (61)
MS.T <sub>2</sub>	0,062 b (21)	0,071 b (27)	0,039 a (34)	0,067 b (37)	0,026 (38)	0,042 a (29)	0,036 a (56)	0,035 a (73)	0,045 (70)	0,036 a (112)	0,033 a (113)	0,036 a (112)
MS.T <sub>3</sub>	0,034 b (21)	0,043 (28)	0,014 a (17)	0,034 b (28)	0,005 (6)	0,017 a (17)	0,020 a (58)	0,021 a (73)	0,027 a (68)	0,021 a (120)	0,026 a (90)	0,021 a (120)
MS.T <sub>4</sub>	0,007 a (4)	0,004 a (10)	- (0)	0,005 a (9)	- (0)	0,001 a (3)	0,005 a (47)	0,005 a (60)	0,008 a (31)	0,005 a (60)	0,011 a (1)	0,005 a (60)
MS.T <sub>5</sub>							- (0)	0,001 a (4)	0,002 a (6)	0,001 a (4)	- (0)	0,001 a (4)
MS/T <sub>1s</sub>							0,005 a (44)	0,005 a (62)	0,009 b (44)	0,005 a (49)	0,007 ab (5)	0,005 a (49)
MS/T <sub>2s</sub>	0,011 a (9)	0,008 a (11)	- (0)	0,004 a (11)	- (0)	- (0)	0,004 a (47)	0,003 a (79)	0,005 a (39)	0,003 a (56)	0,008 a (2)	0,003 a (79)
MS/T <sub>3s</sub>							0,001 a (12)	0,001 a (19)	0,003 a (13)	0,002 a (8)	0,002 a (1)	0,001 a (19)

(1) Les moyennes d'une même ligne suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes. Comparaisons multiples méthode du T corrigé. Seuil global adopté α=10%.

(-): Effectifs

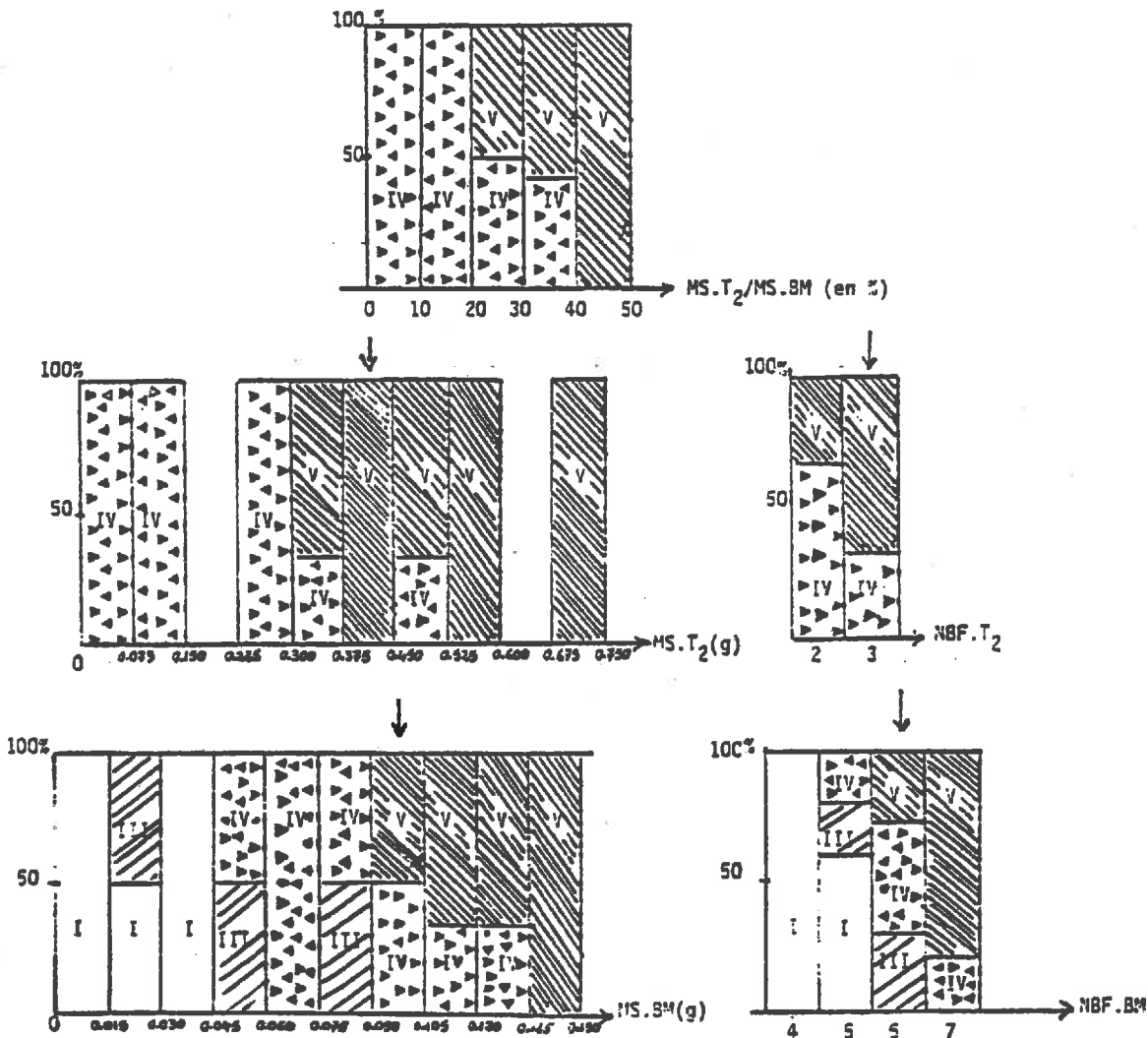


FIGURE 38 - POURCENTAGE DES DIFFERENTS TYPES DE PIEDS POUR DIFFERENTES CLASSES DE PLUSIEURS CARACTERISTIQUES DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE.  
Variété CAPITOLE - 1978 - d<sub>2</sub>N<sub>Y</sub> -

TABLEAU 59 a

TENEURS EN AZOTE DES DIFFERENTES TIGES (1) POUR LES DIFFERENTS TYPES DE PIEDS  
ET LES DIFFERENTS TRAITEMENTS AU STADE B<sub>II</sub> DU BRIN-MAITRE

Traitements	Tiges	TALENT			CAPITOLE		
		Type de pieds			Type de pieds		
		Type I	Type IV	Type V	Type I	Type IV	Type V
d <sub>1</sub> N <sub>0</sub>	B.M.	3,68	4,38	4,55	3,03	3,36	3,90
	T <sub>1</sub>		-	4,82		-	3,44
	T <sub>2</sub>		4,83	5,05		4,16	4,60
	T <sub>3</sub>		5,22	5,22		3,82	4,81
d <sub>1</sub> N <sub>y</sub>	B.M.	4,43	5,34	4,91	4,29	4,81	4,89
	T <sub>1</sub>		-	5,56		-	5,23
	T <sub>2</sub>		6,05	5,83		5,38	5,61
	T <sub>3</sub>		5,98	5,83		5,90	5,84
d <sub>2</sub> N <sub>0</sub>	B.M.	3,08	3,48	4,03	2,36	2,64	2,84
	T <sub>1</sub>		-	4,32		-	3,12
	T <sub>2</sub>		4,10	4,55		3,32	3,44
	T <sub>3</sub>		4,60	-		3,66	4,09
d <sub>2</sub> N <sub>y</sub>	B.M.	4,56	4,46	4,39	4,60	4,65	4,70
	T <sub>1</sub>		-	4,81		-	5,13
	T <sub>2</sub>		5,07	4,83		5,54	5,50
	T <sub>3</sub>		5,34	5,15		5,85	5,71
d <sub>3</sub> N <sub>0</sub>	B.M.	2,57	2,70	2,64	2,21	2,59	2,57
	T <sub>1</sub>		-	2,99		-	2,59
	T <sub>2</sub>		3,11	3,13		2,86	2,95
	T <sub>3</sub>		-	-		-	-
d <sub>3</sub> N <sub>y</sub>	B.M.	3,64	3,83	3,62	3,85	3,94	3,71
	T <sub>1</sub>		-	3,84		-	4,16
	T <sub>2</sub>		4,11	4,04		4,65	4,20
	T <sub>3</sub>		4,71	-		4,82	-

(1) - En % de la matière sèche - Précision du dosage de l'ordre de 5%  
(Laboratoire d'Analyses Végétales de Bordeaux)

