

un point sur...

élaboration du rendement des principales cultures annuelles

L. Combe, D. Picard, coordinateurs

INRA
EDITIONS

n point sur...

1

élaboration du rendement des principales cultures annuelles

L. Combe, D. Picard, coordinateurs

UN POINT SUR...

Ouvrages parus dans la même collection :

Les systèmes de culture

L. COMBE, D. PICARD, coord.

1990, 196 p.

Phytoprotecteurs, protection des plantes, biopesticides

P. BYE, C. DESCOINS, A. DESHAYES, coord.

1991, 178 p.

Le magnésium en agriculture

C. HUGUET, M. COPPENET, coord.

1992, 276 p.

Agricultures et société

C. COURTET, M. BERLAN-DARQUE, Y. DEMARNE, éd.

1993, 326 p.

© INRA, Paris, 1994

ISBN : 2-7380-0537-3

Il est interdit de reproduire intégralement ou partiellement le présent ouvrage – loi du 11 mars 1957 – sans autorisation de l'éditeur ou du Centre Français d'exploitation du droit de Copie, 6 bis rue Gabriel Laumain – 75010 PARIS

Sommaire

Introduction	
D. PICARD	5
La notion de plante modèle	
A. FLEURY	7
<i>Les céréales</i>	
L'élaboration du rendement du blé, base pour l'étude des autres céréales à talles	
J.M. MEYNARD, M. SEBILLOTE	31
Elaboration du rendement chez le riz	
J.M. BARBIER	53
Elaboration du rendement chez le maïs	
F. RUGET	73
<i>Les oléagineux</i>	
Ecophysiologie et élaboration du rendement du tournesol Principaux caractères	
R. BLANCHET	87
Schéma d'élaboration du rendement chez le Colza d'hiver	
A.M. TRIBOI-BLONDEL	101
<i>Les protéagineux</i>	
Construction d'un schéma d'élaboration du rendement pour le Pois protéagineux	
O. TURC	113
Mise en évidence des facteurs climatiques intervenant dans l'élaboration du rendement de la Féverole de printemps	
D. POULAIN	123
Chronologie de la mise en place des appareils végétatif et reproducteur chez le Lupin blanc : déterminisme des changements de phases	
G. DUTHION	133

L'élaboration du rendement

Les espèces à organes tubérisés

La betterave sucrière	
J. CANEILL	143
Ecophysiologie du topinambour	
J. BARLOY	155
Principaux facteurs influençant le rendement d'une culture de Pomme de terre	
M. LE NARD	169
L'élaboration du rendement : une démarche de plus en plus intégratrice	
L. COMBE	181
Conclusion	
D. PICARD	187
Glossaire	190

Introduction

Didier Picard
INRA, Département d'Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon

Les recherches en agrophysiologie visent à comprendre le fonctionnement des peuplements végétaux cultivés. Si elles sont structurées en vue d'expliquer comment s'est élaboré le rendement produit par ces peuplements sous l'influence des techniques culturales mises en oeuvre, cela permet d'obtenir des modèles d'aide à la décision pour construire des systèmes de culture répondant à des objectifs précis.

L'élaboration du rendement implique l'enchaînement de multiples mécanismes liés à la croissance et au développement des peuplements végétaux cultivés à travers la morphogénèse et le fonctionnement des organes des plantes qui les constituent, en relation avec les facteurs et conditions du milieu.

Les grandes fonctions physiologiques sont les mêmes, en première analyse, chez les végétaux cultivés. Par contre, la morphogénèse est très différente d'une espèce, et parfois même, d'une variété à une autre.

Par ailleurs, les organes récoltés sont eux-mêmes très variables en fonction de l'usage qui en sera fait.

Il y a donc de multiples schémas d'élaboration du rendement des cultures et le contexte économique actuel tend à les diversifier peut-être encore davantage.

En effet, une des préoccupations majeures des agriculteurs dans l'Europe actuelle est la recherche de nouvelles cultures, ce qui peut s'entendre soit comme l'introduction de nouvelles espèces, soit comme celle de nouvelles variétés pour des usages différents de ceux pour lesquels l'espèce était jusqu'à présent cultivée (par exemple, colza riche en acide érucique).

C'est un des moyens possibles pour lutter contre l'accumulation des surplus et la baisse des prix des principales cultures pratiquées jusqu'à présent.

Les agriculteurs sont donc demandeurs de références pour ces nouvelles cultures auprès des organismes de recherche.

Travaillant à moyens constants ou en faible croissance, ceux-ci se trouvent confrontés à un dilemme : soit détourner une partie des équipes de leurs programmes en cours, soit n'être pas en mesure de répondre, avec les nombreux problèmes que cela pose, dans les deux cas.

L'éventualité d'une solution est apparue récemment : voir s'il était possible de mettre en évidence une démarche unique dans l'étude des schémas d'élaboration du rendement pour les espèces cultivées, puis d'essayer d'identifier des espèces représentatives de différents types de schémas d'élaboration du rendement des principales cultures.

Elaboration du rendement

La réforme du Département d'Agronomie de l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) en 1974 et le développement des recherches en agrophysiologie rendaient possible une tentative de ce type, nombreux étant les chercheurs travaillant sur le sujet.

