



HAL
open science

Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote II.

Modélisation du nombre d'épis

Josette Masle-Meynard

► **To cite this version:**

Josette Masle-Meynard. Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote II. Modélisation du nombre d'épis. *Agronomie*, 1982, 2 (1), pp.17-24. hal-00884347

HAL Id: hal-00884347

<https://hal.science/hal-00884347>

Submitted on 11 May 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.

Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote

II. Modélisation du nombre d'épis

Josette MASLE-MEYNARD

I.N.R.A., Laboratoire de Recherches de la Chaire d'Agronomie de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude-Bernard, F 75231 Paris Cedex 05

RÉSUMÉ

*Blé d'hiver,
Peuplement,
Nombre d'épis,
Azote,
Compétition,
Modèle,
Prévision.*

Nous proposons un modèle de prévision du nombre d'épis formés par un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote seul pendant le cycle. Ce modèle repose sur :

— la transposition au champ de l'existence, pour toute talle, d'un stade critique à 3 feuilles, montrée en pots (MASLE-MEYNARD, 1981) : nous supposons que seules les talles ayant au moins 3 feuilles au début de la compétition montent ;

— la connaissance des lois régissant le processus de tallage :

- le rang de la dernière talle apparue sur un pied permet de dater par rapport au stade foliaire de son brin-maître le moment auquel il a commencé à manquer d'azote ;

- le modèle d'apparition des feuilles et talles successives d'un pied permet de reconstituer à cette date la séquence de tallage du pied considéré (nombre et nature des talles, leur nombre de feuilles).

La prévision à laquelle nous aboutissons est testée 3 années successives, pour une même variété, en Champagne crayeuse. Elle se révèle, dans la plupart des cas, satisfaisante. Les cas d'erreur suggèrent un déplacement du stade critique observé en pots, selon la date de semis et le type de sol (régime thermique en particulier), 2 facteurs susceptibles de modifier la relation croissance racinaire-stade foliaire.

SUMMARY

*Winter wheat,
Stand,
Number of ears,
Nitrogen,
Competition,
Model,
Prevision.*

*Elaboration of the ears number of a winter wheat submitted to competition for nitrogen
II. Previsional model of the ears number*

We propose a model for forecasting the number of ears produced by a winter wheat stand subjected to competition for nitrogen only.

This model is based upon :

— The transposition to the field of the critical 3-leaf tiller stage that has already been demonstrated in pots (MASLE-MEYNARD, 1981). We suppose that only tillers having 3 leaves when competition began finally give an ear.

— The laws governing the tillering process :

- The ontogenic rank of the youngest tiller of a plant allows one to deduce the leaf stage of the main stem when nitrogen became limiting for the plant.

- The tillering sequence of the plant, i.e. the identification of its different tillers and their leaf numbers, is given by a model of the apparitions of the successive leaves and tillers of the plant.

The forecast given by the model has been tested in 3 successive years for the same variety in Champagne crayeuse. It appears to be satisfactory in most cases.

The few cases of poor forecasting suggest a shift in the critical stage defined in pot experiments, according to sowing date or soil type (especially its temperature regime) : these are two factors likely to change the relations between growth and development.

I. INTRODUCTION

Nous avons, dans un précédent mémoire (MASLE-MEYNARD, 1981), étudié en pots la montée à épi des différentes talles d'un pied soumis à des conditions limitantes d'alimentation azotée pendant la montaison. Nous avons montré que, dans ces conditions, le nombre d'épis du pied dépendait de manière déterminante de son état au moment où il

commence à manquer d'azote. En effet, les talles ayant atteint ou dépassé à ce moment-là un certain stade foliaire, identique quel que soit leur rang ou le pied considéré, montent. Toutes les autres régressent.

Ce stade, qualifié de critique par rapport à la montée, a pu être mis en relation avec l'acquisition pour la plupart des talles, d'un état minimal d'élongation racinaire. Nous avons émis l'hypothèse qu'il puisse marquer le moment auquel au

moins une racine de la talle devient fonctionnelle, lui conférant une certaine autonomie nutritionnelle par rapport aux éléments minéraux du sol.

Les variations de comportements observées au champ entre les différentes talles d'un peuplement placé en situation de compétition pour l'azote, semblent autoriser à transposer aux conditions naturelles l'interprétation formulée d'après l'expérimentation en pots.