TABLEAU 59 b

1978	Traitements	Tiges	TALENT			CAPITOLE		
			Type I	Type IV	Type V	Type I	Type IV	Type V
$d_1N_0$	B.M.		3,73	4,18	4,47	4,29	4,57	4,76
	T <sub>1</sub>			-	4,79		-	5,25
	T <sub>2</sub>			4,84	5,12		4,93	5,31
	T <sub>3</sub>			5,45	5,64		5,62	5,52
$d_1N_y$	B.M.		5,37	5,24	5,37	5,31	5,06	5,22
	T <sub>1</sub>			-	5,93		-	5,71
	T <sub>2</sub>			6,04	5,97		5,64	5,90
	T <sub>3</sub>			6,38	6,39		6,02	6,27
$d_2N_0$	B.M.		3,59	3,51	3,60	4,11	4,29	4,56
	T <sub>1</sub>			-	3,81		-	4,55
	T <sub>2</sub>			3,63	3,85		5,05	5,13
	T <sub>3</sub>			-	4,29		5,07	5,31
$d_2N_y$	B.M.		4,31	5,27	5,13	5,13	5,13	5,23
	T <sub>1</sub>			-	5,30		-	5,63
	T <sub>2</sub>			5,56	5,60		5,94	6,00
	T <sub>3</sub>			5,98	6,04		6,17	6,08
$d_3N_0$	B.M.		2,49	2,84	2,91	3,45	3,64	3,62
	T <sub>1</sub>			-	2,80		-	3,83
	T <sub>2</sub>			3,07	3,29		4,02	3,93
	T <sub>3</sub>			4,02			4,38	4,31
$d_3N_y$	B.M.		3,80	4,51	4,56	4,72	4,96	5,14
	T <sub>1</sub>			-	4,26		-	5,32
	T <sub>2</sub>			4,78	4,41		5,25	5,39
	T <sub>3</sub>			5,73	5,03		5,56	5,72



-Nombre de feuilles BM	5,9	6,2	5,9	6,2	6,0	6,2	6,0	5,8	5,9	5,7	5,9	6,4	6,0	6,2	6,5			
-Nombre de feuilles T <sub>2</sub>	2,0	2,6	2,5	3,0	2,0	2,6	2,3	2,5	1,8	2,4	1,8	2,5	2,3	2,7	3,0			
-Nombre de feuilles T <sub>3</sub>	1,3	2,0	1,8	2,0	-	1,4	1,7	1,5	1,8	1,7	1,2	1,5	1,7	2,5	2,0 (3)			
-Nombre de feuilles T <sub>4</sub>	0,2	0,8	-	0,2	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	1,0	-			
-Nombre de feuilles T <sub>5</sub>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<b>Types de pieds V</b>																		
-Nombre de tiges/pied	4,8	5,6	-	4,5	2,9	3,4	4,1	3,9	3,5	3,9	3,0	3,1	6,9	3,7	5,9	2,9	3,5	
-Nombre de BM	1,0	1,0	-	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	
-Nombre de T <sub>1</sub>	1,0	1,0	-	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	
-Nombre de T <sub>2</sub>	0,9	1,0	-	0,9	0,9	0,8	1,0	1,0	1,0	0,9	0,8	0,8	1,0	0,9	1,0	0,8	1,0	
-Nombre de T <sub>3</sub>	0,7	0,9	-	0,9	0	0,6	0,9	0,9	0,5	0,8	0,2	0,2	1,0	0,6	1,0	0,1	0,5	
-Nombre de T <sub>4</sub>	0,4	0,8	-	0,3	0	0	0,1	0	0	0,1	-	0,1	0,5	0,9	0	0,6	0	
-Nombre de T <sub>5</sub>	0,8	0,9	-	0,4	0	0	0,1	0	0	0,1	0	0	1,2	1,0	0,2	1,3	0	
(1)-Matière sèche du pied	329	330	147	371	186	300	346	395	240	348	225	247	250	230	234	269	172	257
-Matière sèche du BM	152	157	56	175	127	183	164	186	150	167	155	159	124	116	122	132	113	144
-Matière sèche de T <sub>1</sub>	62	47	32	74	33	49	71	82	30	69	36	50	45	37	44	53	25	54
-Matière sèche de T <sub>2</sub>	67	83	49	78	26	60	65	79	47	71	31	44	45	43	38	51	19	40
-Matière sèche de T <sub>3</sub>	37	33	10	29	-	8	35	48	13	36	3	19	24	24	16	22	12	11
-Matière sèche de T <sub>4</sub>	2	3	-	6	-	-	3	-	-	1	-	5	6	5	7	5	-	3
-Matière sèche de T <sub>5</sub> moyenne	9	7	-	9	-	-	8	-	-	4	-	-	6	5	7	6	3	5
-States : BM			B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>	B <sup>+</sup>
T <sub>1</sub>			B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
T <sub>2</sub>			B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
T <sub>3</sub>			B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
T <sub>4</sub>			B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
T <sub>5</sub>			B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
-Nombre de feuilles BM	6,6	6,5	6,3	6,4	6,0	5,9	6,8	6,9	6,2	6,4	6,0	5,9	6,8	6,9	6,2	6,4	6,0	5,9
-Nombre de feuilles T <sub>1</sub>	3,6	2,0	2,8	3,8	2,5	2,6	3,8	3,6	3,1	3,5	3,0	3,4	3,8	3,6	3,4	3,8	3,4	3,7
-Nombre de feuilles T <sub>2</sub>	3,3	3,4	2,9	3,0	2,4	2,3	3,2	2,7	2,4	2,3	2,9	2,8	3,2	2,7	2,4	2,3	2,9	2,8
-Nombre de feuilles T <sub>3</sub>	1,8	2,5	-	1,7	-	1,5	2,0	1,8	1,3	1,8	1,1	1,3	2,0	1,8	1,3	1,8	1,1	1,3
-Nombre de feuilles T <sub>4</sub>	0,2	1,0	-	1,0	-	-	1,0	1,0	1,1	1,0	-	0,9	1,0	1,0	1,1	1,0	-	0,9
-Nombre de feuilles T <sub>5</sub>																		
Matière sèche/m <sup>2</sup> (g)	30,0	40,7	45,4	67,1	57,4	80,0	32,4	35,8	42,0	65,5	60,7	60,7	21,7	22,8	46,8	56,9	61,8	101,3

(1) en grammes x 10<sup>-3</sup>

(2) non observé (3) effectifs insuffisants. (-) effectif nul

(3)



AXES FACTORIELS DISCRIMINANTS EN FONCTION DES  
VARIABLES DE DEPART NORMEES

AXES  
VARIABLES

	1	2	3
MS.BM	-.1101E+01	-.1466E+01	-.7994E+00
MS.T2	-.3718E+00	.2774E+00	-.1351E+01
MS.T3	.1239E+01	.1213E+01	-.8112E+00
MS.T4	-.3174E+00	.7503E+00	-.3082E+00
MS.PD	.2014E+01	-.1348E+01	.2565E+01
MS.T21	.2746E+00	.8045E+00	.1737E+00
MS.T3P	-.1020E+01	-.1031E+01	-.4198E+00
NBTIG	.4156E+00	-.5157E-01	-.7487E+00
STADE.BM	-.3331E+00	-.1866E+01	-.1253E+01
LG.BM	-.7466E+00	.9417E+00	.4271E+00
LG.1F	.5307E+00	.9562E+00	-.3361E+00
DELTA.LG	.3050E+00	.8881E+00	.4766E+00
STADE.T2	-.1643E+00	.2653E+01	.3761E+00
STADE.T3	-.1232E+00	-.7576E+00	.9248E+00

TABLEAU 61 -

VALEURS des "FISHER"

Nombre de tiges du pied (NBTIG)	18,638	**
Matière sèche du pied (MS.PD)	10,830	**
Matière sèche de la T <sub>3</sub> (MS.T3)	8,097	**
Croissance de la 1ère feuille entre les 2 dates de mesure (DELTA.LG)	5,198	**
Matière sèche du brin-maitre (MS.6M)	4,437	*
Stade de la T <sub>3</sub> (STADE.T3)	3,541	*
Longueur de tige du B.M. (LG.BM)	3,376	*
Longueur de la 1ère feuille à la première mesure (LG.1F)	3,100	*

\*\* Significatif à 1%  
\* " " à 5%

ANNEXE 8

PROTOCOLE EN POTS - VARIETE TALENT - 1978

Notre but étant, dans ce protocole, d'expliciter l'influence d'une carence en azote pour le pied selon le stade de développement auquel elle se produit, nous devons essayer :

- d'une part, d'éliminer les principaux facteurs apparus au champ comme interférant de façon importante sur la réponse de la plante à la richesse azotée du milieu, en particulier : la compétition pour la lumière entre pieds, l'hétérogénéité de micro-milieu entre plantes, la variabilité du matériel végétal ;
- d'autre part, d'assurer une homogénéité des conditions de nutrition azotée entre plantes et de maîtriser la date à laquelle l'azote devient facteur limitant.

1 - ISOLEMENT DU FACTEUR AZOTE

- 1.1. - Les plantes étudiées sont semées en pots (deux plantes par pot) ; les pots subissent une rotation régulière (tous les deux jours) de façon à être soumis à des conditions d'éclairement aussi homogènes que possible, et écartés au fur et à mesure de la croissance pour éviter l'ombrage entre plantes des différents pots.