L'ouvrage qui suit rapproche les travaux conduits par plusieurs équipes, essentiellement d'agronomes de l'INRA, pour apporter des éléments de réponse aux questions posées.

Il commence par une réflexion approfondie sur la notion de plante modèle (ou plante type*, car le mot "modèle" a de multiples sens, auxquels peuvent correspondre plusieurs interprétations possibles de l'expression "plante modèle") et par une proposition de classement des espèces selon leur schéma d'élaboration du rendement, réalisée par A. Fleury.

Les chapitres suivants concernent douze espèces cultivées et cinq ou six schémas d'élaboration du rendement, selon la classification de Fleury :

- . trois graminées, blé, riz et maïs ;
- . le tournesol ;
- . le colza ;
- . quatre protéagineux ;
- . la betterave et deux plantes à tubercules.

L'approche comparée qui est tentée permet de mettre en évidence l'intérêt de la classification proposée et de la démarche pour aborder l'étude du schéma d'élaboration du rendement des peuplements cultivés.

Les travaux rapportés ici ont chacun fait l'objet, au moins en partie, d'exposés lors d'un séminaire tenu à Dijon en 1988. L'ouvrage s'achève par un dernier article qui tente de résumer les discussions et les questions posées à l'occasion de ce séminaire.

* Dans la suite de l'ouvrage, les différents auteurs utilisent tantôt l'une tantôt l'autre de ces expressions, en leur donnant la même signification.

** Un glossaire de quelques termes spécialisés se trouve en fin d'ouvrage.

La notion de plante modèle

FLEURY André

INA-PG, Chaire d'Agronomie. 78850 Thiverval-Grignon

Il n'est pas envisageable d'étudier de manière approfondie toutes les espèces cultivées, mais il doit être possible de transférer les connaissances, acquises en analysant l'élaboration du rendement chez une espèce, à d'autres espèces. L'objectif premier de cette démarche était d'aboutir à une typologie des plantes cultivées fondée sur la comparaison du fonctionnement des cycles végétatifs. Il s'est avéré plus raisonnable et réellement opératoire, de limiter la comparaison à des parties du cycle cultural comme, par exemple, le déterminisme de la croissance des organes d'accumulation.

1. Introduction

1.1. Nécessité d'une démarche intégratrice

L'usage ordinaire de l'expression "modèle biologique" signifie que, pour l'étude d'un processus donné, une espèce particulière présente des caractéristiques intéressantes. Ce peut être du fait de la simplicité d'accès (il n'est pas occulté comme chez d'autres espèces) ou de son originalité. Peu de réflexion cependant semble avoir été consacrée à la façon de transposer les informations obtenues dans l'étude d'une espèce à une autre. Or, s'il est de pratique courante de citer des résultats acquis sur d'autres espèces pour conforter ou infirmer une hypothèse, cela implique une certaine réserve quant à sa validité, à cause tout simplement des différences interspécifiques, y compris au plan de la taxonomie classique.

Corollairement, cette démarche est indispensable car il est exclu de pouvoir tout vérifier. En particulier, l'importance économique limitée de nombreuses espèces justifiera qu'on ne leur consacre pas autant de ressources qu'au blé ou au maïs, bien que la connaissance de leur fonctionnement soit néanmoins nécessaire à leur développement agricole. C'est l'objet de la réflexion que D. PICARD a demandée au groupe de travail : construire des règles pour échanger des connaissances entre espèces. Des contrôles d'identification simples devraient naturellement être proposés, qui constitueraient les indicateurs de cette typologie. Les connaissances concernées sont celles qui intéressent les agronomes, en leur permettant de formaliser l'élaboration du rendement aux fins de diagnostic ou de proposition d'itinéraire technique.

1.2. Bases de la réflexion

Il existe déjà de nombreuses classifications d'espèces ; en citer quelques unes soulignera leur diversité :

- la classification linnéenne, la plus générale, est parfois utilisée pour nommer des groupes de recherches (légumineuses) ;
- les produits objets de la culture sont souvent motif de regroupements (oléagineux) ;

Elaboration du rendement

- en malherbologie, on retient des caractéristiques écophysiologiques ou morphologiques d'espèces spontanées ;
- en écologie, RUNKAIER (1905) distingue les espèces selon la position des organes de reproduction.

Dans notre perspective ces références ne sont guère utilisables, essentiellement parce qu'elles recouvrent trop de variabilité dans les modes de formation du rendement ; elles ne sont pas conçues pour cela. Par exemple, la coexistence de types "feuilles" et "raves" dans les espèces betterave, céleri et chou, de types textile ou "à grains" chez le lin et le chanvre... est importante en matière technique. L'unité technologique des oléagineux ou des légumineuses à graines ne s'étend pas au fonctionnement écophysiologique, loin s'en faut. Cependant, certains groupements sont opératoires : les céréales à paille ressortissent d'une unité certaine aux plans de la systématique, de la technologie, de l'écophysiologie et de la conduite culturale.

