



HAL
open science

Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal

Ghislain Gosse, Claude Varlet-Grancher, Raymond Bonhomme, Michel Chartier, Jean-Michel Allirand, Gilles Lemaire

► **To cite this version:**

Ghislain Gosse, Claude Varlet-Grancher, Raymond Bonhomme, Michel Chartier, Jean-Michel Allirand, et al.. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 1986, 6 (1), pp.47-56. hal-00884847

HAL Id: hal-00884847

<https://hal.science/hal-00884847>

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.

Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal

Ghislain GOSSE, Claude VARLET-GRANCHER (*), Raymond BONHOMME (**), Michel CHARTIER, Jean-Michel ALLIRAND & Gilles LEMAIRE (***)

I.N.R.A., Station de Bioclimatologie, F 78850 Thiverval-Grignon

() Station de Bioclimatologie, Estrées-Mons, F 80200 Péronne*

*(**) Station de Bioclimatologie, F 97170 Petit-Bourg, Guadeloupe*

*(***) Station d'Agronomie, F 86600 Lusignan*

RÉSUMÉ

De nombreux résultats concernant la relation entre la production de matière sèche totale et le rayonnement intercepté par la culture permettent de proposer un modèle simple d'estimation de la production potentielle d'une espèce donnée dans un lieu donné. De plus, ce type de démarche a permis de proposer une méthode pour quantifier l'effet de la durée de végétation, de la position du cycle de végétation dans l'année et de la vitesse de mise en place de surface foliaire. Un exemple précis est donné pour une culture de maïs dans le Nord de la France.

Mots clés additionnels : *Rayonnement PAR, rayonnement intercepté, production potentielle, indice foliaire, C3, C4, légumineuses.*

SUMMARY

Maximum dry matter production and solar radiation intercepted by a canopy.

A linear relationship has been established for many crops between dry matter production and radiation intercepted by the crop. These results have led us to propose a model to estimate the potential productivity of a crop. Moreover, it is possible to quantify the effects of length of growth period, position of this growth period during the year and rate of leaf area establishment. A specific example is given for maize in the North of France.

Additional key words : *Photosynthetically active radiation, intercepted radiation, potential productivity, leaf area index, C3, C4, legumes.*

I. INTRODUCTION

L'utilisation du concept de rendement énergétique dans l'analyse de la croissance en matière sèche d'un couvert végétal s'est généralisée depuis une dizaine d'années (MONTEITH, 1972 ; GALLAGHER & BISCOE, 1978 ; WARREN WILSON, 1981 ; VARLET-GRANCHER *et al.*, 1982...) et a particulièrement mis en évidence l'importance de l'interception du rayonnement solaire dans les variations de production.

En conditions d'alimentation hydrique et minérale non limitantes, plusieurs auteurs ont pu établir, sur quelques espèces, une relation linéaire entre la matière sèche totale accumulée par le couvert végétal et la quantité d'énergie interceptée (SCOTT *et al.*, 1973 ; MONTEITH, 1972, 1977 ; BISCOE & GALLAGHER, 1977 ; BONHOMME *et al.*, 1982...).

A l'aide de telles relations, il devient alors possible d'estimer de façon simple le potentiel de productivité

d'une région, information nécessaire à la détermination et à la gestion de ses ressources agricoles.

Nous avons analysé le rendement énergétique de nombreuses cultures sous climats tempéré et tropical (tabl. 1) et nous proposons ici d'utiliser l'ensemble de ces résultats pour, d'une part, caractériser le comportement d'une espèce ou d'un ensemble d'espèces par ce type de relation et, d'autre part, estimer la production maximale de biomasse d'une espèce dans un lieu donné.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le rayonnement utile à la photosynthèse absorbé par un couvert végétal (PAR_a) est exprimé par la relation suivante :

$$PAR_a = (PAR_i + PAR_{ts}) - (PAR_r + PAR_t)$$

TABLEAU 1
Principales caractéristiques des cultures étudiées.
Main characteristics of the crops studied.

Type de fonctionnement photosynthétique	Espèce	Génotype et traitement	Caractérisation de l'efficacité de l'interception ϵ_i *	Site de mesure **	Publication des résultats
C ₄	— Canne à sucre (<i>Saccharum officinarum</i>)	PR 1059 3 années HJ 5741 1 année B 64277 1 année	} ϵ_i mes	1	VARLET-GRANCHER <i>et al.</i> , 1976, 1982
	— Panicum (<i>Panicum maximum</i>)	K 187 7 coupes 2 années			
	— Mais (<i>Zea mays</i>)	BIP WH WJ } 1 année F7 F2 }	ϵ_i mes	3	VARLET-GRANCHER <i>et al.</i> , 1982
C ₃ légumineuses	— Vigna (<i>Vigna sinensis</i>)	M 53 3 densités de semis 1 année	ϵ_i mes	1	VARLET-GRANCHER & BONHOMME, 1974 ; VARLET-GRANCHER <i>et al.</i> , 1982
	— Luzerne (<i>Medicago sativa</i>)	Du Puits 5 années 15 repousses Europe 1 année 2 repousses	ϵ_i mes	4 et 7	GOSSE <i>et al.</i> , 1982 ; 1984
	— Féverole (<i>Vicia faba</i>)	Ascott 1 année	ϵ_i mod	4	
C ₃ non légumineuses	— Fétuque (<i>Festuca arundinacea</i>)	Clarine 3 années 2 doses d'azote	ϵ_i mod	4 et 7	LEMAIRE <i>et al.</i> , 1983
	— Blé d'hiver (<i>Triticum aestivum</i>)	Capitole 1 année	ϵ_i mod	4	VARLET-GRANCHER <i>et al.</i> (non publié)
		Arminda —	—	3	
		Fidel —	—		
		Pernel —	—		
		Talent —	—		
		Vuka —	—		
Capelle —		—			
Courtot —	—				
— Colza (<i>Brassica napus</i>)	Culture d'hiver : Jet 9 ≠ dates de semis, doses d'azote	ϵ_i mes	6	POUZET <i>et al.</i> , 1983	
	Culture de printemps : Brutor 3 années	ϵ_i mes	4	RODE <i>et al.</i> , 1983 ; CHARTIER <i>et al.</i> , 1983	
— Topinambour (<i>Helianthus tuberosus</i>)	D19 2 années ≠ dates de semis Violet de Rennes	ϵ_i mes	4	GOSSE <i>et al.</i> (non publié)	
— Roseau (<i>Phragmites communis</i>)	sauvage 3 années	ϵ_i mes	5	ALLIRAND <i>et al.</i> (non publié)	

* Voir explications dans le texte.