Dans un pot, les deux pieds sont placés à 10 centimètres l'un de l'autre (diamètre du pot : 16,8 cm). On ne peut exclure une compétition pour la lumière intra-pot en fin de montaison. Mais les observations de la croissance du pied sur le traitement N montrent que celle-ci n'a de toute façon pas commencé avant la méiose (cf. texte.p. 123), période sur laquelle portent nos observations.

- 1.2. - Les plantes sont alimentées en *solution nutritive coulante* (un litre par pot tous les deux jours), équilibrée, pour tous les éléments sauf pour l'azote (cf. infra). Le substrat est ainsi constamment maintenu à une humidité élevée.

- 1.3. - Les conditions d'alimentation azotée sont bien maîtrisées :

- . Nous utilisons un substrat inerte (pouzzolanne, vermiculite, tourbe désactivée dans les proportions 1/3, 1/3, 1/3) (1).
- . Les plantes sont placées *sous serre*, ce qui évite tout risque de lessivage de la solution par les pluies.

---

(1) Mélange utilisé par le Laboratoire de Physiologie Végétale de l'INA-PG.

	Solution nutritive riche (traitement N)	Solution nutritive pauvre (traitements N <sub>A</sub> & N <sub>B</sub> )
<b>ANIONS</b>		
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	12	2
H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	1	1
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0,75	1,5
Cl <sup>-</sup>	-	3
<b>Total</b>	<b>13,75</b>	<b>7,5</b>
<b>CATIONS</b>		
K <sup>+</sup>	5	3
Ca <sup>2+</sup>	2,5	2
Mg <sup>2+</sup>	0,75	1
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	3,0	0,5
<b>Total</b>	<b>11,25</b>	<b>7,5</b>
<b>Concentration ionique totale</b>	<b>25,0</b>	<b>15,0</b>
<b>PH</b>	<b>4,9</b>	<b>5,0</b>

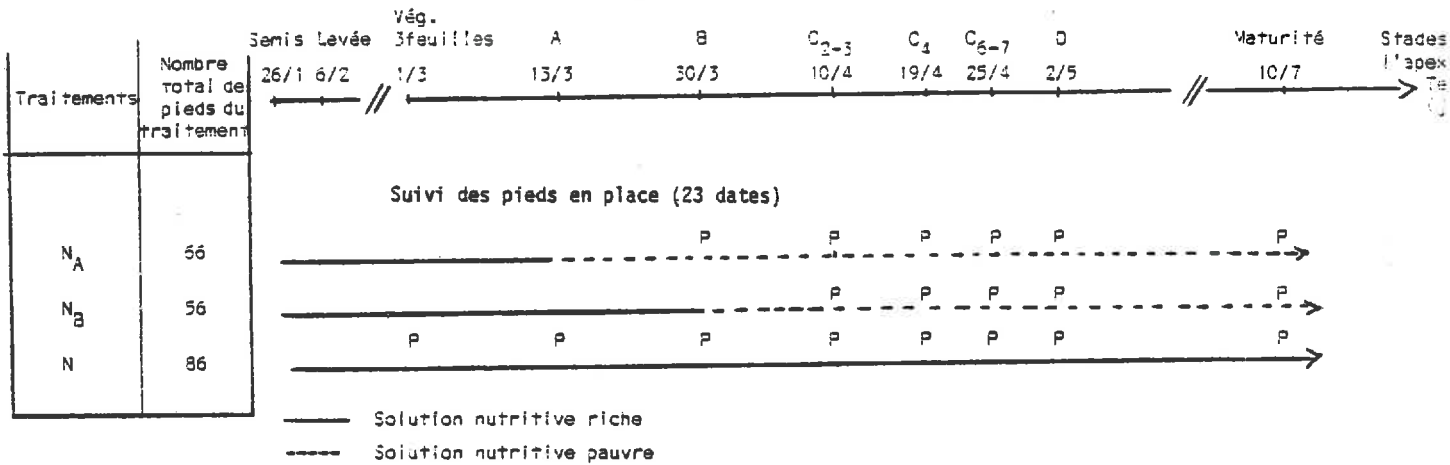
Tableau 62

CONCENTRATIONS IONIQUES DES DEUX SOLUTIONS

NUTRITIVES UTILISEES - (1)

Expériences en pots 1978-79

(1) Compositions mises au point avec l'aide de A. CHAUSSAT.



OBSERVATIONS ET MESURES	
P = Prélèvement de 10 pieds	Identification des différentes tiges du pied (selon le numéro de la feuille axillaire) Pour chaque tige : - Nombre de feuilles (2) - Stades de l'apex (1) - Longueur de tige (et tige+épi) - Poids sec
Suivi des pieds en place	A la levée : Longueur de la 1ère feuille le 6/2 et le 15/2 Ensuite : Séquence du tallage du pied (tiges visibles au-dessus de la ligule de la feuille axillaire) : Pour chaque tige : nombre de feuilles (2)

Note : Les températures ont été enregistrées sur toute la période de végétation

- (1) cf. échelle de notation des stades
- (2) Une feuille est notée quand elle dépasse la ligule de la feuille engainante en montrant : p : feuille "pointe" de 10mm  
e : feuille encore enroulée  
 : feuille totalement déroulée

POTS 1978 - VARIÉTÉ TALENT - PROTOCOLE

Tableau 63

## 2 - HOMOGENEISATION DU MATERIEL VEGETAL

- Les grains ont été calibrés au tamis de 3,2 mm et triés sur :
  - . leur vitesse de germination (1) : n'ont été retenus que les grains germés au bout de vingt-quatre heures à 20°C.
  - . l'état de croissance des racines et du coléoptile après vernalisation (2) : seuls les grains ayant un coléoptile de 5 à 15 mm et des racines séminales intactes ont été repiqués ;
  - . le grain est positionné à 2,5 cm de la surface du substrat.

## 3 - LES TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

- Nombre total de pieds implantés : 208 (repiquage le 28 janvier)
- Deux types de solutions nutritives sont utilisées (Tab. 62).
  - . Une solution riche en azote, surtout nitrique (type solution acidophile de COIC et LESAINTE, 1970).
  - . Une solution très appauvrie en azote et rééquilibrée par rapport aux autres éléments.
- Les traitements : Du semis au stade A du brin-maitre, tous les pieds sont alimentés en solution riche. A ce stade, puis au stade B, un lot de pieds est extrait du lot initial et alimenté jusqu'à leur prélèvement en solution pauvre (traitement N<sub>A</sub> et N<sub>B</sub> respectivement).

(Avant le changement de régime nutritif, nous procédons à un lessivage à l'eau permutée).

## 4 - LES OBSERVATIONS ET MESURES CONSIGNEES DANS LE TABLEAU 63 PORTENT SUR :

- 1.1. - *Un suivi des pieds en place* : Tous les pieds ont été suivis de la levée jusqu'au stade C<sub>3</sub>- C<sub>4</sub> (13 avril).  
*Nous pouvons ainsi reconstituer l'histoire précoce de chaque pied prélevé.*
- 1.2. - *Des prélèvements destructifs*, régulièrement échelonnés du stade A au stade D du brin-maitre : dix pieds sont prélevés sur chacun des traitements existants, à chaque date de création d'un nouveau traitement et à quelques dates intermédiaires. Le choix d'un échantillon de dix pieds reposait sur une prévision d'homogénéité de comportement, dans des conditions de milieu aussi peu variables, plus importante que celle observée. Nous avons pu constater l'existence de plusieurs types de pieds (IV<sub>A</sub>, IV<sub>B</sub>, V<sub>A</sub>, V<sub>B</sub>), les mêmes que ceux observés au champ (voir texte p.79). De manière à tenir compte de cette hétérogénéité de comportement que révélait le suivi en place, chaque prélèvement a été échantillonné dans chaque groupe IV<sub>A</sub>, IV<sub>B</sub>, V<sub>A</sub>, V<sub>B</sub>, proportionnellement à l'importance de ces groupes dans l'échantillon total. La plupart des résultats présentés dans le texte, sont relatifs au type V<sub>A</sub>, le plus représenté et le plus homogène.

---

(1) La radicule perce l'enveloppe (point blanc)

(2) Vernalisation artificielle, en chambre froide à 1°C pendant 4 semaines, de grains germés (la radicule perce l'enveloppe)

Les effectifs de pieds étudiés pour ce type par traitement et par date sont de quatre à six pieds.

5 - PROCOLE COMPLEMENTAIRE EN 1979

- Le même type de protocole a été reconduit en 1979 de manière à observer l'état racinaire des différentes tiges du pied dont l'interprétation des résultats de 1978 suggérait l'importance (voir texte p. 131).

Deux traitements seulement ont été maintenus :

$N_A$  et N (définis de la même manière qu'en 1978).

- Les seules observations en place ont été limitées à la mesure de la vitesse de croissance de la première feuille à la levée.
- Les prélèvements ont été plus fréquents qu'en 1978, de façon à pouvoir dater l'apparition des racines d'une tige par rapport au stade de celle-ci. Neuf prélèvements distants de quatre à six jours aux stades  $A_{6-8}$ ,  $B_{II}$ ,  $C_4$ ,  $C_5$ ,  $C_6$  (= écartement des stigmates), D, gonflement, floraison. A chaque prélèvement, quatorze pieds ont été observés.
- Aux mesures et observations de 1978 (Tab. 63) s'ajoutent pour chaque tige la mesure de la racine adventive la plus longue.