En effet la réflexion a été située au niveau de l'élaboration du rendement, conception développée et illustrée par SEBILLOTTE (1980). Elle consiste en une représentation synoptique, à l'échelle du peuplement et de façon volontairement simplifiée, de la mise en place des principaux organes (capteurs c'est à dire appareils foliaire et racinaire, tiges, composantes du rendement). L'organisation en diagramme sur un axe de temps permet de faire apparaître les principales relations du peuplement cultivé avec le milieu, en particulier avec le climat. Sa finalité est d'y situer les outils de diagnostic ou de conduite du peuplement. On peut citer comme exemples les schémas proposés par PIGEAIRE (1984) pour le soja et par LETERME (1985) et MAILLET (1992) pour le colza.

Regarder l'ensemble des schémas d'élaboration du rendement connus frappe par sa diversité, alors que la variabilité est souvent réduite dès que l'on prend un point de vue plus analytique : seulement trois types de photosynthèse pour l'ensemble des plantes cultivées, par exemple. On a donc posé que la diversité des schémas résulte de l'intervention de nombreux mécanismes de fonctionnement, dont chacun ne présente qu'un nombre restreint de modalités. Une espèce sera alors représentée par une séquence définie et ordonnée de processus. On peut imaginer une typologie fondée sur des combinaisons de processus élémentaires, les types résultants risquent d'être très nombreux et de ne pas tous correspondre à des espèces connues. Il faut donc plutôt agréger les mécanismes sur des phases bien reconnues d'élaboration du rendement et définir chaque type par une espèce à la fois représentative et connue. Puis, on identifiera les espèces relevant de chaque modalité d'élaboration. Notons qu'il sera nécessaire de posséder des marqueurs simples permettant de reconnaître quels sont les processus essentiels et pour chacun d'entre eux, quelle est la modalité effectivement reconstruite pour une espèce donnée.

2. Les principaux processus du fonctionnement du peuplement végétal

2.1. Construction de la plante

Le cycle est découpé en plusieurs phases :

Du point de vue de l'origine des matériaux de construction de la plante, on distingue :

- une période d'hétérotrophie : la plantule issue de l'embryon est alimentée par les réserves de la semence, elle se termine par la mise en place de l'appareil d'assimilation ;
- une période d'autotrophie à l'échelle du peuplement.

Notion de plante modèle

Du point de vue de l'affectation des assimilats, on voit la formation :

- des organes de capture des facteurs de croissance, les feuilles et les racines (d'autres organes peuvent néanmoins l'assurer) ;
- des tiges et des rameaux qui gèrent la position spatiale des capteurs aériens et contiennent le système vasculaire ;
- des organes d'accumulation issus, soit de la tubérisation de certains organes végétatifs, soit des inflorescences.

L'affectation est gérée par des règles diverses : état de variables climatiques, âge physiologique, intensité de la croissance.

2.1.1. Formation des organes

Tous les organes constitutifs d'une plante résultent du fonctionnement des deux méristèmes radicaire et caulinaire de l'axe séminal. La figure 1 résume l'état de la plante quand ces méristèmes ont effectivement produit les systèmes souterrains et aériens, par allongement et ramification des deux axes initiaux.

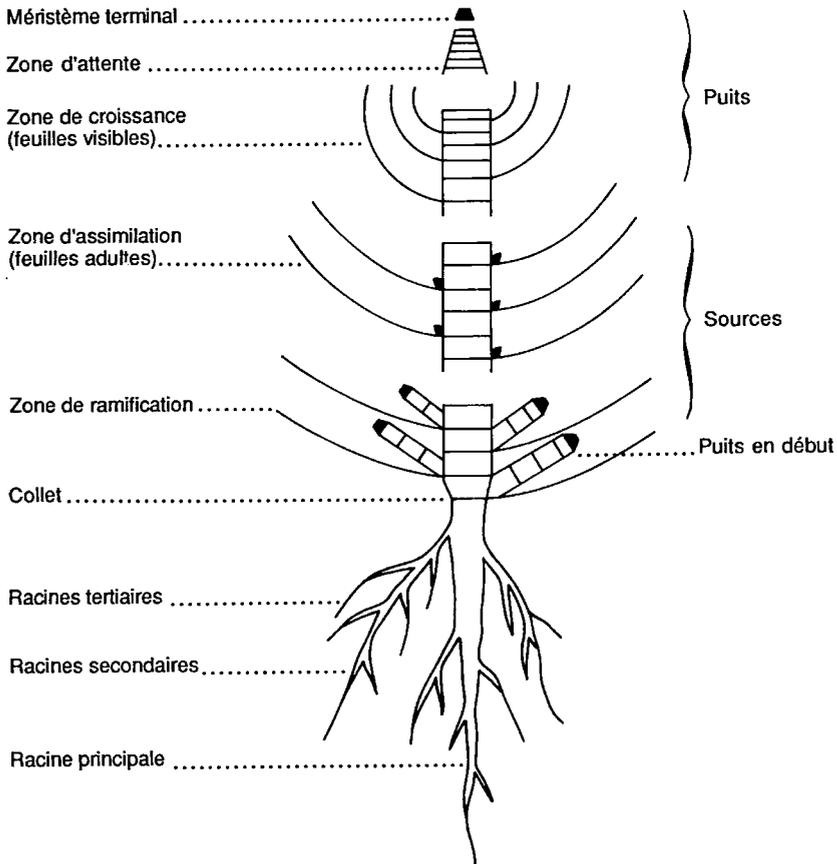


Figure 1. Organisation des axes de la plante : schéma des phytomères aériens et de la racine principale