Dans le présent mémoire, nous étudions les possibilités effectives d'une telle transposition. Dans une première partie, retenant l'hypothèse, pour toute talle, d'un stade critique par rapport à sa montée, nous élaborons un modèle de prévision du nombre d'épis formés par un peuplement. Nous nous limitons aux cas où l'azote est *seul* facteur limitant avant la floraison. Dans une seconde partie, ce modèle est testé sur une large gamme de situations culturales et sa validité discutée.

II. PRINCIPES DU MODÈLE

A. Hypothèses de base

— Nous considérons que tous les brins-mâtres présents en sortie d'hiver survivent et montent. En effet, sauf densités de peuplement très élevées (PUCKRIDGE & DONALD, 1967) ou accidents graves, il semble que la mortalité des brins-mâtres après la période hivernale soit très limitée. Dans les différents essais que nous avons menés en 1977 et 1978, elle affecte rarement, entre le stade B₁₁ et la maturité, plus de 2 à 3 p. 100 des brins-mâtres, jamais plus de 6 p. 100 ; les taux donnés par GRANGER (1979) sont du même ordre. Ces chiffres sont très inférieurs à ceux avancés par BALDY (1973) & HUET (1977). Il est raisonnable de penser que cette différence peut en partie être reliée à la manière d'étudier l'évolution du peuplement pieds : comptages effectués à différentes dates, sur des emplacements différents (BALDY, 1973 ; HUET, 1977), suivi de pieds en place dans notre cas.

Nous ramenons donc le problème de la prévision du nombre d'épis au champ à celui d'une prévision du nombre de talles, d'ordres primaire et supérieur, qui monteront.

— Nous transposons à ces talles la condition de montée mise en évidence en pots : seules montent les talles ayant au moins 3 feuilles au moment où l'azote devient limitant pour la croissance de leur talle-mère. Ce faisant, nous transpo-

sons au champ, non seulement l'interprétation formulée en pots, mais également la valeur absolue du stade critique observé. Cette hypothèse d'un stade critique constant à 3 feuilles est conforme aux résultats de ONG (1978) obtenus au champ. Cependant, lorsque les conditions d'absorption de l'azote, facteur limitant, sont défavorables, elle est vraisemblablement abusive : en particulier, une trop grande siccité du profil ou un mauvais état structural — dont l'influence sur l'assimilation des engrais azotés a été clairement montrée (SEBILLOTTE *et al.*, 1978 ; MEYNARD *et al.*, 1981) — sont probablement susceptibles de déplacer le stade critique, de 3 feuilles vers un stade plus avancé.

Les 2 hypothèses de base que nous venons d'explicitier nous amènent à proposer une première écriture de ce modèle :

$$NE = NP + \sum \text{Talles d'ordres } \geq 1, \text{ qui avaient au moins 3 feuilles quand leur talle-mère a commencé à manquer d'azote} \quad (1)$$

où NE : nombre d'épis/m² prévus

NP : nombre de pieds présents/m², en sortie d'hiver (ou nombre de brins-mâtres).

Cette écriture met en évidence un aspect fondamental de notre démarche : nous considérons le nombre d'épis formés par unité de surface, comme une variable discrète, résultant de la présence d'une somme d'individus auxquels nous appliquons une condition de type Oui-Non, découlant directement d'une hypothèse explicative. Cette démarche est très différente de celle employée dans des modélisations de type corrélatif, bâties sur des valeurs moyennes.

B. Détermination pour toute talle, de la date à laquelle l'azote devient limitant pour sa croissance et de son nombre de feuilles à cette date

Ces déterminations reposent sur l'étude des séquences de tallage des différents pieds du peuplement.

1. Nous avons montré que l'interruption du processus d'émission de talles constituait une des premières manifestations de conditions d'alimentation limitantes pour ce pied (MASLE-MEYNARD, 1981). Cette interruption peut être diagnostiquée dès que les dernières talles émises par le pied considéré ont au moins 2 feuilles. Pendant toute la période de tallage en effet, c'est-à-dire tant qu'aucun facteur du milieu n'est limitant, la chronologie des émissions des feuilles et talles d'un pied répond au modèle décrit tableau 1 (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981-II).