=====

ANNEXE 9

RELATIVE A LA SECONDE PARTIE, B I  
REGRESSION ET CROISSANCE

	$d_1$				$d_2$				$d_3$			
	$N_0$	$N_{x=0}$	$N_x$	$N_{x=140}$	$N_0$	$N_{x=40}$	$N_x$	$N_{x=140}$	$N_0$	$N_{x=40}$	$N_x$	$N_{x=140}$
TALENT	58 <sup>(1)</sup> (408) <sup>(2)</sup>	72 (662)	78 (611)	81 (630)	55 (643)	65 (561)	66 (907)	79 (775)	53 (756)	61 (920)	61 (863)	73 (914)
CAPITOLE	49 (372)	60 (485)	62 (580)	57 (567)	49 (599)	59 (599)	49 (756)	58 (573)	49 (706)	54 (636)	61 (725)	47 (983)
TALENT	54 (475)	58 (677)	72 (815)	75 (659)	45 (755)	69 (1104)	60 (930)	75 (953)	53 (1099)	56 (1308)	62 (1352)	67 (1058)
CAPITOLE	42 (486)	55 (582)	49 (690)	55 (500)	39 (669)	63 (834)	59 (904)	66 (804)	38 (893)	50 (1203)	49 (1060)	58 (1046)

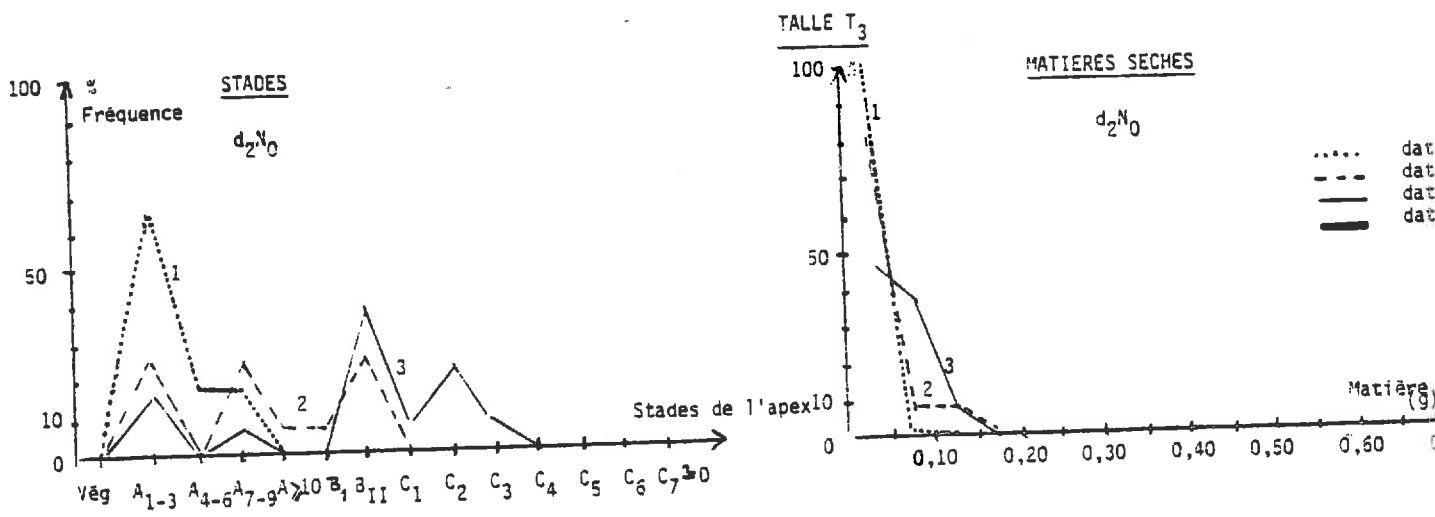
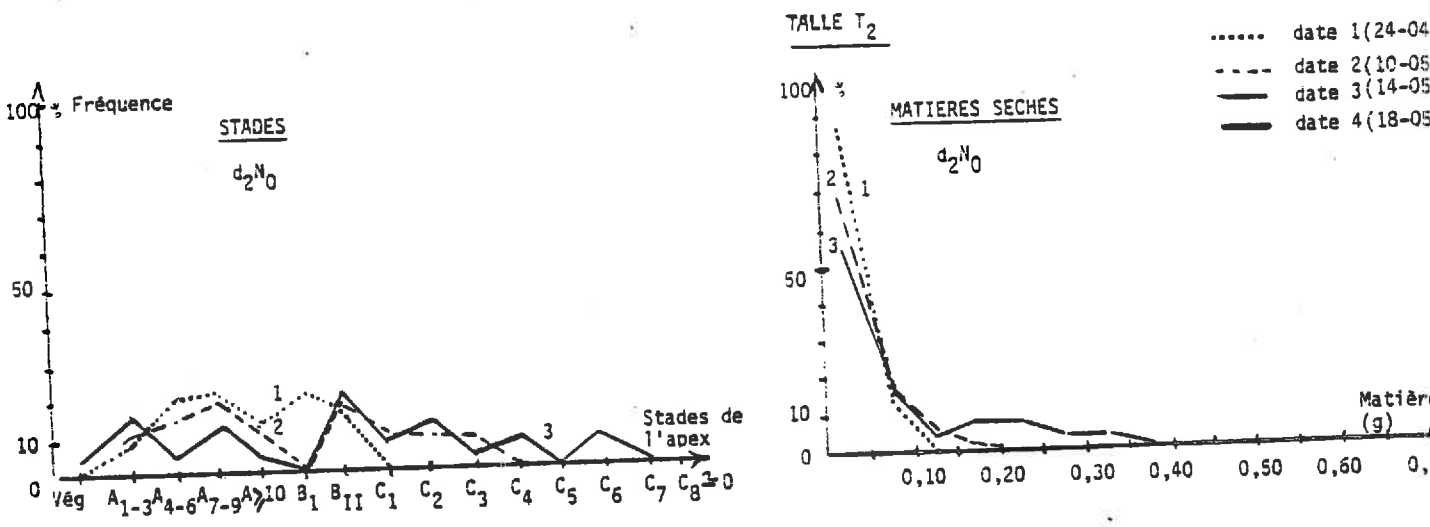
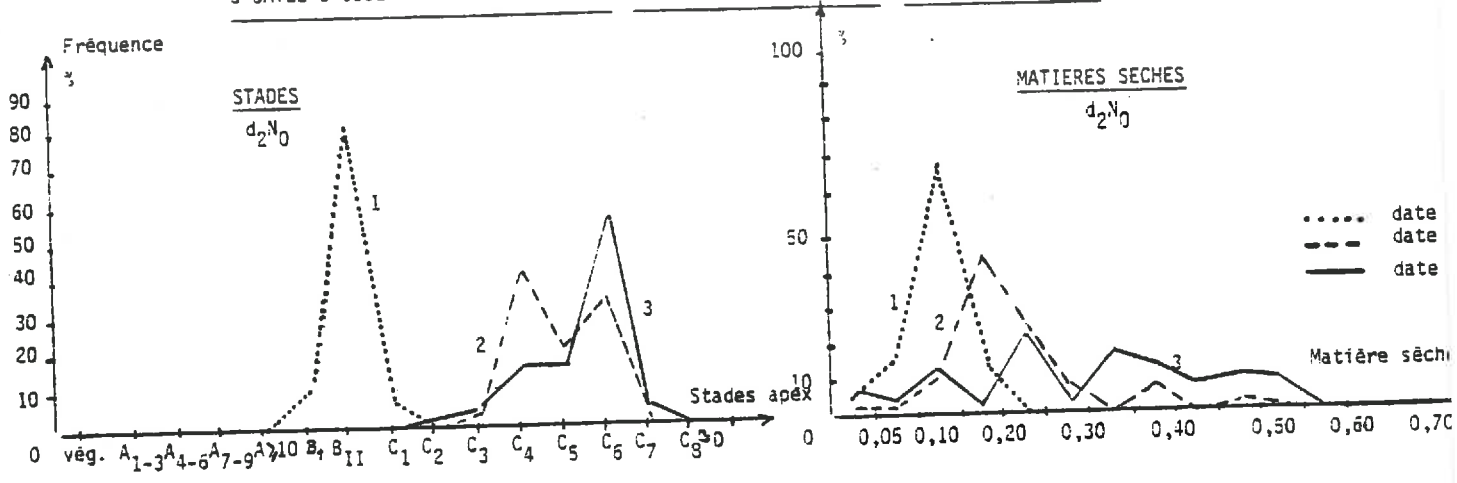
TABLEAU 64 PROPORTIONS (%) DE TIGES HERBACEES AYANT EVOLUE EN EPI SUR LES DIFFERENTS TRAITEMENTS

(Prélèvement récolte)

(1) : Pourcentage de tiges

(2) : Nombre total de tiges par mètre carré

- EVOLUTION DES DISTRIBUTIONS DES STADES ET DES MATIERES SECHES D'UNE POPULATION DE TIGES DE RANG DONNE POUR 3 DATES D'OBSERVATIONS SUCCESSIVES (Exemple de TALENT 1978, Traitements  $d_2N_0$ ) a - BRIN-MAITRE



TALENT 1977  
 Traitement d<sub>2</sub>N<sub>0</sub>

MONTANT      REGRESSANT

— BM — + —

— T<sub>1</sub> — + —

— T<sub>2</sub> — + —

..... T<sub>3</sub> ..... + ..... + .....