Elaboration du rendement

Les parties aériennes sont organisées en phytomères ; chacun d'eux comporte, au moins en potentialité, les capteurs, le noeud et l'entre-noeud, et le bourgeon méristématique axillaire. Il doit être distingué de l'unité structurale fonctionnelle qui lui ajoute la source d'assimilats de cette unité.

De bas en haut, on observe :

- la zone des ramifications, issues des bourgeons axillaires ; le noeud comporte une feuille adulte et éventuellement, des racines adventives. Dans un premier temps, la croissance de cette ramification est assurée par les ressources de la tige principale : elle a le statut de "puits".
- la zone immédiatement supérieure ne porte pas encore de ramification, ses capteurs sont des "sources" pour les zones puits.
- la zone de croissance active, dont les capteurs contribuent surtout à leur propre édification, sans exportation vers le reste de la plante.
- juste sous le bourgeon terminal, la zone d'attente est constituée de phytomères complètement initiés et en évolution morphologique très lente.
- enfin le méristème terminal qui continue d'initier de nouveaux phytomères.

Cette disposition très générale chez les espèces cultivées a des conséquences importantes du fait de la position verticale vis à vis des facteurs externes (physiques, biologiques) et internes (relations hormonales).

A côté des racines adventives, la racine principale, issue du méristème radiculaire a une structure en axes ramifiés et ordonnés, mais sans la discontinuité visible qui sépare les phytomères de la tige. Les espèces se distinguent par l'importance relative des deux types de racines (principal et adventif) ; en particulier en cas de reproduction végétative, il n'y a que des racines adventives.

L'appareil d'accumulation peut provenir :

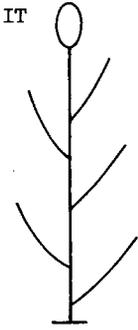
- de l'activité secondaire de méristèmes qui produisent une inflorescence, dont les fleurs développent des fruits et/ou des graines. On peut distinguer (figure 2) :
 - les espèces déterminées avec ou sans ramifications latérales ;
 - les espèces pseudo-indéterminées, dont l'apex devient tardivement reproducteur ;
 - les espèces indéterminées, dont les méristèmes apicaux restent toujours végétatifs.

Selon les cas, il peut y avoir "chevauchement" de la production végétative (feuilles nouvelles issues de méristèmes restés végétatifs) et de l'accumulation.

- de la croissance secondaire radiale d'un organe végétatif ou tubérisation ; là encore elle peut venir après formation de l'appareil végétatif (pomme de terre...) ou l'accompagner (betterave).

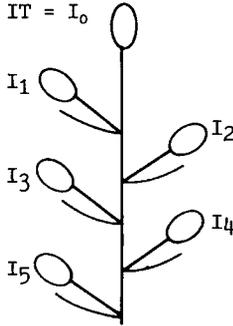
floraison de type déterminé

sans ramification



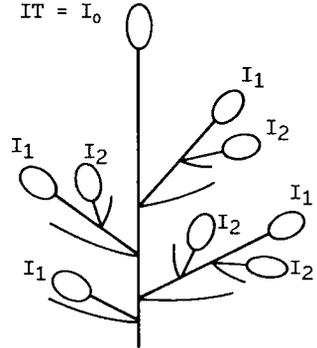
blé

avec ramifications
floraison décalée



colza

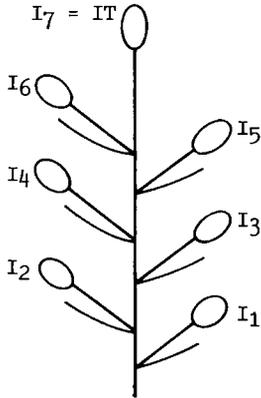
floraison groupée



lupin

floraison de type indéterminé

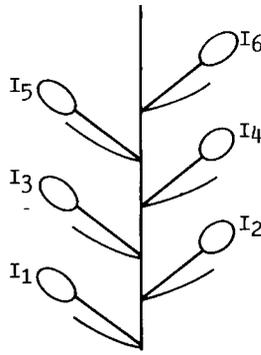
pseudo



Pois

vraie

absence de IT



Soja

Figure 2. Différents schémas morphogénétiques de plantes I_n inflorescence de rang n (ordre de floraison = indices croissants)

Ce processus séquentiel et ramifiant de formation est extrêmement général et se trouve décrit par un nombre restreint d'indicateurs (plastochrone, décalages plastochroniques entre axes successifs, nombre de centres générateurs de méristèmes) ; les différences entre espèces proviennent soit de restrictions à la ramification ou à la croissance, soit de la contribution relative des deux systèmes radiculaires. Ultérieurement, les différences s'accroissent avec l'apparition de l'appareil

Elaboration du rendement

d'accumulation (par la voie de la mise à fleur suivie de fécondation ou par celle de la tubérisation) qui ajoute de nouveaux puits qui "tirent" sur les mêmes sources. On remarque qu'il aboutit à la grande diversité des états des phytomères dont certains, appartenant à des combinaisons variées "ordre x rang", sont synchrones.

