



CONTRIBUTION A L'ANALYSE DE L'ÉLABORATION
DU RENDEMENT DU RIZ PLUVIAL

- Éléments de description de l'histoire d'un peuplement de talles (variété IRAT 13).
- Modélisation du nombre potentiel d'épillets d'un peuplement de panicules.

Alix PIGEAIRE

août 1980

P L A N

I - INTRODUCTION

A - *CONDITIONS D'EXPERIENCE ET TRAITEMENTS RETENUS*

B - *MESURES ET OBSERVATIONS*

C - *RESULTATS GENERAUX - SITUATIONS EFFECTIVEMENT OBSERVEES*

1 - Principales caractéristiques de la campagne 1979

a - *L'état sanitaire*

b - *Le climat*

c - *Les rendements*

2 - Caractérisation des conditions de nutrition

a - *Effet des traitements azotés*

b - *Effet des traitements densité*

II - DESCRIPTION DES ETATS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS
"TALLES" DU PEUPLEMENT
EN SITUATION DE NON COMPETITION
AU DEBUT TALLAGE

A - *EFFET DU PHYLLOCHRONE D'EMISSION ET DU DEGRE DE RAMIFICATION DE
LA TALLE*

1 - Identification des talles et relations de synchronisme

2 - Etats de croissance et de développement des différentes talles

3 - Effectifs des différents groupes de talles au sein du peuplement

B - *EFFET PIED*

1 - Mise en évidence d'un comportement global du pied

2 - Comparaison des états de croissance et de développement des talles appartenant à des pieds présentant différentes séquences initiales de tallage primaire

3 - Origine des différentes séquences initiales de tallage primaire

C - *CONCLUSIONS*

III - EVOLUTION DE LA STRUCTURE DU PEUPEMENT
INFLUENCE DE LA COMPETITION SUR CETTE EVOLUTION

A - VITESSES DE DEVELOPPEMENT ET DE CROISSANCE DE CHAQUE GROUPE DE
TALLES

1 - Développement

a - Nombre de feuilles

b - Nombre de racines

2 - Croissance

Conclusions partielles

B - EFFETS DE LA COMPETITION SUR LA CROISSANCE DES DIFFERENTS GROUPES
DE TALLES

1 - Annulation de la vitesse de croissance des bourgeons de talles

a - Discontinuités des séquences de tallage

b - Les arrêts de tallage

α - Tallage primaire

β - Tallage secondaire

2 - Diminution de la vitesse de croissance des talles

Conclusions partielles

C - STRUCTURE DU PEUPEMENT A L'EPIAISON POUR LES DIFFERENTS TRAITE-
MENTS

1 - Effectifs des différents groupes de talles

2 - Etats de croissance des différents groupes de talles

Conclusions partielles

IV - LES ETATS SUCCESSIFS DE FRUCTIFICATION
LEURS RAPPORTS AVEC L'HISTOIRE DU PEUPEMENT

A - MODELISATION DU NOMBRE POTENTIEL D'EPILLET'S

1 - Rappels

a - Les stades de développement de la panicule

b - La description de la panicule à l'épiaison

2 - Choix d'un modèle

a - Le nombre de sites potentiels d'un racème est-il fonction
de son rang sur le rachis ?

b - Formalisation du modèle

3 - Facteurs de variation des paramètres du modèle

a - Existence d'un effet "cycle cultural"

b - Comparaison des termes B_i et n de 3 variétés différentes

4 - Applications numériques.

Calcul du pourcentage d'épillets dégénérés

S O M M A I R E

PLAN	p. 1
I - INTRODUCTION	p. 5
II - DESCRIPTION DES ETATS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS "TALLES" DU PEUPEMENT EN SITUATION DE NON COMPETITION AU DEBUT TALLAGE	p. 17
III - EVOLUTION DE LA STRUCTURE DU PEUPEMENT. INFLUENCE DE LA COMPETITION SUR CETTE EVOLUTION	p. 31
IV - LES ETATS SUCCESSIFS DE FRUCTIFICATION. LEURS RAPPORTS AVEC L'HISTOIRE DU PEUPEMENT	p. 55
CONCLUSION GENERALE	p. 86
ANNEXES	p. 89
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	p. 99

B - DESCRIPTION DES ETATS SUCCESSIFS DE FRUCTIFICATION

- 1 - Premier état : le nombre d'épillets différenciés.
Etude des nombres de sites sur le rachis paniculaire
 - a - Effet du groupe de talles
 - b - Effet du traitement
 - c - Effet du groupe de pieds
 - d - Conclusions
- 2 - Passage du premier état au deuxième état : le pourcentage d'épillets dégénérés
 - a - Comparaisons entre groupes de talles et traitements sur les pieds du groupe II
 - b - Comparaisons entre groupes de pieds
 - c - Conclusions
- 3 - Deuxième état : le nombre d'épillets
ou nombre de grains totaux
 - a - Comparaisons entre groupes de talles et traitements sur les pieds du groupe II
 - b - Comparaisons entre groupes de pieds
 - c - Conclusions
- 4 - Troisième état : le nombre de grains pleins.
Production d'une talle
- 5 - Conclusions

CONCLUSION GENERALE

I - INTRODUCTION

Cette étude s'inscrit dans le cadre des travaux menés par l'équipe ORSTOM d'agronomie de Bouaké, sur les parcelles en cultures semi-mécanisées de l'Autorité pour l'aménagement de la Vallée du Bandama (AVB) en région Centre de Côte d'Ivoire.

Des enquêtes agronomiques menées sur 3 années successives (1974 - 1975 - 1976) ont permis d'établir pour ce milieu une hiérarchisation des facteurs et conditions influant sur l'élaboration du rendement du riz pluvial.

Ces enquêtes ont montré qu'en l'absence de déficit hydrique ou d'infection par les adventices, et à l'échelle de surfaces restreintes (stations), les hétérogénéités de peuplement sont une des principales causes de variation des rendements dans ce milieu.

Les références bibliographiques sont nombreuses en ce qui concerne les possibilités de compensation du riz pluvial à l'échelle globale de la parcelle. Par contre les comportements individuels des pieds ou talles constitutifs du peuplement restent très mal connus, au moins dans le domaine francophone. Les références japonaises sont plus nombreuses et nous y ferons appel. Mais elles concernent essentiellement le riz repiqué.

L'essai mis en place en 1979 a pour but d'établir des références au champ sur les comportements de ces individus placés dans un peuplement aussi homogène que possible.

Il vise à caractériser :

- la croissance et de développement d'un pied de riz et de chacune de ses talles,
- en peuplement à disposition régulière,
- à différents niveaux de compétition intraspécifique obtenus en faisant varier :
 - . la quantité d'organes, par différentes densités linéaires
 - . les ressources du milieu, par différentes conditions de croissance (choix de la nutrition azotée, cf. plus loin).

A - CONDITIONS D'EXPERIENCE ET TRAITEMENTS RETENUS

- Lieu : Station expérimentale de l'IRAT à Bouaké, Parcelle A4.
Sol ferrallitique moyennement désaturé avec un recouvrement épais argilo-sableux, légèrement gravillonnaire, formé sur une roche-mère granitique, Apport de 300 kg de 10-18-18, et de dolomie.
- Variété : IRAT 13 a été retenu de préférence à Iguape Cateto. Ces deux variétés sont de cycle moyen, (130-140 j). Iguape Cateto est actuellement la plus répandue (utilisée à l'AVB), mais IRAT 13, variété améliorée, qui répond à l'azote sans trop augmenter les risques de verse, est appelée à la remplacer dans les années à venir.
- Date de semis : 8 Juin 1979.

- 4 niveaux de densité linéaire :

+ Le semis est fait en lignes (comme à l'AVB) écartées de 40 cm. C'est un des écartements couramment pratiqués en semis motorisé, et c'est celui qui facilite le plus les manipulations au champ.

+ Ecartements entre pieds sur la ligne . 5 cm
 . 10 cm
 . 20 cm
 . 30 cm

Afin d'obtenir exactement les densités linéaires souhaitées, le semis est effectué avec la plus forte densité possible et éclairci ensuite de façon régulière et contrôlée, entre la levée et le début du tallage, sur l'ensemble de chaque parcelle.

Tableau 1 : Correspondances densités linéaire, surfacique et doses de semis pour les traitements retenus.

(Numéro du traitement)	1	2	3	4
(Ecartements entre pieds sur la ligne (cm))	5	10	20	30
(Nombre de pieds/m ²)	50	25	12.5	8.3
(Doses de semis ⁽¹⁾ calculées avec taux de levée = 65 % (kg/ha))	25	13	6	4

- 2 niveaux des conditions de croissance

Pour faire varier les conditions de croissance, nous avons le choix entre l'eau et l'azote.

Les contraintes du réseau d'irrigation et l'insuffisance de celui-ci à pallier une forte sécheresse nous ont fait retenir l'azote.

traitements 0 = aucun apport d'azote

N = apport de 80 U en 2 fois :

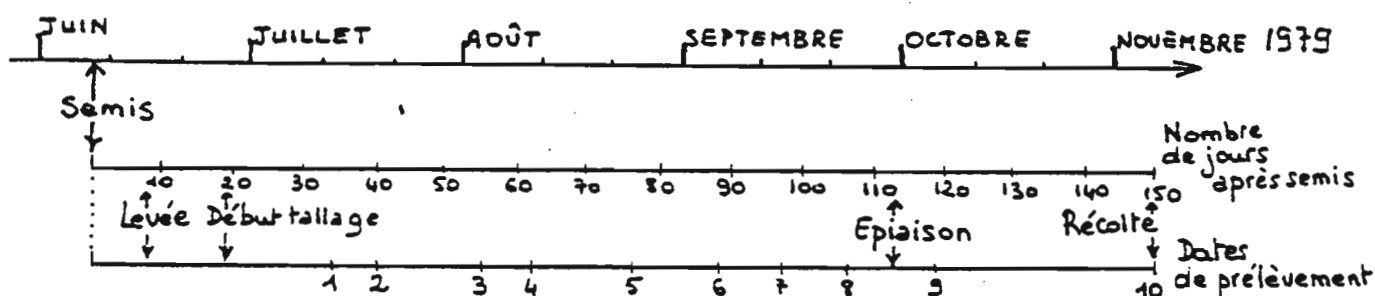
- 30 U au début tallage (30ème jour)
- 50 U à l'initiation paniculaire (≈60ème jour).

(1) Les doses de semis indiquées sont factices puisque les peuplements observés ont été créés par éclaircissement après la levée. A l'AVB, la dose recommandée est 50 kg/ha ; les doses pratiquées y sont le plus souvent inférieures.

- Le dispositif ne comporte pas de répétition

B - MESURES ET OBSERVATIONS

- Les mesures sont faites sur des échantillons de 10 pieds par traitement (25 pieds à la récolte) pris au hasard, toujours sur les mêmes lignes.
- Les dates de prélèvement régulièrement espacées d'une semaine, s'échelonnent du début tallage à l'épiaison, soit du 30ème au 110ème jour après semis.
Prélèvement final à la récolte.



- Dates de prélèvement 1 → 7 (Début tallage → fin montaison)

+ Mesures par pied : longueur de rhizome
longueur blanche (1)

+ Pour chaque talle de chaque pied : identification (2)
nombre de feuilles
nombre de racines (dates 6 et 7)

+ Pour les pesées de matière sèche,

les talles . de même rang

. appartenant à des pieds ayant la même séquence
initiale de tallage primaire, sont regroupées.

les limbes foliaires et les gaines et tiges sont pesés séparément.

(1) Profondeur de semis = longueur de rhizome + longueur blanche

(2) A partir de la date 6, l'identification des tiges primaires a été rendue possible grâce au baguage de ces tiges vers le 65ème jour après semis. A la même date, la 7ème feuille du brin-maître a été repérée par un point de laque rouge à la base du limbe, permettant ainsi de compter le nombre de feuilles du brin-maître jusqu'à l'épiaison. Le même travail n'ayant pu être réalisé pour les premières talles primaires, le nombre de feuilles et l'identification des talles secondaires des trois premières talles primaires n'est pas connue avec exactitude à l'épiaison et à la récolte.

C - RESULTATS GENERAUX -
SITUATIONS EFFECTIVEMENT OBSERVEES.

Nous présentons ici certains résultats généraux dans le but de dresser

le tableau des situations observées et de caractériser les conditions de nutrition sur chacun de nos traitements.

Cette présentation reste volontairement sommaire. Le dispositif expérimental (sans répétition) et le mode de prélèvement (pieds au hasard) n'ont pas été conçus pour une discussion à l'échelle globale des traitements.

1 - Principales caractéristiques de la campagne 1979.

a - L'état sanitaire

Nous avons eu à déplorer sur l'ensemble des parcelles, les attaques parasitaires d'un diptère (*Diopsis thoracica*, *Diopsis tenuipes*) dont les larves s'attaquent aux jeunes talles et provoquent leur dépérissement.

Les taux d'attaque varient selon les parcelles (Tableau 2). Il ne semblent pas liés à une situation géographique. Par contre, ils semblent être en rapport avec la densité de peuplement de la parcelle.

Tableau 2 : Attaques parasitaires sur les différents traitements

Parcelle	0-1	N-1	0-2	N-2	0-3	N-3	0-4	N-4
Pourcentage de tiges attaquées à la date 5	28 %	20 %	12 %	8 %	14 %	5 %	5 %	5 %

L'échelle fine (pieds ou talles) à laquelle nous nous proposons de travailler permet le tri entre tallas saines et talles attaquées.

Toutefois, à partir de la date 6, il n'est pas possible de distinguer une talle regressée d'une talle anciennement attaquée. Nous ne pourrions pas étudier le phénomène de la régression.

b - Le climat

- Le milieu où nous travaillons est connu pour sa grande variabilité pluviométrique.

L'année 1979 à Bouaké est globalement peu déficitaire en eau. (Bilans hydriques en annexe 1). Seuls les traitements les plus denses enregistrent une période de sécheresse (à la fin du mois d'Août), et encore cette sécheresse est-elle de faible intensité et de courte durée.

L'alimentation hydrique a été peu limitante sur l'ensemble de nos traitements.

- Les températures sont très stables tout au long du cycle : (température moyenne : 24° C).

c - Les rendements (Tableau 3A - Figure 1A).

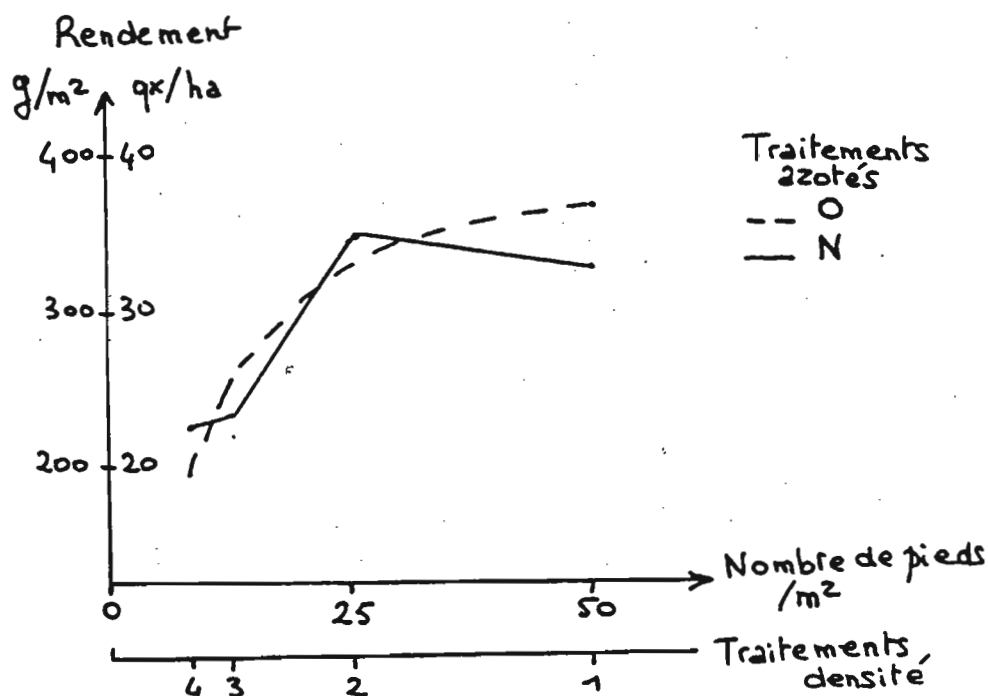
- Le plus fort rendement obtenu sur nos parcelles est de 35 qx/ha, ce qui est proche des 40 qx/ha annoncés par les fiches variétales de l'IRAT comme rendement maximum pour la variété IRAT 13.

Les situations que nous observons sont donc globalement plutôt favorables.

- Les traitements densité 1 et 2 (50 et 25 pieds par m²) obtiennent des rendements voisins. Ces rendements semblent optimaux dans nos conditions de milieu.

La gamme des densités de peuplement qui leur correspond est assez étendue ; ce résultat confirme l'existence de larges possibilités de compensation chez le riz pluvial.

Figure 1A : Rendements par unité de surface, sur chacun des traitements



2 - Caractérisation des conditions de nutrition.

Les conditions de maturation ayant été bonnes sur l'ensemble de l'essai, nous retenons principalement la production de grains par pied, pour caractériser les conditions de nutrition sur nos différents traitements. (Tableau 3A - Figure 1B).

a - Effet des traitements azotés

- Les différences de production par pied entre traitements azotés de même densité, ne sont pas significatives (même à des seuils faibles de l'ordre de 20 %).

- Les dosages d'azote dans la plante⁽¹⁾ (Tableau 3B), qui ont été effectués à plusieurs dates du cycle, avant et après le deuxième apport d'azote, montrent que :

. pour une même densité, il n'y a pas d'effet de l'apport d'azote (exemple des traitements 1 en figure 2A).

. les quatre traitements densité sans apport d'azote ont des teneurs très voisines tout au long du cycle (figure 2B).

Nous en déduisons qu'il n'y a pas eu, sur nos traitements, de compétition pour l'azote.

Le milieu où nous travaillons est connu pour sa grande variabilité de réponse à l'azote d'une année sur l'autre. Nous ne chercherons pas ici à approfondir ce point.

Dans la suite de cette étude, pour un même traitement densité, les deux traitements azotés sont toujours regroupés.

b - Effet des traitements densité

La production par pied est très dépendante de la densité de peuplement. Les différences entre traitements densité sont toutes significatives au seuil $\alpha = 5\%$. Il n'est pas sûr que le traitement le moins dense (8.3 pieds/m²) atteigne à la production maximale possible pour un pied de riz placé dans nos conditions de milieu. Nous aurons l'occasion d'y revenir plus loin.

Il nous semble que l'effet des traitements densité, compte-tenu de la non-réponse à l'azote et du faible déficit hydrique enregistré doit s'interpréter essentiellement par une intensité variable de la compétition pour la lumière.

(1) Dosages toujours effectués sur l'échantillon des talles communes à toutes les dates et à tous les traitements soient BM, T₂, T₃.

La teneur en azote diminue avec l'âge de la talle ; il est donc normal que nous obtenions des courbes décroissantes.

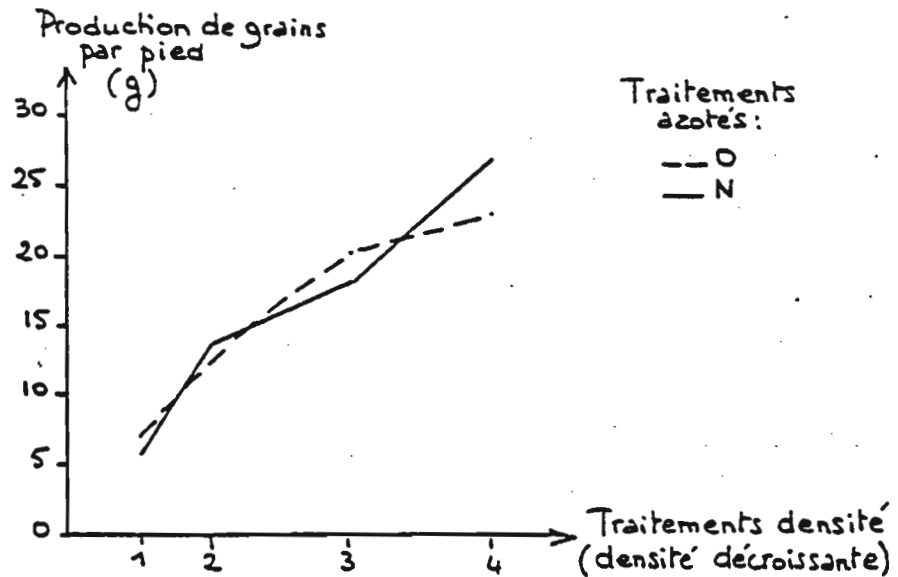
Tableau 3A : Productions par pied (moyennes et écarts-types) et rendements

Traitement	densités décroissantes →							
	0-1	N-1	0-2	N-2	0-3	N-3	0-4	N-4
Production par pied (g) : moyenne	7.39	6.57	(1)	13.80	20.16	18.60	23.10	27.01
Production par pied (g) : écart-type	4.0	4.5		7.8	11.2	7.4	13.2	9.4
Rendement (qx/ha)	37.0	32.9		34.5	25.2	23.2	19.2	22.5

Traitements azotés : 0 sans azote
N avec azote

Traitements densité : 1 → 5 cm
2 → 10 cm
3 → 20 cm
4 → 30 cm entre pieds sur la ligne,
lignes espacées de 40 cm

Figure 1B : Production par pied pour les différents traitements



(1) Les mesures concernant les panicules n'ont pas pu être faites sur cette parcelle, du fait de dégâts d'oiseaux trop importants.

Tableau 3B : Teneurs en azote dans la plante (en % de la matière sèche)
(Echantillon des BM, T₂, T₃).

Dates	Traitements	0-1	N-1	0-2	N-2	0-3	N-3	0-4	N-4
2		3.33	3.75	3.50	3.68	3.80	3.63	3.48	3.90
3		2.83	3.00	3.00	3.45	2.83	1.90	2.90	3.28
5		2.03	1.83	1.98	2.00	2.08	2.08	2.00	2.25
6		1.63	1.75	1.78	1.93	-	1.63	1.85	2.03
8		1.48	1.94	1.35	1.73	1.73	1.88	1.50	1.68

Figure 2A : Comparaison des teneurs en azote sur les traitements
0-1 et N-1.

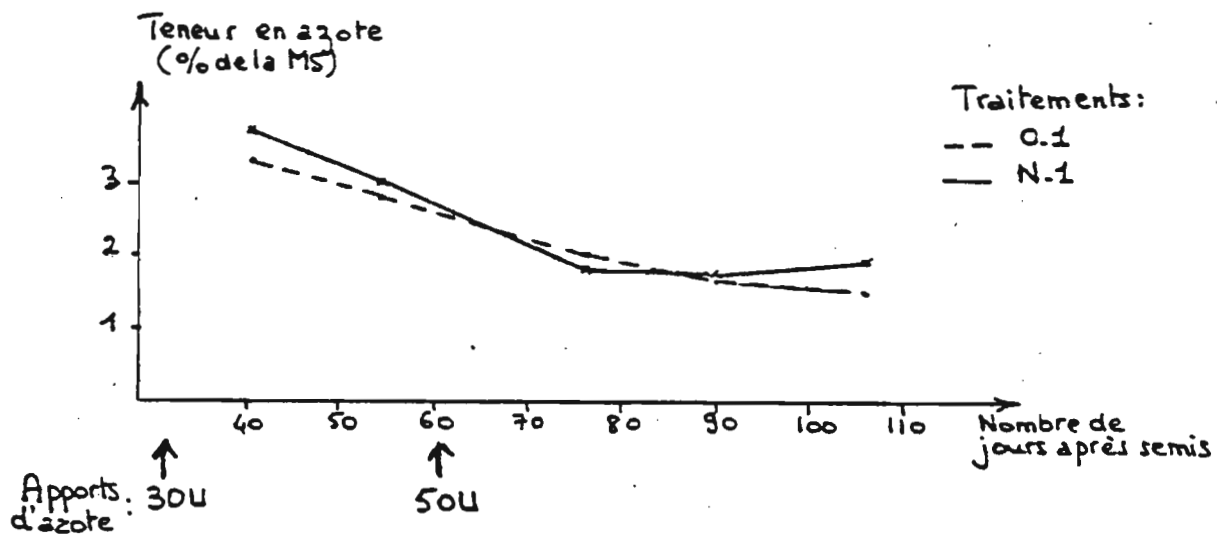


Figure 2B : Comparaison des teneurs en azote sur les traitements
0-1, 0-2, 0-3 et 0-4.