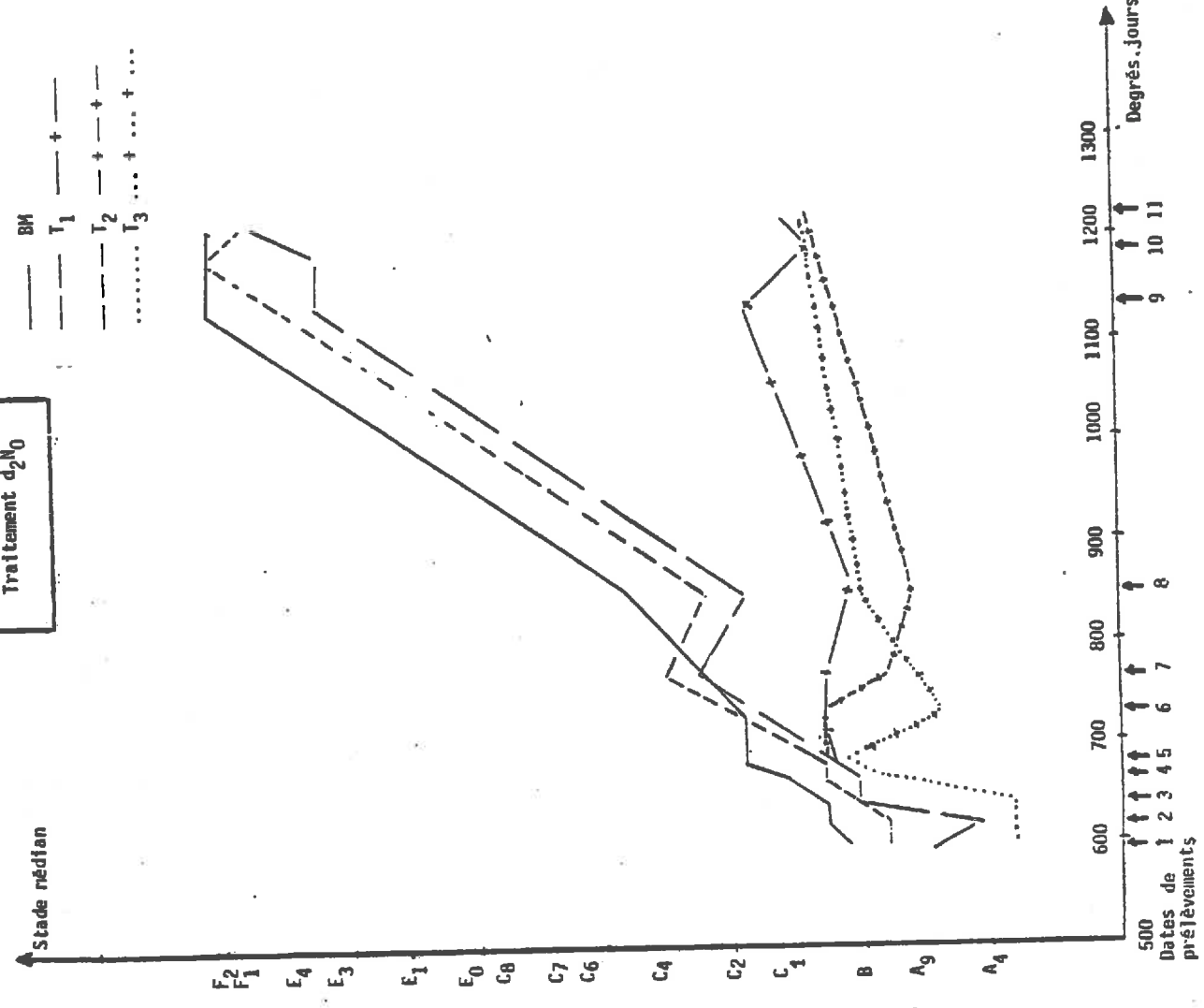
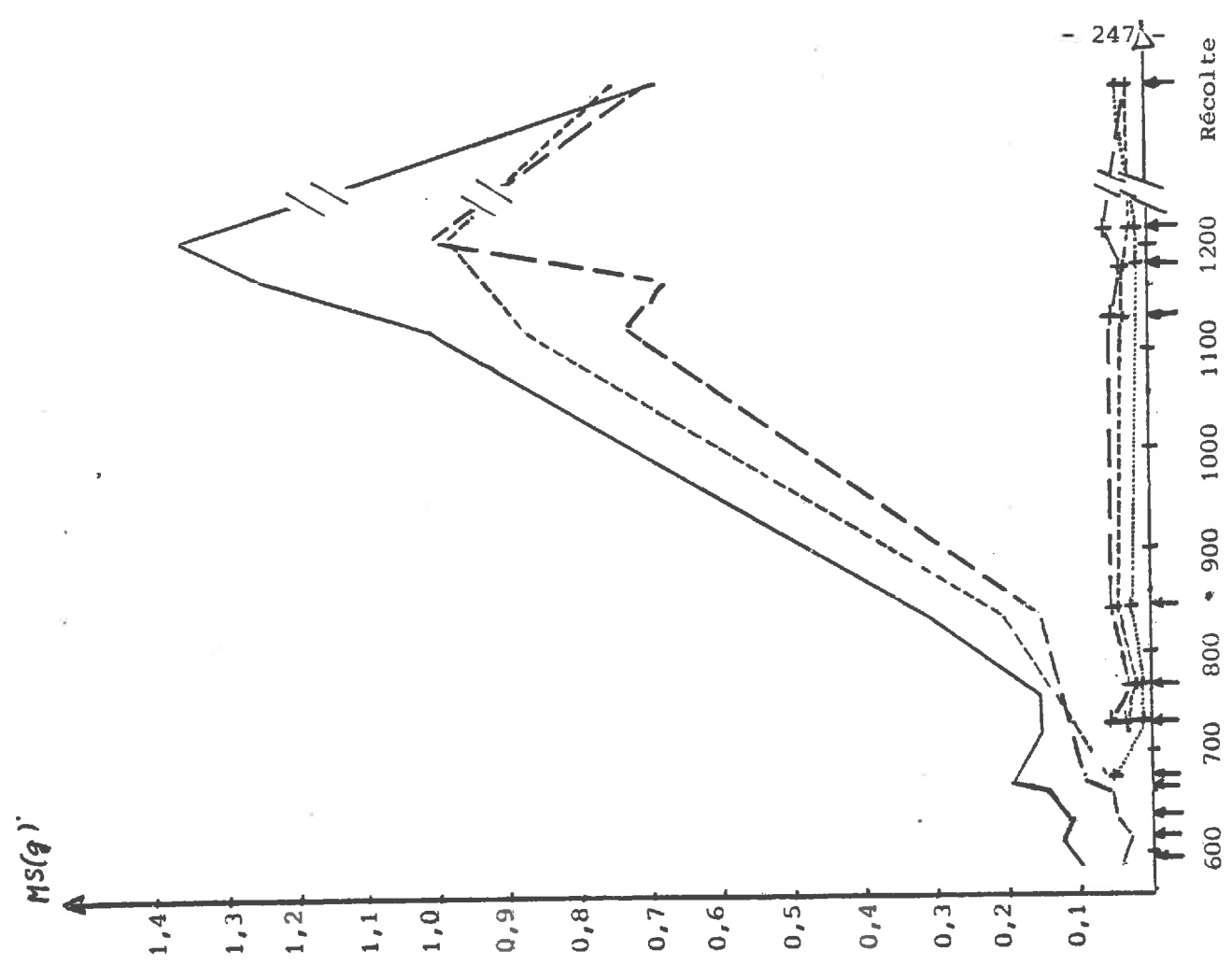
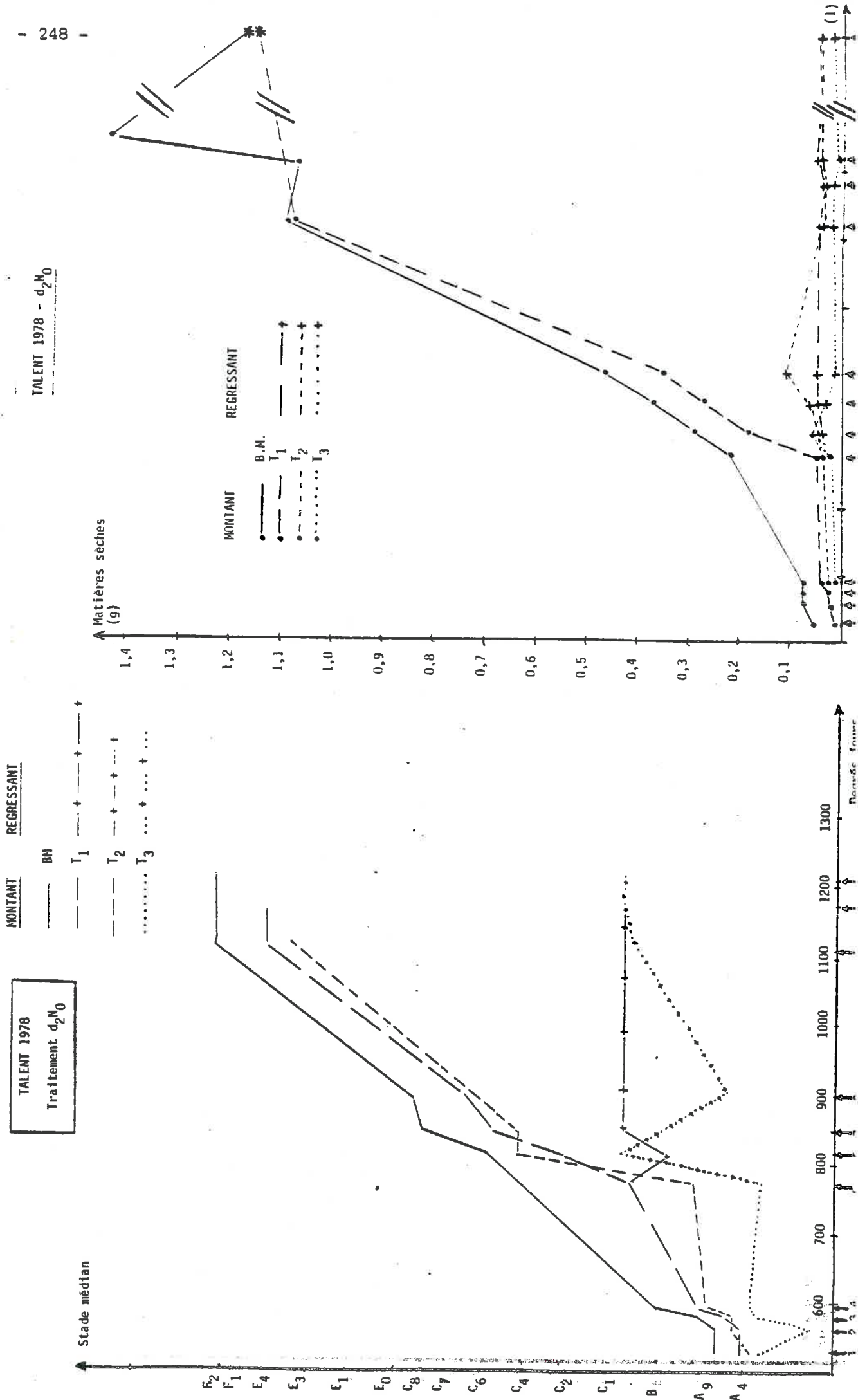