** Caractéristiques des sites de mesure.

Climat tropical

1 — Guadeloupe 16°10' N, 61°40' W

2 — Côte d'Ivoire 5°32' N, 4°13' W

Climat tempéré

3 — Mons-en-Chaussée 49°49' N, 3°12' E

4 — La Minière 48°46' N, 2°01' E

5 — Gambaiseuil 48°46' N, 2°01' E

6 — La Meuse 49°08' N, 6° E

7 — Lusignan 46°26' N, 0°7' E

avec PAR = énergie utile à la photosynthèse

(a) absorbée, (i) incidente,

(ts) réfléchi par le sol,

(r) réfléchi par l'ensemble sol-culture,

(t) transmise au sol

Unités — instantanées, W.m⁻² ou Mole de photons .m⁻².s⁻¹

— cumulées, MJ.m⁻².j⁻¹ ou Mole de photons .m⁻².j⁻¹.

Cette relation peut aussi s'écrire :

$$PAR_a = \epsilon_i * PAR_i$$

avec ϵ_i = efficacité d'interception du couvert végétal calculée comme suit :

$$\epsilon_i = 1 + PAR_{ts}/PAR_i - PAR_r/PAR_i - PAR_t/PAR_i.$$

La quantité journalière d'énergie utile à la pho-

tosynthèse absorbée par le couvert végétal est calculée à partir de ϵ_i et du rayonnement solaire global G ($PAR_i = 0,48 * G$ avec PAR_i et G exprimés en MJ.m⁻².j⁻¹ ou $PAR_i = 2,02 * G$ avec PAR_i exprimé en Mole de photons .m⁻².j⁻¹ et G en MJ.m⁻².j⁻¹, VARLET-GRANCHER *et al.*, 1982) obtenu à partir du poste météorologique le plus proche.

L'efficacité ϵ_i est obtenue soit :

— à partir de la mesure des différentes composantes du bilan radiatif (ϵ_i mes.),

— à partir de l'indice foliaire (F) et des ajustements $\epsilon_i = \beta * (1 - \exp(-K * F))$ établis sur les mesures précédentes (ϵ_i est.), avec β de l'ordre de 0,95,

— à partir d'un modèle de pénétration du rayonnement (BONHOMME & VARLET-GRANCHER, 1977 ; VARLET-GRANCHER & BONHOMME, 1979) et des para-

mètres caractéristiques de la végétation : propriétés optiques des feuilles et du sol, inclinaison des feuilles, indice foliaire... (ϵ_i mod.).

Les courbes de croissance en matière sèche des parties aériennes sont établies « classiquement » à partir de prélèvements de végétation sur une surface donnée et selon une fréquence variable avec l'espèce puis séchage à l'étuve à 80 °C. Ces échantillons sont utilisés pour déterminer la surface des limbes foliaires et des tiges (planimétrage ou découpe en éléments géométriques simples) et pour calculer l'indice foliaire (F). Les courbes de croissance sont exprimées en fonction de l'énergie utile à la photosynthèse interceptée depuis la levée ou le redémarrage de végétation.

III. RÉSULTATS

A. Accumulation de la matière sèche et somme de rayonnement intercepté par la culture

La figure 1 représente l'accumulation de la matière sèche aérienne (MS_a) en fonction du rayonnement utile à la photosynthèse intercepté par la culture (PAR_a) pour différentes repousses de luzerne en région parisienne (La Minière). Ces données expérimentales s'ajustent de façon satisfaisante à une relation linéaire, passant par l'origine, d'équation :

$$MS_a = 1,76 * PAR_a \quad r = 0,98 \quad n = 37$$

(GOSSE *et al.*, 1984)

avec MS_a en $g.m^{-2}$
 PAR_a en $MJ.m^{-2}$.

Pour l'ensemble des espèces étudiées nous avons

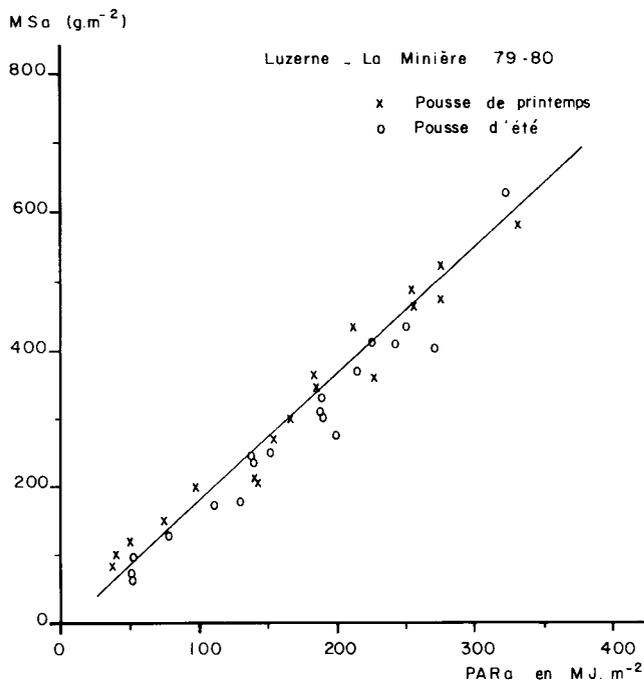


Figure 1
 Evolution de la matière sèche aérienne d'une culture de luzerne en fonction de la somme du rayonnement visible intercepté (La Minière, 1979-80). x Pousse de printemps, o Pousses d'été.
 Aerial dry matter of a lucerne crop in relation to cumulated intercepted PAR (La Minière, 1979-80). x Spring regrowth, o Summer regrowth.

trouvé des relations du même type : le tableau 2 résume l'ensemble des caractéristiques statistiques des ajustements ainsi obtenus. L'analyse statistique des pentes (test de DUNCAN modifié JAMES appliqué à des droites de régression) permet de regrouper ces résultats selon le type de cycle photosynthétique C_3 ou C_4 . De plus, parmi les plantes en C_3 , les légumineuses présentent une pente systématiquement plus faible mais non significativement différente de celles des autres espèces du groupe. Nous avons néanmoins considéré 3 droites différentes pour caractériser l'accumulation de matière sèche aérienne en fonction du PAR_a : celle des plantes en C_4 , celle des légumineuses et celle des autres plantes en C_3 (fig. 2).

Bien que cette représentation ($MS = k * PAR_a$) soit de plus en plus utilisée dans les analyses de croissance, les résultats sont relativement peu nombreux et surtout difficiles à comparer entre eux (tabl. 3). Les difficultés sont de 2 types :

1. Les ajustements sont effectués sur des valeurs de matière sèche accumulée sur des périodes de temps variables (taux de croissance hebdomadaires, matière sèche à la récolte...) et ne concernent pas toujours les mêmes parties de la plante, notamment dans le cas de la betterave et de la pomme de terre. De plus, dans certains cas, la taille des échantillons utilisés pour déterminer les courbes de croissance semble très nettement insuffisante (résultats de KHURANA & MCLAREN (1982) ou de FASHEUN & DENNETT (1981) par exemple.