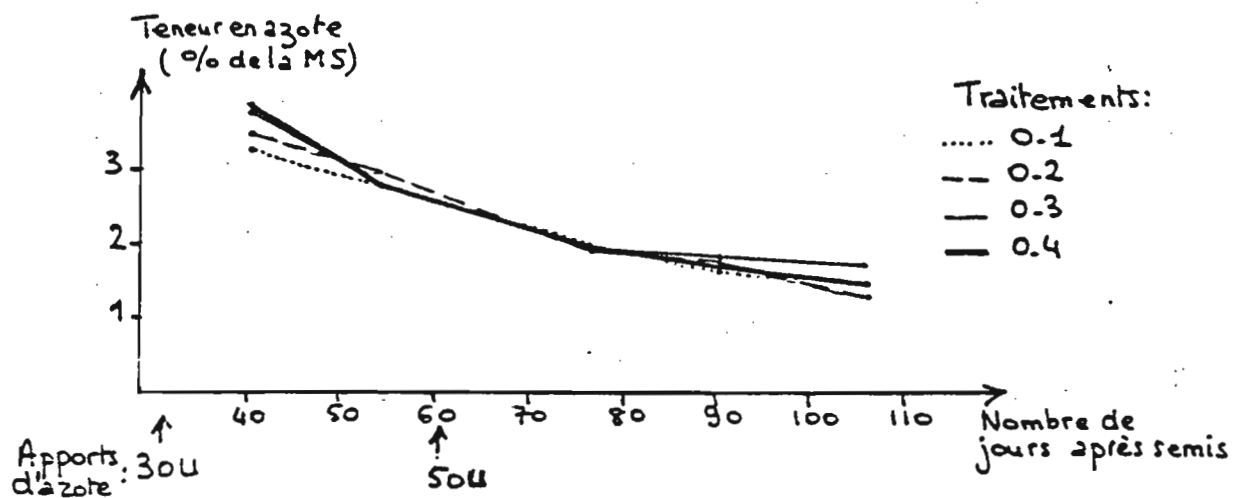
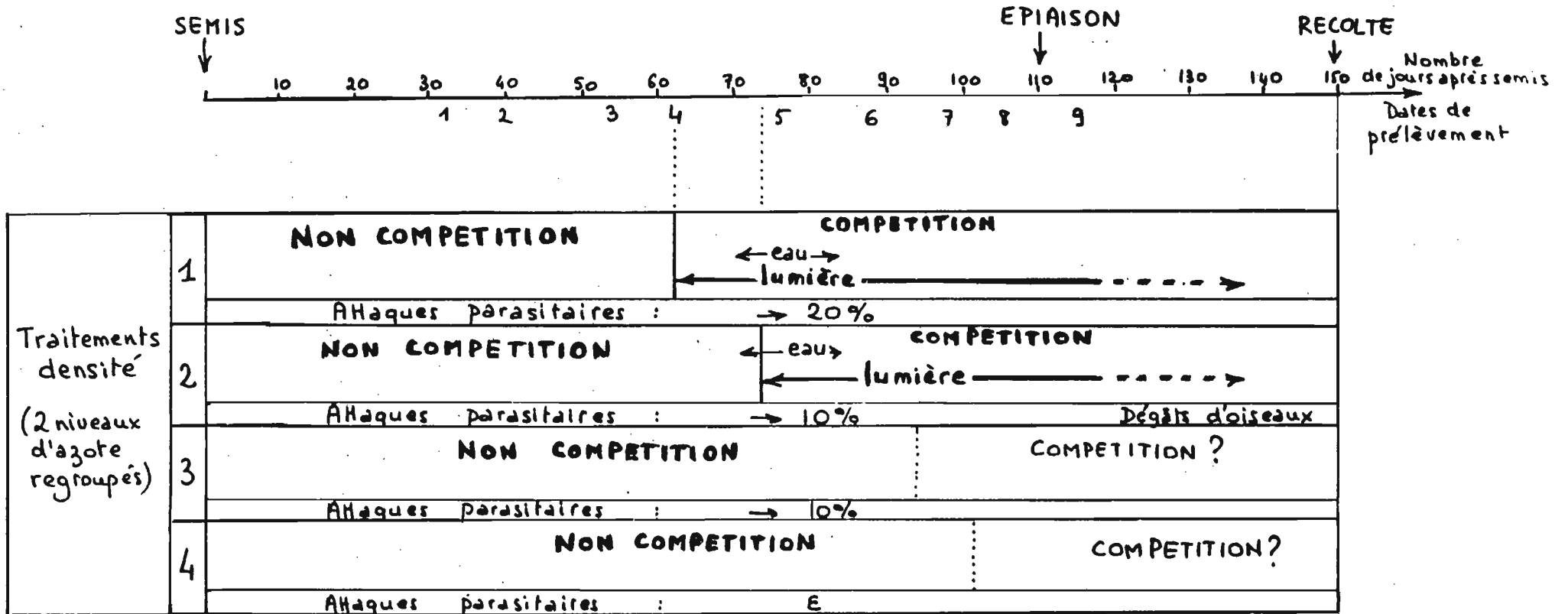


Tableau 4 : Rapports entre pieds au cours du cycle sur les différents traitements densité.



Cette hypothèse est confirmée par les courbes d'évolution de l'indice foliaire (Figure 3) très variables du traitement dense aux traitements peu denses.

Toutefois, les indices foliaires à l'épiaison restent faibles quel que soit le traitement. Ils sont toujours inférieurs à 3.

La fréquence des faibles valeurs de l'indice foliaire sur riz pluvial constitue peut-être une autre caractéristique du milieu où nous travaillons. Nous y reviendrons en conclusion.

Les courbes d'évolution de la matière sèche totale du pied (Figure 4) permettent de dater approximativement l'apparition de la compétition pour la lumière au moins sur les traitements 1 et 2.

La courbe des traitements 4 est supérieure à celles des trois autres traitements dès les toutes premières dates.

Nous reviendrons en détail par la suite sur tous ces éléments. Ils nous permettent pour l'instant de faire une première description des rapports entre pieds au cours du cycle, sur chacun des traitements (Tableau 4). Il s'agit là d'une description "moyenne". La variabilité entre pieds à l'intérieur d'un même traitement reste forte (pour la production de grains, les coefficients de variation sont de l'ordre de 55 %) bien que nos pieds, dans une parcelle donnée, aient été effectivement placés dans des conditions très homogènes de répartition géographique.

Nous allons dans un premier temps, étudier la structure des peuplements "pieds" et "talles" sur chacune de nos parcelles, en l'absence de compétition.

Nous retenons pour ce faire, les dates de prélèvement 2 et 3, qui semblent antérieures à l'apparition de la compétition sur le traitement le plus dense et pour lesquelles le tallage est déjà bien avancé.

Dans un deuxième temps, nous suivrons l'évolution de cette structure notamment sous l'influence des différents traitements.

Et dans un troisième temps, nous étudierons l'élaboration du nombre de grains des peuplements de panicules.

Figure 3: Evolution de l'indice foliaire sur chacun des traitements

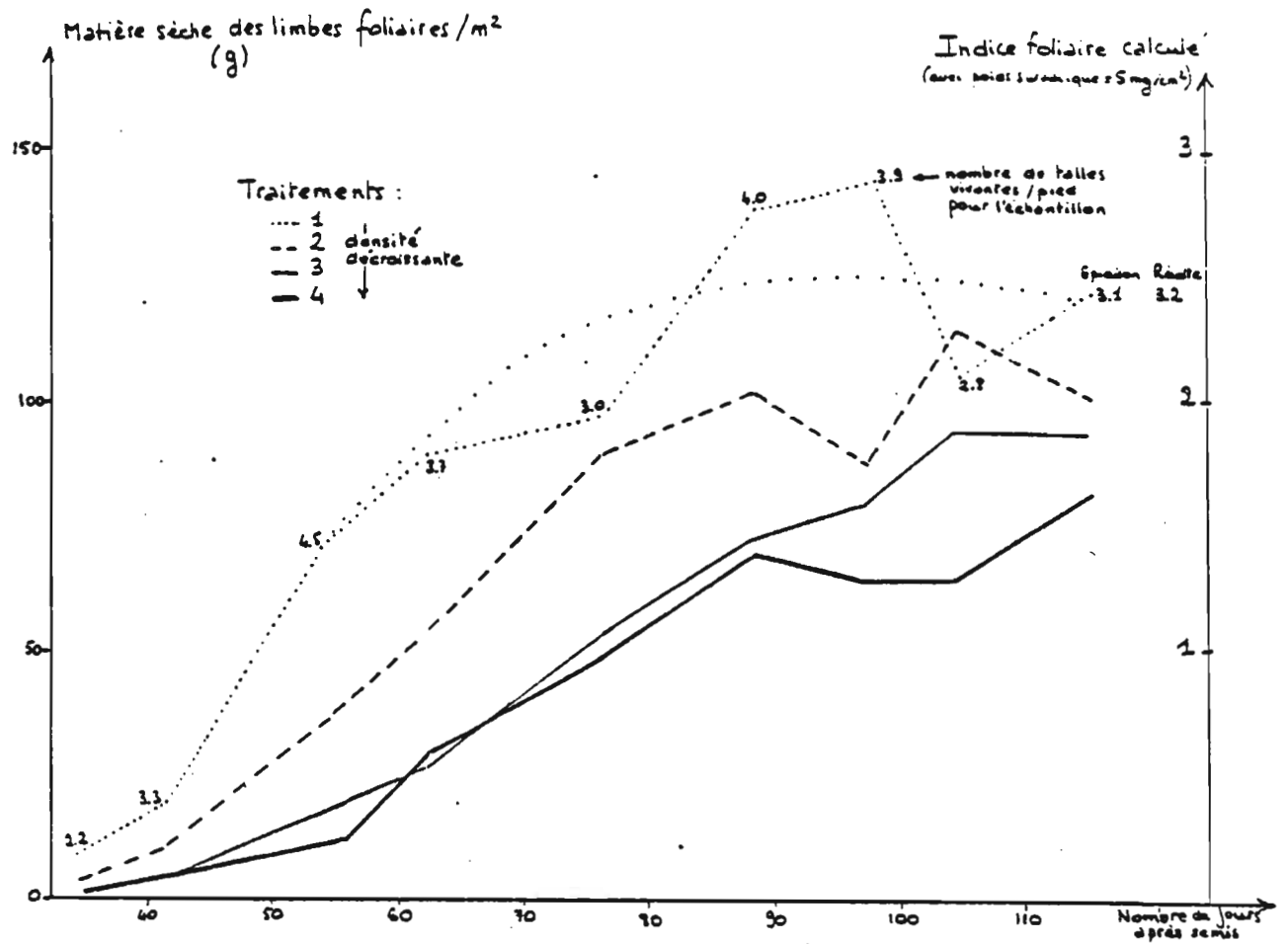
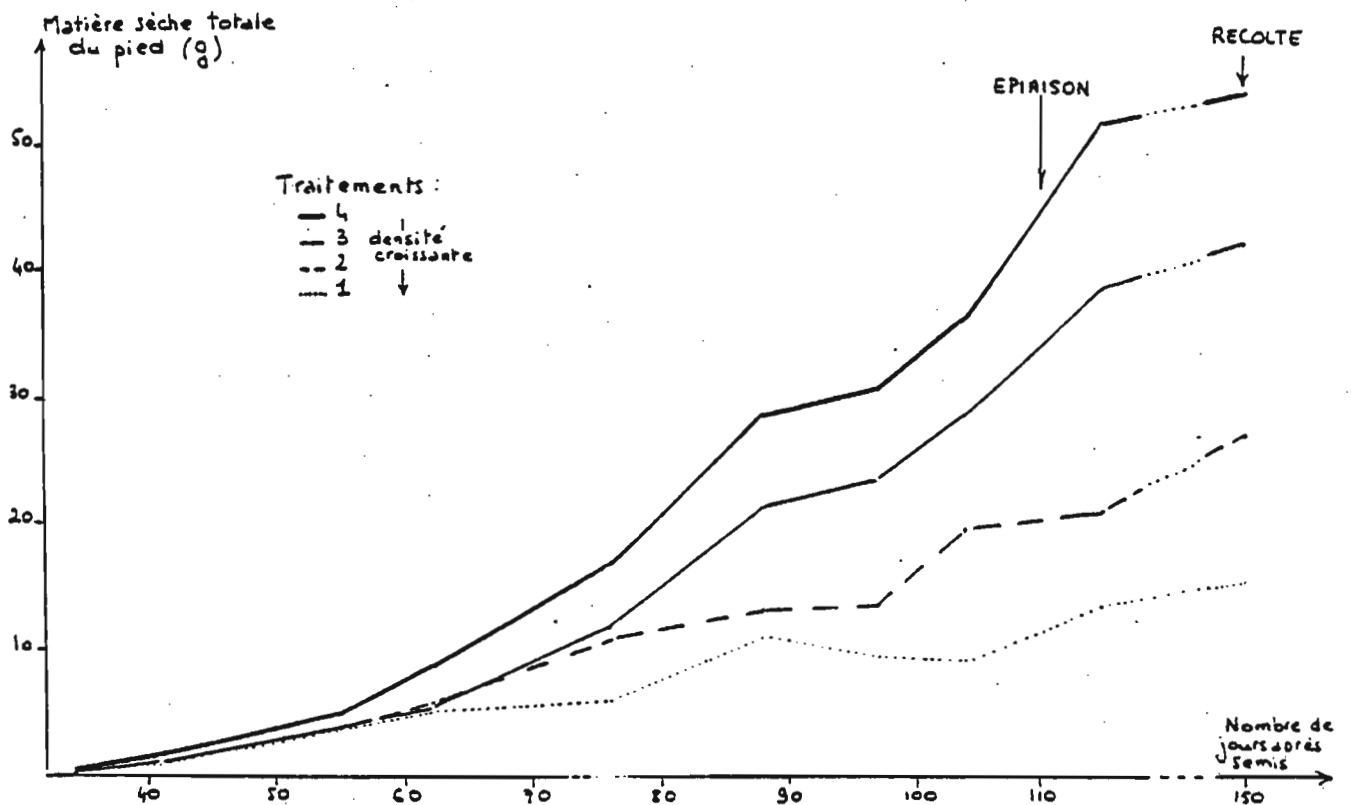


Figure 4 : Evolution de la matière sèche totale du pied sur chacun des traitements



II - DESCRIPTION DES ETATS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS
"TALLES" DU PEUPELEMENT
EN SITUATION DE NON COMPETITION
AU DEBUT TALLAGE

A - EFFET DU PHYLLOCHRONE D'EMISSION DE LA TALLE ET DE SON DEGRE DE RAMIFICATION

1 - Identification des talles et relations de synchronisme.

Toutes les talles d'un pied peuvent être identifiées par la feuille qui les axille :

- Brin-maitre : 1ère talle émise par la graine, issue du coléoptile
- T_i : talle primaire, degré de ramification : 1, axillée par la ième feuille du brin-maitre
- T_{ij} : talle secondaire, degré de ramification : 2, axillée par la jème feuille de la talle T_i
- T_{ijk} : talle tertiaire, degré de ramification : 3, axillée par la kème feuille de la talle T_{ij} .

Remarque : j et k peuvent prendre la valeur "p" = préfeuille.

Nous rappelons qu'il existe entre ces différentes talles, et pour un pied "moyen", des relations de synchronisme dans le développement des feuilles (KATAYAMA 1931, 1951) que l'on peut représenter de la manière suivante :

(Phyllochrone (n° (Talles émises
(1	BM
(2	
(3	
(4	T_1
(5	T_2
(6	T_3 T_{1P}
(7	T_4 T_{11} T_{2P}
(8	T_5 T_{12} T_{21} T_{3P} T_{1PP}
(9	T_6 T_{13} T_{22} T_{31} T_{4P} T_{1P1} T_{2PP} T_{11P}
(10	T_7 T_{14} T_{23} T_{32} T_{41} T_{5P} T_{1P2} T_{2P1} T_{111} T_{12P} T_{21P} T_{3PP}
(11	T_8 T_{15} T_{24} T_{33} T_{42} T_{51} T_{6P} T_{1P3} T_{2P2} T_{112} T_{121} T_{211} T_{3P1} T_{13P} T_{22P} T_{31P} T_{4PP}
(12	T_9 T_{16} T_{25} T_{34} T_{43} T_{52} T_{61} T_{7P} T_{1P4} T_{2P3} T_{113} T_{122} T_{212} T_{3P2} T_{131} T_{221} T_{311} ...
(13	T_{10} T_{17} T_{26} T_{35} T_{44} T_{53} T_{62} T_{71} T_{8P} T_{1P5} T_{2P4} T_{114} T_{123} T_{213} T_{3P3} T_{132} T_{222} ...

Tableau 5A : Etats de croissance et de développement des talles au début tallage

	Au 40ème jour après semis (67 pieds)		Au 55ème jour après semis (75 pieds)	
	Matière sèche (g)	Nombre de feuilles	Matière sèche (g)	Nombre de feuilles
BM	.592	7.4	1.449	8.9
T ₁	.369	4.6	1.045	5.5
T ₂	.299	3.6	.951	5.0
T ₃	.179	2.6	.792	4.2
T ₄	.088	1.7	.519	3.0
T ₅			.325	2.2
T ₁₁	.086	1.9	.532	2.7
T _{2P}	.113	2.0	.618	3.3
T ₁₂			.346	2.1
T ₂₁			.341	2.5
T _{3P}			.441	2.9

Tableau 5B : Etats relatifs des talles par rapport au brin-maître

	Au 40ème jour après semis		Au 55ème jour après semis	
	MS Talle MS BM (%)	(Nbf. BM - Nbf. talle)	MS Talle MS BM (%)	(Nbf. BM - Nbf. talle)
BM	100	0	100	0
T ₁	62	2.8	72	(3) 3.4
T ₂	50	3.8	66	(4) 3.9
T ₃	30	4.8	55	(5) 4.7
T ₄	15	5.7	36	(6) 5.9
T ₅			22	(7) 6.7
T ₁₁	15	5.5	37	(6) 6.2
T _{2P}	19	5.4	43	(6) 5.6
T ₁₂			24	(7) 6.8
T ₂₁			24	(7) 6.4
T _{3P}			30	(7) 6.0

↑
Décalage théorique

Ont été retenues pour ces tableaux

les talles - ayant un effectif suffisant

- dont l'émission est terminée à l'échelle du peuplement
aux dates en question.

Toutes les talles émises au même phyllochrone ont ensuite un développement synchrone.

2 - Etats de croissance et de développement des différentes talles

Ces différents états seront rendus ici par :

- la matière sèche totale de l'appareil aérien pour la croissance
- le nombre décimal⁽¹⁾ de feuilles pour le développement

et les états relatifs entre talles par :

- les rapports entre matières sèches
- les différences entre nombre de feuilles.

Le classement des talles (Tableau 5) est identique pour les critères de développement et de croissance :

$$BM > T_1 > T_2 > T_3 > \left\{ \begin{array}{l} T_4 \\ T_{11} \\ T_{2P} \end{array} \right. > \left\{ \begin{array}{l} T_5 \\ T_{12} \\ T_{21} \\ T_{3P} \end{array} \right.$$

ce qui revient à classer les talles d'après leur phyllochrone d'émission.

Toutefois un sous-classement⁽²⁾ peut être effectué pour les tiges d'un même phyllochrone :

Talle primaire, talle secondaire \ll autres talles secondaires
portée par T_1 du même phyllochrone

Nous arrivons donc au classement suivant :

$$BM > T_1 > T_2 > T_3 > T_{2P} \gg T_4, T_{11} > T_{21}, T_{3P} \gg T_5, T_{12}$$

Dans notre cas, les T_1 étant peu nombreuses et les talles secondaires de T_1 étant encore moins nombreuses (cf + loin), nous sommes amenée à considérer que la population de talles peut être stratifiée d'une manière globale, en groupes de talles ayant même phyllochrone d'émission et même degré de ramification.

(1) - Par exemple : si la "6ème" feuille n'a atteint que 30 % de sa taille définitive, le nombre de feuille de la talle sera 5.3.

En pratique, la longueur finale de la feuille n'étant pas connue à l'avance, on compare la longueur de la dernière feuille à celle de l'avant dernière.

- Le coléoptile et les préfeuilles ne sont pas comptabilisés.

(2) - Ce sous-classement est confirmé par le fait que les talles secondaires, que ce soit au 40ème ou au 55ème jour après semis, ont deux phyllochrones d'avance sur les talles primaires. Ex : au 55ème jour, émission de T_{33} et T_{51} (phyl. 11) alors que la talle primaire de rang le plus élevé est T_6 (phyl. 9).

- Ce sous-classement apparaît stable aux dates ultérieures.

Dans la suite de cette étude, les talles seront donc présentées de la manière suivante :

- T_i : talle primaire de la ième feuille du brin-maître
 - SEC_i : ensemble des talles secondaires
 - TER_i : ensemble des talles tertiaires ⁽¹⁾
- } du même phyllochrone d'émission que T_i ⁽²⁾

Remarque : bien que le modèle théorique prévoit l'apparition de talles quaternaires dès le phyllochrone 10, nous n'en avons trouvé aucune sur l'ensemble de nos traitements.

Au sein d'un même groupe de talles, la variabilité des états de développement et surtout celle des états de croissance restent très fortes, comme le montre le tableau 6.

Tableau 6 : Ecart-types et coefficient de variation au 40ème jour après semis

	BM	T_2	T_3	T_4
Nombre de feuilles	.9 13 %	1.1 30 %	.9 34 %	.5 28 %
Matière sèche feuilles ⁽³⁾	.139 51 %	.095 75 %	.061 83 %	.025 78 %

(1) Les faibles effectifs de talles tertiaires, qui apparaissent tard et pas sur tous les traitements, ne permettent pas d'en faire une étude plus précise.

Toutefois, nous pouvons ici aussi, remarquer que les talles tertiaires ont au 62ème et au 88ème jour après semis, 2 phyllochrones d'avance sur les talles secondaires (phyll. 13/phyll. 11 et phyll. 14/phyll. 12), ce qui laisserait penser :

- que les talles tertiaires ne sont pas strictement équivalentes aux talles secondaires de même phyllochrone,
- que le classement des talles de même phyllochrone peut être généralisé de la manière suivante $T_i \ll SEC_i \ll TER_i$

(2) C'est à dire phyllochrone n° (i+3)

(3) Les tiges et gaines n'ayant pas été pesées pied par pied, l'écart-type est calculé sur les matières sèches de feuilles.

3 - Effectifs des différents groupes de talles au sein du peuplement

Comme le montre le tableau 7, les effectifs de chacun des groupes de talles s'écartent sensiblement de ceux que laissent prévoir le modèle théorique⁽¹⁾, bien que nous soyons en situation de non compétition.

Tableau 7 : Effectifs des groupes de talles

Pour 100 pieds	(40ème jour : 55ème jour)	
	(après semis)	(après semis)
BM	100	100
T ₁	18	21
T ₂	57	64
T ₃	78	86
T ₄	55	79
T ₅		30
SEC ₃	2	4
SEC ₄	15	19
SEC ₅		61

A ce stade de l'histoire du peuplement, c'est principalement l'existence de séquences initiales de tallage très variables d'un pied à l'autre qui explique ces défections de talles.

Au 55ème jour, les séquences initiales de tallage rencontrées sont les suivantes :

Tallage primaire :

0	-	BM	(absence de tallage)
I	-	BM T ₁ T ₂ T ₃ T ₄	
II	-	BM - T ₂ T ₃ T ₄	
III	-	BM - - T ₃ T ₄	
IV	-	BM - - - T ₄	

(1) Soient pour 100 pieds, 100 BM, 100 SEC₃, 100 TER₅
 100 T₁, 200 SEC₄, 300 TER₆
 100 T₂, 300 SEC₅, 600 TER₇
 100 T₃ . . .

Tallage secondaire : $\forall T_i$: - T_i (absence de tallage secondaire)
 - $T_i T_{ip} T_{il}$ (séquence très peu fréquente)
 - $T_i - T_{il}$

Les séquences de tallage primaire sont identifiées par le numéro (écrit en chiffre romain), de la feuille du BM qui axille la première talle primaire émise.

La séquence I correspond au schéma théorique de développement des talles.

- Cette existence de comportements très différents selon les pieds, dès le début du tallage,

- la variabilité des états de croissance et de développement qui subsiste dans un même groupe de talles

laissent supposer l'existence d'un effet pied marqué.

B - EFFET PIED

1 - Mise en évidence d'un comportement global du pied

Il semble exister une tendance (tableau 8) à ce que ce soient les mêmes pieds

- qui aient un grand nombre de talles
- qui soient plus avancés en croissance et en développement pour chacune de leurs premières talles primaires.

Tableau 8 : Coefficients de corrélation entre différentes caractéristiques d'un pied au 40ème jour après semis

	(MS feuilles T ₂	(MS feuilles T ₃	(Nombre de talles/pied)
(MS feuilles ⁽¹⁾ BM)	0.75	0.63	0.79
(MS feuilles T ₂		0.64	0.76
(MS feuilles T ₃			0.73

(1) Les matières sèches totales de l'appareil aérien auraient sans doute été plus pertinentes que les matières sèches des feuilles, mais les tiges et gaines n'ont pas été pesées pied par pied.

Au 40ème jour, les rapports MS feuilles/MS tiges + gaines sont stables et identiques pour BM, T₂, et T₃.

Tableau 9 : Comparaison des états de croissance et de développement des talles appartenant à des pieds présentant différentes séquences initiales de tallage primaire.

0 - Absence de tallage
 I - BM T₁ T₂ T₃ T₄
 II - BM T₂ T₃ T₄
 III - BM T₃ T₄
 IV - BM T₄

		Au 40 ^{ème} jour après semis				Au 55 ^{ème} jour après semis						
		BM	T ₂	T ₃	T ₄	BM	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	SEC ₅	SEC ₆
Nombre de feuilles	O	6.2 (10)										
	I	7.9 (12)	4.7 (9)	2.9 (11)	2.0 (10)	8.8 (15)	5.2 (11)	4.5 (15)	3.1 (12)	2.5 (4)	2.7 (10)	1.9 (14)
	II	7.5 (23)	3.3 (23)	2.6 (23)	1.9 (17)	8.8 (36)	5.2 (35)	4.2 (34)	3.0 (27)	1.9 (11)	2.4 (13)	1.7 (29)
	III	7.3 (16)		2.2 (16)	1.4 (13)	9.0 (14)		3.9 (16)	3.1 (16)	2.0 (6)		1.7 (8)
	IV					7.4 (3)			1.9 (3)			
MS appareil aérien (g)	O	.237				.536						
	I	.909	.408	.212	.123	2.052	1.013	1.024	.739	.400	.442	.268
	II	.659	.266	.205	.113	1.390	.930	.801	.480	.305	.323	.265
	III	.468		.127	.060	1.212		.554	.497	.355		.184
	IV					.559			.099			

- Effectifs entre parenthèses

- Les groupes de talles secondaires ne comprennent pas ici la talle secondaire de T₁ qui n'existe que sur les pieds de séquence I.