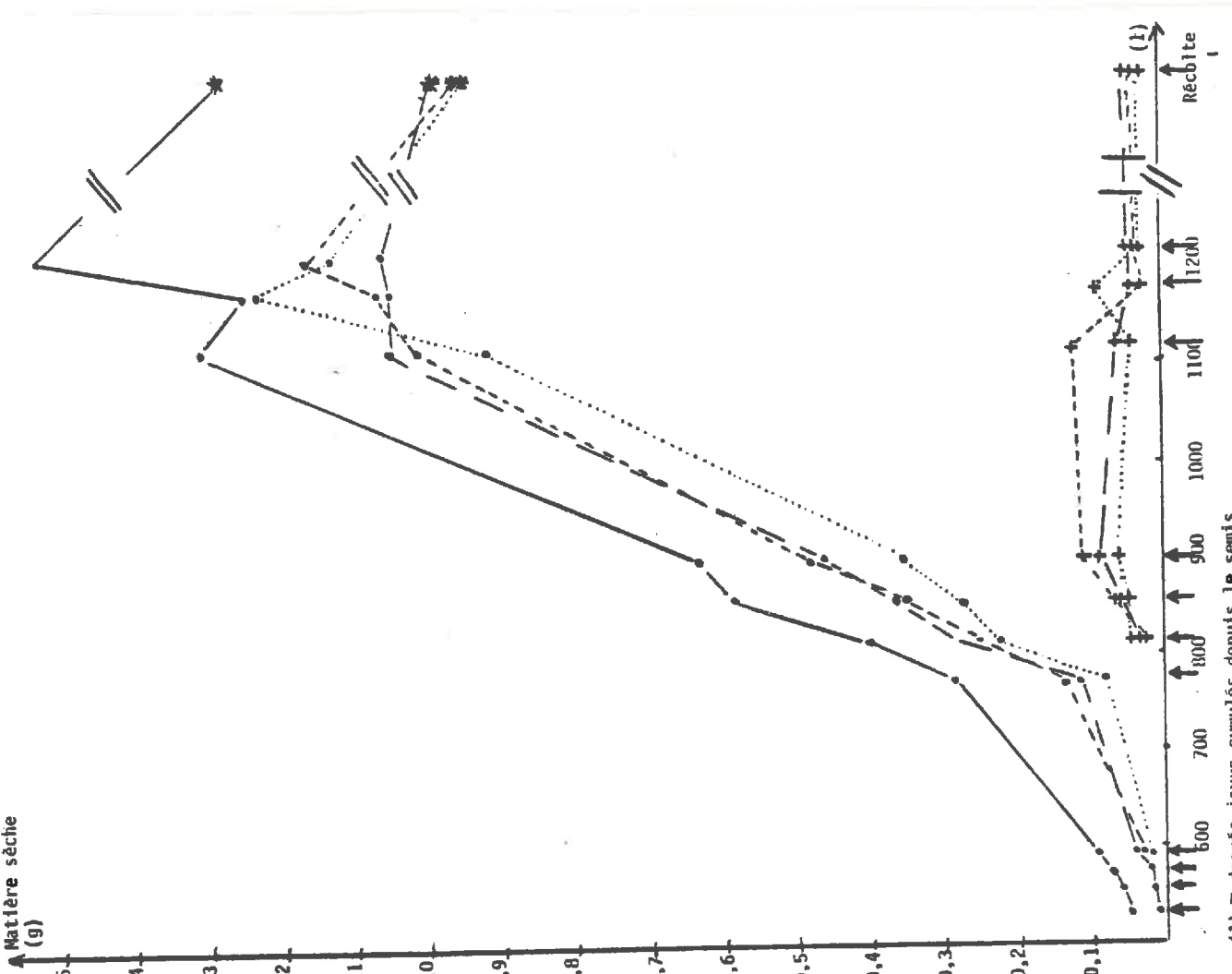
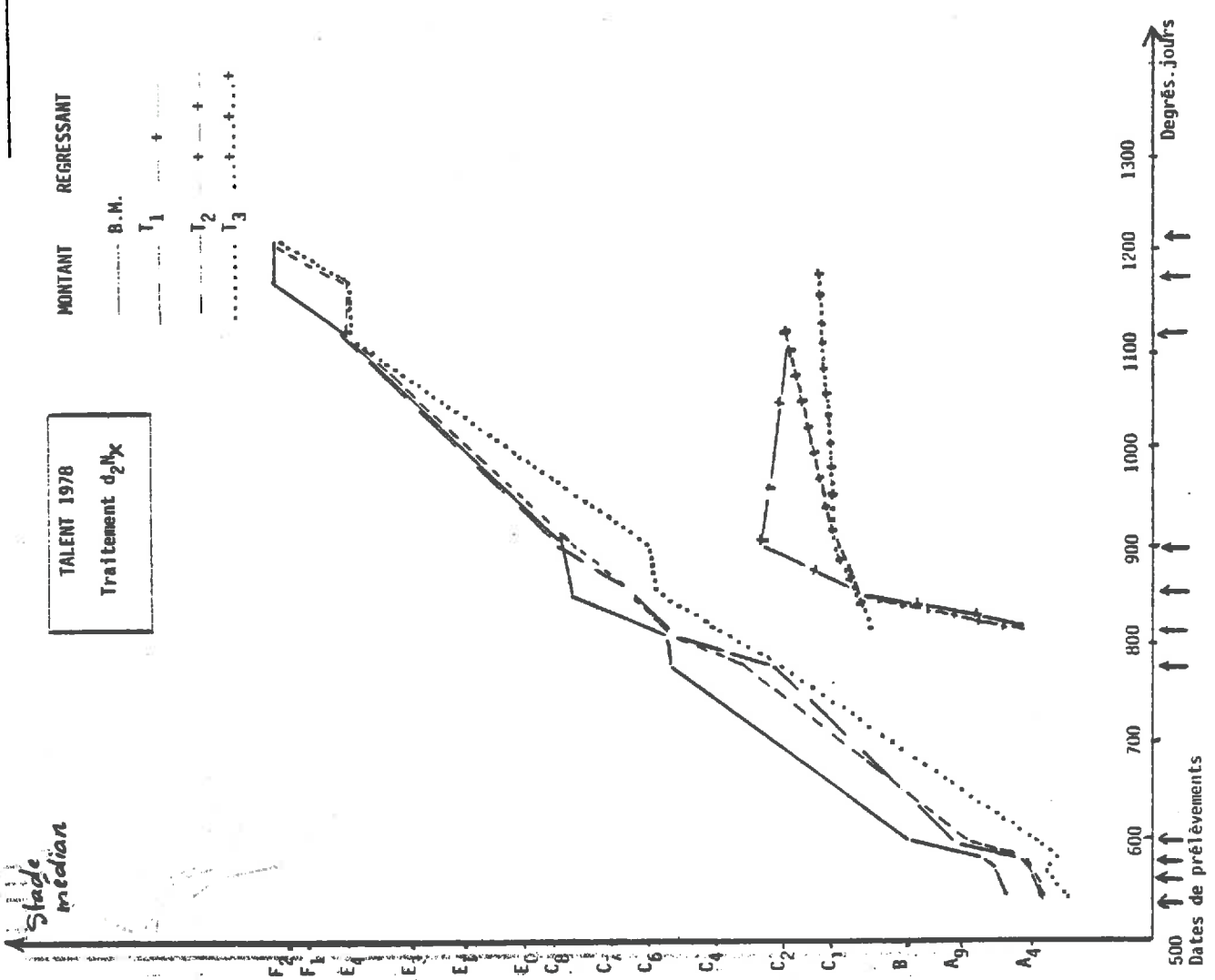
FIGURE 40 b - EVOLUTION DES STADES ET MATIERES SECHES  
DES TIGES REGRESSANT ET MONTANT - 1978