2. La définition du rayonnement absorbé par la culture n'est pas uniforme ; en effet le bilan radiatif peut ou non prendre en compte les rayonnements réfléchis par le sol et par l'ensemble sol-végétation (rayonnement intercepté, rayonnement absorbé). La mesure du bilan radiatif peut être faite sur quelques heures centrées sur le midi solaire ou bien intégrée sur toute la journée. Le bilan radiatif peut en outre concerner des expressions différentes des rayonnements : global, énergie utile ou densité de flux de photons.

TABLEAU 2
 Caractéristiques statistiques des ajustements
 $MS_a = f(PAR \text{ absorbé})$.

Statistical characteristics of linear regression :
 $MS_a = f(\text{absorbed radiation})$.

Espèce	Nombre de points	Pente par l'origine	Ecart-type sur la pente
Maïs	57	2,49	0,064
Canne à sucre	45	2,65	0,061
<i>Panicum</i> sp.	31	2,39	0,049
Plantes en C_4	—	2,51	0,13
Fétuque	58	1,89	0,071
<i>Phragmites</i> sp.	20	1,88	—
Blé d'hiver	69	2,00	0,034
Colza d'hiver	30	1,83	—
Colza de printemps	27	1,95	—
Topinambour	24	1,94	0,043
Plantes en C_3 non légumineuses	—	1,93	0,08
<i>Vigna</i> sp.	31	1,66	0,065
Luzerne	37	1,77	0,057
Féverole	7	1,54	—
Plantes en C_3 légumineuses	—	1,72	0,10

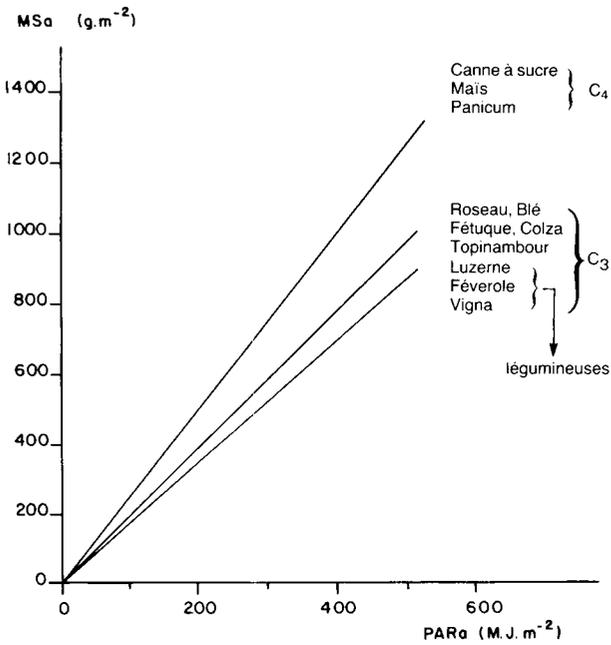


Figure 2
Evolution de la matière sèche aérienne d'une culture en fonction de la somme du rayonnement visible intercepté et du type de photosynthèse C₃ ou C₄ (synthèse des résultats).

Aerial dry matter of a crop in relation to cumulated intercepted PAR, depending on C₃ or C₄ photosynthetic metabolism (compilation of data from different sources).

Ces résultats confirment la supériorité des plantes en C₄ et la moins bonne efficacité des légumineuses parmi les plantes en C₃. Les valeurs de pentes citées pour la betterave et la pomme de terre sont systématiquement supérieures à celles que nous avons obtenues pour les plantes en C₃, la comparaison des pentes devant alors se faire non plus sur la matière sèche aérienne accumulée mais sur la matière sèche totale formée (cf. résultats obtenus sur topinambour).

Discussion et interprétation

La linéarité des relations entre matière sèche aérienne et rayonnement absorbé établie statistiquement suggère certaines hypothèses quant au fonctionnement de la culture : stabilité de la part relative des parties souterraines dans la matière sèche totale et constance de l'efficacité de conversion de l'énergie solaire en matière organique.

Pour beaucoup d'espèces annuelles le rapport parties souterraines/parties aériennes varie surtout pendant la phase d'implantation de la culture. L'effet de cette variation sur la linéarité de la relation MS- PAR_a est minimisée, car l'utilisation de la somme de rayonnement intercepté conduit à diminuer l'importance relative de cette période d'implantation.

Pour les espèces présentant une accumulation de matière sèche importante dans les parties souterraines, il faut alors considérer la matière sèche totale (aérienne + souterraine) ; dans le cas du topinambour, cette relation reste linéaire mais avec une pente supérieure de 20 p. 100.

Pour les espèces pérennes, des échanges d'assimilats peuvent se faire entre parties souterraines (organes de stockage) et parties aériennes, en particulier au

moment du redémarrage de la végétation au printemps ou après une coupe. La croissance aérienne résulte alors de la photosynthèse et de la migration des réserves ; l'ajustement linéaire des données peut conduire à une ordonnée à l'origine positive (cas du roseau *Phragmites*).

L'efficacité de la photosynthèse nette du couvert végétal sur une période de temps donné peut se définir (VARLET-GRANCHER, 1982) par le rapport entre l'énergie chimique potentielle accumulée dans la matière sèche totale et l'énergie utile à la photosynthèse absorbée par la culture, soit :

$$\epsilon_b = c * MS/PAR_a$$

La valeur calorifique de la matière sèche *c* varie assez peu pour la plupart des espèces étudiées ici : $c = 18\,175 \pm 950$ joules/kg, à l'exception, d'une part, du colza pendant sa phase de maturité où l'accumulation de lipides dans les graines est importante et, d'autre part, pendant des périodes très courtes correspondant à des phases particulières de développement (cas des périodes de différenciation mâle et femelle chez le maïs ; VARLET-GRANCHER, 1982). Compte-tenu des faibles variations ou des variations ponctuelles observées sur la valeur calorifique de la matière sèche, la linéarité des relations MS_a - PAR_a implique donc que l'efficacité de la conversion reste constante au cours du cycle de culture.

La figure 3 donne un exemple des résultats obtenus sur maïs (VARLET-GRANCHER, 1982) et montre que l'efficacité ϵ_b , calculée sur des périodes courtes, peut être très variable au cours du cycle. En fait, le mode de présentation retenu, en valeurs cumulées, conduit sur une période de végétation à lisser les variations instantanées de l'efficacité de conversion, surtout en cours de période de végétation.

Chez le colza, la diminution de l'efficacité de la conversion du rayonnement en matière organique pendant la phase de remplissage des grains est assez importante et conduit à une rupture de pente nette des relations entre la MS_a et le PAR_a (RODE *et al.*, 1983).