Tableau 10 : Ecart-types et coefficients de variation au 40^{ème} jour pour des pieds présentant différentes séquences initiales de tallage primaire.

		BM	T ₂	T ₃	T ₄
Nombre de feuilles	Tous pieds	.9 13 %	1.1 30 %	.9 34 %	.5 28 %
	0	.4 6 %			
	I	.8 10 %	.9 20 %	.8 28 %	.5 23 %
	II	.7 10 %	1.0 30 %	1.0 37 %	.4 24 %
	III	.5 7 %		.6 28 %	.4 30 %
MS de feuilles	Tous pieds	.139 51 %	.095 75 %	.061 83 %	.025 78 %
	0	.047 46 %			
	I	.124 30 %	.114 68 %	.054 70 %	.023 56 %
	II	.119 40 %	.087 76 %	.067 82 %	.031 86 %
	III	.077 36 %		.051 94 %	.013 65 %

Nous allons voir que les séquences initiales de tallage primaire peuvent permettre dans une certaine mesure de discriminer ces comportements globalement plus ou moins favorables.

2 - Comparaison des états de croissance et de développement des talles appartenant à des pieds présentant différentes séquences initiales de tallage primaire

Les tableaux comparatifs (tableau 9) de matières sèches et de nombre de feuilles mettent en évidence que, pour presque toutes les caractéristiques de leurs talles respectives, les pieds se classent, en moyenne, de la manière suivante :

Pieds de séquence I \geq Pieds de séquence II \geq Pieds de séquence III $>$ Pieds de séquence IV $>$ Pieds de séquence 0

Les séquences initiales de tallage primaire seraient donc un moyen commode pour effectuer un premier tri entre les pieds⁽¹⁾.

Nous remarquons toutefois qu'une variabilité non négligeable subsiste dans les états de croissance et de développement des talles de même groupe appartenant à des pieds présentant la même séquence de tallage primaire (tableau 10), et que les écarts entre groupes de pieds ont tendance à se réduire entre le 40ème et le 50ème jour (tableau 9).

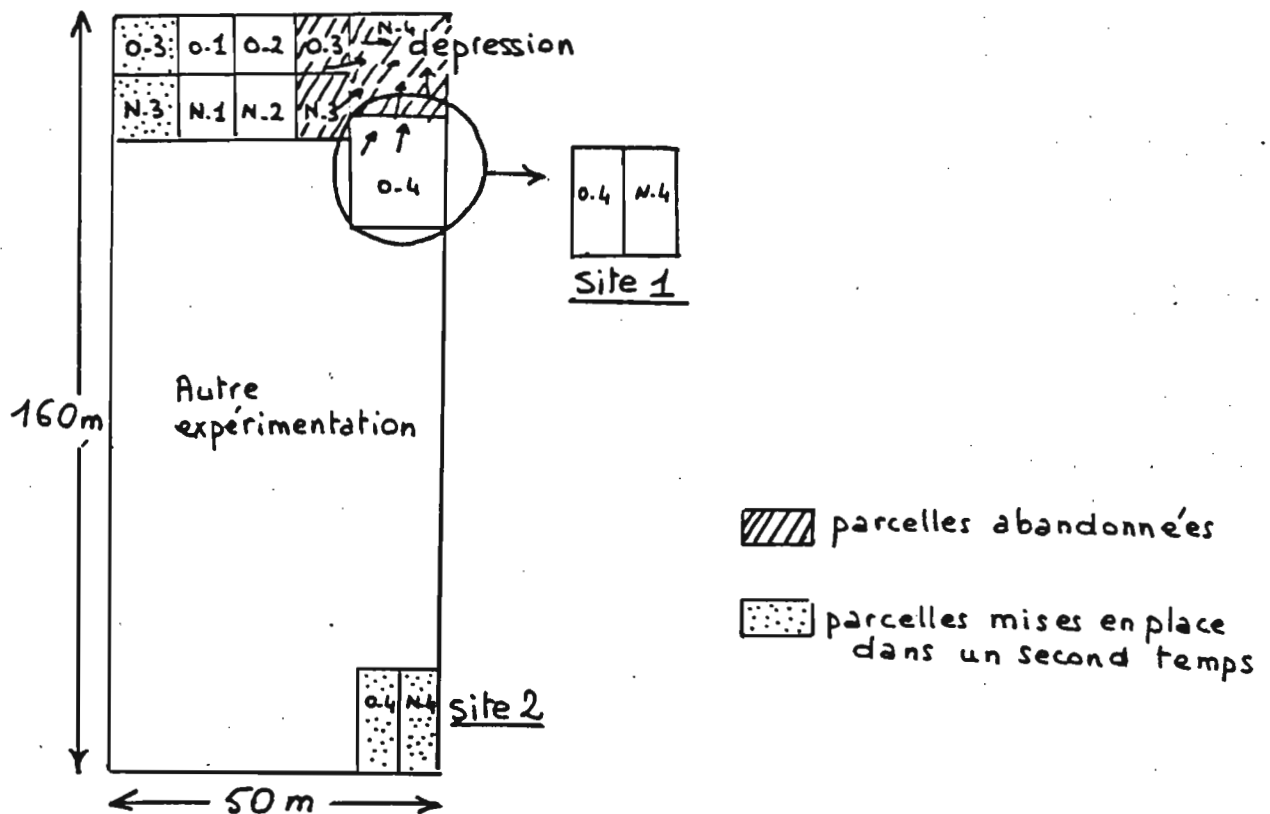
(1) Les pieds prennent alors la dénomination de leur séquence initiale de tallage primaire ; exemple :

Pieds I	}	=	Pieds ayant comme séquence initiale de tallage primaire la séquence I : BM T ₁ T ₂ T ₃ T ₄
ou			
Pieds du groupe I			

Tableau 11 : Distributions des groupes de pieds sur chacun des traitements (%)
Toutes dates cumulées.

Parcelle	Tous les traitements						0.4 et N.4	
	0.1	N.1	0.2	N.2	0.3	N.3	Site 1	Site 2
Pieds 0	3	2	2		1		3	
Pieds I	12	12	15	19	14	18	39	20
Pieds II	43	44	42	47	41	39	29	54
Pieds III	33	32	25	21	31	30	23	16
Pieds IV	7	7	8	8	12	7	3	8
Pieds V VI	2	3	8	5	1	6	3	2
VII, VIII								

Figure 6 : Plan du champ d'essai



3 - Origine des différentes séquences initiales de tallage primaire

a - Les proportions des différents groupes de pied sont-elles identiques sur toutes les parcelles ?

Le tableau 11 montre que toutes les parcelles présentent des fréquences comparables pour chacun des groupes de pieds à l'exception des parcelles 0.4 et N.4.

Ces 2 parcelles ont sur le champ d'essai une situation particulière.

A la suite d'un violent orage, les pieds laissés en place après éclaircissage, des parcelles 0.3, N.3, N.4 et 0.4 dans une moindre mesure, étaient fortement endommagés (à cause de l'écoulement des eaux et des débris végétaux en surface).

Les parcelles les plus endommagées ont donc été mises en place une seconde fois, les parcelles 0.4 et N.4 étant dédoublées à l'autre extrémité du champ d'essai (figure 6).

Nous pouvons penser alors que les fréquences des groupes de pieds observées sur les parcelles 0.4 et N.4 ne sont pas imputables à un effet "traitement", mais plutôt à un effet "parcelle". Ce peut être, par exemple, l'infestation du sol en nématodes qui diffère d'un bout de la parcelle à l'autre, et qui crée, à travers l'état de la masse racinaire, dès la germination, des conditions de croissance plus ou moins favorables. Nous n'avons pas les moyens ici de vérifier ce genre d'hypothèses.

Pour un milieu relativement homogène, (parcelles 0.1, N.1, 0.2, N.2, 0.3, N.3), les proportions des différents groupes de pieds sont très voisines quel que soit le traitement. De toutes les façons, à l'échelle de peuplement, elles ne sont pas liées à l'apparition d'une compétition plus ou moins précoce.

L'analyse des séquences complètes de tallage au chapitre suivant, montrera que l'environnement climatique, et plus précisément le rayonnement global peuvent jouer un rôle important sur la distribution des groupes de pieds pour des peuplements d'années ou de lieux différents.

b - Les séquences initiales de tallage du brin-maître ne sont pas liées à sa date de levée et/ou à la profondeur de semis de la graine.

Car - les distributions des profondeurs de semis sont identiques pour tous les groupes de pieds,

- les conditions climatiques favorables ont permis une levée rapide et homogène. (L'éclaircissage a encore augmenté l'homogénéité du peuplement vis à vis de ce critère ; les pieds levés tardivement ne sont pas retenus et sont arrachés au passage de contrôle).

Dans un milieu homogène, il semble donc qu'il faille invoquer un effet "graine", que nous ne pourrions préciser ici, pour expliquer les différences précoces de comportements entre pieds.

Tableau 12 : Eléments de description de la structure du peuplement sur chacun des traitements.

Traitements	Nombre de pieds/m ²	Ecartements entre lignes (cm)	Ecartements entre pieds sur la ligne (cm)	Proportions des différents groupes de pieds (%)					
				0	I	II	III	IV	V et+
1	50	40	5	ε	12 à 17	40 à 45	23 à 32	7 à 9	ε
2	25	idem	10	idem					
3	12.5	idem	20	idem					
4	8.3	idem	30	0	28	41	21	6	ε

Tableau 13 : Comparaison des caractéristiques moyennes des groupes de pieds sur les traitements 1 et 4

Traitements		1	4
MS BM	Pieds du groupe 0	.162 (4)	.315 (1)
	I	.926 (1)	1.103 (5)
	II	.648 (7)	.777 (8)
	III	.523 (7)	.442 (4)
	Moyenne	.515 (19)	.767 (18)
Nb TIGES	Pieds du groupe 0	1.0 (4)	1.0 (1)
	I	7.0 (1)	8.2 (5)
	II	4.3 (7)	4.7 (8)
	III	3.2 (7)	2.7 (4)
	Moyenne	3.3 (19)	5.0 (18)
MS PIED	Pieds du groupe 0	.162 (4)	.315 (1)
	I	1.774 (1)	2.629 (5)
	II	1.260 (7)	1.428 (8)
	III	.792 (7)	.553 (4)
	Moyenne	.884 (19)	1.505 (18)

Effectifs entre parenthèses

C - CONCLUSION

- La population des talles est formée d'une partition de groupes de talles ayant même phyllochrone d'émission et même degré de ramification.
- En l'absence de toute compétition, il existe une très grande variabilité de comportements entre pieds jouant sur :
 - le nombre de talles émises
 - les états de croissance et de développement de chacun de leurs groupes de talles.
- Il est intéressant d'effectuer un classement entre ces comportements de pieds globalement plus ou moins favorables, à l'aide des séquences initiales de tallage primaire.

Les proportions des différents groupes de pieds ainsi formés, et leurs caractéristiques moyennes facilitent la description de la structure du peuplement puis les comparaisons entre peuplements.

Ces notions qui ont été mises en évidence et utilisées sur le blé d'hiver par Josette MASLE-MEYNARD, semblent être opératoires dans le cas du riz pluvial, au moins dans le cadre de la campagne culturale 1979 à Bouaké et sur la variété IRAT 13.

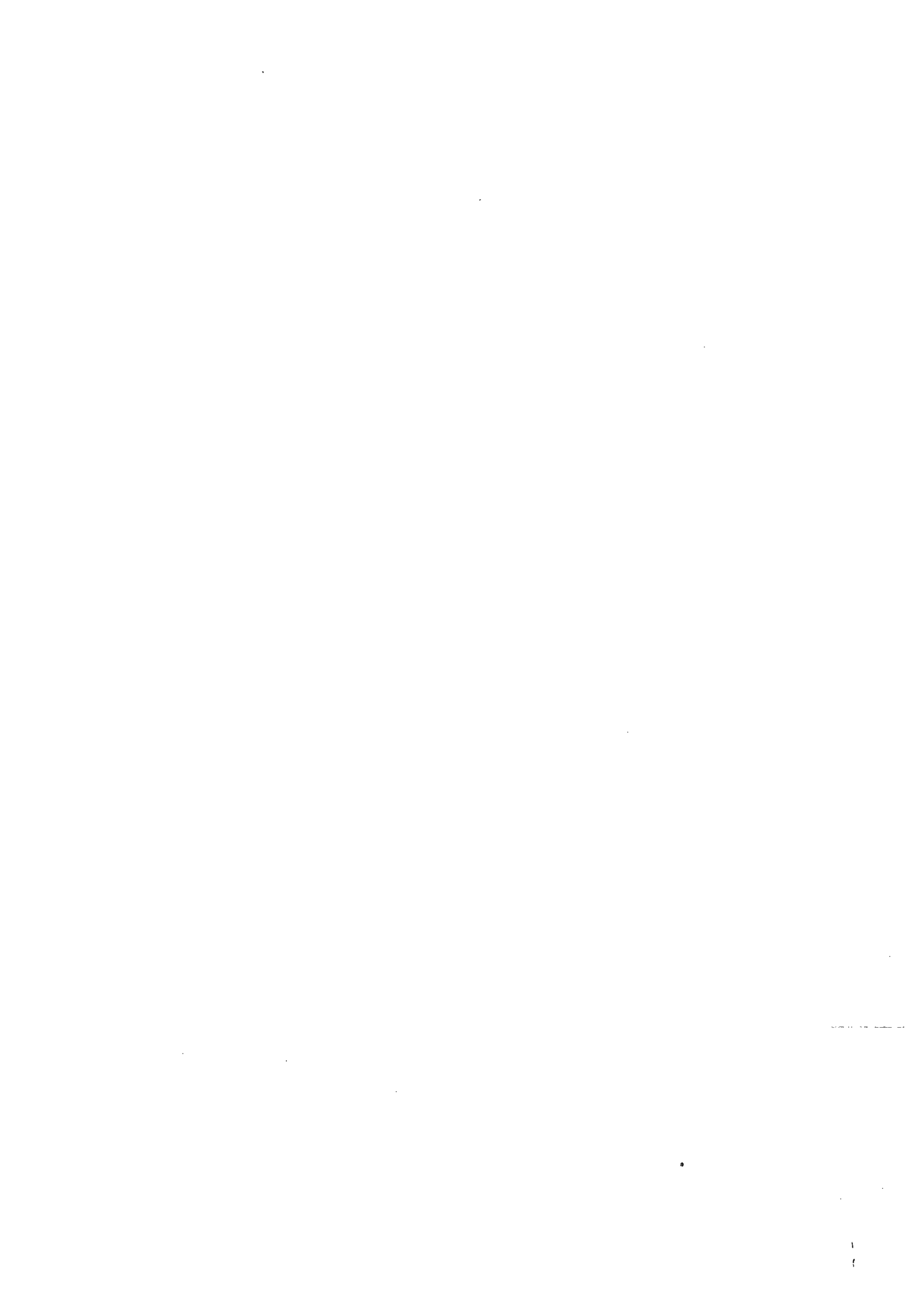
- La description synthétique de la "structure du peuplement" (J. MASLE-MEYNARD 1980) pour les quatre traitements "densité linéaire", peut être faite, à l'aide des tableaux 9 et 12 qui donnent : la densité de peuplement, la répartition géographique des pieds, les proportions des différents groupes de pieds, et enfin les états de croissance et de développement, pour chaque groupe de talles de chaque groupe de pieds.

Le tableau 13 montre que la supériorité des traitements 4 sur les 3 autres, dès les premières dates, s'exprime en grande partie à travers une distribution plus favorable des groupes de pieds.

La distinction entre différents groupes de pieds nous donnent les moyens de prendre en compte des effets "parasites" par rapport aux traitements étudiés.

Il est souhaitable d'effectuer les comparaisons entre traitements :

- sur des pieds de même groupe,
- ou sur des peuplements ayant des distributions de pieds semblables.



III - EVOLUTION DE LA STRUCTURE DU PEUPEMENT
INFLUENCE DE LA COMPETITION POUR LA LUMIERE SUR CETTE EVOLUTION

A - VITESSES DE DEVELOPPEMENT ET DE CROISSANCE DE CHAQUE GROUPE DE TALLES

1 - Développement

a - Les nombres de feuilles

Les courbes d'évolution des nombres de feuilles

- sont identiques quelque soit le traitement
(pas de classement systématique entre les 2 traitements extrêmes),
- sont parallèles pour tous les groupes de talles (Figure 7).

Les décalages initiaux de nombres de feuilles se conservent jusqu'à l'épiaison. Ils correspondent à peu près à ceux prévus par le modèle de référence⁽¹⁾ de KATAYAMA, c'est à dire :

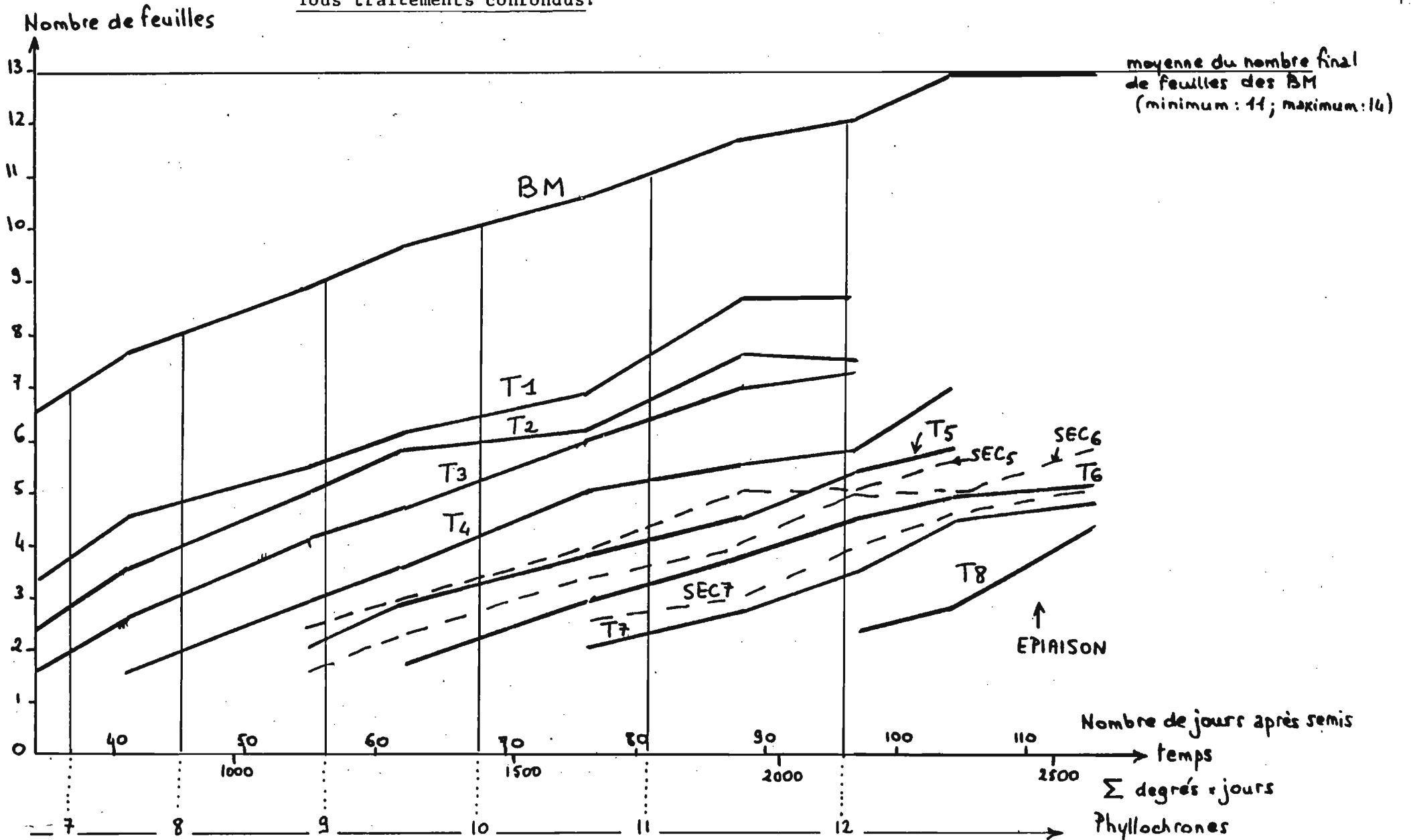
- + 3 à 3.5 feuilles d'écart entre le BM
et la T_1 qui est souvent en retard
 - + 1 feuille d'écart entre T_i et T_{i+1}
ou entre SEC_i et SEC_{i+1}
- avec le plus souvent $T_i \leq SEC_i \leq T_{i-1}$

Toutes les talles prévues par le modèle théorique ne sont pas émises, mais toutes celles qui sont émises, le sont, en moyenne, conformément au modèle.

Le modèle de KATAYAMA fournit, pour le développement de l'ensemble des talles d'un peuplement, une échelle des temps unique et identique pour tous les traitements ; cette échelle des temps peut être qualifiée de "végétale" ou "phyllochronique" ; elle est définie à partir des seuls nombres de feuilles des brins-mâtres.

(1) Nous noterons cependant que ce modèle, s'il rend bien compte du développement à l'échelle du peuplement (pied moyen), n'est pas toujours suivi par les pieds à l'échelle individuelle. (On observe fréquemment par exemple, des pieds pour lesquels une talle a plus de feuilles que la talle qui la précède sur la même talle porteuse).

Figure 7 : Evolution des nombres décimaux de feuilles de chaque groupe de talles.
 Tous traitements confondus.



Le tableau 14A présente les correspondances que nous avons pu observer dans nos conditions, entre cette échelle des temps "phyllochronique" et les échelles des temps astronomique (en nombres de jours) et climatique (en Σ degrés x jours).

Tableau 14A : Correspondances entre les différentes échelles de temps "phyllochronique", astronomique et climatique.

Phyllochrone ou nombre de feuilles du BM	0 ⁽¹⁾	7 ⁽²⁾	8	9	10	11	12
Nombre de jours après semis	7	37	45	56	68	81	96
Nb de j. entre phyllochrones	4.3	8	11	12	13	15	
θ ° moyenne journalière (° C)	24.2	23.6	23.6	24.2	24.0	23.6	
$\Sigma \theta^\circ \times j$ entre phyllochrones	104° j	189	260	290	312	354	
Echelle climatique en $\Sigma \theta^\circ \times j$.	0	726	915	1175	1465	1777	2131

moyenne sur les 7 premiers phyllochrones qui sont antérieurs à la première date de prélèvement

Nous observons une augmentation progressive de la durée climatique des phyllochrones, de 104° x j en moyenne sur les sept premiers phyllochrones à 354° x j pour le douzième.

(1) Phyllochrone 0 = émergence du coléoptile = levée

(2) La première date de prélèvement est postérieure au phyllochrone 6

Les Japonais observent aussi une augmentation de la durée des phyllochrones (Katayama 1951) mais il est difficile de comparer nos résultats aux leurs,

car - ils décrivent cette augmentation comme advenant, le plus souvent, uniquement pour le dernier tiers des phyllochrones, soit environ à partir de la 14^{ème} feuille du BM, au Japon. Dans nos conditions, le nombre de feuilles ne dépasse pas 14, et il s'agit d'une augmentation progressive.

- la littérature japonaise citée ci-dessus ne fait jamais mention d'une échelle des temps climatique bien que les températures soient très variables au Japon.

La durée d'un phyllochrone dépendant à la fois de phénomènes de développement et de phénomènes de croissance, ces derniers prenant de l'ampleur d'un phyllochrone au suivant du fait de l'allongement des gaines foliaires, nous ne savons pas si cette augmentation de la durée entre phyllochrones doit être interprétée comme un "ralentissement" de l'émission foliaire ou de l'émission de talles.

La bibliographie japonaise ou francophone cite fréquemment une date critique pour le rythme de tallage : "most active tillering stage"⁽¹⁾ ou "fin de tallage actif". Cette date est toujours décrite sans distinction de talles de différents phyllochrones, mais en considérant l'ensemble du pied, dont on suit l'augmentation du nombre de talles par unité de temps. Il nous semble qu'il y a alors confusion entre l'effet des conditions de croissance sur le nombre de talles émises (cf. § III B.1) et le rythme de tallage proprement dit.

b - Les nombres de racines

Ils ont été mesurés sur les dates 6, 7, 8 et 9. Le nombre définitif de racines (au moins pour tous les groupes de talles émis avant le phyllochrone 11 est déjà atteint à la date 6 (88^{ème} jour après semis).

- Il n'y a pas d'influence du traitement sur le nombre de racines d'un groupe de talles.