Stade  
median

TALENT 1978  
Traitement  $d_2^{Hx}$

MONTANT      REGRESSANT  
B.M.      +  
T<sub>1</sub>      +  
T<sub>2</sub>      +  
T<sub>3</sub>      +



(1) Σ degrés-jours cumulés depuis le semis

Séquence des tiges épis du pied à la récolte	TALENT			CAPITOLE		
	$d_1^N \times 140$	$d_2^N \times 140$	$d_3^N \times 140$	$d_1^N \times 140$	$d_2^N \times 140$	$d_3^N \times 140$
B.M.		10	9	11	8	33
B.M.-T <sub>1</sub>		30	36			4
B.M.-T <sub>1</sub> -T <sub>2</sub>		45	38		25	
B.M.-T <sub>1</sub> -T <sub>2</sub> -T <sub>3</sub>		5	9		67	10
B.M.-T <sub>1</sub> -T <sub>2</sub> -T <sub>3</sub> -T <sub>4</sub>	56			44		
B.M.-T <sub>1</sub> -T <sub>2</sub> -T <sub>3</sub> -T <sub>4</sub> -T <sub>5</sub>				11		
B.M.-T <sub>1</sub> -T <sub>2</sub> -T <sub>3</sub> -T <sub>4</sub> -T <sub>5</sub>	33			33		
<b>T<sub>1</sub> non montée :</b>						
B.M.-0-T <sub>2</sub>		5	6			43
B.M.-0-T <sub>2</sub> -T <sub>3</sub>	1	5	2			10

Moyennes tous traitements = 10%

Effectifs pieds : (9) (20) (47) (9) (12) (21)  
= 100%

**TABLEAU 69 - PROPORTIONS DES DIFFERENTES SEQUENCES DE TIGES EPIS SUR LES TRAITEMENTS EN SITUATION DE COMPETITION POUR LA LUMIERE (pieds de type V) - 1978**

Les exceptions à la règle : T<sub>i</sub> et T<sub>i+n</sub> ne montent pas, sont encadrées en traits doubles.

## ANNEXE 11

### CAMPAGNE 1978-79 - MILIEU, DISPOSITIF ET CONTRÔLES

Le dispositif sur lequel nous avons travaillé en 1979 a été implanté dans la même région que nos essais de 1977 et 1978, dans le cadre d'une autre étude de la Chaire d'Agronomie (menée en collaboration avec le CETA de ROMILLY-sur-SEINE). Nous ne détaillerons de cette campagne que certains aspects pouvant éclairer nos résultats.

#### 1 - SOLS

Les cultures suivies étaient implantées sur des parcelles de "Terres Blanches" (type de sol de nos essais de 1977 et 1978) et de "Terres Rouges", qui sont les deux types de sol dominants dans la région.

Le profil type et le comportement des cultures sur terre blanche sont décrits en annexe 3, p. 215.

"Les terres rouges sont des rendzines ou des sols bruns calcaires développés sur paléosols cryoturbés ou sur des matériaux colluviaux" (SEBILLOTTE et al., 1978). Au printemps, elles se réchauffent plus vite que les terres blanches mais n'assurent généralement pas en fin de végétation, une alimentation hydrique aussi bonne ; la craie y est en effet souvent profonde ou inaccessible aux racines du fait de la présence d'horizons encroûtés.

#### 2 - CLIMAT (Tab.70)

La campagne 1978-79 est marquée par :

- Un automne sec qui a rendu difficile le travail du sol avant semis des blés.
- Un hiver pluvieux, suivi d'un mois de mars également pluvieux ; les reliquats d'azote nitrique en sortie d'hiver qui s'ensuivent sont faibles.
- *Un hiver exceptionnellement froid*, marqué en particulier par une chute de température de 25°C en douze heures le 31 décembre et par plusieurs périodes froides en janvier et février. Il en est résulté de très nombreuses disparitions de pieds par gel physiologique ou déchaussement, qui ont justifié le *resemis de nombreuses parcelles à la mi-février*.
- Un printemps frais (températures inférieures aux normales de 1°C en avril et mai).
- Un déficit climatique débutant tardivement (mai) mais atteignant fin juillet une valeur proche de la normale (145 mm pour 170 mm).

L'alimentation hydrique n'a donc en aucun cas été limitante pendant l'élaboration du nombre d'épis.

de dix placettes par traitement ; la taille d'une placette a été adaptée à la densité du peuplement :

: trois lignes contiguës sur un mètre pour moins de cent pieds par mètre carré ;

: trois lignes contiguës sur cinquante centimètres pour cent à cent cinquante pieds au mètre carré ;

: deux lignes contiguës sur cinquante centimètres pour plus de cent cinquante pieds au mètre carré.

- Les nombres de talles, poids secs et nombres de feuilles des différentes talles, proportions des types de pieds n'ont été mesurés sur cent pieds par traitement, échantillonnés sur les placettes.

Le stade de l'apex, les longueurs de tige et, pour certaines situations, la longueur des racines de chacune des tiges du pied ont été observés sur dix de ces cinquante pieds.

- Nombre d'épis au mètre carré

Les comptages ont été faits sur dix placettes de deux lignes sur cinquante centimètres (un mètre pour moins de cent pieds au mètre carré) par traitement.

=====

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

Faint, illegible text covering the majority of the page, possibly bleed-through from the reverse side.

Very faint line of text, possibly a signature or a specific reference.

Very faint text at the bottom of the page, including what appears to be a date and possibly a name.

- AASE, J.K. 1978. Relationship between leaf area and dry matter in winter wheat. *Agron. J.*, 70, 563-564.
- ADAMS, M.W., GRAFIUS, J.E. 1971. Yield component compensation. Alternative interpretations. *Crop Sci.*, 11, 33-35.
- ANGUS, J.F., MONCUR, M.W. 1977. Water stress and phenology in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 28, 177-181.
- ASPINALL, D. 1961. The control of tillering.  
I - The pattern of tillering and its relations to nutrient supply. *Aust. J. Biol. Sci.*, 14(4), 493-505.
- ASPINALL, D. 1963. The control of tillering in the barley plant.  
II - The control of tiller-bud growth during ear development. *Aust. J. Biol. Sci.*, 16(2), 285-304
- ASPINALL, D., PALEG, L.G. 1964. Effects of day length and light intensity on growth of barley.  
III - Vegetative development. *Aust. J. Biol. Sci.*, 17(4), 807-822.
- AUNG, H. 1971. Shoot relationships in the plant root and its environment. *In: The Plant Root and its Environment*, p. 29-61.
- AUSTIN, R.B., JONES, H.G. 1975. The physiology of wheat. *A. Rep. 1974. Plant Breed Inst. Cambridge Inst. 1975*, 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.
- BALDY, Ch. 1972 et 1973. Sur l'énergie active en photosynthèse ; son utilisation par des graminées au cours de leur développement. *Ann. Agron.*, 23(5), 685-699.  
24(1), 1-31
- BALDY, Ch. 1973. Progrès récents concernant l'étude du système racinaire du blé. *Ann. Agron.* 24(2), 241-276.
- BALDY, Ch. 1973. Contribution à l'étude de l'extinction de l'énergie d'origine solaire dans des peuplements de blé tendre (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). *Ann. Agron.*, 24(5), 507-532.