TABLEAU 1

Modèle d'apparition des feuilles et talles d'un pied en absence de facteur nutritif limitant (Sur les flèches sont indiqués les nombres de feuilles des différentes talles)
 Pattern of appearance of the successive leaves and tillers of a plant (leaf number of the different tillers shown along the horizontal lines)

Nous avons effectivement observé ce modèle, *au champ*, jusqu'au phyllochrone 8 et *en pots*, jusqu'au phyllochrone 9 ; la ligne correspondant au phyllochrone 10 résulte d'une extrapolation.

Numéros des phyllochrones d'apparition des talles	1 phyllochrone:	Nb. de feuilles	Type du pied
1	BM	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10	V VI
4	T ₁	1 2 3 4 5 6 7	1 0
5	T ₂	1 2 3 4 5 6	1 1
6	T ₃ -T _{1p}	1 2 3 4 5	2 1
7	T ₄ -T ₁₁ -T _{2p}	1 2 3 4	3 2
8	T ₅ -T ₁₂ -T ₂₁ -T _{3p} -T _{1pp}	1 2 3	5 3
9	T ₆ -T ₁₃ -T ₂₂ -T ₃₁ -T _{4p} -T _{1p1} -T _{2pp} -T _{11p}	1 2	8 5
10	T ₇ -T ₁₄ -T ₂₃ -T ₃₂ -T ₄₁ -T _{5p} -T _{1p2} -T _{21p} -T _{3pp} -T _{1ppp} -T _{12p} -T _{2p1} -T ₁₁₁	1	13 8
⋮	⋮	⋮	⋮

Nombre de talles apparues aux phyllochrones successifs
 Termes de la série de FIBONACCI
 (U_n = U_{n-1} + U_{n-2})

Nous avons par ailleurs constaté, d'une part que la durée du phyllochrone, exprimée en degrés × jours, était très stable dans le temps et entre talles, d'autre part que les seules possibilités d'une non-apparition de talles indépendante des conditions de nutrition du pied concernaient le premier bourgeon du brin-maître, voire ses 2 ou 3 premiers bourgeons (pieds de types IV, III, II, définis respectivement par les séquences BM - T₂... T_i; BM - T₃... T_i; BM - T₄... T_i).

Nous pouvons donc énoncer la proposition suivante :

Si les plus jeunes talles d'un pied, émises au phyllochrone « i », ont 2 feuilles ou plus, le processus de tallage est interrompu. Cette interruption révèle qu'un facteur du milieu est devenu limitant pour la croissance du pied considéré pendant l'écoulement du phyllochrone « i + 1 » (à une date qui sera notée « t_{i+1} »).

Par hypothèse, nous nous sommes placée dans le cas où ce facteur ne pouvait être que l'azote. Nous pouvons, dans ces conditions, considérer que toutes les talles du pied commencent à manquer d'azote en même temps, à la date « t_{i+1} » (MASLE-MEYNARD, 1981).

La variabilité de « i » entre différents pieds du peuplement (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981-I) apparaît tout à fait compatible avec une interprétation de l'arrêt du tallage mettant exclusivement en cause la nutrition azotée du pied : dans un peuplement où l'azote est globalement limitant, l'hétérogénéité de sa répartition dans le profil est susceptible d'entraîner une forte hétérogénéité des conditions locales de nutrition azotée. Cette variabilité nous amène à indiquer « i » par rapport au pied « p » considéré, c'est-à-dire à écrire « i(p) ».

2. Etant donné « i(p) », les nombres de feuilles qu'avaient à l'instant t_{i(p)+1} les talles émises aux phyllochrones 4 à i(p) se déduisent immédiatement du modèle décrit tableau 1. Nous les donnons dans le tableau 2 : seules les talles émises aux phyllochrones 4..., j..., i(p) - 2 ont 3 feuilles ou plus. Par hypothèse, celles-là seules montent.

On constate que leurs nombres, calculés pour les phyllochrones successifs, sont les termes d'une série de FIBONACCI, définie de la manière suivante : u₁ = 1, u₂ = 1, u_n = u_{n-1} + u_{n-2}. Pour les pieds de types V et IV, qui constituent la quasi-totalité des pieds du peuplement ayant

TABLEAU 2

Nombre de feuilles d'une talle à la date « t_{i+1} », selon son phyllochrone d'apparition
Leaf numbers at date « t_{i+1} » for tillers appearing at successive phyllochrons

Phyllochrone d'apparition	Nombre de feuilles
i	1 à 2 p ⁽¹⁾
i - 1	2 à 3 p
⋮	⋮
j	(i - j + 1) à (i - j + 2) p
⋮	⋮
⋮	⋮
4 (Talle T _i)	i - 3 à (i - 2) p

(1) x_p : la x^e feuille pointée de moins de 10 mm au-dessus de la ligule de la feuille engainante.

au moins une talle primaire (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981-I), le terme général correspondant au phyllochrone « j » est u_{j-3} et u_{j-4} respectivement.