- Le classement des groupes de talles est le même que celui concernant les nombres de feuilles (Tableau 14B).

$$\begin{array}{l}
 \text{BM} > T_2 \\
 \forall_i, \left\{ \begin{array}{l} T_i > T_{i+1} \\ \text{SEC}_i > \text{SEC}_{i+1} \\ T_{i-1} > \text{SEC}_i > T_i \end{array} \right.
 \end{array}$$

(1) Ne pas confondre avec le "maximum number of tillers stage" ou "stade maximum tallage" dont il sera question plus loin.

Tableau 14B : Nombre de racines par groupe de talles.
Tous traitements confondus. Dates 6-7-8-9 confondues.

(Groupes de talles)	BM	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆	T ₇	T ₈	SEC ₅	SEC ₆	SEC ₇	SEC ₈
(Nombre de racines)	40	28	25	21	18	11	7	4	4	13	11	7	7

L'écart moyen entre nombres de racines de deux groupes de talles successifs est de 4 racines et il y a trois fois la valeur de cet écart entre le brin-maître et la T₁.

Ces résultats suggèrent une interprétation des nombres de racines à la manière des nombres de feuilles : il y aurait émission en moyenne de 4 racines par phyllochrone et l'émission des racines s'arrêterait avant celle des feuilles (ici en moyenne avant le phyllochrone 11 pour toutes les talles émises avant cette date).

Nous ne pouvons pas vérifier cette hypothèse ici, n'ayant pas suivi l'évolution des nombres de racines depuis les premières dates.

2 - Croissance

A l'intérieur d'un même traitement, toutes les talles ont des vitesses de croissance supérieures à celle du BM.

Pour les premières talles primaires, on a même (Tableau 15A) :

croît croît croît
 T₄ plus vite T₃ plus vite T₂ plus vite BM
 que que que

Les rapports (MS feuilles/MS totale appareil aérien) sont, pour les dates considérées, très voisins pour le brin-maître et ses premières talles primaires. C'est donc le bilan de la photosynthèse à l'unité de poids foliaire qui est la cause de ces écarts entre les vitesses de croissance.

Le classement des matières sèches par groupe de talles est modifié à l'épiaison (tableau 15B), les premières talles primaires ayant rattrapé le brin-maître.

Quel que soit le traitement :

$$BM, T_1, T_2, T_3 \geq T_4 \geq T_5, SEC_5 \geq T_6, SEC_6 \geq T_7, SEC_7$$

Tableau 15A : Comparaison des vitesses⁽¹⁾ de croissance des différents groupes de talles. Exemple du traitement 1.

MS talles MS BM	vers le 60ème jour après semis	A l'épiaison
T2	0.7	0.95
T3	0.55	0.95
T4	0.5	0.75
T5	0.35	0.55
T6	0.1	0.45
SEC5	0.45	0.6
SEC6	0.25	0.4
SEC7	0.1	0.45
$\frac{MS T_{i+1}}{MS T_i}$		
T3/T2	0.8	1.0
T4/T3	0.7	0.8

Tableau 15B : Etats de croissance des différents groupes de talles à l'épiaison. Exemple du traitement 3.

	BM	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆	T ₇	SEC ₅	SEC ₆	SEC ₇
Matière sèche feuilles vertes	1.654	1.315	1.954	1.402	1.510	0.744	0.640	1.018	1.150	1.042
Matière sèche totale (sans panicule)	7.896	6.241	7.026	5.873	5.309	4.154	3.571	4.944	4.911	3.244

- (1) Les courbes de croissance peuvent être modélisées par des fonctions de la forme : $\log MS = at + b$
 où t est le temps exprimé en Σ degrés x jours
 ou en jours si les températures sont constantes.

Pour deux groupes de talles différents 1 et 2,

tels que $\log MS_1 = at + b$

$\log MS_2 = a't + b'$

$$a > a' \iff \frac{MS_1(t_0)}{MS_2(t_0)} < \frac{MS_1(t_1)}{MS_2(t_1)}$$

\uparrow rapport des MS à $t = t_0$ \uparrow rapport des MS à $t = t_1$

⇒ Pour comparer les vitesses de croissance entre groupes de talles, nous étudions les rapports de leurs matières sèches vers le 60ème jour après semis puis à l'épiaison (110ème jour après semis).

Conclusions partielles :

- Les processus de développement (au moins en ce qui concerne les nombres de feuilles et les nombres de racines), sont peu variables :

- . ils ne sont pas affectés par la compétition,
- . leur rythme est le même pour tous les groupes de talles.

Pour l'ensemble des traitements, le classement des groupes de talles est celui proposé par le modèle théorique, avec cependant

$$T_i < SEC_i < T_{i-1}$$

- les processus de croissance sont très variables :

- . les différents groupes de talles n'ont pas la même vitesse de croissance,
- . la vitesse de croissance d'un groupe de talles est elle-même affectée par le niveau de compétition auquel est soumis le peuplement. C'est ce que nous allons étudier maintenant.

Figure 8 : Fréquence des "sauts de talles" par traitement

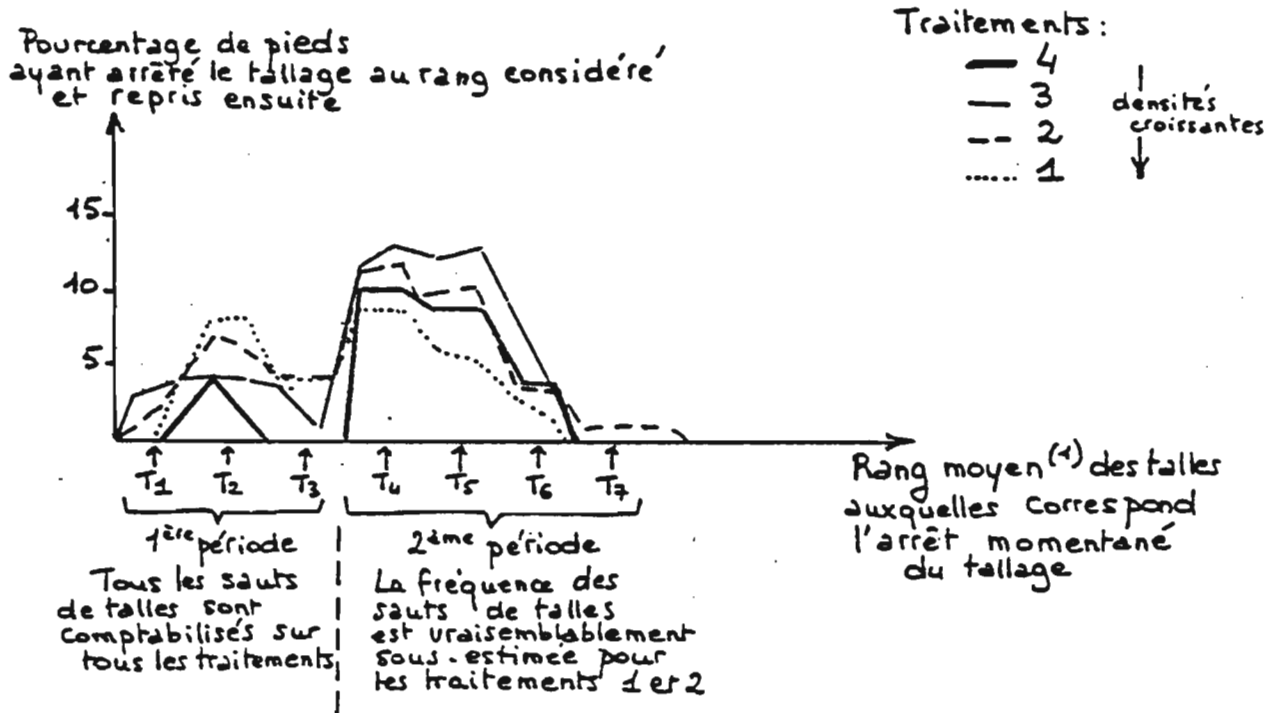
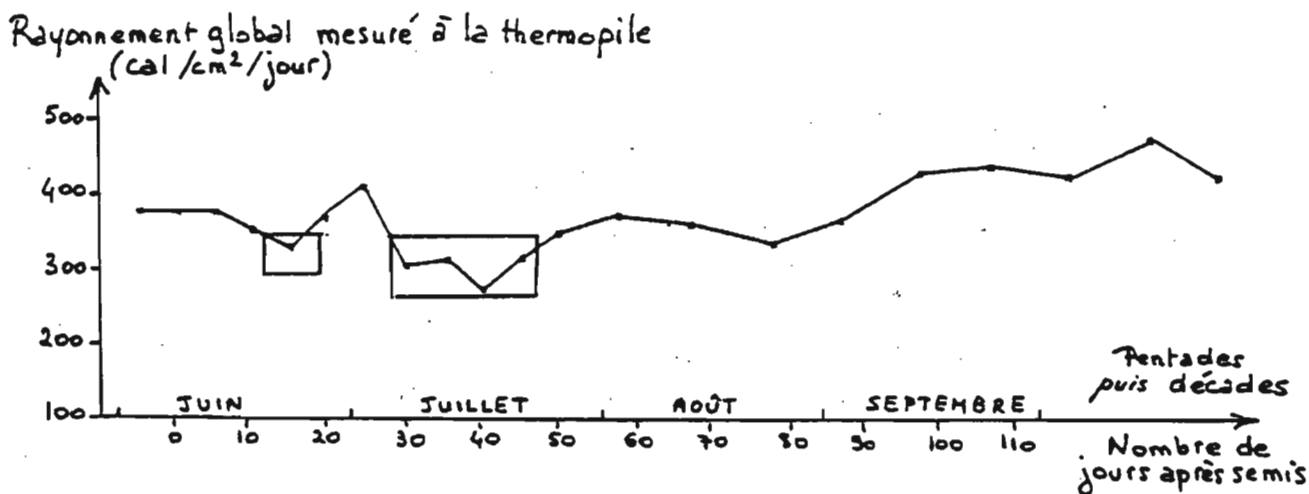


Figure 9 : Rayonnement global enregistré à la station IRAT de Bouaké - 1979



(1) Si un pied n'a pas émis la T₅ (ayant émis T₄ et T₆) à une date où les B-M ont en moyenne 10.5 feuilles, et que son propre B-M a 11.5 feuilles, on considère qu'il a sauté la T₄.

F - EFFETS DE LA COMPETITION POUR LA LUMIERE SUR LA CROISSANCE DES DIFFERENTS GROUPES DE TALLES.

Nous nous attachons ici aux processus de croissance, la compétition n'ayant pas d'action sur les nombres décimaux de feuilles que nous avons retenus comme critères de développement.

1 - Annulations de la vitesse de croissance des bourgeons de talles

Jusqu'à présent, nous avons décrit les non-émissions de talles, uniquement si elles affectaient l'initialisation des séquences de tallage.

Il nous reste à les décrire lorsqu'elles créent des discontinuités dans les séquences de tallage ou lorsqu'elles provoquent leur arrêt définitif.

Ce n'est que dans un seul de ces deux cas que la non-émission des talles a pour cause la compétition proprement dite.

a - Discontinuités des séquences de tallage

Pour un nombre important de pieds (environ la moitié sur chacun des traitements) les séquences de tallage primaire sont discontinues ; elles présentent un ou deux "sauts", de une, deux ou trois talles.

Nous entendons par "saut" de talles, une séquence de tallage telle que :

$$\left\{ \begin{array}{l} \exists T_x, T_y \\ \forall i, x < i < y, \nexists T_i \end{array} \right\} \Leftrightarrow \text{Saut des } T_i$$

Ces arrêts momentanés du tallage se produisent (figure 8) :

- dans des proportions peu différentes⁽¹⁾
 - et aux deux mêmes périodes⁽²⁾
- } sur tous les traitements

ce qui conduit à chercher, pour les expliquer, une cause accidentelle.

(1) Seuls sont comptabilisés les sauts de talles "marqués" par une reprise ultérieure du tallage. Pour les pieds qui ont arrêté de taller précocement, on ne peut pas savoir s'il s'agit d'un arrêt dû aux conditions de croissance ou d'un saut de talles sans reprise de tallage. Il y a de ce fait un certain flou dans le décompte des sauts de talles, surtout pour les traitements 1 et 2, à la 2ème période.

(2) - Les pieds à deux sauts de talles en ont un à chacune des 2 périodes.

- Quelques pieds par traitement ont une de leur séquence de tallage secondaire discontinue ; les talles secondaires manquantes sont alors synchrones de la T_4 , de la T_5 ou de la T_6 .

Parmi les facteurs climatiques et pour les périodes concernées, seul le rayonnement présente de grandes variations (températures très stables, pas de déficit hydrique).

Avant le mois d'Août, nous relevons principalement deux périodes à faible rayonnement, de durée et d'intensité variables (figure 9) :

- la 5ème pentade du mois de Juin
soit environ du 13ème au 18ème jour après semis,
- les 2ème, 3ème, 4ème et 5ème pentades du mois de Juillet
soit environ du 28ème au 48ème jour après semis.

Les courbes de nombres de feuilles pour chaque groupe de talles et leur extrapolation pour les premières semaines du cycle, nous permettent de donner pour chaque talle primaire, une fourchette de dates encadrant leur début de croissance (Tableau 16).

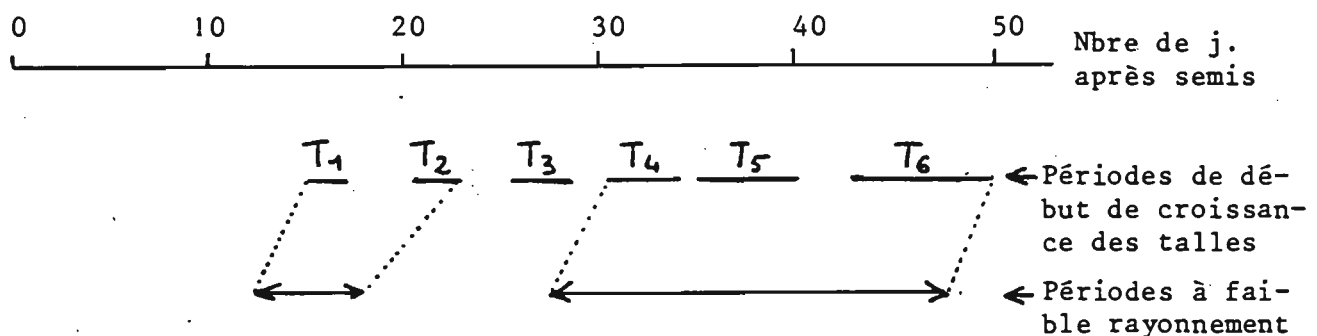
Tableau 16 : Dates approximatives de début de croissance des talles primaires.

	(T ₁)	(T ₂)	(T ₃)	(T ₄)	(T ₅)	(T ₆)	(T ₇)	(T ₈)
(Nombre	16	21	26	31	35	43	52	63
(de jours	à	à	à	à	à	à	à	à
(après semis	18	23	29	34	40	50	60	73

Les 2 périodes à faible rayonnement ont des durées respectivement équivalentes aux deux périodes de début de croissance des talles affectées par les sauts de talles (figure 10), ce qui nous incite à les mettre en rapport.

Les périodes de déficit radial sont antérieures aux deux autres de quelques jours.

Figure 10 : Positions respectives dans le cycle cultural des périodes de début de croissance des talles et des périodes à faible rayonnement global.



Nous sommes donc amenée à considérer qu'un déficit de rayonnement peut bloquer la croissance des bourgeons de talles en instance de croissance.

Il n'y a à proprement parler de compétition pour la lumière. Il semble que la source de lumière devienne si faible que le taux d'assimilation nette en est affecté sur tous les traitements, quel que soit leur indice foliaire. (Mais vraisemblablement plus tout de même sur les traitements 1 et 2 que 3 et 4, nous pouvons le constater pour la première période).

Il ne s'agit pas d'une règle absolue. Au moins un quart des pieds (cf plus loin) n'ont pas été affectés⁽¹⁾ par des sauts de talles.

Nous ne pouvons pas ici vérifier de plus près cette hypothèse⁽²⁾ mais elle nous semble plausible pour expliquer les discontinuités de tallage décrites ci-dessus.

Ce phénomène complique l'analyse des séquences de tallage :

- il implique l'existence d'un certain "flou" dans la définition des groupes de pieds au chapitre précédent. (Certains pieds du groupe III par exemple peuvent être des pieds du groupe II ayant avorté la T_2).

Il joue certainement sur la distribution des groupes de pieds d'une année à l'autre, ou d'un lieu à l'autre.

- il se combine avec l'effet de la compétition pour arrêter définitivement le tallage.

b - Les arrêts définitifs de tallage

a - Tallage primaire

Pour étudier les arrêts de tallage, nous devons nous affranchir de l'effet des "sauts" de talles et pour cela répartir les pieds en 3 catégories :

- Pieds présentant une séquence de tallage primaire discontinue. Ce sont les pieds affectés par un "saut de talles", celui-ci ayant été marqué par une reprise ultérieure du tallage.

- Pieds à tallage primaire continu ayant au moins la T_6 . Nous considérons que ces pieds n'ont pas été affectés par le "saut de talles".

- Pieds à tallage primaire continu arrêté avant la T_6 . Pour ces pieds, on ne peut savoir si l'arrêt du tallage est du à la compétition ou à un "saut de talles" non suivi d'une reprise du tallage.

(1) Nous ne disposons pas d'effectifs suffisants et de mesures appropriées pour caractériser les pieds affectés par les sauts de talles et les pieds non affectés par les sauts de talles.

(2)-Il n'y a pas à notre connaissance de références bibliographiques sur ce sujet. L'influence d'un déficit radiatif a par contre déjà été mis en évidence sur la phase de dégénérescence des épillets.

Tableau 17 : Pourcentages des différentes catégories de tallage des pieds du groupe II - Dates 6-7-8-9 confondues.

Traitements Tallage primaire	1 (16)	2 (15)	3 (12)	4 (13)	Effectifs entre parenthèses
discontinu	63 %	60 %	58 %	53 %	
continu → T ₆			25 %	38 %	
continu, arrêté avant T ₆	37 %	40 %	17 %	8 %	

Tableau 18 : Rang d'arrêt du tallage des pieds II à tallage primaire discontinu, sur chacun des traitements - Dates 6-7-8-9 confondues.

Nombre de pieds dont la dernière talle primaire est :	T ₄	T ₅	T ₆	T ₇	T ₈	T ₉	T ₁₀	T ₁₁	T ₁₂
Traitements 1	1	1	3	3		2			
2			1	3	5				
3				4	1		1		1
4				4	1	2			

+ Pieds du groupe II (les plus nombreux)

- Le tableau 17 montre que la catégorie "tallage primaire continu arrêté avant T_6 " est plus nombreuse sur les traitements 1 et 2 que sur les traitements 3 et 4.

Nous en déduisons qu'un certain nombre de pieds sur les traitements 1 et 2 ont arrêté leur tallage primaire avant la T_6 (on ne peut savoir à quelle talle exactement), à cause de la compétition pour la lumière.

- Pour les pieds de la catégorie "tallage primaire discontinu", (tableau 18) l'arrêt de tallage est en moyenne plus précoce sur le traitement 1 que sur le traitement 2, que sur les traitements 3 et 4.

Sur les traitements 1 et 2, la précocité de l'arrêt du tallage semble liée à la date d'apparition de la compétition.

Cette date ne peut-être, dans notre cas, connu avec précision. Nous pouvons seulement en donner une borne supérieure approximative en considérant que tous les pieds de la catégorie "tallage primaire continu arrêté avant T_6 " ont pour dernière talle la T_5 .

Dans ce cas, l'arrêt du tallage se produit en moyenne :

- à la T_7 pour le traitement 1
- à la T_7 ou T_8 pour le traitement 2

Nous avons retenu comme dates approximatives de début de croissance des talles :

- du 52ème au 60ème jour après semis pour la T_7
- du 63ème au 73ème jour après semis pour la T_8

La compétition pour les BM des pieds du groupe II serait donc apparue en moyenne :

- avant le 60ème jour pour le traitement 1
- avant le 70ème jour pour le traitement 2

Pour les traitements 3 et 4, il n'est pas certain qu'il y ait arrêt du tallage :

- les phyllochrones d'arrêt du tallage continuent à croître d'une date à l'autre jusqu'à l'épiaison,

- le tallage continue même après l'épiaison (importance des repousses herbacées).

+ Autres groupes de pieds

Pour les groupes de pieds autres que le groupe II, nous ne disposons que de très faibles effectifs (6 ou 7 pieds pour l'ensemble des dates 6, 7, 8 et 9).

Il n'apparaît pas sur ces faibles effectifs des différences importantes de comportement vis-à-vis des pieds du groupe II.

Nous considérerons donc que les dates limites d'apparition de la compétition indiquées au paragraphe précédent sont valables pour tous les BM du peuplement.

8 - Tallage secondaire

Nous savons déjà que les séquences de tallage secondaire se caractérisent par :

- l'absence fréquente de la talle de préfeuille et parfois l'absence de la talle de préfeuille et de la talle de lère feuille,

- l'existence de sauts de talles.

De plus, nous avons eu à déplorer la perte d'un certain nombre de talles primaires à la suite des dégâts parasitaires, ce qui réduit beaucoup le nombre des séquences "intactes" de tallage secondaire à analyser.

Dans ce contexte, il est difficile de cerner avec précision les effets de la compétition sur le tallage secondaire⁽¹⁾ :

Nous nous contenterons donc de donner des indications, concernant les pieds du groupe II :

- Le tableau 19 montre que, quelle que soit la talle primaire considérée, il y a plus de tallage secondaire sur les traitements 3 et 4 que sur le traitement 2 que sur le traitement 1.

La compétition serait donc largement responsable des arrêts de tallage secondaire.

- Les figures 11A et 11B comparent les phyllochrones d'arrêt des différentes séquences de tallage : primaire, secondaire de T_2 et secondaire de T_3 .

Il semble que l'arrêt du tallage secondaire de T_2 se produise en moyenne à un rang plus élevé que celui du tallage primaire (figure 11A) et peut-être à un rang moins élevé que le tallage secondaire sur la T_3 (figure 11B).

(1) Le tallage tertiaire est, de toutes les façons, trop peu représenté pour que nous puissions l'étudier. Il n'y a pas à proprement parler de séquence de tallage tertiaire. Les talles tertiaires sont le plus souvent uniques sur la talle porteuse.

Les talles secondaires ayant un développement légèrement plus précoce que les talles primaires du même phyllochrone, la date d'apparition de la compétition peut être soit la même, soit légèrement plus tardive pour T_3 que pour T_2 , que pour le BM.

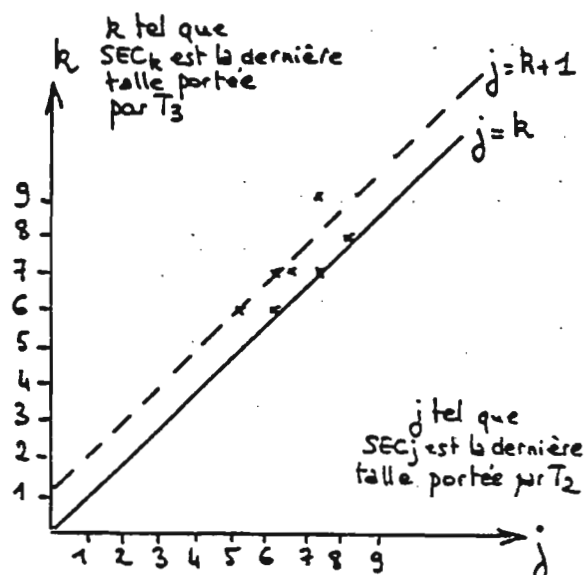
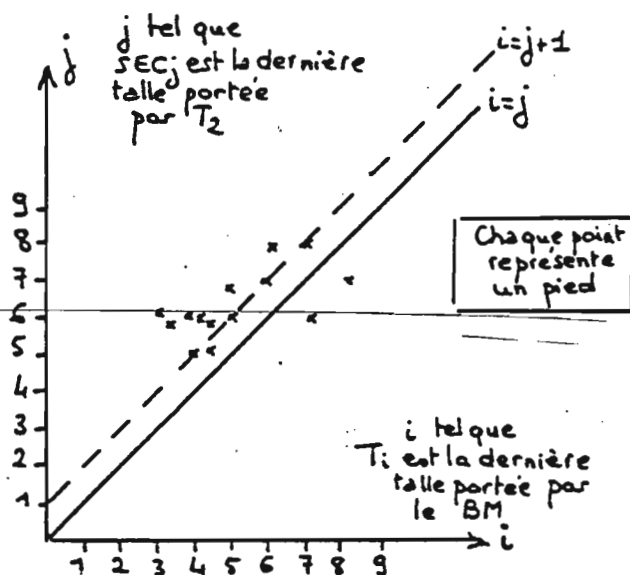
Tableau 19 : Présence des séquences de tallage secondaire sur les pieds du groupe II de chaque traitement - Dates 6-7-8-9 confondues

Traitements	Pourcentages de pieds du groupe II ayant des talles secondaires sur :			
	T_2	T_3	T_4	T_5
1	81 %	44 %		
2	100 %	62 %	67 %	20 %
3	100 %	100 %	100 %	
4	100 %	100 %	89 %	43 %

Figures 11 : Comparaison des phyllochrones d'arrêt pour les différentes séquences de tallage primaire ou secondaires. Traitements 1 et 2. Dates 6-7-8-9 confondues. Pieds du groupe II.