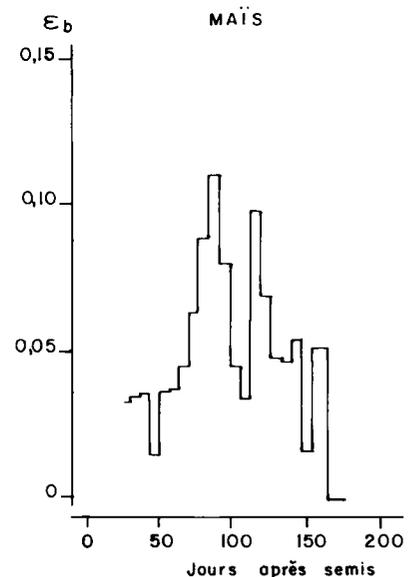


Figure 3
Evolution de l'efficacité de conversion ϵ_b d'une culture de maïs. Conversion efficiency ϵ_b of a maize crop.

TABLEAU 3

Pentes des ajustements linéaires matière sèche : rayonnement intercepté ou absorbé : résultats bibliographiques.
Slopes of linear regression : dry matter = f (absorbed or intercepted radiation). Bibliographic results.

Espèce	Références	Expression des résultats g MS par :		
		MJ global	MJ PAR	M de photon
		intercepté (i) ou absorbé (a)		
Plantes en C3 non légumineuses				
— Pomme de terre	• KHURANA & McLAREN, 1982 • ALLEN & SCOTT, 1980	1,21 – 1,63 (i)	2,49 – 3,42 (i)	
— Betterave à sucre	• MILFORD <i>et al.</i> , 1979 • BISCOE & GALLAGHER, 1977	1,52 – 1,98 (i)	3,5 (i)	
— Blé tendre d'hiver	• SPIERTZ, 1982 • GALLAGHER & BISCOE, 1978 • HOWELL & MUSICK, 1984		2,0 (i) 2,17 ± 0,06 (a) 1,90 (i)	0,405 (i)
— Coton	• HOWELL & MUSICK, 1984		2,55 (i)	0,542 (i)
— Plusieurs espèces : betterave, pomme de terre, orge, pommier	• MONTEITH, 1977	1,4 ± 0,2 (i)		
Plantes en C3 légumineuses				
— Pois d'Angole	• HUGUES <i>et al.</i> , 1981 • SIVAKUMAR & VIRMANI, 1984	0,55 ± 0,77 (i)		0,23 (i)
— Vigna unguiculata	• LITTLETON <i>et al.</i> , 1979	0,87 – 1,31 (i)		
— Féverole	• FASHEUN & DENNETT, 1981		2,6 ± 0,2 4,8 ± 0,4 (a)	
— Soja	• SCHIBLES & WEBER, 1966	0,54 – 0,7 (i)		
Plantes en C4				
— Maïs	• USTENKO & YAGNOVA, 1967 • WILLIAMS <i>et al.</i> , 1968 • SIVAKUMAR & VIRMANI, 1984 • BONHOMME <i>et al.</i> , 1982		3,4 – 4,8 (i) 3,2 (i) 2,05 – 3,17 (a)	0,82 (i)
— Sorgho	• SIVAKUMAR & VIRMANI, 1984 • HOWELL & MUSICK, 1984		3,09 (i)	0,60 (i)

(i) : Rayonnement intercepté = rayonnement incident – rayonnement transmis au sol.

(a) : Rayonnement absorbé = rayonnement incident – rayonnement transmis au sol – rayonnement réfléchi par la culture.

L'accumulation de matière sèche pendant cette période dépend du fonctionnement de 2 systèmes photosynthétiques, les feuilles et les siliques présentant des potentialités photosynthétiques très différentes.

Finalement, il faut souligner que la linéarité des relations entre la MS_a et le PAR_a établie statistiquement ne doit pas être interprétée de façon stricte par rapport au fonctionnement de la plante et il faut retenir aussi que leur application est difficile, d'une part, pendant la période d'implantation de la culture (importance des parties souterraines, variation de l'efficacité de conversion, mesures peu précises du rayonnement absorbé) et, d'autre part, pendant la phase de maturation ou de croissance faible en fin de cycle (sénescence, orientation du métabolisme, mesures peu précises de rayonnement absorbé, particulièrement pour certaines cultures).

B. Estimation du niveau maximal de production de matière sèche d'un couvert végétal

Les estimations de productivités potentielles publiées depuis une vingtaine d'années sont généralement exprimées soit en rendement énergétique (GAAS-TRA, 1958 ; WASSINK, 1959 ; PENMAN, 1968...) soit par un rendement ou un taux d'accumulation de matière sèche (STEWART, 1970 ; LOOMIS & GERAKIS, 1973 ; GIFFORD, 1974...). Ces dernières sont effectuées à partir de l'analyse théorique du rendement énergétique (NICHIPOROVICH, 1960 ; LOOMIS & WILLIAMS, 1963 ; SCHNEIDER, 1973...) ou à partir de résultats expérimentaux (STEWART, 1970 ; KIRA, 1973 ; LOOMIS & GERAKIS, 1973...) tirés des mêmes articles de base (une quinzaine environ) dont la validité a parfois été discutée (MONTEITH, 1978 ; LOO-

MIS, 1983). Compte-tenu de l'hétérogénéité des données relatives à ces résultats, leur regroupement a été fait selon le type métabolique (C_3 - C_4) des espèces considérées en fonction soit de la latitude (LOOMIS & GERAKIS, 1973), soit de paramètres plus ou moins représentatifs du rayonnement intercepté : durée de vie du feuillage (KIRA, 1973) ou durée du cycle de culture (STEWART, 1970 ; MONTEITH, 1978).

Ainsi les estimations de productivité potentielle qui apparaissent assez nombreuses reposent en fait sur une base de données relativement étroite et sont surtout peu utilisables dans le cadre d'une méthode générale.

1. Production potentielle d'un type métabolique liée au gisement solaire

A partir des efficacités moyennes obtenues pour les grands types métaboliques C_3 - C_4 , nous proposons une définition de la productivité potentielle liée au gisement solaire en supposant que tout le rayonnement solaire utile à la photosynthèse incident puisse être absorbé par la végétation.

La figure 4 donne la production correspondant à quelques sites en fonction du gisement solaire et de sa variabilité dans le cas de Versailles. Ainsi à Versailles, le potentiel de production pour les plantes en C_4 se situe entre 45 et 55 t/ha/an et pour les plantes en C_3 , entre 32 et 38 t/ha/an. On peut remarquer que des plantes en C_3 cultivées dans le Sud de la France (Nice par exemple) ont un potentiel de production du même ordre que des plantes en C_4 cultivées dans le Nord (Versailles).

2. Production maximale de matière sèche

a) Effet de la place et de la durée du cycle de la culture dans l'année

L'énergie utile à la photosynthèse absorbée sur l'ensemble du cycle de végétation dépend fortement de sa durée et de sa place par rapport à l'évolution du rayonnement incident au cours de l'année (VARLET-GRANCHER, 1982). La figure 5a représente les productions maximales de matière sèche des espèces de type C_3 pour différentes durées de cycles et dates de levée, en supposant que l'efficacité d'interception n'est pas limitante ($\epsilon_i = 0,90$ sur tout le cycle) et que le rayonnement incident correspond à la normale de Versailles.