Reprenant l'expression (1), nous pouvons alors écrire :

$$NE = NP + \sum_{p=1}^{xNP} \left(\sum_{j=4}^{i(p)-2} u_{j-3} \right) + \sum_{p=1}^{yNP} \left(\sum_{j=4}^{i'(p)-2} u_{j-4} \right) \quad (2)$$

avec : NP = nombre de pieds (ou de brins-maîtres) présents en sortie d'hiver.

x et y = proportions, par rapport au nombre total de pieds, des pieds de types V et IV.

i(p) et i'(p) = numéro du phyllochrone d'apparition de la (ou des) dernière(s) talle(s) émise(s) par un pied de type V et IV respectivement.

Cette formule est généralisable à des situations pour lesquelles les pieds de types III et II seraient présents dans des proportions non négligeables : il suffirait d'ajouter des termes en u_{j-5} et u_{j-6} sommés, respectivement, sur les nombres zNP de pieds de type III et wNP de pieds de type II.

On peut simplifier la sommation sur « p », en considérant que le rang de la dernière talle émise est statistiquement le même quel que soit le type de pied, IV ou V (tableau 3) ; nous le noterons « k », « k » variant de 4 à N.

Soit alors γ₄, ... γ_k, ... γ_N, les proportions des pieds dont les dernières talles ont été émises aux phyllochrones 4, ... k, ... N ; xγ_k et yγ_k sont les proportions de pieds, respectivement de types V et IV, dont les dernières talles ont été émises au phyllochrone « k ». L'expression (2) devient :

$$NE = NP \left[1 + \sum_{k=4}^N \gamma_k \sum_{j=4}^{j=k-2} (xu_{j-3} + yu_{j-4}) \right] \quad (3)$$

(On généralise cette expression à des peuplements comportant des pieds de types II et III en ajoutant dans la parenthèse la somme zu_{j-5} + wu_{j-6}.) Nous aboutissons ainsi à une prévision du nombre d'épis formés par un peuplement en situation de compétition pour l'azote, qui repose :

- d'une part, sur un diagnostic global portant sur les conditions de nutrition du peuplement, consistant en l'identification du facteur limitant ;
- d'autre part, sur une observation de la « structure du peuplement » (MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981-I) à une date quelconque, postérieure au début de la compétition pour l'azote.

III. CONFRONTATION AUX DONNÉES EXPÉRIMENTALES

A. Matériel

Nous avons testé ce modèle prédictif en 1979, sur les parcelles non fertilisées (N₀) d'un réseau d'essais fumure azotée implanté en Champagne crayeuse. Sur chaque essai, la parcelle N₀ était couplée à une parcelle (N) de mêmes date et densité de semis, mais recevant une fertilisation azotée très importante, supérieure de 80 unités à la dose totale calculée par la méthode du bilan prévisionnel. Les principales caractéristiques de l'ensemble des parcelles N₀ et N sont données au tableau 4.

TABLEAU 3

Type de pied et rang de la dernière talle émise - Variété « Talent », 1977
Parcelle non fertilisée (d₂N₀) du dispositif décrit dans MASLE-MEYNARD & SEBILLOTTE, 1981, 1
Effect of plant type on the age of the youngest tiller. Variety « Talent »

Type du pied	Rang de la dernière talle émise par un pied			
	T ₂	T ₃	T ₄	
IV	55 %	44 %	1 %	(102 pieds = 100 %)
V	57 %	42 %	1 %	(136 pieds = 100 %)

TABLEAU 4

Principales caractéristiques des parcelles N₀ et N - Variété « Talent », 1979
Main characteristics of plots N₀ and N - Variety « Talent », 1979