2.1.2. Contrôle des changements morphogénétiques - l'axe des temps

Le contrôle des changements morphogénétiques est assuré :

- soit par des états internes du peuplement, souvent évaluables en nombre d'unités plastochroniques sur l'axe principal (tubérisation de la betterave, mise à fleur du maïs sous climat tempéré) ou en états de croissance (cas de nombreuses espèces tubérisées) ;
- soit par des états du climat (photopériode, vernalisation), responsables des grandes variations de durée de certaines phases.

Mais il existe toujours un fort effet de la température dont rendent compte les modèles classiques (Q_{10} , somme de degré-jour...) dans certaines gammes de validité et comprenant (souvent) des interactions avec la photopériode (FRANQUIN 1976).

L'axe des temps décrit les durées des phases ; même si la température n'est pas seule à agir, il est indispensable d'utiliser les unités thermo-chroniques pertinentes. Ainsi se trouve assuré le découpage du cycle en périodes au sein desquelles sont bien définis les organes utilisateurs de la biomasse fabriquée.

2.2. L'approche du fonctionnement en termes d'offre et de demande

La coexistence de ces fonctions sources (production d'assimilats) et puits (organes nouveaux et d'accumulation situés de façon variée sur la plante mère) au cours des différentes phases de développement, a conduit les agronomes à se poser la question de leurs rapports et plus précisément de ce qui détermine la vitesse de croissance de la plante entière. La figure 3 schématise les relations source-puits de la plante placée dans son milieu.

On y fait apparaître "l'offre" en assimilats, résultat à un moment donné, de l'interception des flux physiques de facteurs de croissance spécifiant le milieu (rayonnement, CO_2 , eau...) par les capteurs (feuilles, racines) constitutifs du peuplement. L'emploi de ce dernier mot souligne le rôle prédominant du flux de rayonnement évalué au sommet du couvert.

Face à cette offre, le terme de "demande", à la fois signifie que les nouveaux organes constituent la finalité des assimilats de l'offre et représente leurs possibilités d'utilisation de ceux-ci. C'est le plus petit de ces deux termes qui permet d'explicitier la production finale. Ainsi, à la notion de demande, définie notamment à partir des activités méristématiques, correspond celle de composantes du rendement, issues de la procédure de ramification et à la notion d'offre répond le diagnostic par les facteurs de croissance.

Il faut remarquer que ce n'est pas l'état morphologique en soi qui est important, mais l'existence d'une forte demande ; par exemple, chez le maïs, le nombre de fleurs maximal est défini bien avant la floraison et par contre, le nombre de grains bien après la floraison.

Notion de plante modèle

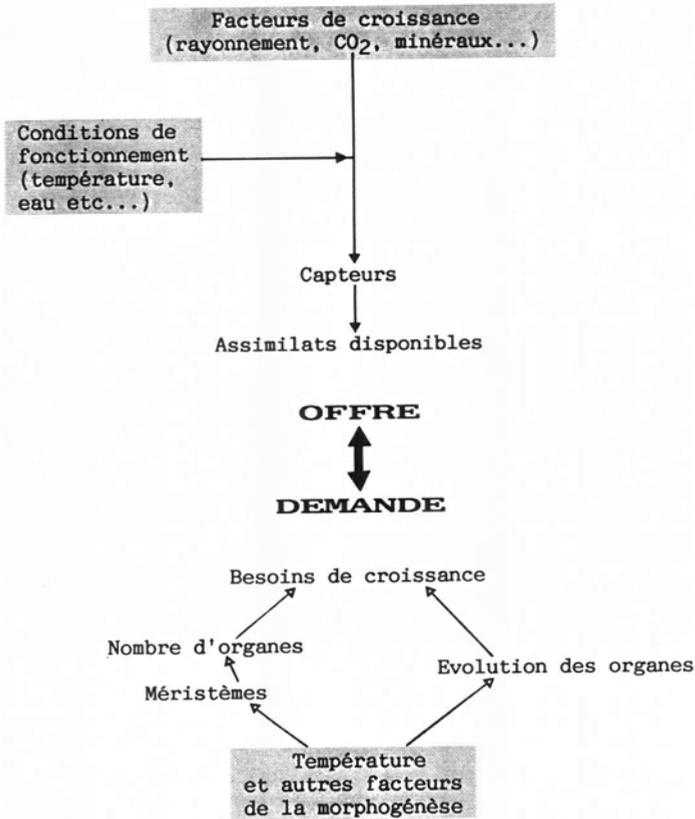


Figure 3. Relations d'offre et de demande dans un peuplement
(en grisé : le milieu, en normal : le peuplement)

2.2.1. Analyse de l'offre en phase d'autotrophie.

Dès que sont en place les appareils photosynthétique et de transfert de la jeune plante commence l'autotrophie. L'offre représente l'essentiel de l'entrée d'énergie et de matière dans le peuplement, elle est identifiée par la vitesse de croissance.