Le niveau de production donné par ces courbes peut correspondre à celui réellement observable en conditions optimales. Pour une culture donnée, la courbe de référence est déterminée par la date moyenne à partir de laquelle la végétation est suffisamment développée pour permettre une interception maximale ($\epsilon_i = 0,90$) du rayonnement (autour du 15 avril par exemple pour du blé d'hiver cultivé dans le Nord de la France) et la date moyenne de récolte (ici autour du 15 août) donne la production, soit 21,5 t. A celle-ci, il faut ajouter la matière sèche accumulée pendant la phase d'implantation (environ 2 t/ha pour cet exemple) pour obtenir la production maximale soit 23,5 t/ha. Pour les conditions correspondant à cet exemple (expérimentation faite à Mons-en-Chaussée), les rendements observés en grandes parcelles sur 6 variétés pour la récolte 1984 variaient entre 17,2 et

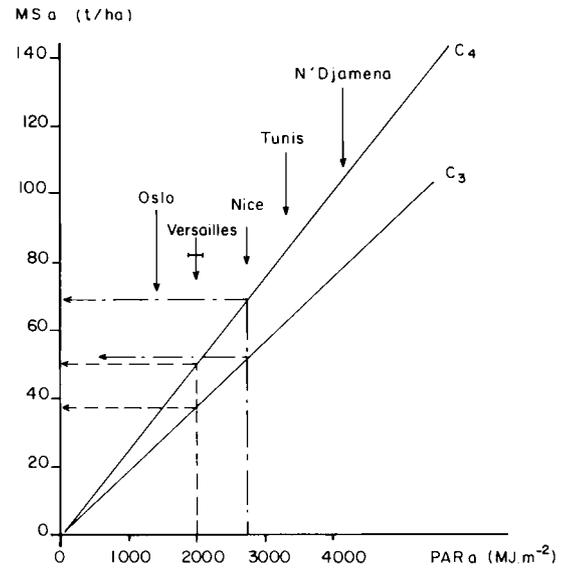


Figure 4

Evolution de la productivité potentielle d'un couvert végétal en fonction du gisement solaire et du type de photosynthèse (C_3 - C_4).
Potential productivity of a canopy versus incident solar radiation, depending on the type of photosynthetic metabolism.

21,6 t/ha ($19,3 \pm 3,0$). Les valeurs records C_4 indiquées par d'autres auteurs pour des climats peu différents sont du même ordre : 20,7 t en Angleterre d'après MONTEITH (1978), de 16,2 à 18,1 t aux Pays-Bas (d'après SPIERTZ, 1982).

De la même façon, la figure 5b montre, pour des cultures de colza à La Minière par exemple, que la place du cycle peut suffire pour expliquer une grande part des différences de rendements observés entre cultures de printemps et d'hiver d'une même espèce en un lieu donné. Les courbes de la figure 5c permettent de comprendre comment en climat tempéré, la productivité d'une espèce en C_3 comme le blé peut être égale ou supérieure à celle d'espèces en C_4 implantées tardivement au printemps comme le maïs.

b) Effet de la structure du couvert végétal et de la vitesse de mise en place de la végétation

L'efficacité de l'interception est limitante ($\epsilon_i < \epsilon_{i\max}$) pendant la phase d'implantation et de sénescence du couvert végétal. La vitesse de mise en place ou de disparition du système foliaire et la structure de la végétation (effet de l'inclinaison des feuilles sur le niveau d'indice foliaire pour lequel $\epsilon_i = \epsilon_{i\max}$) peuvent donc influencer fortement la production de matière sèche.

La figure 6 montre que, dans les conditions de climat tempéré considérées ici, la vitesse de mise en place de la surface foliaire apparaît comme un facteur très important de la productivité dont l'effet est d'autant plus marqué que le semis est plus tardif. L'effet de la structure de la végétation reste toujours faible, celui de la sénescence est très atténué car la diminution de ϵ_i , avec la chute de l'indice foliaire, est généralement très rapide et intervient surtout à une période où le rayonnement est faible sous nos latitudes.

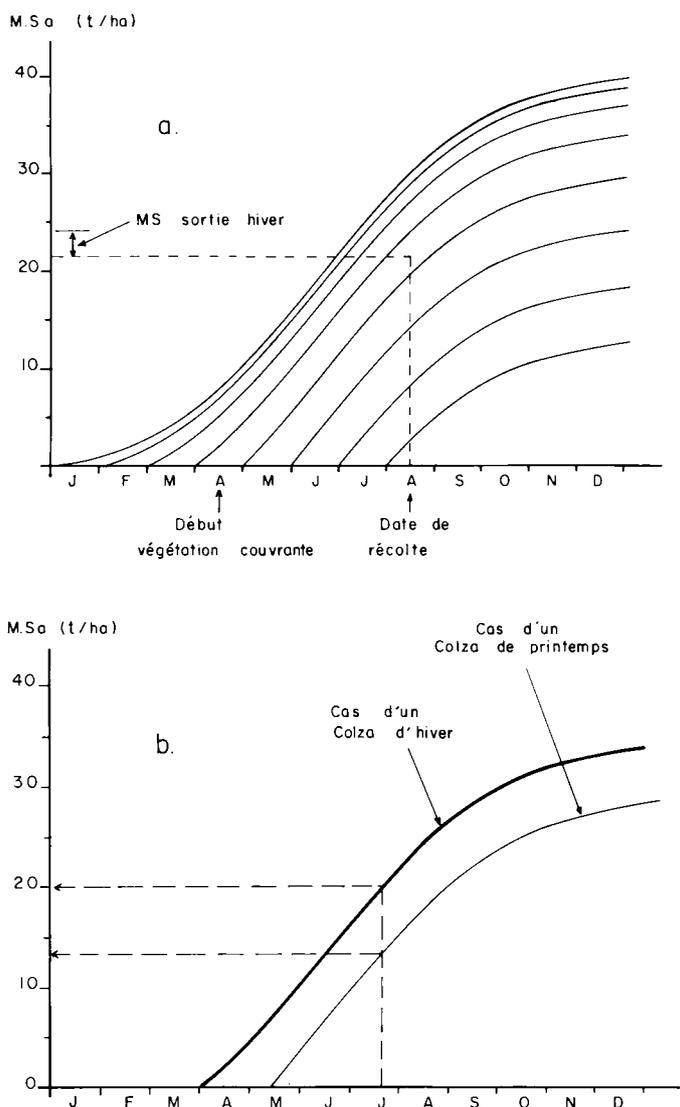


Figure 5
 Simulation de la productivité maximale d'un couvert végétal en région parisienne :
 a) cas d'une céréale d'hiver,
 b) comparaison d'un colza de printemps et d'un colza d'hiver,
 c) comparaison d'une céréale d'hiver (C₃) et d'un maïs (C₄).
 Simulation of the maximum productivity of a canopy in the Paris area :
 a) for a winter cereal,
 b) for spring rapeseed compared to winter rapeseed,
 c) for a winter cereal (C₃) compared to maize (C₄).