Station	Date de semis	Densité de pieds	Parcelles non fertilisées (N ₀)		Parcelles fertilisées au-delà des besoins (N)	
			MS/pied au stade B ₁₁	Nombre épis/m ²	MS/pied au stade B ₁₁	Nombre épis/m ²
1	21/11	256	0,075	322	0,084	422
2	12/12	165	0,130	321	0,195	533
3	12/12	341	0,098	351	0,127	575
4	12/12	190	0,146	342	0,138	552
5	12/12	372	0,077	390	0,102	611
6	15/02	370	0,116	369	0,136	638
7	16/02	269	0,189	330	0,241	638
8	16/02	480	0,139	484	0,200	686
9	17/02	446	0,077	531	0,118	638
10	1/12	209	0,094	251	0,093	363
11	16/02	275	0,140	293	0,180	666
12	16/02	540	0,088	546	0,127	674
13	16/02	416	0,068	438	0,103	601
14	16/02	263	0,163	525	0,164	non comptés
15	16/02	292	0,146	345	0,162	non comptés
16	3/02	431	0,080	399	0,131	non comptés

1. Leur comparaison, sur chacun des essais, complétée par un suivi des états du milieu, montre que les conditions de nutrition du peuplement sur les traitements N₀ satisfont effectivement aux conditions d'application de notre modèle :

— On constate en effet que, dans tous les cas, l'azote a été très sévèrement limitant pendant la formation du nombre d'épis ; en témoigne la nette infériorité du niveau de cette composante observée sur les stations non fertilisées par rapport aux stations fertilisées (tabl. 4).

— Cette compétition est apparue très tôt, au plus tard au stade B₁₁. A ce stade, en effet, l'interruption du processus de tallage, diagnostiquée d'après le nombre de feuilles de ses talles les plus jeunes, est manifeste sur toutes les stations N₀ étudiées. La matière sèche fabriquée par un pied (tabl. 4) ainsi que sa teneur en azote sont en général très inférieures à celles mesurées en présence de fertilisation azotée.

— Le déficit hydrique apparu tardivement en 1979 (fin mai) est resté suffisamment faible jusqu'en fin de montaison (- 40 mm fin juin) pour qu'on puisse considérer que l'eau n'a été ni facteur limitant, ni condition limitante de l'utilisation de l'azote. L'état structural des premiers centimètres du profil était partout relativement favorable.

2. Par ailleurs, les peuplements étudiés permettent d'explorer une très large gamme de variation des variables

d'entrée de notre modèle (tabl. 5), satisfaisant ainsi à une exigence fondamentale pour juger de la validité de ce modèle.

TABLEAU 5

Gammes de variation des variables d'entrée du modèle prédictif du nombre d'épis
Range of variation of the input variables for the ear-number forecasting model

Variables	Gamme de variation entre stations
Nombre de pieds/m ²	165 à 540
Pourcentages des différents types de pieds :	
I	3 à 60 %
IV	1 à 26 %
V	22 à 91 %
Dernière talle émise (% de pieds)	
T ₂	16 à 92 %
T ₃	8 à 76 %
T ₄	0 à 21 %

B. Résultats

Sur chacune des stations N_0 décrites tableau 4, nous avons déterminé les différentes caractéristiques γ_k , x , y , NP , nécessaires à la prévision du nombre d'épis (cf. expression (3)), par observation de la structure du peuplement au stade B_{11} du brin-maître, stade postérieur à l'apparition de la compétition pour l'azote (cette observation repose sur le prélèvement de 10 placettes de 50 cm x 2 lignes par station).

Ces valeurs sont consignées dans le tableau 6 (colonnes 1 à 4). Figurent dans ce tableau les quelques parcelles non fertilisées suivies en 1977 et 1978 pour la même variété qu'en 1979 ; nous avons vérifié, de la même manière qu'en 1979, qu'elles répondaient aux conditions d'application de notre modèle.

« k » prend les seules valeurs 5, 6 ou 7, correspondant aux cas où les dernières talles émises sont respectivement T_2 ; T_3 , T_{1p} ; T_4 , T_{11} , T_{2p} .

Les valeurs de γ_5 , correspondant à $k = 5$, ne sont pas portées dans le tableau 6 ; les termes liés à γ_5 (cf. formule (3)) disparaissent en effet : les pieds dont la dernière talle est T_2 ne font monter que leur brin-maître.

L'écriture générale du modèle (3) se ramène à :

$$NE = NP \left[1 + \gamma_6 \left(\sum_{j=4}^4 xu_{j-3} \right) + \gamma_7 \left(\sum_{j=4}^5 xu_{j-3} + yu_{j-4} \right) \right]$$

avec γ_6 et γ_7 : proportions de pieds de types IV ou V dont la dernière talle émise est T_3 et T_4 , T_{11} , T_{2p} respectivement.