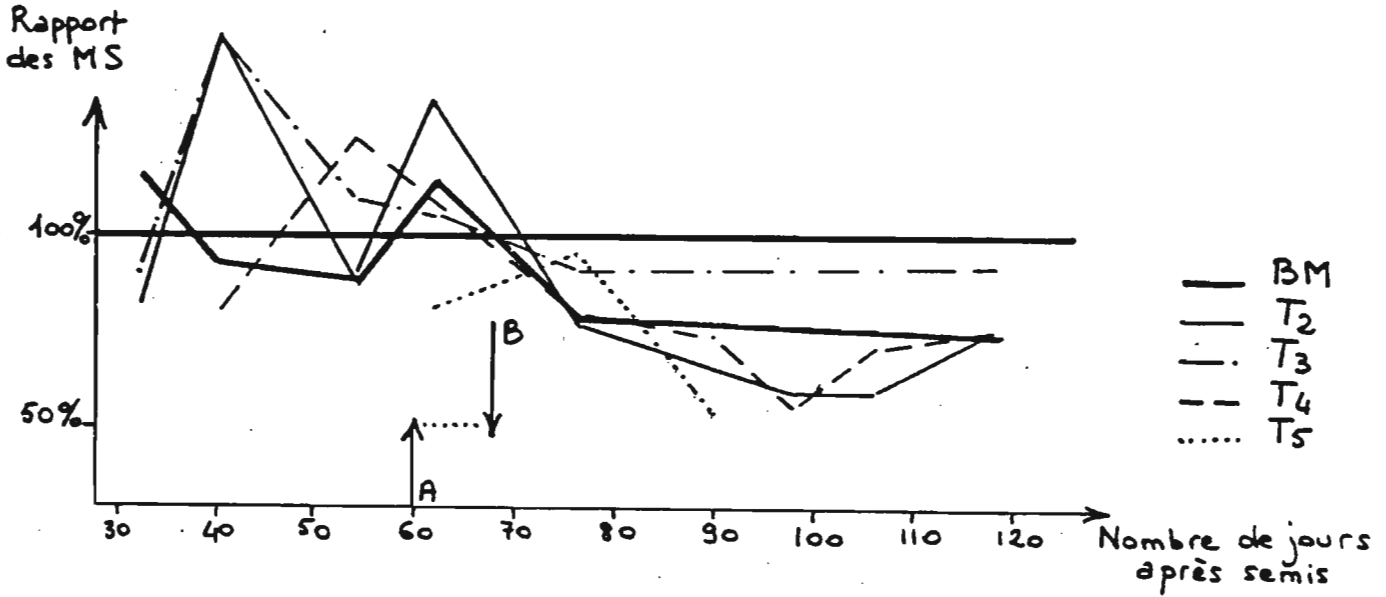
11A : Tallage primaire/tallage secondaire de T_2

11B : Tallage secondaire de T_3 /tallage secondaire de T_2

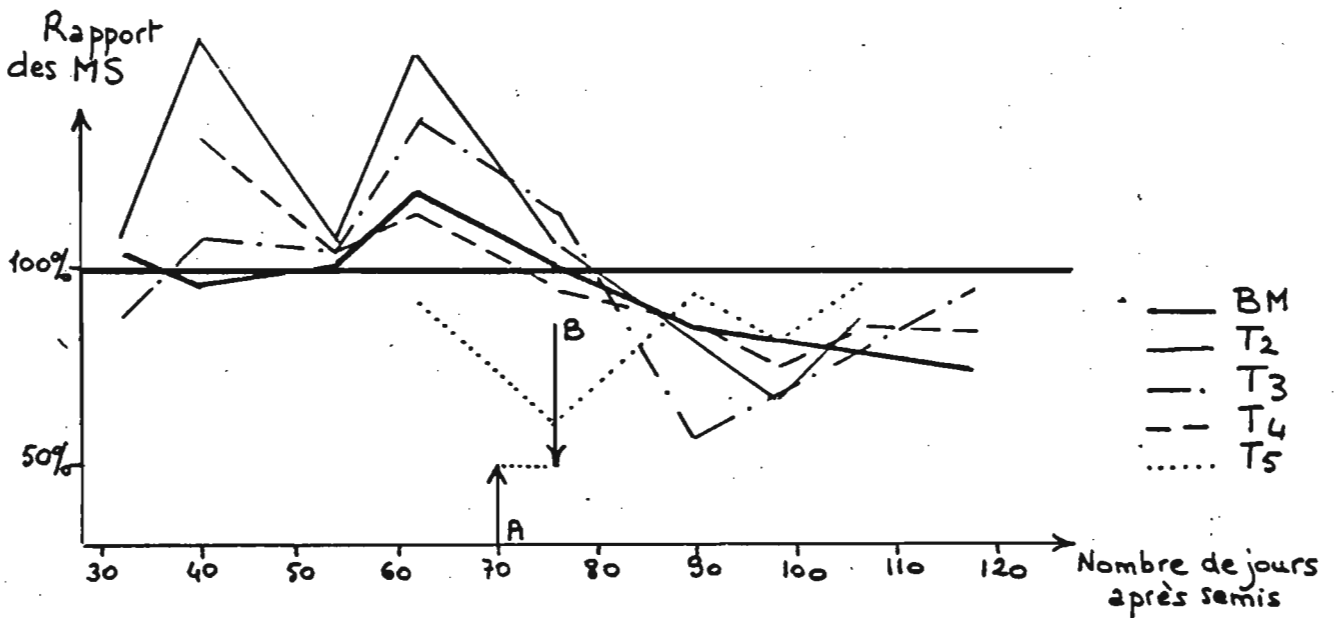


Figures 12 : Evolution des rapports des matières sèches des talles des différents traitements.

12A : Traitement 1/Traitement 3



12B : Traitement 2/Traitement 3



Nous retiendrons que :

- dans nos conditions, l'arrêt des tallages primaires et secondaires est principalement dû à l'apparition de la compétition pour la lumière à des dates voisines pour le BM et ses talles primaires.

- une date moyenne limite pour l'apparition de la compétition peut être calculée pour les traitements 1 et 2 ; il s'agit respectivement des 60ème et 70ème jours après semis.

2 - Diminution de la vitesse de croissance des talles

Les effectifs de nos prélèvements sont insuffisants pour étudier la vitesse de croissance des talles de chaque groupe de pieds.

Nous nous contenterons donc de comparer de façon globale les traitements 1, 2 et 3 qui ont la même structure de peuplement initiale.

Les comparaisons s'effectuent en suivant l'évolution des rapports de matières sèches des différentes talles⁽¹⁾ :

$\frac{MS T_i}{MS T_i}$ du traitement 1 ou 2

$\frac{MS T_i}{MS T_i}$ du traitement 3 considéré comme témoin.

Les figures 12 montrent pour les traitements 1 et 2 :

- une période où toutes les talles ont des poids secs comparables et même supérieurs à celles du traitement 3,
- une courte phase où les vitesses de croissance diminuent brutalement par rapport à celles du traitement 3,
- puis les vitesses de croissance redeviennent semblables et les rapports de matières sèches se stabilisent aux alentours de 0.75, 0.80.

La chute des vitesses de croissance semble avoir la même intensité et avoir lieu à la même date pour toutes les 1^{ères} talles primaires d'un même traitement.

Par contre, d'un traitement à l'autre,

- l'intensité en varie peut être (légèrement plus forte pour le traitement 2),
- la date en est très différente : (flèches B sur le graphe)
 - vers le 68ème jour pour le traitement 1
 - vers le 78ème jour pour le traitement 2

Les dates moyennes limites pour l'apparition de la compétition, calculées précédemment sont représentées par les flèches A sur le graphe.

Elle sont antérieures d'une huitaine de jours à la chute brutale des vitesses de croissance des talles. Les différents effets de la compétition pour la lumière ne sont pas simultanés.

(1) La comparaison porte sur les talles présentes en grand nombre sur les 3 traitements.

Conclusions partielles :

-- Nous avons déjà signalé qu'il ne nous était malheureusement pas possible d'étudier le phénomène de la régression. Nous avons décrit le devenir des talles les plus avancées et celui des bourgeons de talles en instance de croissance quand apparaît la compétition. Mais nous n'avons pas décrit le devenir des groupes de talles intermédiaires. Nous ne pouvons dresser qu'un tableau incomplet des effets de la compétition pour la lumière sur l'évolution de la structure du peuplement.

La compétition pour la lumière provoque :

- dans un premier temps, l'arrêt des tallages primaires et secondaires. Le phyllochrone moyen d'arrêt des séquences de tallage permet de dater l'apparition de la compétition pour l'ensemble des groupes de pieds,
- dans un deuxième temps, une chute brutale de la vitesse de croissance, identique pour toutes les talles les plus avancées.

Des résultats similaires ont été mis en évidence sur le blé en situation de compétition pour l'azote (J. MASLE-MEYNARD, 1980). Il semblerait donc qu'il puisse y avoir des similitudes dans les comportements induits par la compétition, quel que soit le facteur mis en cause.

-- Même incomplets, ces résultats remettent d'ores et déjà en cause l'utilisation courante dans la bibliographie du "maximum tallage" (= "maximum number of tillers stage") comme stade de développement.

Si la date du maximum de talles dépend de la date d'apparition de la compétition, le "maximum tallage" ne peut être retenu comme date de référence que si les conditions culturales sont précisées.

-- La compétition apparaît pour des indices foliaires voisins sur les traitements 1 et 2 (1.8 et 1.6 respectivement); à des périodes où le rayonnement global est d'environ 360 cal/cm²/jour.

Cette valeur de l'indice foliaire, qui n'est atteinte par les traitements 3 et 4 qu'à l'épiaison, date où par ailleurs le rayonnement global, prend des valeurs nettement plus élevées (toujours supérieures à 400 cal/cm²/jour) laisserait penser qu'il n'y a pas eu de compétition pour la lumière sur nos deux traitements les moins denses.

A - STRUCTURE DU PEUPEMENT A L'EPIAISON POUR LES DIFFERENTS TRAITEMENTS

1 - Effectifs des différents groupes de talles

L'étude précédente nous permet de calculer pour chaque groupe de pieds un nombre maximal de talles à l'épiaison à partir :

- du modèle général d'apparition des talles, amputé le cas échéant (pour les groupes de pieds autres que le groupe I),
- et du phyllochrone d'arrêt du tallage pour le traitement considéré.

De ce nombre théorique, il faut soustraire :

- un nombre important de talles de préfeuilles,
- un certain nombre de talles n'ayant pas démarré pour des causes accidentelles, plus leurs talles secondaires éventuelles,
- un certain nombre de talles regressées,
- et enfin un certain nombre de talles mortes accidentellement.

Tous ces nombres ne sont pas indépendants.

Nous ne pouvons pas rendre compte ici de ce nombre définitif de panicules par pied, mais nous pouvons constater que les classements effectués à partir des nombres théoriques maximaux de talles sont valables pour les nombres de panicules observés (figure 13).

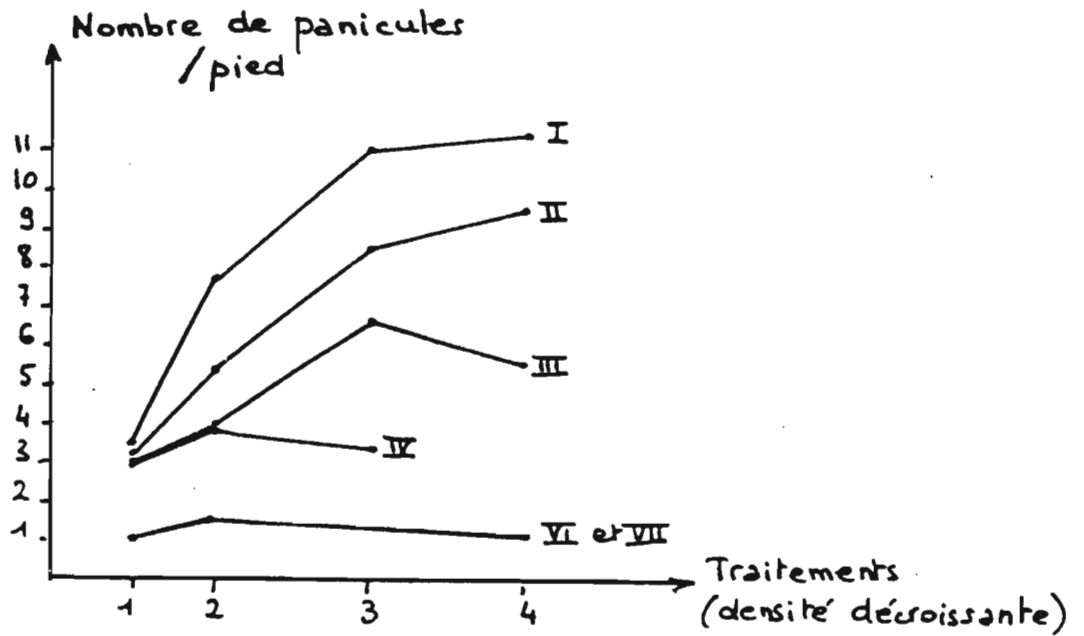
V le traitement Pieds I > Pieds II > Pieds III > Pieds IV > Pieds V
 VI
 VII

Traitement 1 < Traitement 2 < Traitements 3 et 4

Les traitements 3 et 4 peu différents, semblent atteindre au nombre de panicules maximal par pied dans nos conditions de milieu (rayonnement global souvent déficitaire).

Ce nombre varie beaucoup d'un groupe de pieds à l'autre.

Figure 13 : Nombre de panicules par groupe de pied, par traitement à la récolte.



Les figures 14 représentent la répartition des nombres de panicules observés sur les différents groupes de talles.

Tableau 20 : Matières sèches de paille + balle des premières talles primaires, à la récolte.
Par groupe de pieds, par traitement (g).

Traitement	Groupe de pieds	BM	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆
	I	4.090 (2)	2.496 (1)	2.718 (2)	2.749 (2)		
	II	3.200 (13)	2.652 (7)	2.627 (9)	2.715 (7)		
	III	3.113 (12)		3.017 (10)	2.841 (10)		
	IV	2.955 (3)			2.514 (2)		
	I	4.471 (7)	3.880 (5)	3.796 (5)	3.452 (6)		
	II	4.029 (10)	3.682 (9)	3.934 (9)	3.768 (6)		
	III	3.765 (6)		3.504 (8)	3.348 (6)		
	IV	3.451 (1)			3.345 (1)		
	VI	1.472 (1)					
	I	3.303 (1)	4.234 (2)	3.813 (1)		2.478 (2)	1.271 (2)
	II	4.020 (13)	3.878 (16)	3.950 (14)	3.781 (9)	2.638 (10)	2.885 (12)
	III	3.393 (8)		4.017 (7)	2.941 (7)	3.173 (7)	2.453 (6)
	IV	2.992 (2)			3.702 (3)	1.848 (1)	2.380 (2)
	V	3.011 (2)				2.149 (1)	1.814 (2)
	I	4.751 (9)	3.902 (7)	4.299 (8)	4.026 (9)	3.528 (9)	2.516 (5)
	II	4.187 (13)	3.866 (10)	3.815 (13)	3.492 (11)	2.647 (15)	2.493 (6)
	III	4.071 (4)		3.595 (3)	2.988 (3)	3.472 (2)	2.965 (2)
	VI	0.767 (1)					
	VII	1.236 (1)					

2 - Etats de croissance des différents groupes de talles

Nous comparons ici les matières sèches de paille + balles à la récolte (tableau 20), date à laquelle nos effectifs sont beaucoup plus importants qu'à l'épiaison. Il y a une forte perte de matière sèche entre l'épiaison et la récolte, due en partie à la chute des limbes foliaires les plus anciens et en partie à la migration de matière sèche vers les grains. Les variations des matières sèches par talle sont de ce fait atténuées, mais nous faisons ici l'hypothèse que leur classement se conservent.

Ces classements sont les suivants :

- entre groupes de talles :

$$BM > T_2, T_3, T_4 > T_5 > T_6$$

- entre groupes de pieds :

$$I \geq II \geq III \geq IV \geq V, VI, VII$$

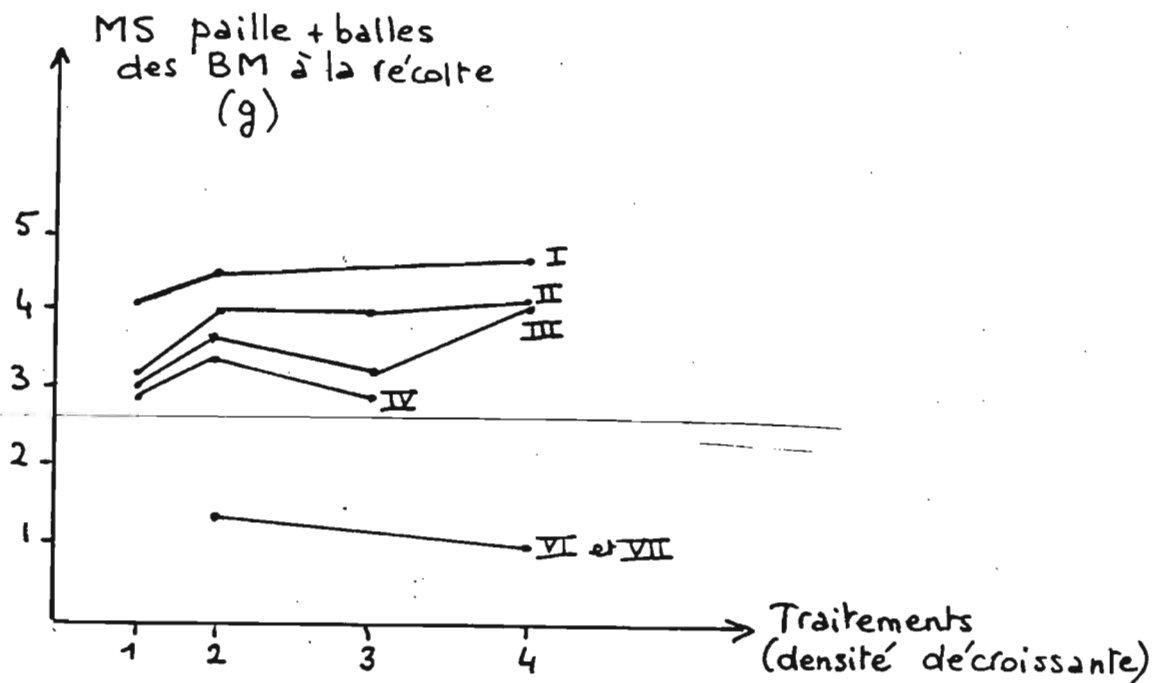
Il existe peut-être un certain "rattrapage" d'un groupe de pieds au précédent pour les 1^{ères} talles primaires.

- entre traitements :

$$\text{Traitement 1} < \text{Traitements 2, 3, 4}$$

Les variations dues aux groupes de pieds sont plus importantes que celles dues aux traitements.

Figure 15 : Matières sèches de paille + balle des brins-mâtres à la récolte - Par groupe de pied, par traitement.



Conclusions partielles :

- Les modes de partition de la population de talles retenus au chapitre précédent, permettent de décrire de façon satisfaisante la structure du peuplement à l'épiaison.

L'introduction des groupes de pieds facilite notamment l'analyse de la variabilité⁽¹⁾ du nombre de panicules par pied.

Elle montre aussi que cette variabilité, lorsqu'elle est observée, dans un couvert à disposition non régulière, ne peut pas être expliquée uniquement par les hétérogénéités dans la disposition géographique des pieds, mais qu'il faut tenir compte de l'"effet pied" qui se manifeste dès le début du cycle.

- Dans nos conditions de milieu, et pour la variété IRAT 13, l'effet de la compétition pour la lumière sur la structure du peuplement à l'épiaison, s'exprime principalement à travers le nombre de panicules par pied.

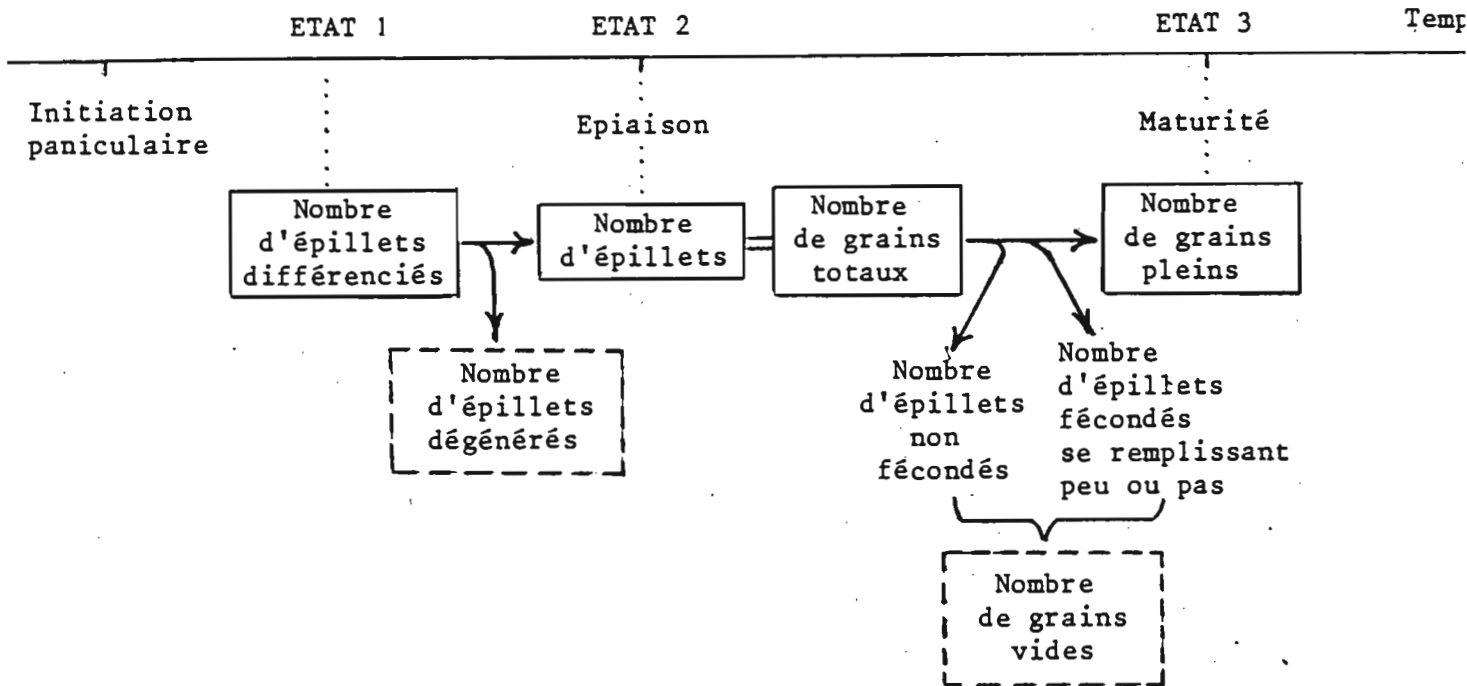
(1) Pour les traitements 3 et 4 :

- les écarts-types intra-traitement, tous groupes de pieds confondus vont de 3 à 3.75

- Les écarts-types intra-groupe de pieds sont toujours ≤ 2.5

IV - LES ETATS SUCCESSIFS DE FRUCTIFICATION.
LEURS RAPPORTS AVEC L'HISTOIRE⁽¹⁾ DU PEUPEMENT.

Le nombre de grains final obtenu à la récolte, procède d'une suite d'étapes ou "états de fructification" que l'on peut représenter schématiquement de la manière suivante :



A partir d'un nombre d'épillets différenciés, ou nombre potentiel d'épillets, il se produit des pertes successives, c'est ainsi que l'on passe au nombre d'épillets à l'épiaison, puis au nombre de grains pleins à la récolte.

Chaque état de fructification est décrit par un nombre d'organes reproducteurs.

Afin de pouvoir étudier l'ensemble des processus aboutissant au nombre de grains pleins, nous allons d'abord montrer que le nombre d'épillets différenciés, qui ne nous est plus accessible directement à l'épiaison, peut être calculé pour un ensemble de panicules, à partir des nombres de sites du rachis de la panicle.

(1) définie comme la succession des états de la structure du peuplement (J. MASLE-MEYNARD, 1980).

A - MODELISATION DU NOMBRE POTENTIEL D'ÉPILLETS D'UN PEUPEMENT DE PANICULES

1 - Rappels

a - Les stades de développement de la panicule selon MATSUSHIMA (1966)

La différenciation de l'apex du riz s'effectue en 4 stades principaux⁽¹⁾:

- Stade A⁽²⁾ : - Initiation de la 1ère bractée qui devient ensuite le noeud basal de la panicule.
L'apex n'est plus végétatif.
- Les bractées suivantes apparaissent successivement à des angles de 144°. (Il y a 6 bractées et 5 entre-noeuds dans deux révolutions autour de l'axe principal).
- Stade B : Initiation des racèmes aux points d'attache de leurs bractées respectives, jusqu'à ce que le primordium d'un racème apparaisse près du sommet de l'apex, où se trouve le méristème apical.
- Stade C : Initiation des axilles.
Le méristème apical dégénère.
Les racèmes commencent à croître et sur leur face dorsale, les axilles se différencient alternativement sur 2 rangs, depuis le point d'attache des bractées, vers le haut.
L'ordre de croissance des racèmes est à ce stade l'inverse de leur ordre de différenciation ; plus tard apparaît l'ébauche du racème, plus tôt elle commence à croître.
- Stade D : Initiation des épillets. (A ce stade, la longueur de la panicule est environ de 1 mm).
Au bout de chaque racème apparaissent des ébauches de glumes.
Sur les axilles, on observe aussi la différenciation des épillets. A ce stade, l'ordre de croissance des axilles est l'inverse de celui de leur différenciation, comme dans le cas des racèmes au stade précédent : plus tard un axille se différencie, plus tôt, il commence à croître.
Les fleurs se différencient ensuite alors que sur la partie basse de la panicule commence la différenciation des épillets.
Quand la panicule acquiert sa morphologie définitive, sa longueur atteint 5 à 10 mm.
Les stades de développement ultérieurs sont décrits à partir des stades de développement du pollen.