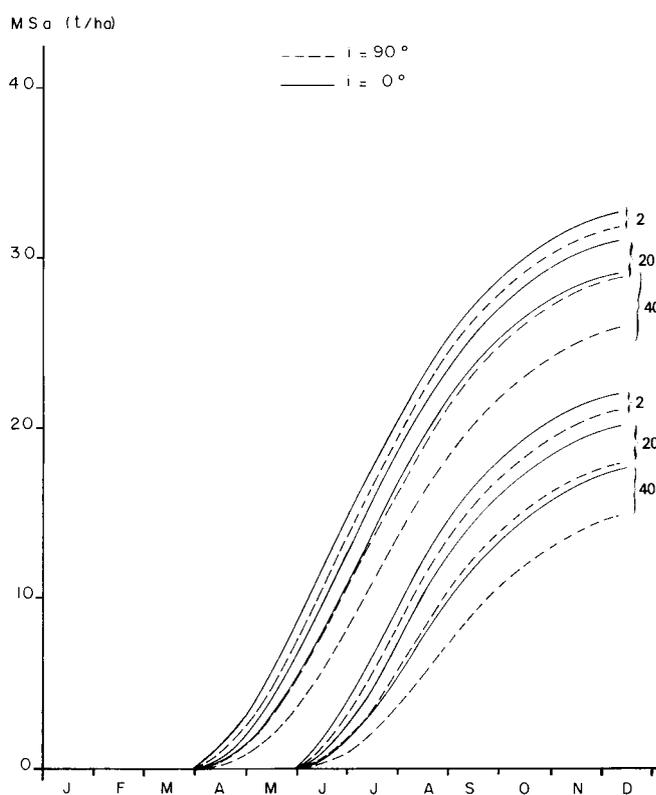


Figure 6
 Influence de la structure de la végétation (inclinaison des feuilles, trait plein $i = 0^\circ$, pointillé $i = 90^\circ$) et de la vitesse de mise en place de la surface foliaire ($v_{i\max}$ en 2 j, 20 j et 40 j) sur la productivité d'une plante en C₃ en région parisienne.
 Effect of vegetation structure (leaf inclination : full $i = 0^\circ$; dashed $i = 90^\circ$) and rate of development of leaf area ($v_{i\max}$ in 2 days, 20 days and 40 days) on the productivity of a C₃ plant in the Paris area.

3. Recherche d'une amélioration de la production de matière sèche d'une espèce : cas du maïs cultivé dans le Nord de la France

La faible productivité en matière sèche des maïs précoces dans le Nord de la France résulte surtout d'une mauvaise interception du rayonnement solaire (VARLET-GRANCHER *et al.*, 1982) ; celle-ci s'explique par un développement insuffisant de la surface foliaire (exemple pour la variété « BIP » $I_{f\max} = 2,4$ qui ne permet pas d'obtenir l'efficacité d'interception la plus élevée (fig. 7a)) et aussi par la position du cycle de végétation dans l'année (fig. 7b).

En utilisant les résultats précédents, nous avons calculé la production de matière sèche correspondant à 4 évolutions de la surface foliaire (fig. 7c). La courbe 1 représente l'ajustement des variations de l'indice foliaire de la variété « BIP » selon 3 droites qui délimitent schématiquement : la mise en place des feuilles (jusqu'à une valeur de $F = 0,25$ qui se situe un peu après le début de la différenciation du méristème apical en panicule), la période de forte croissance et une phase allant de la floraison jusqu'à la récolte pour laquelle on maintient un indice foliaire constant (en négligeant la sénescence du feuillage).

A partir de cette évolution témoin, nous supposons un génotype qui présente, premièrement, une période de forte croissance prolongée pour permettre d'obte-

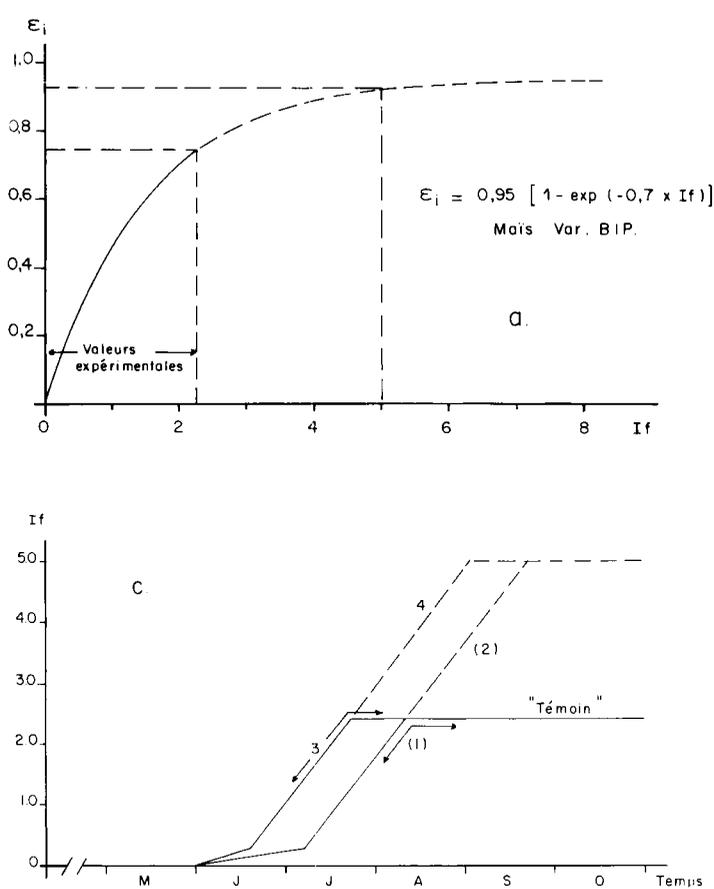


Figure 7

Résultats de la simulation de la production maximale de matière sèche pour une culture de maïs en zone Nord de la France :

a) Evolution mesurée et simulée de l'efficacité d'interception du maïs en fonction de l'indice foliaire.

b) Position du cycle de végétation et de l'efficacité d'interception par rapport au rayonnement solaire incident moyen (R_g).

c) Cinétiques d'indice foliaire mesurées (1) et simulées (2, 3, 4) selon différents scénarios (cf. texte).