- CHAUSSAT, R., BOUINOT, D. 1975. Hétérogénéité de la germination des grains de l'épi de blé (*Triticum aestivum* L. em. Thell.).  
*C.R. Acad. Sc. Paris*, 281, 527-530.
- CHAUSSAT, R., LE DEUNFF, Y. 1975. La germination des semences.  
*Gauthier-Villars*, 232 pp.
- CLEMENTS, E., WEAVER, J.E., HANSON, H.C. 1929. Plant competition. An analysis of community functions.  
*Pub. by Carnegie Inst., Washington*.
- COIC, Y. 1950. Influence de l'époque d'apport des engrais azotés sur les composantes du rendement du blé.  
*C.R. Acad. Agric. Fr.*, 231-234.
- COIC, Y. 1956. La nutrition et la fertilisation azotée du blé d'hiver.  
*Ann. Agron.*, 7(1), 115-131.
- COIC, Y. 1959. Recherches sur le meilleur équilibre densité de plantes-fertilisation azotée du blé d'hiver.  
*Ann. Physiol. vég.*, 1(1), 53-58.
- COIC, Y., LESAINTE, C. 1975. La nutrition minérale et en eau des plantes en horticulture avancée.  
*Doc. Techn. S.C.P.A.*, 1975, 1-22.
- CONNOR, D.J., CARTLEDGE, O. 1971. Structure and photosynthesis of wheat community.  
*J. appl. Ecol.*, 8, 469-476.
- COOPER, J.P., BREESE, E.L. 1971. Plant breeding ; forage grasses and legumes.  
*In : Potential Crop Production*, 295-318.
- DAY, A.D., INTALAP, S. 1970. Some effects of soil moisture stress on the growth of wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.).  
*Agron. J.*, 62, 27-29.
- DELECOLLE, P., SIMON, J.C. 1976. Quelques problèmes posés par l'étude quantitative de la croissance et du développement des végétaux : conséquences méthodologiques.  
*C.R. Table Ronde C.N.R.S. "Ecosystèmes bocagers"*, Rennes 1976, 283-292.
- VAN DOBBEN, W.H. 1966. Systems of management of cereals for improved yield and quality.  
*In : The growth of cereals and grasses (Milthorpe-Irvins, Eds.)* 320-

- DOOD, J.D., VAN AMBURF, G.L. 1970. Distribution of Cs<sup>134</sup> in *Andropogon scoparius* Michx. clones in two native habitats. *Ecology*, 51(4), 685-689.
- DONALD, C.M. 1951. Competition among pasture plants.  
I - Intraspecific competition among annual pasture plants. *Aust. J. Agric. Res.*, 2, 355-378.
- DONALD, C.M. 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.*, 15(1), 1-114.
- DONALD, C.M. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17, 385-403.
- DURAND, R. 1967. Action de la température et du rayonnement sur la croissance. *Ann. Physiol. vég.*, 9(1), 5-27.
- DUTIL, P., BALLIF, J.L. 1968. Sur la présence fréquente en Champagne Crayeuse de rendzines développés sur paléosols cryoturbés. *Sciences du sol*, 2, 79-80.
- ENGLEDOW, F.L., WADHAM, S.M. 1923. Investigations on yield in the cereals. *J. Agric. Sci.*, 21, 390-439.
- EVANS, G., CLIFFORD. 1972. The quantitative analysis of plant growth. *Stud. Ecol.*, 1, 734 pp.
- EVANS, L.T., WARLAW, I.F., FISHER, R.A. 1975. Wheat. In : *Crop Physiology* (Evans L.T. Ed., Cambridge University Press). 5, 101-149.
- EVANS, L.T. 1978. The influence of inadvance before and after anthesis on grain yield and its components in microcrops of wheat grown in a constant day length and temperature regime. *Field Crop Res.*, 1, 5-19.
- FEILLET, P. 1965. Contribution à l'étude des protéines de blé. Influence des facteurs génétiques, agronomiques et technologiques. *Ann. Technol. agric.* 14(1, Hors Série).
- FLEURY, A. 1974. Interprétation d'un essai de lutte contre le chiendent : nécessité d'une analyse fine de la situation. *G.R. Acad. Agric. Fr.*, 3, 233-239.

- HALSE, N.J., WEIR, R.N. 1974. Effects of temperature on spikelet number of wheat.  
*Aust. J. Agric. Res.*, 25, 687-695.
- HEBERT, J. 1969. La fumure azotée du blé tendre d'hiver.  
*B.T.I.*, 244, 755-766.
- HEBERT, J. 1973. Efficacité et rentabilité des engrais azotés.  
*Bull. Assoc. fr. Etud. Sol*, 199-205.
- HENIN, S., GRAS, R., MONNIER, G. 1969. Le profil cultural.  
*Masson Ed.* 320 pp. 2ème édition.
- HODGES, T., KANEMASU, E.T. 1977. Modeling dry matter production of winter wheat.  
*Agron. J.*, 69, 974-978.
- HOLLIDAY, R. 1960. Plant population and crop yield.  
*Nature*, 186, N°4718-224.
- HOUDARD, Y. 1978. Influence de la date de semis sur le développement et le rendement du blé d'hiver dans l'Est de la France.  
*S.E.I.-I.N.R.A.*, 32 pp.
- HUET, Ph. 1977. Contribution à l'étude des effets résiduels des cultures.  
*Thèse Docteur Ingénieur, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay.*
- ISHAG, H.M., TAHA, M.B. 1974. Production and survival of tillers of wheat and their contribution to yield.  
*J. Agric. Sci., Cambridge*, 83, 117-124.
- INSTITUT TECHNIQUE DES CEREALES ET DES FOURRAGES. 1978. La fertilisation azotée du blé.  
*Brochure : La fertilisation du blé.*
- JACQUARD, P. 1973. Glossaire des termes et définitions.  
6ème version. Jacquard Ed., Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis EMBERGER. B.P. 505, 34033 MARSEILLE.
- JACOB, E.H. 1975. Wheat quality.  
*In : Aust. Field Crops 1 (Lazenby-Matheson, Eds.)*, 122-152.
- JENNER, C.F. 1976. Physiological investigations on restrictions to transport of sucrose in ears of wheat.  
*Aust. J. Plant. Physiol.* 3, 337-347.
- JEWIS, O.R. 1966. Morphological and physiological aspects of growth of grasses during the vegetative phase.  
*In : Growth of cereals and grasses (Milthorpe-Irvins, Eds.)*, 39-56.

- JONARD, P. 1951. Les blés tendres cultivés en France (*Triticum vulgare* Vill.). Détermination et caractéristiques culturales. I.N.R.A., 491 pp.
- JONARD, P., KOLLER, J. 1951. Les facteurs de la productivité chez le blé. Résultats obtenus en 1946 et 1949. *Ann. Amélior. Plant.*, 1(3), 256-276.
- JONARD, P., KOLLER, J., VINCENT, A. 1952. Evolution de la tige et de l'épi chez la variété de blé Vilmorin 27 au cours de la période de reproduction. *Ann. Amélior. Plant.*, 2(1), 31-54.
- JONARD, P. 1956. Etude critique de quelques techniques culturales pouvant être appliquées au blé dans la moitié nord de la France. *B.T.I.*, 114, 763-769.
- JONARD, P. 1960. Etude des caractéristiques physiques du grain de blé tendre. *Ann. Amélior. Plant.*, 10(3), 237-273.
- JONARD, P. 1964. Etude comparative de la croissance de deux variétés de blé tendre. *Ann. Amélior. Plant.*, 14(2), 101-130.
- 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.
- KIRBY, E.J.M. 1974. Ear development in spring wheat. *J. Agric. Sci. Cambridge*, 82, 437-487.
- KIRKHAM, M.B., AHRING, R.M. 1978. Leaf temperature and internal water status of wheat grown at different root temperatures. *Agron. J.*, 70, 657-662.
- KOLLER, J. 1962. Nouvelles perspectives dans le domaine de la sélection du blé pour la résistance au froid. *Journées nationales d'études théoriques et pratiques "Séminces"*. Bourg-en-Bresse. I.T.C.F., 11-19.
- KVĚT, J., ONDOK, J.P., NEČAS, J., JARVIS, P. 1971. Methods of growth analysis. In : *Plant photosynthetic production. Manual of methods*, 10, 343-384.
- LANGER, R.H.M. 1959. Growth and nutrition of Timothy (*Phleum pratense* L.). IV - The effect of nitrogen, phosphorus and potassium supply on growth during the first year. *Ann. appl. Biol.*, 47(2), 211-221.

DE WIT, C.T. 1971. A dynamic model of plant and crop growth.  
*In : Potential Crop Production, 117-142 (Warring-Cosper Eds).*

YU, O. GINTZBURGER, G., GOUNOT, M. 1975. Modèle de fonctionnement d'un peuplement  
de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) en phase végétative. Approche morpho-  
génétique.  
*Oecol. Plant.*, 10(2), 107-139.

=====