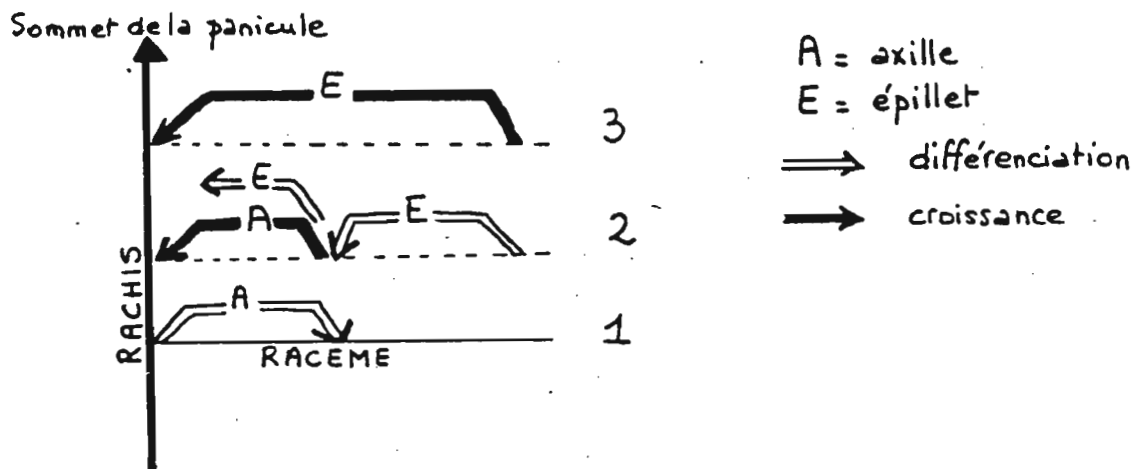
(1) Les correspondances entre ces 4 stades principaux et les douze stades décrits par Matsushima sont les suivantes :
A : II
B : IV
C : VII
D : IX

(2) Nous avons choisi de dénommer les stades de développement de l'apex du riz à l'aide des premières lettres de l'alphabet, par analogie avec la description des stades de l'apex du blé effectué par JONARD (1952). Mais, attention, il n'y a pas d'équivalence entre les stades de même nom chez les deux céréales, si ce n'est pour le stade A qui marque toujours le début de la phase reproductive.

Nous retiendrons de cette description que :

- La différenciation des racèmes s'arrête, et donc le nombre potentiel de racèmes est fixé
 - . quand le méristème apical dégénère
 - . quand commence la différenciation des axilles
- La croissance des racèmes débute par le dernier racème formé, c'est à dire par le sommet de la panicule.
- Sur un racème donné, ont lieu successivement :
 1. Croissance du racème proprement dit.
Différenciation centrifuge des axilles.
 2. Croissance centripète des axilles.
Différenciation centripète des épillets.
 3. Croissance centripète des épillets.

Figure 16 : Description des 3 étapes aboutissant à la morphologie définitive d'un racème donné.



Les sites basaux du racème sont occupés par des axilles, les sites terminaux par des épillets.

Pendant la maturation des organes floraux qui suit la formation de la panicule proprement dite et notamment au moment de la méiose, tous les types d'organes déjà initiés peuvent dégénérer.

- Un axille dégénéré est un axille dont tous les épillets ont dégénéré.
- Un racème dégénéré est un racème dont tous les axilles et tous les épillets ont dégénéré.

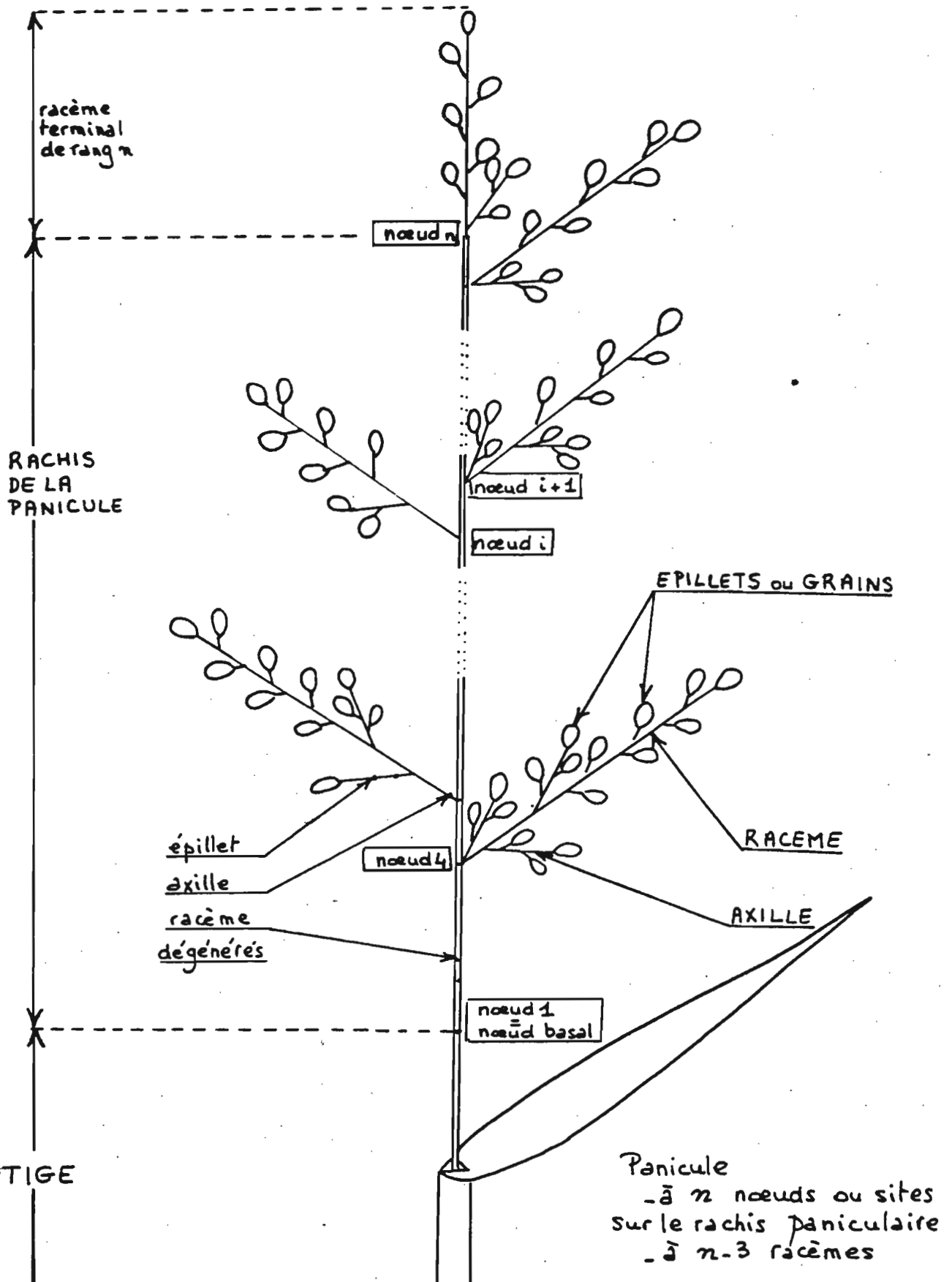


Figure 17 : Morphologie de la panicule

Les organes qui dégènèrent sont ceux dont la croissance s'est produite le plus tardivement. Ils sont donc situés :

- Pour les épillets, à la base des axilles.
Pour les axilles à la base des racèmes et dans ces 2 cas, principalement sur les racèmes situés dans la partie inférieure de la panicule.
- Les racèmes dégénérés sont exclusivement situés à la base de la panicule entre le noeud basal et le 1er racème développé.

b - Description de la panicule à l'épiaison

- A l'épiaison, la panicule comprend un axe principal ou rachis qui débute par le noeud basal, vestige de la lère bractée différenciée. Les traces des bractées successives qui ont toutes dégénéré forment sur le rachis des noeuds, d'où partent, ou non, un racème. Le rachis se termine par un dernier racème qui se trouve être dans le prolongement de l'axe principal par suite de la dégénérescence du méristème apical au stade C. Les 1ers sites des racèmes en partant du point d'attache sur le rachis, sont (ou non) occupés par des axilles ; les sites suivants par des épillets. Les axilles portent eux-mêmes des épillets. Chaque épillet contient une fleur unique.
- Pour décrire complètement une panicule à l'épiaison, il convient de compter :
 1. Le nombre de noeuds sans racème, à la base de la panicule
 2. Le nombre de racèmes
 3. Pour chaque racème :
 - le nombre d'axilles et pour chacun de ces axilles, le nombre de sites avec et le nombre de sites sans épillet (Ces comptages sur les axilles n'ont pas été faits ici).
 - le nombre d'épillets directement portés par le racème.
 - le nombre de sites inoccupés en les affectant quand c'est possible
 - . soit à des axilles avortés,
 - . soit à des épillets avortés.

Exemple :

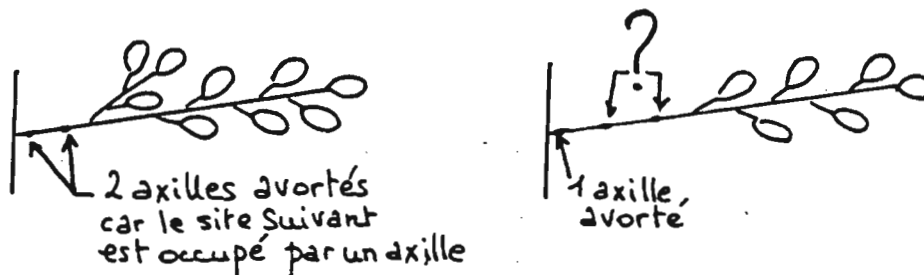
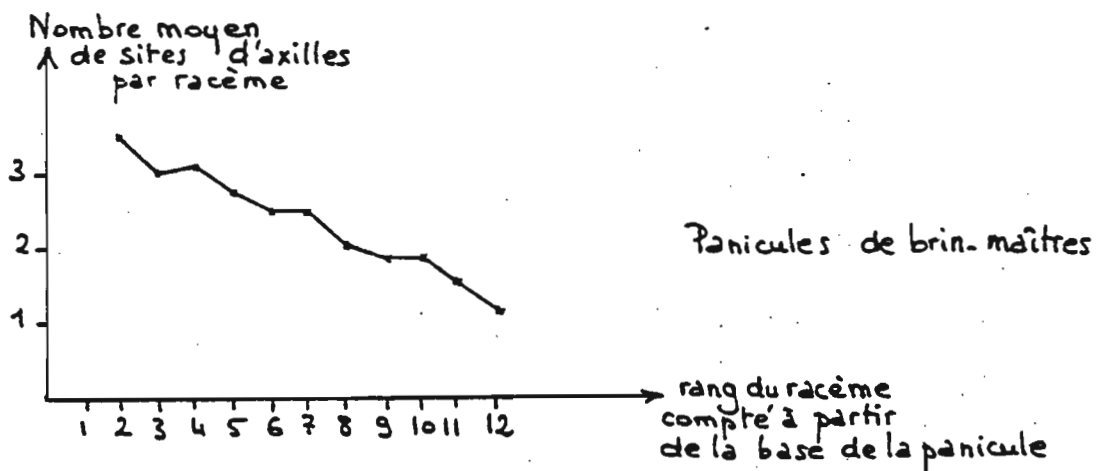


Tableau 21 : Moyennes des nombres de sites d'axilles par racème

Effectif	Nombre de noeuds sur le rachis paniculaire	Rang du racème														
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
8	10			2.7	2.3	2.2	1.9	1.6	1.9	1.4						
5	11			3.0	3.0	2.0	2.0	1.6	1.5	1.3	1.4					
19	12	3.5	3.0	3.1	2.75	2.5	2.5	2.0	1.9	1.9	1.5	1.2				
24	13	3.0	2.75	2.9	2.7	2.4	2.5	2.4	2.1	2.2	1.6	1.7	1.3			
13	14	3.0	3.0	3.0	2.7	3.0	2.9	2.5	2.3	2.2	2.1	2.0	1.7	1.4		
18	15	3.0	3.2	3.2	3.7	3.3	3.1	3.1	2.6	2.4	2.2	2.1	1.8	1.6	1.0	
9	16				2.7	3.0	3.2	2.8	2.8	1.7	1.6	2.0	1.9	1.6	1.25	1.2

Figure 18 : Nombre moyen de sites d'axilles par racème pour les panicules à 12 noeuds sur le rachis.



- Remarques sur la morphologie de la panicule à l'épiaison.

+ Les entre-noeuds du rachis sont de longueur très variable et peuvent même être nuls par suite de la coalescence des bractées correspondantes (MATSUSHIMA, 1966).

Il semble alors que plusieurs racèmes partent du même noeud. On peut toujours connaître leur rang par rotation autour du rachis de 144° d'un racème au suivant.

+ De chaque noeud part vers le sommet de la panicule un sillon dans le rachis. Ce sillon permet d'identifier les noeuds, et notamment les noeuds sans racème, sans aucune ambiguïté.

+ Le 1^{er} site d'axille est situé à la base même du racème, à son point d'attache sur le rachis. L'axille qui s'y développe part avec le racème quand celui-ci est arraché. Ce n'est pas un racème distinct.

2 - Choix d'un modèle

a - Le nombre de sites potentiels d'un racème est-il fonction de son rang sur le rachis ?

Pour répondre à cette question, nous avons dans un 1^{er} temps choisi les panicules de Brin-mâitres, tous traitements confondus en faisant l'hypothèse (vérifiée plus loin), que le nombre de sites par racème ne varie pas avec les traitements.

Ces panicules sont groupées en fonction de leur nombre de noeuds sur l'axe principal qui varie de 8 à 17.

Ne sont retenus pour les comptages de sites, que les racèmes dont les sites sont affectés sans ambiguïté à des axilles ou à des épillets.

- Le nombre de sites d'épillets par racème :

Il prend les seules valeurs 5, 6 ou 7.

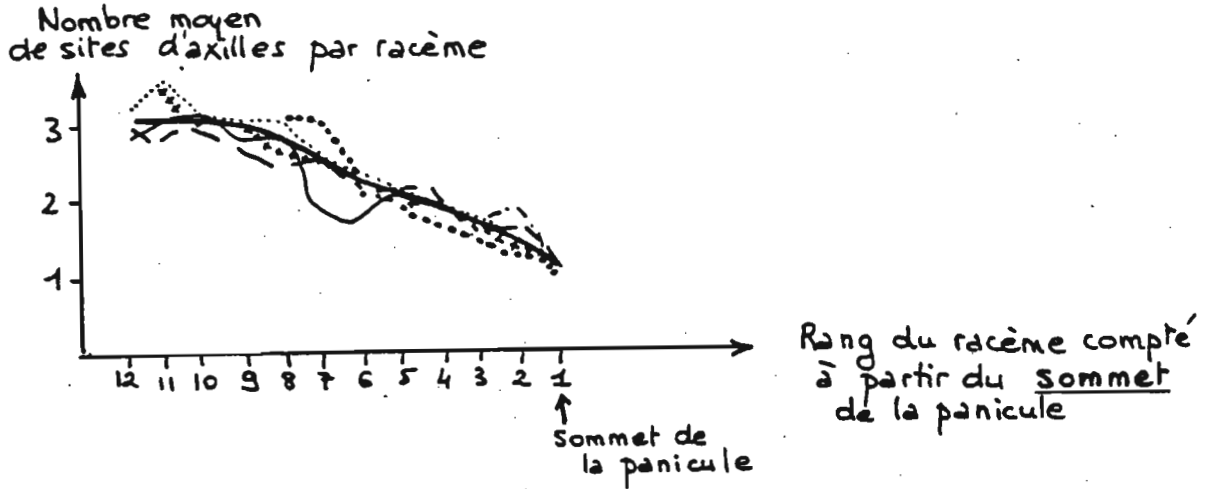
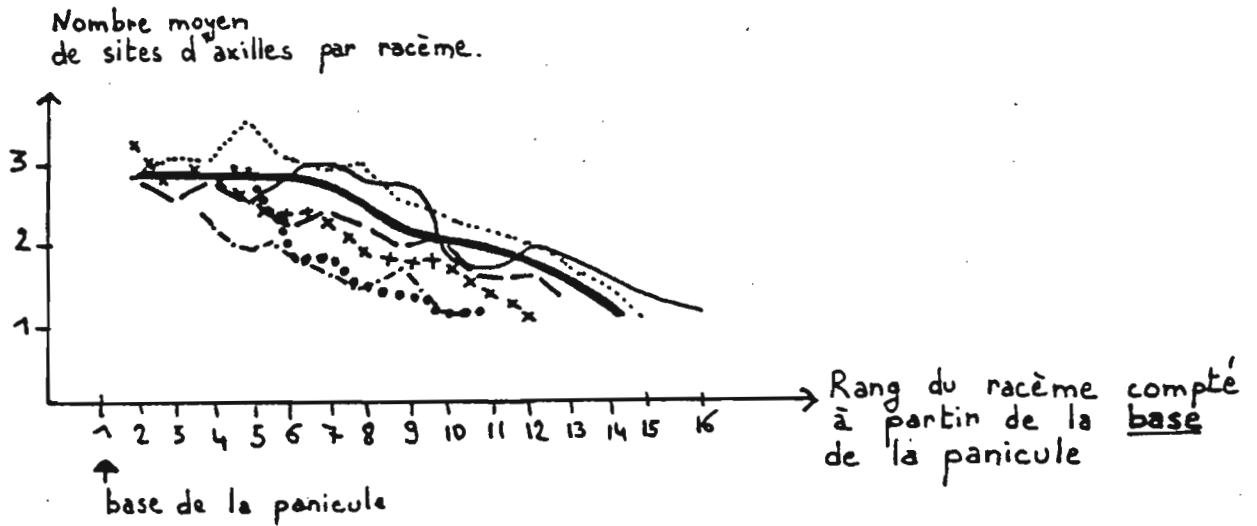
Les moyennes, comprises entre 6 et 7 ne varient pas quel que soit le rang du racème.

- Le nombre de sites d'axilles par racème :

Il est compris entre 1 et 5.

Les moyennes, dans tous les cas, décroissent de 3, 3.5 à 1 de la base vers le sommet de la panicule. (Tableau 2), Figure 18).

Figures 19 : Comparaison des courbes du nombre moyen de sites d'axilles par racème,
par racème,
pour des panicules ayant des nombres différents de sites sur
le rachis paniculaire.



Panicules de brin-mâtres
 Nombre de sites sur le rachis paniculaire:

—	16	+++	12
.....	15	11
---	14	---	10
---	13		

La correspondance entre les courbes obtenues pour chacun des groupes de panicules peut s'établir (au moins) de deux manières :

1. Soit en considérant les noeuds basaux et les racèmes s'y rattachant comme homologues ; et ainsi de suite vers le sommet de la panicule.

2. Soit en considérant les racèmes terminaux comme homologues et ainsi de suite vers la base de la panicule.

Comme le montrent les figures 19, les courbes sont régulièrement décalées dans le cas n° 1, alors qu'elles se superposent dans le cas n° 2.

Les racèmes seraient donc homologues à partir du sommet de la panicule.

Avant d'aller plus loin, vérifions que ces résultats sont indépendants du rang de la talle et des conditions de croissance.

- Les mêmes comptages ont été effectués sur des talles primaires, dont les rangs sont connus avec précision à la récolte grâce au baguage des tiges courant montaison.

Quel que soit le rang de la tige, les courbes (de nombre de sites d'axilles par racème) obtenues, sont semblables à celles réalisées avec les panicules de brin-maître (figure 20).

- Pour étudier une influence éventuelle des conditions de croissance, nous avons regroupé les panicules de brin-maître par traitement et compté les sites d'axilles par racème à partir du sommet de la panicule.

Il n'apparaît pas de différence systématique entre traitements (figure 21).

Nous arrivons donc aux conclusions suivantes :

- Le nombre de sites potentiel d'un racème est fixé par son rang sur le rachis.

- Les racèmes sont homologues à partir du sommet de la panicule et il faut donc les compter à partir du dernier noeud et non plus à partir du noeud basal.

D'un modèle "maximal" à n noeuds, peuvent se déduire des modèles pour panicules à x noeuds ($x \leq n$), en comptant les x noeuds à partir du sommet de la panicule et en tronquant la partie basse restante comportant $(n - x)$ noeuds.

La date "dégénérescence du méristème apical" apparaît comme une date charnière,

- . clôturant la période de différenciation des racèmes et par là-même, fixant leur nombre potentiel, très variable d'une tige à l'autre,
- . initialisant une phase dont le déroulement, qui conduit à la morphologie définitive de la panicule, semble très peu variable d'un groupe de tiges à l'autre.

Figure 20 : Courbes du nombre moyen de sites d'axilles par racème, pour différents rangs de talles primaires.

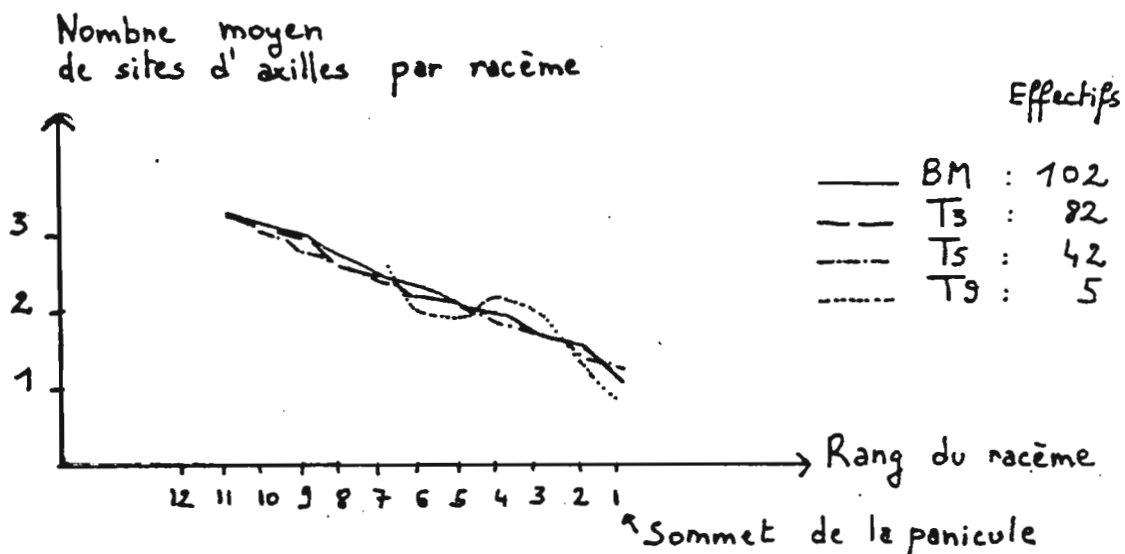
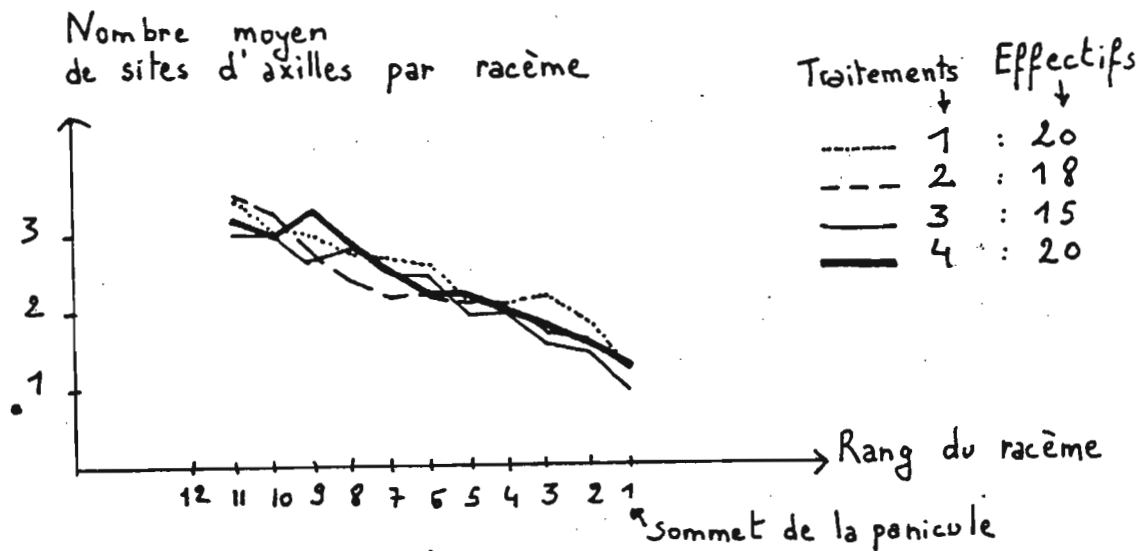


Figure 21 : Courbes du nombre moyen de sites d'axilles par racème, pour les panicules de brin-maître de chaque traitement.