Results of the simulation of the maximum production of dry matter for a maize crop in the North of France :

a) measured and simulated development of the interception efficiency of the maize depending on leaf area index.

b) position of vegetation cycle and interception efficiency in relation to mean incident solar radiation (R_g).

c) rates of measured (1), and simulated (2, 3, 4) leaf area index depending on different patterns (see text).

nir un indice foliaire maximal égal à 5,0 (courbe 2), deuxièmement, une durée de mise en place des feuilles 2 fois plus courte (courbe 3) et, troisièmement, une combinaison des 2 hypothèses précédentes.

L'origine des courbes correspond à la date de levée qui pour la culture « témoin » choisie (var. « BIP » en 1978 à Mons-en-Chaussée) se situe le 1^{er} juin ; nous avons calculé aussi la production en supposant une levée au 15 mai (possible pour des semis précoces et un printemps un peu plus chaud que la normale) et au 1^{er} mai (ce qui peut être obtenu avec des semis précoces sous mulch plastique).

Les résultats de ces calculs sont donnés au tableau 4. La valeur encadrée correspond à celle du « témoin » et est proche de celle réellement observée (13,7 t/ha). On peut également rapprocher la valeur calculée pour l'évolution 2 de l'indice foliaire et une date de levée au 1^{er} juin du rendement mesuré (16,2 t/ha) d'une variété tardive, « INRA 508 », cultivée dans les mêmes conditions que « BIP ».

Il ressort surtout de ces résultats que les gains de productivité les plus importants peuvent être obtenus en diminuant la période de mise en place des feuilles et/ou en décalant le cycle vers le printemps (dates de levée plus précoces). Ces résultats vont dans le même sens et avec des différences de rendement du même ordre de grandeur que ceux observés en parcelles agronomiques (gamme de génotype, dates de semis, semis sous mulch plastique ; DERIEUX, 1983).

Cette augmentation du rendement peut être obtenue par des interventions de type agronomique (semis précoce, utilisation de mulch plastique, augmentation de

TABLEAU 4

Production théorique de matière sèche aérienne (t/ha) de différentes cultures de maïs calculée avec la normale de rayonnement de Versailles.

Simulated aerial dry matter production (t/ha) for different maize crops, calculated with the mean solar radiation of Versailles.

Date de levée	Courbe d'évolution de l'indice foliaire			
	1	2	3	4
1 ^{er} juin	14,5	15,8	17,9	19,8
15 mai	17,6	19,4	21,1	23,6
1 ^{er} mai	20,9	23,2	24,3	27,3

la densité de semis...) et/ou génétique (sélection de génotypes précoces pouvant germer à basse température et présentant des rythmes d'émission des feuilles plus rapides avec des possibilités de croissance sous température faible). Ces paramètres sont effectivement pris en compte par les sélectionneurs (VINCOURT *et al.*, 1983 ; DERIEUX, 1983).

IV. CONCLUSION

Les données que nous avons obtenues sur 11 espèces (correspondant à 80 cultures différentes environ) confirment bien la possibilité d'ajuster à une droite l'accumulation de la matière sèche aérienne par un couvert végétal en fonction du rayonnement inter-

cepté par celui-ci. Cette « linéarisation » des courbes de croissance est très intéressante car elle permet de comparer les croissances de différentes cultures par des méthodes statistiques simples et aussi d'analyser cette croissance à l'aide de 2 paramètres (la pente et la valeur de l'abscisse à un instant donné) qui ont une signification physiologique. Il est donc possible de proposer une certaine hiérarchisation des facteurs de la croissance ou des différentes actions possibles d'un même facteur (effet de la température par exemple sur les processus photosynthétiques et sur les mécanismes de la croissance foliaire). Cependant, pour des cultures sans contraintes hydriques ou minérales importantes, la validité de cette méthode n'est bien établie que pour la période de forte croissance surtout si l'on ne considère que la matière sèche aérienne accumulée.

Ces résultats montrent aussi, pour ces conditions, que la variabilité de la production de matière sèche de différentes cultures d'une même espèce ou de différentes espèces appartenant au même groupe métabolique (C₃-C₄) dépend plus de la capacité de la végétation à intercepter le rayonnement solaire que de l'efficacité des processus de conversion de l'énergie. Ainsi, il semble possible de caractériser chaque groupe par une seule droite de référence. Ces relations peuvent être utilisées pour obtenir simplement la production potentielle d'une culture en un site donné, compte-tenu du

rayonnement incident, de la durée et de la place du cycle dans l'année. Cette méthode peut donc servir à déterminer un niveau de production de référence pour l'analyse de la production réelle.

La constance de ces relations linéaires est établie statistiquement sur un nombre d'espèces relativement faible et leur généralisation doit être faite avec précaution. Même si elles ne sont pas significatives, on peut observer des différences entre espèces d'un même groupe (légumineuses et non légumineuses) ou d'une même espèce entre génotypes (cas des 3 variétés de maïs étudiées). Dans ce dernier cas, la pente des droites matière sèche-rayonnement intercepté pourrait être un paramètre intéressant pour les sélectionneurs. Enfin, pour certaines productions (pomme de terre, betterave par exemple), il faudrait considérer les relations établies sur la matière sèche totale.

Tous ces résultats concernent la productivité en matière sèche et ne constituent pour un grand nombre d'espèces qu'une approche globale de la production qui doit être complétée par la prise en compte des mécanismes de répartition des assimilats entre les organes pour conduire à une analyse du rendement agricole.

Reçu le 15 avril 1985.