TABLEAU 6

Éléments de la prévision du nombre d'épis sur les différentes stations

Elements of the ear number forecasts on the different plots

(Le total $x + y$ (pourcentages de pieds de type V + IV) est inférieur à 100 % : le complément à 100 correspond aux pieds de type I. Ces pieds n'ont aucune talle primaire ; leur brin-maître qui par hypothèse monte, est pris en compte dans la variable NP de la formule (3).)

(1) Stations 1979	(2) NP/m ²	(3) γ_k (%)		(4)		(5)	
		$k = 6$	$k = 7$	x %	y %	NE prévu /pied	/m ²
1	256	36	0	22	18	1,08	276
2	165	76	3	65	19	1,57	259
3	341	52	0	37	27	1,19	407
4	190	62	2	65	13	1,43	272
5	372	25	0	47	26	1,06	396
6	370	30	0	69	12	1,21	447
7	269	40	4	80	9	1,39	373
8	480	11	0	66	3	1,07	515
9	446	23	1	66	8	1,17	520
10	209	32	0	28	9	1,09	228
11	275	45	9	91	6	1,58	434
12	540	15	0	83	1	1,12	607
13	416	8	0	38	15	1,03	429
14	263	63	21	85	8	1,91	502
15	292	46	9	83	5	1,54	448
16	431	37	0	55	18	1,20	519
1978							
17	118	59	39	54	18	1,81	214
18	266	45	8	64	11	1,40	372
19	487	9	0	46	18	1,04	507
1977							
20	164	69	6	29	51	1,27	208
21	275	45	0	43	34	1,19	328
22	404	19	0	24	40	1,05	422

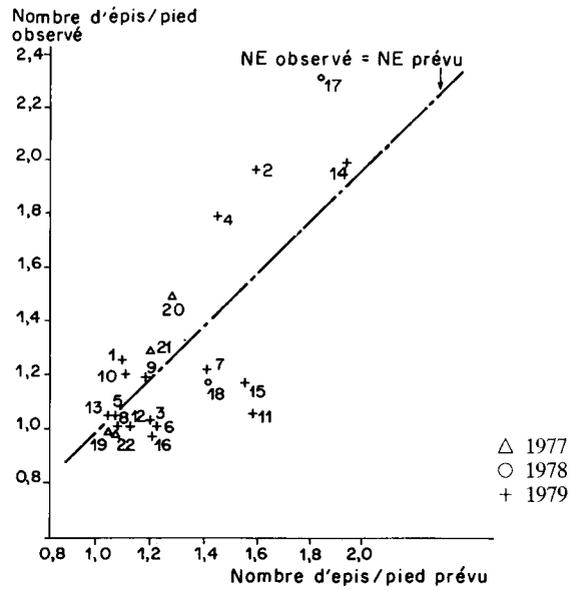


Figure 1
Comparaison des nombres d'épis par pied, prévus et observés.
— Comparison of predicted and observed ear numbers per plant.

Soit, u_1 et u_2 étant égaux à 1 :

$$NE = NP[1 + \gamma_6 x + \gamma_7(2x + y)]$$

$$NE/pied = 1 + \gamma_6 x + \gamma_7(2x + y)$$

Les nombres d'épis ainsi prévus, par pied et par unité de surface, sont portés tableau 6, colonne 5.

Sur les figures 1 et 2, nous les confrontons aux valeurs effectivement observées (pour chaque station, 10 comptages effectués à la floraison sur des placettes de 50 cm x 2 lignes contiguës). Notre prévision se révèle en moyenne correcte : pour la majorité des stations, nous nous sommes trompée au plus de 50 épis/m² (c'est-à-dire de 10 à 15 p. 100).