Son expression globale a été formulée par VARLET-GRANCHER (1982) :

$$\text{Offre} = \epsilon_i \times \epsilon_b \times \text{PAR}$$

qui distingue la contribution du rayonnement (PAR) et celles des efficacités d'interception (ϵ_i) et de la photosynthèse (ϵ_b). Il a souvent été mis en évidence des corrélations élevées entre un facteur et la vitesse de croissance (totale, voire d'une composante) mais la valeur de telles relations reste contingente de l'état des facteurs non explicitement pris en compte bien qu'implicitement intégrés dans cette relation de portée générale.

Elaboration du rendement

Les principales variations entre espèces de l'offre en carbone proviennent de l'évolution de ces différents termes, dont on connaît les possibles causes :

- pour les capteurs aériens (action sur ϵ_i et ϵ_b) : rythmes plasto- et phyllochroniques, conditions de croissance des limbes, contributions des ramifications latérales et des organes reproducteurs verts, dégradation sous l'effet de maladies et de la sénescence ;
- pour les capteurs souterrains, le type prédominant de racines et les caractéristiques de leur ramification ;
- pour le flux de rayonnement: position dans l'année et en latitude des phases phénologiques ;
- pour l'efficacité de la photosynthèse : le mécanisme lui-même (C3 ou C4) dont on retrouve les écarts dans l'efficacité globale de l'azote, l'état hydrique du couvert (avec deux grands types de comportement, selon la liaison potentiel hydrique - conductance), la fourniture en minéraux, en particulier en azote, et enfin la température (qui contribue à la valeur du plateau de saturation).

Les besoins en assimilats ne sont pas complètement exprimés par le seul carbone ; l'azote a un rôle privilégié pour la constitution des tissus actifs. Il faut distinguer entre espèces selon :

- les phases du cycle : les besoins en azote sont élevés pendant la phase végétative du fait de la formation de la surface foliaire ; dans l'ensemble des espèces, la courbe d'absorption de l'azote et celle de mise en place du LAI sont très proches. En phase d'accumulation, la contribution de l'azote à la formation des réserves peut créer de grandes différences : faible chez les espèces tubérisées, elle est grande chez les protéagineux.
- la présence d'une activité symbiotique ; son occurrence exige le transfert de carbone à partir de la plante hôte.

2.2.2. Analyse de la demande

C'est l'expression en biomasse de la capacité d'utilisation d'assimilats de la totalité des organes du peuplement. Elle s'écrit:

$$\text{Demande} = \sum_i \sum_j n_{i,j} \cdot v_{i,j}$$

dans cette expression, i désigne un type d'organe, j son stade, n les effectifs surfaciques dans les diverses catégories d'organes et v les vitesses de croissance définies pour chaque stade de chaque type. Ce potentiel formel de croissance correspond à des valeurs génotypiques et se trouve définitivement fixé lors des phases d'élongation. La respiration est implicitement prise en compte.

a) Les types d'organes

Ils appartiennent à trois grandes catégories, les deux dernières étant consommatrices des productions de la première. Ce sont :

- les capteurs de flux, feuilles et racines : s'ils sont la seule utilisation de la biomasse disponible, la courbe de croissance du peuplement est exponentielle et le reste tant qu'il n'y a pas de limitation trophique ni de changement d'allocation ;

Notion de plante modèle

- les entre-nœuds des tiges : leur élongation est souvent soumise à des contrôles climatiques, ils entrent séquentiellement en croissance contribuant ainsi à linéariser les courbes de croissance, surtout par rapport à un temps exprimé en somme de température ;

- des organes spécialisés dans l'accumulation : normalement, leurs réserves ne peuvent être réutilisées dans la phase actuelle du cycle (sauf peut-être dans la racine, où il n'est pas aisé de distinguer le type d'accumulation), leur courbe de croissance présente également une longue phase linéaire, par rapport au temps thermique. La forme biochimique des réserves, déterminant le besoin en azote, est essentielle quant à ses implications sur la durée de fonctionnement des capteurs.

En début de cycle, il n'existe que des feuilles et des racines, plus ou moins différenciées dans l'embryon. D'autres organes, comme les entre-nœuds ou les organes d'accumulation, apparaissent du fait de la levée de certaines répressions (photopériode, âge...) ce qui modifie profondément les règles de répartition. Les processus "demandeurs" les plus importants sont :

- L'élongation des entre-nœuds, sites consommateurs d'assimilats ; le taux d'expansion des capteurs en est souvent diminué ; de plus, elle est souvent contemporaine d'une forte croissance de l'indice foliaire, ce qui réduit le niveau d'éclairement du pied des plantes au voisinage du sol et donc celui des bourgeons non érigés. Cela constitue souvent une manière d'arrêter une phase "formation du nombre de tiges" à l'échelle du peuplement.