Accepté le 16 août 1985.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen E. J., Scott R. K., 1980. An analysis of growth of the potato crop. *J. Agric. Sci.*, 94, 583-606.
- Biscoe P. V., Gallagher J. N., 1977. Weather, dry-matter, production and yield, 75-100. In Landsberg J. J., Cutting C. V. : « Environmental effects on crop physiology ». *Proc. Symp. Long Ashton*, 388 p.
- Bonhomme R., Varlet-Grancher C., 1977. Application aux couverts végétaux des lois de rayonnements en milieu diffusant. I. — Etablissement des lois et vérifications expérimentales. *Ann. agron.*, 28 (6), 567-582.
- Bonhomme R., Ruget F., Derieux M., Vincourt P., 1982. Relations entre production de matière sèche aérienne et énergie interceptée chez différents génotypes de maïs. *C.R. Acad. Sci., Paris*, série III, 294, 393-398.
- Chartier M., Fabre B., Gosse G., Rode J. C., 1983. Bilan radiatif d'un couvert de colza. *6^e Cong. Colza*, Paris, mai 1983, 154-165.
- Derieux M., 1983. Sélection et adaptation. In : « *Colloque Physiologie du maïs — Adaptation au milieu et diversité génétique* ». Royan, 17 mars 1983, 32 p.
- Fasheun A., Dennett M. D., 1981. Interception of radiation and growth efficiency in field beans (*Vicia faba* L.). *Agric. Meteorol.*, 26, 226-229.
- Gaastra P., 1958. Light energy conversion in field crops in comparison with the photosynthetic efficiency under laboratory conditions. *Meded. Landb. Wageningen*, 58 (4), 1-12.
- Gallagher J. N., Biscoe P. V., 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *J. Agric. Sci.*, 91, 47-60.
- Gifford R. M., 1974. A comparison of potential photosynthesis, productivity and yield of plant species with differing photosynthetic metabolism. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1, 107-117.
- Gosse G., Monteny B., Perrier A., 1976. Méthode aérodynamique et photosynthèse d'une culture de *Panicum maximum*. *Photosynthetica*, 13 (2), 186-197.
- Gosse G., Chartier M., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., 1982. Interception du rayonnement utile à la photosynthèse chez la luzerne : variations et modélisation. *Agronomie*, 2 (6), 583-588.
- Gosse G., Chartier M., Lemaire G., 1984. Mise au point d'un modèle de prévision de production pour une culture de luzerne. *C.R. Acad. Sci., Paris*, série III, 298, 541-544.
- Howell T. A., Musick J. T., 1984. Relationship of dry matter production of field crops to water. In : « *Les besoins en eau des cultures* » ; *Conf. int. C.I.I.D.*, Paris, 11-14 sept.
- Hughes G., Keatinge J. D. H., Scott J. P., 1981. Pigeon pea as a dry season crop in Trinidad, West Indies. II. Interception and utilization of solar radiation. *Trop. Agric. (Trinidad)*, 58 (3), 191-199.
- Khurana S. C., McLaren J. S., 1982. The influence of leaf area, light interception and season on potato growth and yield. *Potato Res.*, 25, 329-342.
- Kira T., 1973. Primary production of forest, 5-40. In Cooper J. P. : « *Photosynthesis and productivity in different environments* ». IBP Prog., 3, Cambridge Univ. Press, 715 p.
- Lemaire G., Gosse G., Chartier M., 1984. Model for winter growth of fescue. *Eur. Grassland Fed. Cong., Norvège*, juin 1984.
- Littleton E. J., Dennett R. P., Monteith J. L., Elston J., 1979. The growth and development of cow peas (*Vigna unguiculata*) under tropical field conditions. II. — Accumulation and partitioning of dry weight. *J. Agric. Sci.*, 93, 309-320.
- Loomis R. S., 1983. Productivity of agricultural systems, 151-172. In Lange O. L. et al. : « *Physiological plant ecology* ». Vol. III, 799 p.
- Loomis R. S., Gerakis P. A., 1973. Productivity of agricultural ecosystems, 145-172. In Cooper J. P. : « *Photosynthesis and productivity in different environments* ». IBP Prog., 3, Cambridge Univ. Press, 715 p.
- Loomis R. S., Williams W. B., 1963. Maximum crop productivity : an estimate. *Crop Sci.*, 3, 67-72.
- Milford G. F., Biscoe P. V., Jaggard K. W., Scott R. K., Draycott A. P., 1979. Physiological potential for increasing yields of sugar beet, 71-83. In Hurd R. G. et al. : « *Opportunities for increasing crop yields* ». Pitman advanced Publ. Prog., 410 p.
- Monteith J. L., 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. appl. Ecol.*, 9, 747-766.

- Monteith J. L.**, 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, 281, 277-294.
- Monteith J. L.**, 1978. Reassessment of maximum growth rate for C3 and C4 crops. *Expl. Agric.*, 14, 1-5.
- Nichiporovich A. A.**, 1960. Photosynthesis and the theory of obtaining high crop field. *Field Crop Abstr.*, 13 (3), 169-175.
- Penman H. L.**, 1968. The earth's potential. *Sci. J. Lond.*, 4 (5), 43-47.
- Pouzet A., Raimbault J., Estraguat A., Gosse G.**, 1983. Analyse de la croissance automnale du colza d'hiver. *6^e Cong. colza, Paris*, mai 1983, 699-713.
- Rode J. C., Gosse G., Chartier M.**, 1983. Vers une modélisation de la production chez le colza de printemps. *Inf. Tech. CETIOM*, 82 (1), 10-19.
- Schneider T. R.**, 1973. Efficiency of photosynthesis as solar energy converter. *Energy Conversion*, 13, 77-85.
- Scott R. K., English S. D., Wood D. W., Undsworth M. H.**, 1973. The yield of sugar beet in relation to weather and length of growing season. *J. Agric. Sci.*, 21, 339-347.
- Shibles R. M., Weber C. R.**, 1966. Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns. *Crop Sci.*, 6, 55-59.
- Sivakumar M. V. K., Virmani S. M.**, 1984. Crop productivity in relation to interception of photosynthetically active radiation. *Agric. For., Meteorol.*, 31, 131-141.
- Spiertz J. H. J.**, 1982. Physiological and environmental determinants of potential crop productivity. *Proc. 12th Int. Patasse Inst. Cong., Goslar (RFA)*, 27-45.
- Stewart G. A.**, 1970. High potential productivity of the tropics for cereal crops, grass forage crops and beef. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 85-101.
- Ustenko G. P., Yagnova S. N.**, 1967. Planning high maize yields based on the use of solar radiation at a chosen efficiency, 144-156. In Nichiporovich A. A. : « *Photosynthesis of productive systems* ». *Isr. Prog. Sci. Trans.*, Jerusalem, 182 p.
- Varlet-Grancher C.**, 1982. *Analyse du rendement de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal*. Thèse Doct. ès Sci. Nat., Univ. Paris-Sud, Orsay, 144 p.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R.**, 1974. Utilisation de l'énergie solaire par une culture de *Vigna sinensis*. III. Evolution du rendement énergétique pendant la phase végétative. *Ann. agron.*, 25 (6), 811-819.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R.**, 1979. Application aux couverts végétaux des lois de rayonnements en milieu diffusant. II. — Interception de l'énergie solaire par une culture. *Ann. agron.*, 30, 1-26.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Castaneda P. L.**, 1976. Rendimiento energetico de un cultivo de cana de azucar. *Turrialba*, 26 (2), 139-143.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Artis P.**, 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Oecol. Plant.*, 3, 3-26.
- Vincourt P., Hébert Y., Potier F.**, 1983. Le rythme d'apparition des feuilles : implications sur la précocité et la vigueur du maïs. *Coll. Physiologie du Maïs : croissance et développement*, 15 mai, Royan, 9 p.
- Warren Wilson J.**, 1981. Analysis of growth, photosynthesis and light interception for single plants and stands. *Ann. Bot.*, 48, 507-512.
- Wassink E. C.**, 1959. Efficiency of light energy conversion in plant growth. *Plant Physiol.*, 34, 356-361.
- Williams W. A., Loomis R. S., Lopley C. R.**, 1968. Vegetative growth of corn as affected by population density. I. — Productivity in relation to interception of solar radiation. *Crop Sci.*, 5, 211-215.