Les corrélations entre prévision et observation, de 0,78 et

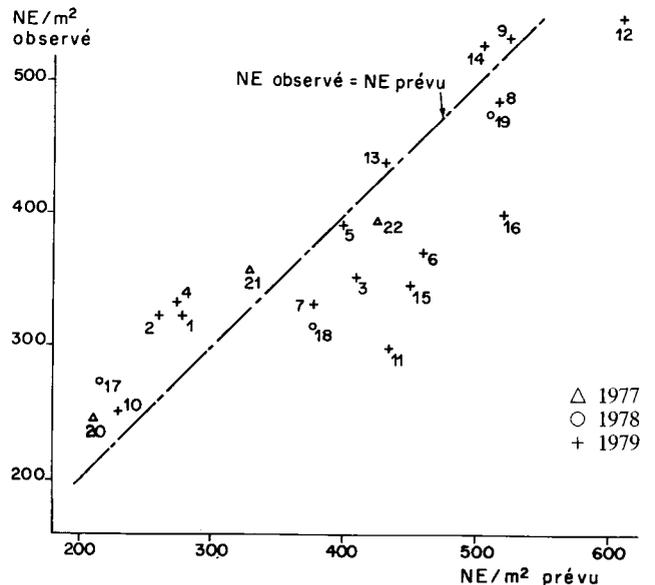


Figure 2
Comparaison des nombres d'épis par unité de surface, prévus et observés.
— Comparison of predicted and observed ear numbers per square meter.

0,85 respectivement pour les nombres d'épis/pied et par m², sont nettement supérieures à celles qu'on obtient entre nombre d'épis et nombre de talles herbacées par pied ou m² (0,31 et 0,72 respectivement). Elles sont cependant peu supérieures aux corrélations couramment constatées entre NE/pied et 1/NP ou NE/m² et NP/m² (0,73 et 0,73 respectivement dans nos conditions). Mais il nous paraît essentiel de souligner qu'ici l'existence d'une prévision basée sur un modèle théorique de fonctionnement de la plante permet l'amélioration de ce modèle par l'analyse des situations où il y a eu erreur de prévision.

C. Discussion de la validité du modèle proposé

1. *Les stations pour lesquelles nous avons été très optimiste* correspondent à des semis de février, donc exceptionnellement tardifs (situations 6, 11, 15, 16, parcelles ressemées à la suite du gel très sévère de l'hiver 1978-79). Nous avons prévu la montée de talles primaires (prévision de 1,2 à 1,6 épis par pied) alors que pratiquement seuls les brins-maîtres sont montés (NE/pied obtenu : 0,95 à 1,2). Un certain nombre de talles ont régressé, bien qu'ayant 3 feuilles au début de la compétition.

L'observation de l'état racinaire des différentes talles, effectuée au stade B_{II} sur certaines stations appartenant aux 2 groupes de dates de semis (novembre-décembre et février), suggère la possibilité d'un déplacement du stade critique de 3 feuilles vers un stade plus avancé dans le cas de semis très tardifs. 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 (tabl. 7).

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, qu'il s'exprime plus ou moins selon les caractéristiques thermiques du type de sol ; il est en effet notable que les 4 stations précédentes (6, 11, 15, 16) sont des « Terres blanches », caractérisées par un réchauffement plus lent au printemps et une vitesse de croissance en début de végétation plus faible que pour les « Terres rouges » (SEBILLOTTE *et al.*, 1978). Le comportement des peuplements qui, semés à la même date mais en « Terres rouges » (Stations 7 et 14), font, conformément à notre prévision, monter un certain nombre de talles, va dans le sens de cette hypothèse.

2. *Les stations pour lesquelles nous avons été pessimiste* (stations 1, 2, 4, 17) correspondent à des peuplements de densités faibles, inférieures à 250 pieds/m² et même 190 pieds/m² pour 3 d'entre elles. Sur ces stations, la compétition pour l'azote ne venait que de commencer au moment de l'observation : certains pieds avaient manifestement arrêté de taller alors que, pour d'autres, on ne pouvait exclure une certaine poursuite du processus de tallage (la dernière talle avait une feuille). Il est possible que certains d'entre eux aient effectivement émis de nouvelles talles après l'observation. Sous cette hypothèse, une observation plus tardive du peuplement aurait permis une meilleure prévision.

Cette interprétation est d'autant plus plausible que pour les stations 3, 5 et 18, 19, semées à la même date et sur la même parcelle que les stations 2, 4 et 17 respectivement mais de densités plus fortes et pour lesquelles l'arrêt du tallage pour l'ensemble des pieds ne faisait aucun doute, les nombres d'épis n'ont pas été sous-estimés.