- L'initiation florale qui, en modifiant l'activité de bourgeons terminaux, rend les axes concernés finis. Après la fin de la croissance de l'ultime phytomère végétatif, il n'y a plus d'allocation à des parties végétatives sur cet axe. C'est souvent une pointe respiratoire.

- Le début d'accumulation dans les organes spécialisés, qu'ils soient tubérisés ou reproducteurs.

b) Stade ou état des divers organes

Chaque organe élémentaire du phytomère possède son propre programme morphogénétique qui lui confère ses caractéristiques finales, notamment en poids, et une durée maximale de croissance (fonction de la température). Certaines conditions externes ou internes peuvent le modifier (conditions d'élongation, adaptation aux règles d'allométrie) mais ne remettent pas en cause le fait qu'on peut associer une courbe de croissance potentielle au déroulement de ce programme.

L'hétérogénéité d'état créée par le mode séquentiel de formation, décrite comme structure du peuplement, peut être réduite par des mécanismes spécifiques. Leur effet sera de ramener tous les organes d'un même type à un même état au même moment (figure 4). En voici quelques exemples :

- la nécessité d'une condition climatique pour franchir une étape (vernalisation, par exemple), tant qu'elle n'est pas réalisée, il y a attente à un stade invariant ;

- les mécanismes de dominance qui contraignent les organes plus âgés à rester dans un état juvénile. Le pôle de dominance n'est pas nécessairement terminal, et sa position peut varier au cours

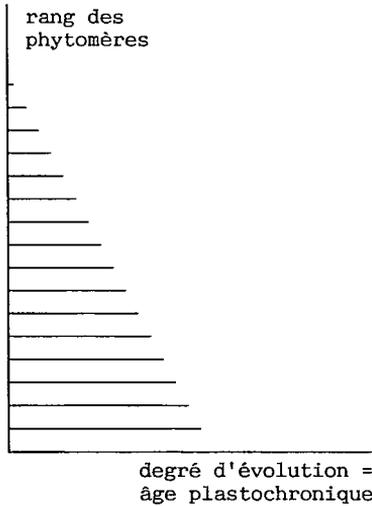
Elaboration du rendement

du temps (cas de l'épi femelle de maïs, où le dernier ovule formé devient progressivement le plus avancé) ;

- des dispositifs anatomiques particuliers : par exemple, dans l'inflorescence femelle de maïs, les spathes, en contraignant les fleurs les plus anciennes à allonger leurs soies rendent leur fécondation quasi synchrone des plus tardives.

- l'élimination des ramifications inférieures le long d'un axe soit par compétition physique (ombrage...), soit par non émission du fait de leur état morphogénétique.

Structure hétérogène

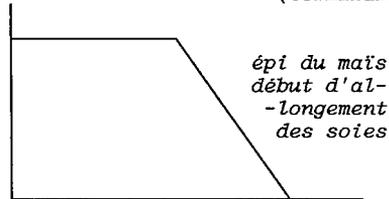


exemples :

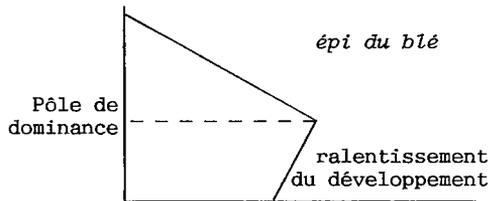
- inflorescence du tournesol
- tallage herbacé des graminées

Structures plus homogènes

Arrêt de l'activité méristématique (terminale)



Inversion de dominance



Passage par un stade d'attente SA

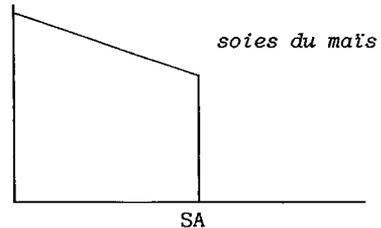


Figure 4. Histogrammes de différentes structures de peuplement à l'échelle d'un axe

Une conséquence importante, développée plus loin, est qu'une homogénéisation suffisante des stades permet d'assimiler une phase du cycle à la mise en place d'un type d'organe unique, et ainsi de pouvoir juger des

Notion de plante modèle

conditions de croissance à partir de l'effectif d'organes constaté (analyse des composantes du rendement). Elle initie également les phases critiques

c) Effectif des différents organes

Le nombre potentiel d'organes est défini par le nombre total de phytomères que le peuplement peut former jusqu'à la fin du fonctionnement des méristèmes compétents. Les déterminants en sont :

- la vitesse de création d'organes par chaque méristème ; la température en est une variable majeure, mais pas unique (voir plus haut) ;
- le degré d'indépendance des méristèmes latéraux de chaque axe principal ;
- la durée potentielle d'activité ; chez les espèces possédant des méristèmes végétatifs en permanence, elle est en soi illimitée (à travers le mode monopodial, si c'est le terminal ou sympodial si c'est par la production de latéraux) ;
- le nombre surfacique initial (densité de peuplement à la levée).

La fin de fonctionnement peut intervenir, non seulement pour des raisons trophiques (voir plus bas), mais aussi parce qu'il existe une limite génotypique (le maïs initiera un nombre maximum défini de noeuds) ou créée par une dominance, souvent apicale.