- Plus un racème commence sa croissance tardivement, plus il peut porter d'axilles.

Plusieurs hypothèses sont possibles pour expliquer ce résultat, et nous ne pourrions trancher ici.

Deux hypothèses "limite" peuvent être formulées de la manière suivante :

- . Si le rythme d'initiation des axilles est constant quel que soit le rang du racème, il faut admettre que le temps de croissance (et de différenciation des axilles) c'est à dire l'intervalle de temps séparant le stade C du stade D est plus grand quand le racème est plus proche de la base de la panicule.
- . Si l'intervalle de temps entre le stade C et le stade D est constant quel que soit le rang du racème, il faut admettre que le rythme d'initiation des axilles est plus élevé pour les racèmes proches de la base de la panicule.

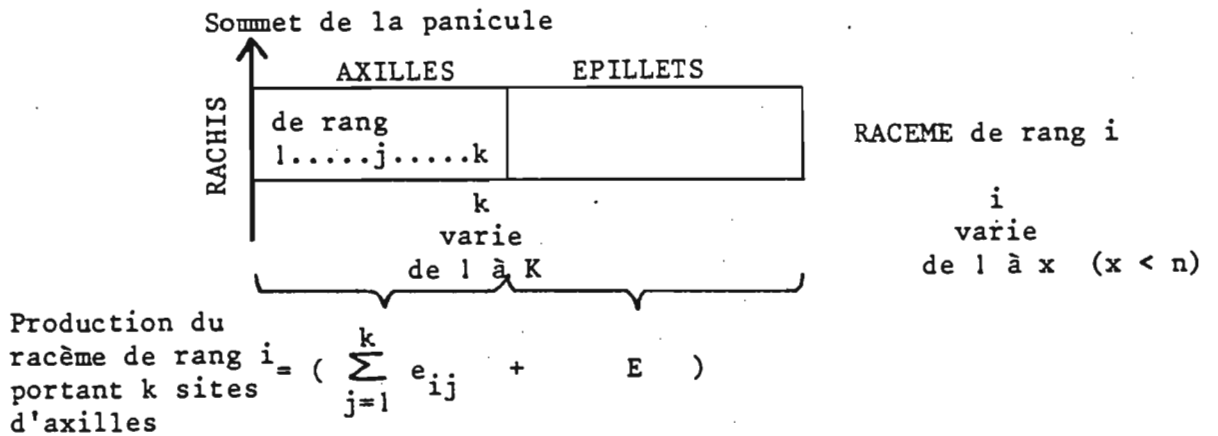
b - Formalisation du modèle

Jusqu'à présent, nous avons parlé des nombres de sites sur le racème en termes de moyennes, ces moyennes recouvrant des distributions discrètes.

De ce fait, il faut envisager un modèle non pour une panicule seule, mais pour une population de panicules.

- Appelons - α_{ki} : la fréquence des racèmes de rang $i^{(1)}$ portant k sites d'axilles, (k varie de 1 à K).
- e_{ij} : le nombre moyen $^{(2)}$ d'épillets portés par l'axille de rang j sur le racème de rang i , (j varie de 1 à k).
- E : le nombre moyen de sites d'épillets par racème, qui est constant.

$$\left\{ \begin{array}{l} \sum_{k=1}^K \alpha_{ki} = 1 \\ \sum_{k=1}^K k \alpha_{ki} = \bar{k}_i \quad \text{moyenne du nombre de sites d'axilles pour le racème de rang } i \end{array} \right.$$



Soit N le nombre de panicules de la population tel que

$$N = \sum_{x=0}^n N_x$$

$$\left\{ \begin{array}{l} N_x = \text{nombre de panicules à } x \text{ sites sur le rachis} \\ N_0 = 0 \\ n = \text{nombre maximal de sites sur le rachis paniculaire} \end{array} \right.$$

(1) Rang compté à partir du sommet de la panicule

(2) Pour les grandeurs homogènes à des épillets, nous prenons en compte les moyennes décimales.

- La production des racèmes de rang i est égale à :

$$\sum_{k=1}^K \alpha_{ki} \left(\sum_{j=1}^k e_{ij} + E \right) = \left[\sum_{k=1}^K \alpha_{ki} \left(\sum_{j=1}^k e_{ij} \right) \right] + E$$

puisque $\sum_{k=1}^K \alpha_{ki} = 1$

- Le nombre de racèmes de rang i dans la population est :

$$\left(N - \sum_{x=0}^{i-1} N_x \right) = \sum_{x=i}^n N_x$$

puisque $N = \sum_{x=0}^n N_x$

$$\Rightarrow \boxed{\text{NPE} = \sum_{i=1}^n \left[\sum_{x=i}^n N_x \right] \left[\sum_{k=1}^K \alpha_{ki} \left(\sum_{j=1}^k e_{ij} \right) + E \right]}$$

NPE = nombre potentiel d'épillets pour une population de N panicules.

Les e_{ij} n'ont pas été mesurés ici, mais les comptages de nombres d'épillets par i_j axille, tous axilles confondus, montrent qu'ils sont peu variables (CV = 0.12).

Une simplification du modèle est donc possible avec :

$$\forall i, \forall j, e_{ij} = e \text{ nombre moyen d'épillets par axille.}$$

$$\text{NPE} = \sum_{i=1}^n \left(\sum_{x=i}^n N_x \right) \left[\sum_{k=1}^K (k e \alpha_{ki}) + E \right]$$

$$\boxed{\text{NPE} = \sum_{i=1}^n \left(\sum_{x=i}^n N_x \right) \left(e \bar{k}_i + E \right)}$$

Figure 22 : Comparaison des \bar{k}_i de la variété IRAT 13 pour deux cycles culturaux différents.

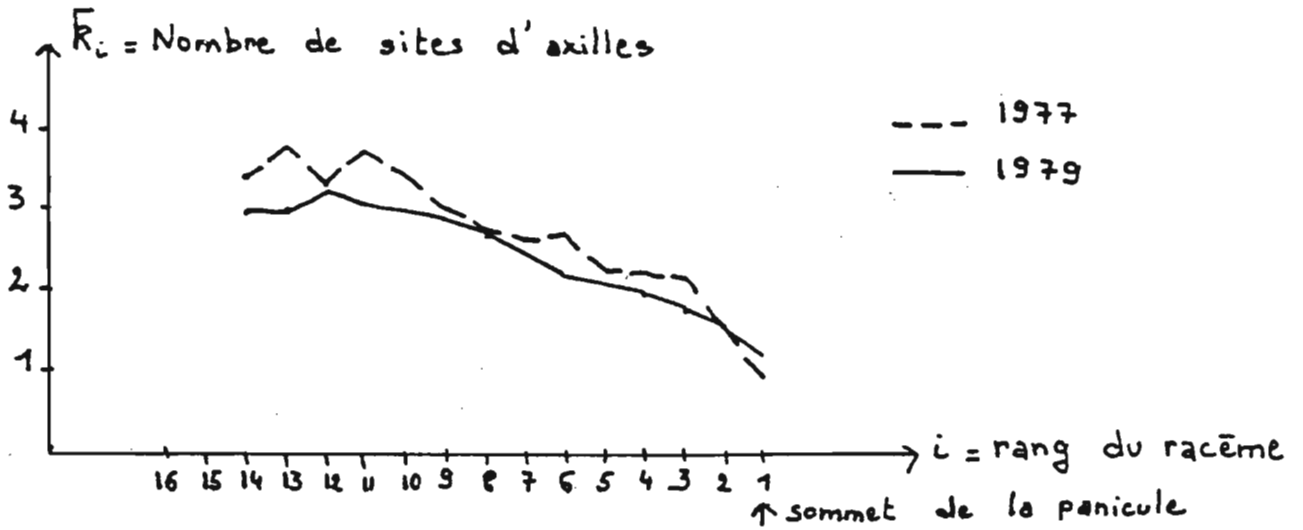
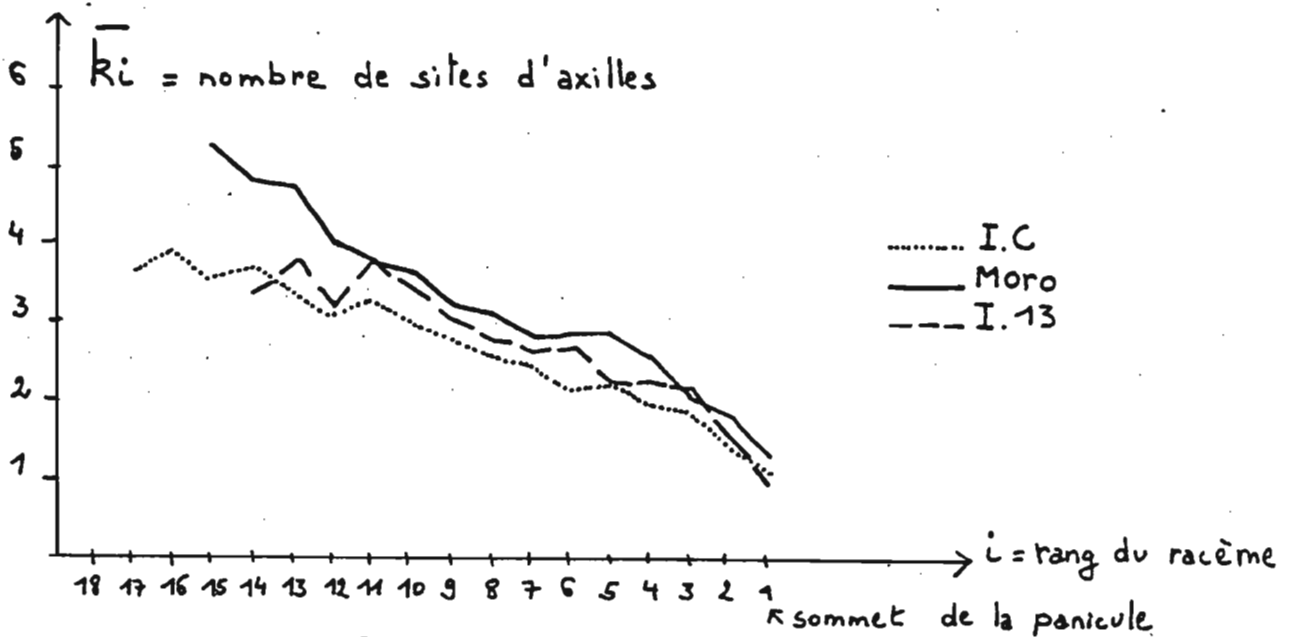


Tableau 22 : Comparaison des termes n , e et E de 3 variétés

	n	e	E
IRAT 13	16	3.0	6.4
Iguape Cateto	19	3.2	6.3
Moroberekan	16	3.1	6.0

Figure 23 : Comparaison des \bar{k}_i de 3 variétés.



3 - Facteurs de variation des paramètres du modèle

Le modèle du nombre potentiel d'épillets obtenu peut se mettre sous la forme :

$$NPE = \sum_{i=1}^n A_i \times B_i \quad \text{avec} \quad A_i = \sum_{x=i}^n N_x$$

$$\text{et} \quad B_i = \bar{e}k_i + E$$

Il apparaît que les termes B_i et n sont indépendants de la structure du peuplement végétal, (contrairement aux termes A_i). Ils semblent dépendre par contre du cycle cultural considéré et peut-être de la variété(1).

a - Existence d'un effet "cycle cultural"

Pour la même variété IRAT 13, les nombres de sites d'axilles par racème, ou k_i , mesurés en 1977 sont plus élevés que ceux que nous avons mesurés nous-même en 1979 (Figure 22).

Nous mettons là en évidence la dépendance de certains processus de développement vis-à-vis de paramètres climatiques, mais nous n'avons pas les moyens ici d'interpréter ce résultat.

b - Comparaison des termes B_i et n de 3 variétés différentes

Nous comparons ici des mesures concernant les 3 variétés IRAT 13 (I 13), Iguape Cateto (I.C), et Moroberekan (M). Ces mesures ayant été effectuées sur un cycle cultural différent pour chaque variété, nous ne saurons malheureusement pas si les différences observées sont imputables à l'effet "cycle cultural" cité précédemment ou à un effet variété. Ce point mériterait d'être repris dans une étude ultérieure.

Pour les 3 variétés : (tableau 22, figure 23)

- e et E sont peu différents

- $n_{IC} > n_{I13} = n_M$

- Pour les nombres de sites d'axilles par racème, le classement est inverse :

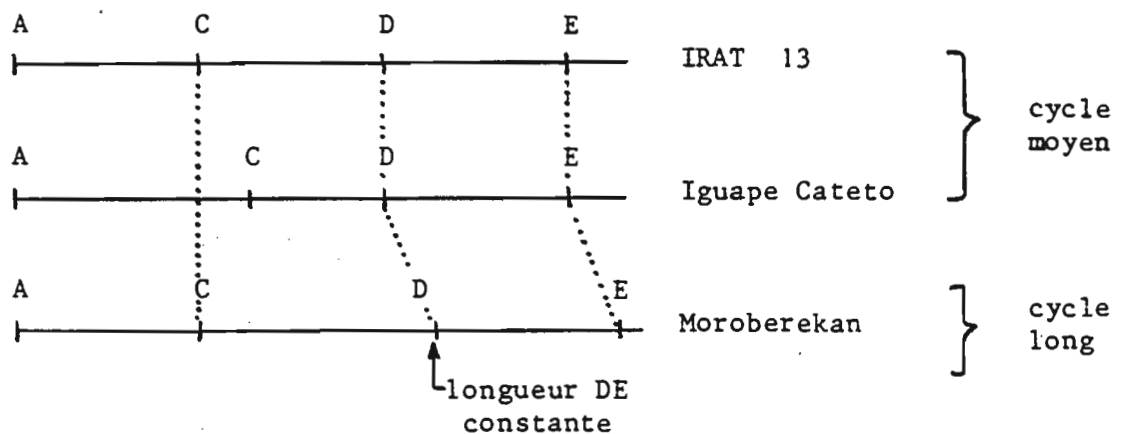
$$IC < I13 < M$$

Les courbes d'IRAT 13 et d'Iguape Cateto atteignent un palier, respectivement au 10ème et au 14ème racème, alors que le nombre de sites d'axilles par racème est toujours croissant pour Moroberekan.

(1) N'ayant nous même travaillé que sur une seule variété (IRAT 13), et pendant un seul cycle cultural (Juin à Novembre 1979), nous reprenons ici les travaux de FORESTIER (1977) sur IRAT 13, Moroberekan et Iguape Cateto.

Les durées respectives des phases séparant deux stades successifs de développement, pourraient expliquer l'ensemble des différences décrites ci-dessus, si l'on se donne comme hypothèses :

- que les rythmes d'initiation sont identiques pour les 3 variétés,
- que les dates d'apparition des principaux stades, depuis l'initiation paniculaire, se sont échelonnées de la manière suivante :



- Stade A : initiation du noeud basal
 Stade C : dégénérescence du méristème apical
 Stade D : initiation des premières ébauches de glumes
 "Stade E" : la morphologie définitive de la panicule est acquise

- Phase A - C → Nombre de sites du rachis (n)

$$IC > I_{13} = M$$

- Phase C - D → Nombre d'axilles par racème (\bar{k}_i)

$$IC < I_{13} < M$$

- Phase D - E → Nombre d'épillets (e, E)

$$IC = I_{13} = M$$

Seul le suivi des stades de développement peut permettre de vérifier ce genre d'hypothèses.

4 - Applications numériques -
Calcul du pourcentage d'épillets dégénérés.

Pour comparer les nombres potentiels d'épillets de différentes populations de talles, il n'est pas besoin d'en effectuer le calcul. Les variations de NPE sont les mêmes que celles des nombres de sites du rachis.

Par contre, il devient utile de calculer NPE si l'on veut connaître le pourcentage d'épillets dégénérés (%EDg) avant l'épiaison⁽¹⁾:

Le tableau 23 donne les valeurs des termes B_i pour IRAT 13, Année 1979, semis du 8 Juin à Bouaké.

L'application numérique doit se faire sur une population d'un effectif minimum, que nous pouvons fixer empiriquement à 6 talles (c'est à peu près le nombre de talles nécessaires et suffisant pour établir la courbe $k_i = f(i)$.)

Tableau 23 : Valeurs des termes B_i pour la variété IRAT 13, année 1979, semis du 8 Juin, à Bouaké.

$$B_i = e\bar{k}_i + E$$

$$e = 3.0$$

$$E = 6.4$$

(i :	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17)
(\bar{k}_i :	1.2	1.6	1.8	2.0	2.1	2.2	2.5	2.7	2.9	3.0	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1)
(B_i :	10.1	11.3	11.8	12.4	12.7	13.0	13.9	14.5	15.1	15.4	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7	15.7)

(1) Il peut être commode aussi d'utiliser le pourcentage de racèmes dégénérés (%RDg), (rapport de la moyenne du nombre de sites avortés à la base du rachis, à la moyenne des nombres de sites totaux du rachis), qui semble lié dans notre cas au pourcentage d'épillets dégénérés.

Dans un domaine restreint ($10 < \%RDg < 30$), cette liaison peut s'assimiler à une droite (coefficient de régression linéaire = 0.88) d'équation :

$$\%EDg = 0.91 \%RDg + 26$$

Figure 24 : Histogrammes par traitement des nombres de sites sur le rachis paniculaire des brins-maitres.

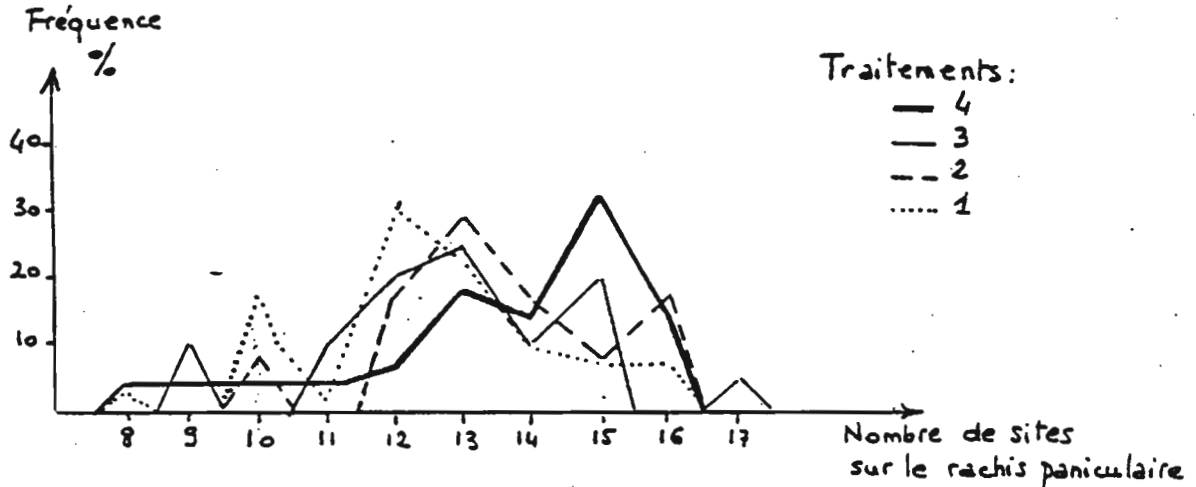


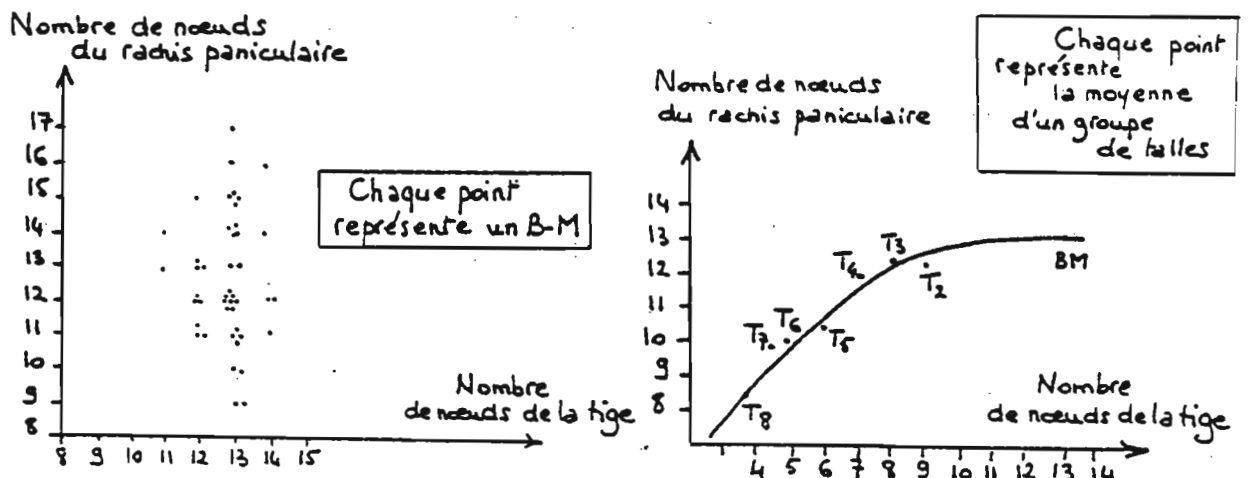
Tableau 24 : Moyennes de nombres de sites sur le rachis paniculaire des groupes de talles du traitement 2.

Groupe de talles	BM	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆	T ₇	T ₈	T ₉	SEC6	SEC7	SEC8
Nb sites sur le rachis	13.3	12.3	12.4	12.0	10.5	10.0	9.8	8.3	8.0	10.9	9.9	9.0

Figures 25 : Graphes "Nombres de noeuds reproducteurs = f (nombres de noeuds végétatifs)"

25A : Au sein d'un même groupe de talles (Exemple : brins-maitres)

25B : Par groupe de talles (Traitement 2)



E - DESCRIPTION DES ETATS SUCCESSIFS DE FRUCTIFICATION

Les états de fructification à l'échelle globale des traitements sont portés en annexe 2. Nous nous attachons ici à la description des états de fructification à l'échelle des talles.

1 - Premier état : le nombre d'épillets différenciés.
Etude des nombres de sites sur le rachis paniculaire.

a - Effet du groupe de talles

Les distributions de nombres de sites sur le rachis paniculaire sont toutes de variance élevée, quel que soit le groupe de talles ou le traitement considéré. (Exemple des brins-mâtres en figure 24).

Le classement des moyennes (Tableau 24) est le suivant :

$$\sqrt{\text{le traitement}} \begin{cases} \text{BM} \geq T_2, T_3, T_4 \geq T_5 \geq T_6 \geq T_7 \dots \\ T_i \leq \text{SEC}_i \leq T_{i-1} \end{cases}$$

Au sein d'un même groupe de talles, il n'existe pas de relation entre le nombre de noeuds sur une tige et le nombre de noeuds sur le rachis de sa panicule (Figure 25A).

Toutefois, comme les nombres de noeuds végétatifs et les nombres de sites du rachis sont tous deux fortement dépendants du groupe de talles, les moyennes par groupe de talles s'organisent autour d'une courbe croissante à plateau (Figure 25B).

b - Effet du traitement

La comparaison des différentes talles des pieds du groupe II montrent que les nombres de sites sur le rachis paniculaire ne sont pas indépendants du traitement (Figure 26).

Les traitements 2, 3 et 4 ont généralement au moins un site supplémentaire par rapport au traitement 1.

c - Effet du groupe de pied

Il ne semble pas y avoir de différences entre les principaux groupes de pieds (I, II, III, IV) qui sont par contre très supérieurs aux groupes minoritaires (V, VI et VII) (Tableau 25).

Figure 26 : Nombre de sites sur le rachis paniculaire des pieds du groupe II, par traitement, par groupe de talles.