TABLEAU 7

Elongation des racines adventives des talles primaires en fonction de leur stade foliaire, pour deux dates de semis

(a) Nombre de feuilles apparues

x : x feuilles pleinement déroulées

x_c : x^c feuille encore enroulée

(b)

S₁ : Semis de fin novembre et début décembre

S₂ : Semis de la mi-février

Adventitious root growth of primary tillers, as influenced by foliar stage, for two sowing dates

(a) Number of leaves

x : x fully unrolled leaves

x_c : x^c leaf still rolled

(b)

S₁ : Late-November and early-December sowings

S₂ : Mid-February sowings

Longueur de la racine adventive la plus longue (mm)	Stade foliaire de la talle					
	< 2 (a)		2 à 3e (a)		3 à 4e (a)	
	S ₁ (b)	S ₂ (b)	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂
0	95	100	33	67	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
Total %	100	100	100	100	100	100
Effectifs de talles	20	37	15	18	11	14

Effectifs de pieds : Semis de décembre : 20 pieds (situations 1, 2 et 10).

Semis de février : 18 pieds (situations 6 et 7).

IV. CONCLUSION

Lorsque l'azote est seul et très sévèrement limitant pendant la formation du nombre d'épis, le modèle que nous proposons permet une prévision satisfaisante de cette composante. Cependant, son extrapolation à une large gamme de situations culturales exige qu'il prenne mieux en compte un certain nombre d'interactions fréquentes en milieu naturel :

— L'hypothèse émise d'après les essais en pots, de l'existence pour une talle d'un stade critique à 3 feuilles par rapport à l'utilisation de l'azote, rend bien compte des nombres d'épis observés sur la majorité des parcelles étudiées. 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 (MASLE-MEYNARD, 1981).

Cependant nos résultats suggèrent une certaine variabilité de ce stade critique, liée en particulier aux variations, entre milieux ou années climatiques, 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 microclimat : 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.

La quantité d'azote minéral présente dans le milieu et l'état hydrique du profil qui en conditionne, pour une large part, la mobilité, sont par ailleurs susceptibles de modifier de manière sensible la valeur de l'état racinaire donc du

stade foliaire critiques, les 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 à son *domaine d'application*. 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 pour 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 talles par rapport au flux d'énergie incidente, simultanément, sur des individus du peuplement (pieds, talles) différents. Il est probable que la montée d'une talle met 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 talles plus âgées du couvert (MASLE-MEYNARD, 1980).

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. Il permet, d'ores et déjà, de prévoir de façon satisfaisante, à une date très précoce du cycle, les nombres d'épis produits par des cultures non fertilisées.

Reçu le 10 janvier 1981.

Accepté le 17 septembre 1981.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baldy Ch., 1973. *Etude du peuplement de blé tendre (Triticum aestivum L. em Thell.)*. Croissance, répartition de la lumière et assimilation nette. Thèse Docteur-Ingénieur, Université Paris-Sud, Orsay, 119 p.

Granger Y., 1979. *Relations spatiales en culture de blé tendre d'hiver sous climat atlantique*. Thèse, 146 pp.

Huet Ph., 1977. *Contribution à l'étude des effets résiduels des cultures. Comportement du blé tendre en monoculture*. Thèse Docteur-Ingénieur, Université Paris-Sud, Orsay, 194 p.

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

Masle-Meynard J., 1981. Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote. I. Mise en évidence d'un stade critique par rapport à la montée d'une talle. *Agronomie*, **1** (8), 623-631.

Masle-Meynard J., Sebillotte M., 1981. Etude de l'hétérogénéité

d'un peuplement de blé d'hiver. I. Notion de structure du peuplement. II. Origines des différentes catégories d'individus du peuplement, éléments de description de sa structure. *Agronomie*, **1** (3), I : 207-216 ; II : 217-224.

Meynard J. M., Boiffin J., Caneill J., Sebillotte M., 1981. Elaboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en Champagne crayeuse. II. Types de réponse à la fumure azotée et application de la méthode du bilan prévisionnel. *Agronomie*, **1** (9), 795-806.

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

Puckridge D. W., Donald C. M., 1967. Competition among wheat plants sown at a wide range of densities. *Austr. J. Agron. Res.*, **18**, 193-211.

Sebillotte M., Boiffin J., Caneill J., Meynard J. M., 1978. Sécheresse et fertilisation azotée du blé d'hiver. Essai d'analyse de situations au champ par l'étude des composantes du rendement. *Bull. Assoc. Fr. Étud. Sol. Sci. Sol*, **3**, 197-214.