2.2.3. Le bilan de l'offre et de la demande

À chaque moment du cycle, l'un ou l'autre terme du bilan est prédominant. En début de cycle, les demandes individuelles sont le plus souvent limitées, puis c'est au tour de l'offre de devenir limitante, du fait de la très forte capacité de multiplication de phytomères de la plupart des espèces, face à une offre nécessairement limitée.

Le positionnement climatique est particulièrement important à considérer, car les facteurs écologiques dominants gèrent les deux termes du bilan ne sont pas les mêmes : rayonnement pour l'offre, température pour la demande. En régions tempérées, le décalage, de l'ordre d'un mois, entre les évolutions de ces deux paramètres sur l'année oppose fortement le printemps où la température relativement basse limite les vitesses de morphogénèse et de croissance potentielle (d'où des modèles de croissance fonction de la température), à l'automne où le rayonnement décroît et où la température est relativement élevée par rapport au rayonnement.

a) L'offre est supérieure à la somme des demandes

Les photosynthétats non utilisés sont alors stockés, en général dans le système vasculaire lui-même : ce sont les réserves transitoires. Cette fonction de stockage transitoire est importante car elle permet de découpler, aux différentes échelles de temps, les deux termes du bilan. De plus, ces réserves temporaires restent sous une forme chimique facilement mobilisable car très peu modifiée, elles sont donc très disponibles. Il existe cependant une limite : quand il y a saturation de la capacité de stockage, c'est l'offre elle-même qui diminue à travers E_b . Les espèces qui font croître leur appareil d'accumulation en conditions de rayonnement diminuant font largement appel à ce stockage transitoire. En l'absence d'utilisation, les réserves demeurent *in situ* (tiges de canne à sucre ou "sucrenilage" de maïs, par exemple). Chez les espèces susceptibles de tubériser, cette accumulation semble jouer un rôle dans l'induction de la tubérisation.

Elaboration du rendement

b) La demande est limitée par l'offre

Lorsque la demande s'accroît, l'offre photosynthétique est d'abord complétée par la mobilisation des réserves transitoires, exclusivement carbonées. Puis apparaît une re-mobilisation à partir d'autres tissus, de constitution largement protéique, qui perdent alors leur fonctionnalité du fait de la dégradation de leurs protéines. Cette destruction est souvent irrémédiable, le renouvellement ne pouvant être le fait que de méristèmes végétatifs maintenus.

L'orientation vers ces deux types de mobilisation est, à la fois, un fait d'espèce et une conséquence de la nature de la limitation ; chez les légumineuses par exemple, toute carence carbonée induit une carence azotée.

Naturellement, ce sont les organes actuellement en croissance qui subissent l'adaptation nécessaire. Si les relations entre axes sont complexes, on peut au moins citer deux grands types de comportement.

Le premier type de réponse à une limitation de l'offre provient d'une hiérarchie entre les organes, dont voici deux cas notables :

- Sur la tige au stade végétatif, GILLET *et al.* (1984) proposent la priorité : feuille > entre-noeud > racine. Les conséquences majeures sont d'une part la relative déconnexion de l'indice foliaire (tant que le nombre de tiges est fixé) vis à vis de la croissance et d'autre part le risque de verse si la limitation par l'offre a lieu lors de la formation des entre-noeuds de base d'une tige.

- En général, les organes d'accumulation sont prioritaires sur les autres ; sauf dans le cas des vraies espèces indéterminées, où l'indice de récolte est très stable.

Le second comportement a été décrit dans les populations de grains (il est sans doute extrapolable aux populations de jeunes axes).

A l'échelle individuelle, la réponse d'un grain qui n'a pas encore commencé l'accumulation de réserves, face à une limitation de l'offre, est d'abord la réduction de la multiplication cellulaire des tissus de réserves (d'où réduction de la taille finale et risque d'avortement). Ainsi le stade limite d'avortement, qui est la fin de la période de sensibilité, se situe au début de la croissance rapide. Phénomène connu de longue date chez les espèces à floraison très groupée (céréales, ROBELIN, 1962), il a été mis en évidence plus récemment pour les grains de légumineuses à plusieurs générations de fleurs (PIGEAIRE, 1984).

Par contre, tout déséquilibre ultérieur altérant le potentiel végétatif s'exprime par une réduction de la durée de fonctionnement, c'est à dire une fin de cycle anticipée.

2.3. Conclusion sur le fonctionnement du peuplement

Cet examen d'ensemble rappelle les principaux mécanismes rencontrés chez les espèces les plus courantes : description du cycle et des moyens d'adaptation à l'état du milieu. Qu'on soit capable de citer ceux qui sont vraisemblablement les plus importants rend acceptable l'idée d'un nombre restreint de modalités pour chaque processus de l'élaboration du rendement.

C'est net pour l'offre où l'on peut utilement, en tenant compte de l'efficacité d'assimilation, du métabolisme azoté et du statut hydrique, définir des groupes d'espèces plus homogènes. Dire qu'il faut respectivement 2,8 et 2,0 kg d'azote par quintal de grains de blé et de maïs, c'est