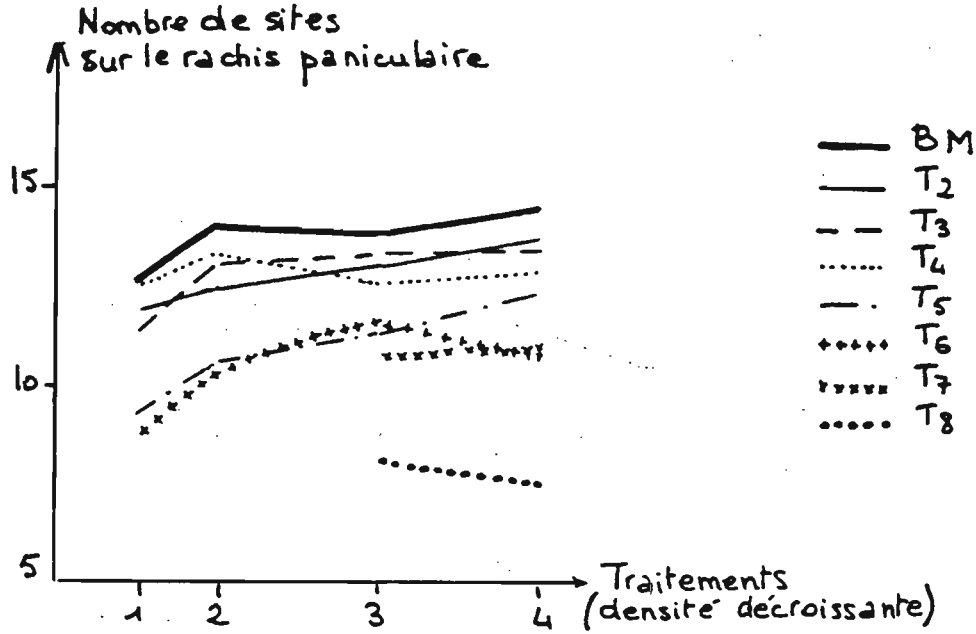
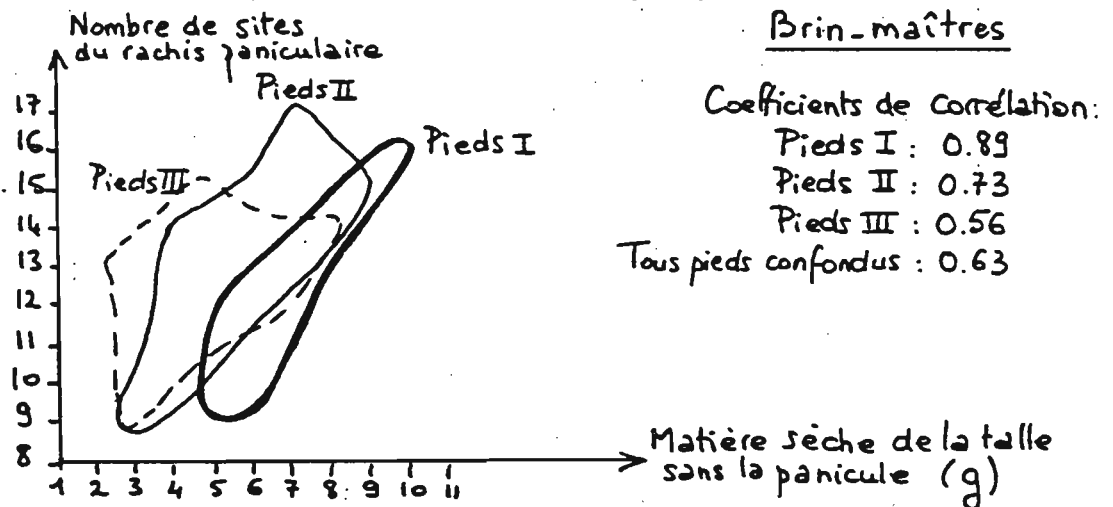


Tableau 25 : Nombre de sites sur le rachis paniculaire, par groupe de talles, par groupe de pieds, (Traitement 2)

Groupe de talles Groupe de pieds	BM	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅	T ₆
I	13.2	12.0	12.2	11.3	11.0	10.5
II	14.0	12.4	13.0	13.2	10.5	10.3
III	12.5		11.9	11.8	10.0	9.3
IV	14.0			12.0	11.0	10.0
V	10.0					

Figure 27 : Liaisons entre la matière sèche de paille à l'épiaison et le nombre de sites sur le rachis paniculaire.



d - Conclusions

Le nombre de sites sur le rachis paniculaire est d'abord fonction du groupe de talles.

Toutefois une grande variabilité subsiste dans un même groupe de talles.

L'infériorité du traitement 1 par rapport aux autres traitements suggère l'existence d'une liaison entre les conditions de croissance (notamment la date d'apparition de la compétition) et la réalisation de certains stades de développement.

Il existe d'ailleurs une certaine liaison entre le nombre de sites sur le rachis et la matière sèche de paille à l'épiaison (Figure 27).

Cette liaison est peut-être différente pour chaque groupe de pieds, le groupe I ayant moins de sites que les groupes II et III, pour une matière sèche équivalente. Le groupe I supérieur pour les états de croissance, ne l'est pas pour le nombre de sites du rachis.

Il nous est difficile ici de discuter ces résultats et de porter un jugement sur leur validité. Trop d'informations nous manquent concernant le déroulement de la phase fixant le nombre de noeuds du rachis.

Une étude ultérieure devrait essayer de caractériser cette phase par :

- sa durée

- . dates d'apparition du stade A puis du stade C pour les différents groupes de talles, et étalements respectifs de ces deux dates⁽¹⁾.

- . rythmes d'initiation des bractées et des racèmes.

- l'influence sur ces paramètres

- . des conditions de croissance

- . des facteurs climatiques

D'une manière générale, un suivi précis des stades de développement de la jeune panicule, sur plusieurs cycles climatiques, s'impose pour répondre aux questions concernant le nombre potentiel d'épillets, lesquelles ont été laissées en suspens.

Figure 28 : Pourcentage d'épillets dégénérés des pieds du groupe II par traitement, par groupe de talles.

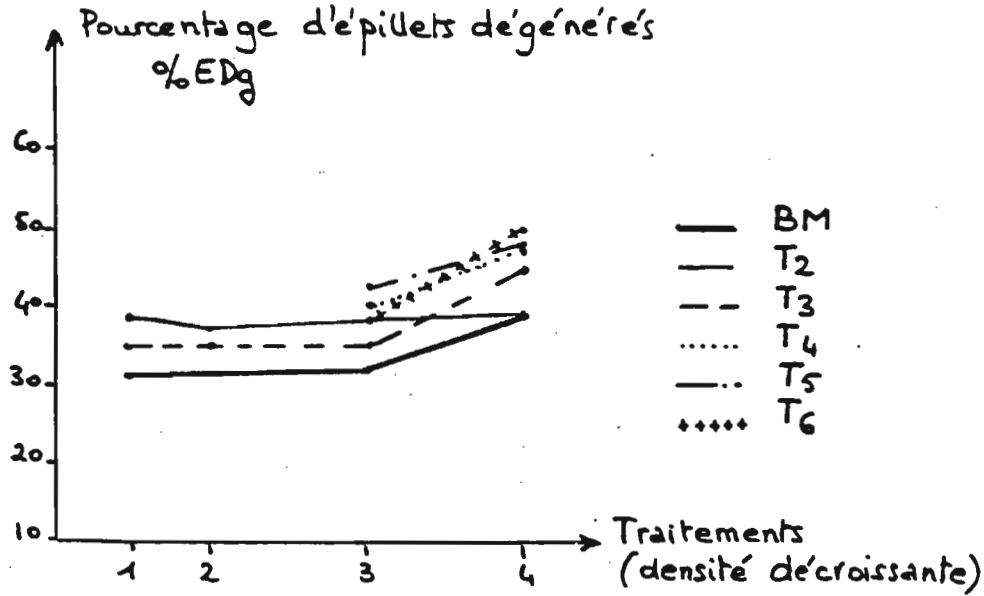
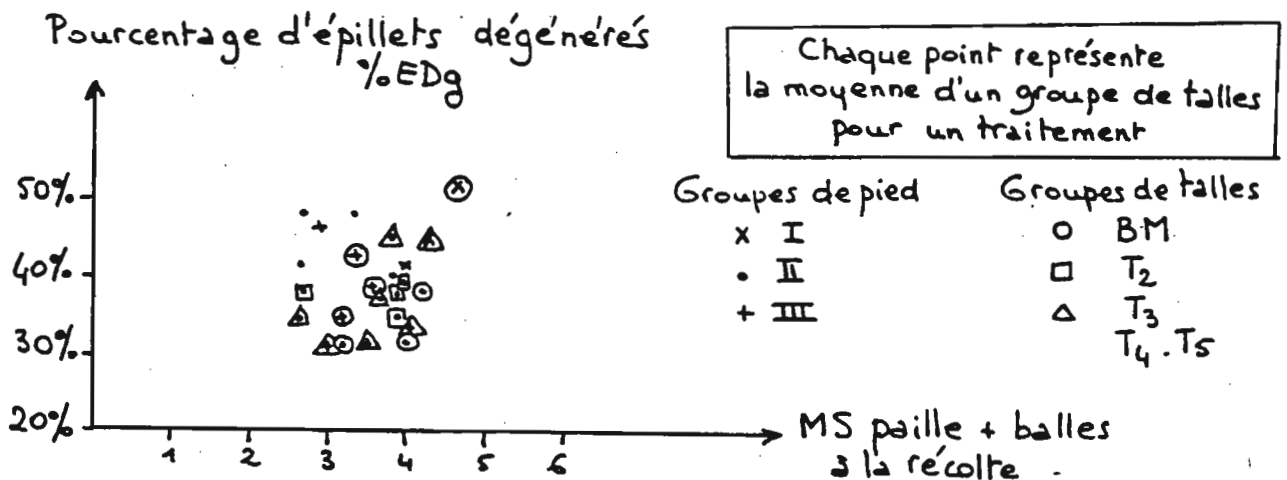


Tableau 26 : Pourcentages d'épillets dégénérés par traitement, par groupe de talles, par groupe de pieds.

Groupe de talles	B M			T ₃			T ₄		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1		.31	.35	.35	.31				
2			.38	.35	.32				
3		.33	.43	.35	.34		.40	.47	
4	.52	.39		.45	.45		.42	.48	

Figure 29 : Liaisons entre la matière sèche de paille à la récolte et le pourcentage d'épillets dégénérés.



2 - Passage du premier état au deuxième état : le pourcentage d'épillets dégénérés.

a - Comparaisons entre groupes de talles et traitements sur les pieds du groupe II (Figure 28).

- . √ le traitement : $BM \leq T_2, T_3 \leq T_4, T_5, T_6$
- . √ le groupe de talles : Traitements 1, 2⁽¹⁾, 3 \leq Traitement 4

b - Comparaisons entre groupes de pieds (Tableau 26).

Le nombre potentiel d'épillets n'a de valeur que s'il est calculé sur une population de talles. Bien qu'ayant retenu un faible effectif comme minimum (6), nous ne sommes pas en mesure de comparer les groupes de pieds sur tous les traitements.

Les BM du groupe I, traitement 4, ont un très fort pourcentage d'épillets dégénérés, mais il n'apparaît pas de classement systématique entre les groupes de pieds. si l'on considère l'ensemble des groupes de talles.

c - Conclusions

- Le pourcentage d'épillets dégénérés semble d'abord être fonction du groupe de talles.

Plus la talle est jeune, plus le taux de dégénérescence de ses épillets risque d'être fort.

- La dégénérescence des épillets ne semble pas liée aux conditions de croissance car

- . les traitements 1, 2 et 3 ont des comportements identiques ; ce sont les traitements 4 qui ont les taux de dégénérescence les plus forts,
- . il n'existe pas de liaison négative entre le pourcentage d'épillets dégénérés d'un groupe de talles et sa matière sèche à la récolte (Figure 29).

Il semble donc qu'il faille mettre en cause d'autres conditions que les conditions de croissance pour expliquer les pourcentages d'épillets dégénérés observés sur nos parcelles.

Nous pouvons remarquer que ce sont les traitements 4 qui se distinguent des traitements 1, 2 et 3, comme pour les proportions des groupes de pieds. Il faut peut-être mettre en cause à nouveau des "conditions de milieu" différentes sur chaque ensemble de parcelles.

Mais nous n'avons ici les moyens de les analyser.

(1) Les dégâts d'oiseaux ont été très importants sur le traitement 2. Les nombres de grains y ont été mesurés sur de faibles effectifs. Ils sont moins fiables que sur les autres traitements.

Figure 30 : Nombre de grains totaux des pieds du groupe II par traitement, par groupe de talles.

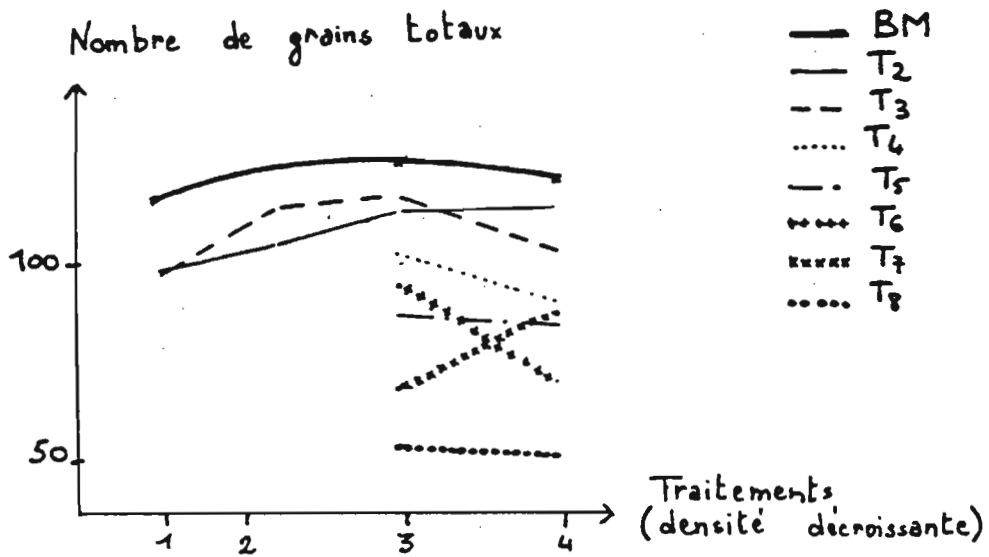
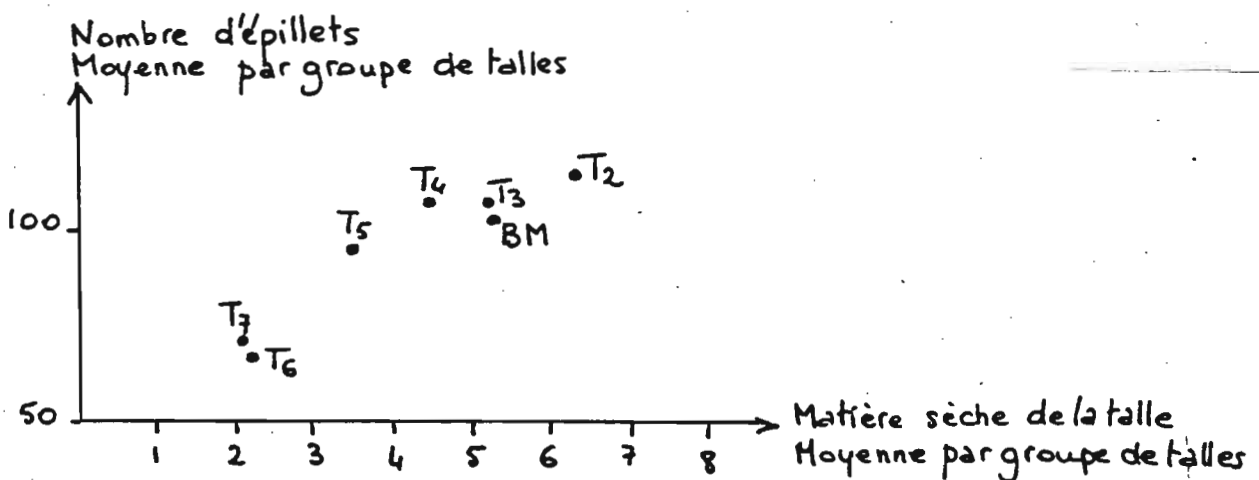


Tableau 27 : Nombre de grains totaux, par traitement, par groupe de talles, par groupe de pieds.

Groupe de talles	BM			T ₃			T ₄		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	-	119	104	-	98	115	-	119	94
2	-	-	107	-	115	109	-	122	93
3	-	128	94	-	118	116	-	102	85
4	93	122	-	109	103	-	106	90	-

Figure 31 : Liaison entre matière sèche moyenne et nombre d'épillets moyen des différents groupes de talles. Exemple du traitement 4, tous groupes de pieds confondus.



3 - Deuxième état : le nombre d'épillets
ou nombre de grains totaux

a - Comparaisons entre groupes de talles et traitements sur les pieds
du groupe II (Figure 30).

Par rapport au nombre potentiel d'épillets :

- l'effet du groupe de talles est renforcé :

$$BM > T_2, T_3 > T_4 > T_5 \geq T_6 \geq T_7 \geq T_8$$

- le classement des traitements est légèrement modifié:

$$\text{Traitement 1} \leq \text{Traitement 2 et 3} \geq \text{Traitement 4}$$

Mais de toutes les façons, l'effet du traitement est très faible en
comparaison de celui du groupe de talles.

b - Comparaisons entre groupes de pieds (Tableau 27).

Il est difficile de se prononcer sur le classement des groupes de pieds.

Les BM du groupe I sont très inférieurs aux BM du groupe II, mais nous ne pouvons l'observer que sur le traitement 4 et cette infériorité ne se retrouve pas pour les autres groupes de talles.

c - Conclusions

Le nombre de grains totaux d'une talle est d'abord fonction de son groupe.

Toutefois à l'intérieur d'un même groupe de talles, la variabilité du nombre de grains totaux reste forte et cette variabilité paraît moins liée, que chez le blé par exemple (J. MASLE-MEYNARD, 1980), à la variabilité des états de croissance. (Exemple : le coefficient de corrélation entre le nombre de grains totaux et la matière sèche de la talle (sans la panicule) des BM du groupe II, à l'épiaison, est de 0.50).

De plus dans l'échantillon dont nous disposons, les groupes de pieds I et II ont des comportements très différents, mais il ne s'agit peut-être que d'un artéfact.

~~Pour la matière sèche : I > II~~

Pour le nombre potentiel d'épillets : I = II

Pour le nombre d'épillets : I < II

- Ces résultats semblent contredire des travaux antérieurs notamment ceux de J. FORESTIER (1979), déjà cités, qui établissent une forte liaison entre le poids de chaume et le nombre d'épillets d'une talle.

Il nous semble cependant que ces résultats ne sont pas strictement comparables,

. d'abord parce que dans un cas, il s'agit du poids de chaume seul, et dans l'autre, du poids total de la talle (soit chaume + limbes foliaires encore présents),

. mais surtout parce que l'échantillonnage des talles est très différent d'une expérimentation à l'autre :

- dans notre cas, il s'agit de talles du même groupe provenant de pieds pris au hasard,
- dans l'autre, il s'agit de talles choisies indépendamment de leur rang ou degré de ramification mais selon la taille de leur panicule, de façon à créer une gamme de variation des grosseurs de panicule aussi large que possible.

- L'existence d'un effet "groupe de talles" net et identique sur les deux critères de matière sèche de talle et de nombre de grains totaux (Figure 31),

- la sur-représentation des classes de talles extrêmes, inévitable avec le mode de tri adopté,

→ expliquent l'existence d'une bonne corrélation, meilleure que celle obtenue dans nos conditions, sur notre échantillon global, toutes talles confondues,

→ n'excluent pas la quasi-absence de corrélation, (que nous constatons), au sein d'un même groupe de talles.

Figure 32 : Production d'une talle, par traitement, par groupe de talles.
Pieds du groupe II.

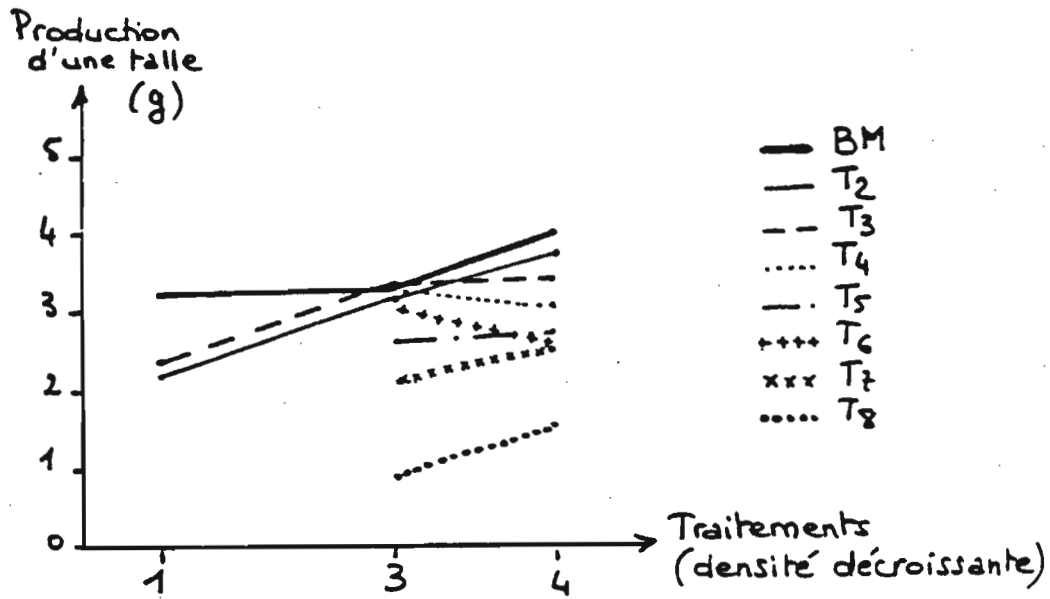


Tableau 29 : Production d'une talle (g) par traitement, par groupe de talles, par groupes de pied.

Traitements \ Groupes de pieds	BM			T ₂		T ₃			T ₄		
	I	II	III	I	II	I	II	III	I	II	III
1	3.3	2.9		2.3		2.4	3.2				
3	3.4	2.75		3.2		3.4	3.8		3.3	2.1	
4	3.1	4.0	3.9	3.3	3.7	3.6	3.4	2.9	3.8	3.2	3.4

4 - Troisième état : le nombre de grains pleins - Production d'une talle

Pendant la phase de maturation, s'élaborent à la fois

- le pourcentage de grains pleins,
- et le poids de mille grains pleins

qui sont le résultat d'un ensemble de phénomènes incluant la fécondation, l'activité photosynthétique pendant la phase de maturation et la migration des assimilats depuis la tige et les feuilles jusqu'aux grains.

Nous ne nous sommes pas donnés ici les moyens de dissocier ces différents phénomènes, n'ayant pas cherché initialement à étudier le remplissage du grain.

Nous nous contentons donc de citer pour mémoire les données concernant cette phase.

Nous constatons que :

- Il n'y a pas d'effet du groupe de talles ou du groupe de pieds sur les deux variables caractérisant globalement la phase de maturation.

De ce fait, le classement des groupes de talles selon leur production correspond à celui établi d'après les nombres de grains totaux (Figure 32) :

$$BM \geq T_2, T_3 \geq T_4 \geq T_5 \geq T_6 \geq T_7 \geq T_8$$

- Il y a par contre un effet traitement (que nous ne chercherons pas à interpréter ici)

$$\text{Traitement 4} > \text{Traitement 3} > \text{Traitement 1} \quad (\text{tableau 28})$$

ce qui semble justifier les analyses de la phase de maturation à l'échelle globale du peuplement.

- L'ambiguïté concernant le classement des groupes de pieds subsiste après la phase de maturation (Tableau 29).

- A l'intérieur d'un même groupe de talles, la liaison à la récolte entre la matière sèche de paille + balle et le nombre de grains pleins reste faible.

Tableau 28 : Comparaisons des variables caractérisant la phase de maturation sur les différents traitements.

(Traitements)	1	3	4
(Pourcentage de grains pleins)	82	87	90
(Poids de 1000 grains pleins (g))	31	33	36

5 - Conclusions

La connaissance de l'histoire du peuplement facilite la compréhension de l'élaboration du rendement au moins pour toute la phase allant de la levée à l'épiaison, qui fait passer du nombre de pieds (N), au nombre de grains totaux (GT).

La phase de maturation par contre semble peu dépendre de la structure du peuplement si bien que le rendement (R) peut se mettre sous la forme générale :

$$R = GT \times \% \frac{GP}{GT} \times \text{Poids de 1000 GP}$$

GP = grains pleins

La décomposition classique du nombre de grains totaux en termes de pied moyen et panicule moyenne :

$$GT = N \times n \times G$$

avec N = nombre de pieds

n = nombre de panicules/pied moyen

G = nombre de grains totaux/panicule moyenne

doit être complétée par l'introduction

- de différents groupes de pieds (indice i) et de différents groupes de panicules (indice j)

$$GT = \sum_i N_i \left[\sum_j n_{ij} G_{ij} \right]$$

avec N_i = nombre de pieds du groupe i

n_{ij} = nombre de panicules du groupe j
par pied moyen du groupe i

G_{ij} = nombre de grains totaux par panicule moyenne du groupe j
sur les pieds du groupe i

- d'une nouvelle composante, le nombre potentiel d'épillets (NPE) et du terme de passage entre ce nombre potentiel d'épillets et le nombre de grains totaux, soit le pourcentage d'épillets dégénérés (%EDg) ; ces deux nouvelles variables semblent dépendre, d'après nos résultats et du groupe de pieds i et de groupe de talles j.

$$G_{ij} = NPE_{ij} \times \%EDg_{ij}$$

avec NPE_{ij} = nombre potentiel d'épillets par panicule moyenne du groupe j sur les pieds du groupe i

$\%EDg_{ij}$ = pourcentage moyen d'épillets dégénérés pour les panicules du groupe j sur les pieds du groupe i

$$\text{d'où } GT = \sum_i N_i \left[\sum_j n_{ij} NPE_{ij} \%EDg_{ij} \right]$$

$$R = \left[\sum_i N_i \left(\sum_j n_{ij} NPE_{ij} \%EDg_{ij} \right) \right] \times \frac{\%GP}{GT} \times \text{Poids de 1000 GP}$$

Cette décomposition du rendement est trop complexe et nécessite un suivi trop important pour être utilisée dans la plupart des cas.

Pour les densités de peuplement couramment pratiquées (équivalentes ou supérieures à celles de nos traitements les plus denses), la majorité des talles du peuplement appartiennent à des groupes de talles correspondant aux premiers phyllochrones ; d'après nos résultats sur la variété IRAT 13, les états de fructification par panicule sont alors assez voisins, au moins pour un même groupe de pieds.

Une simplification devient possible en réintroduisant une panicule moyenne par groupe de pieds :

V_j , tel que groupe de talles j ait été émis avant les T_6 ,

$$NPE_{ij} = NPE_i$$

$$\%EDg_{ij} = \%EDg_i$$

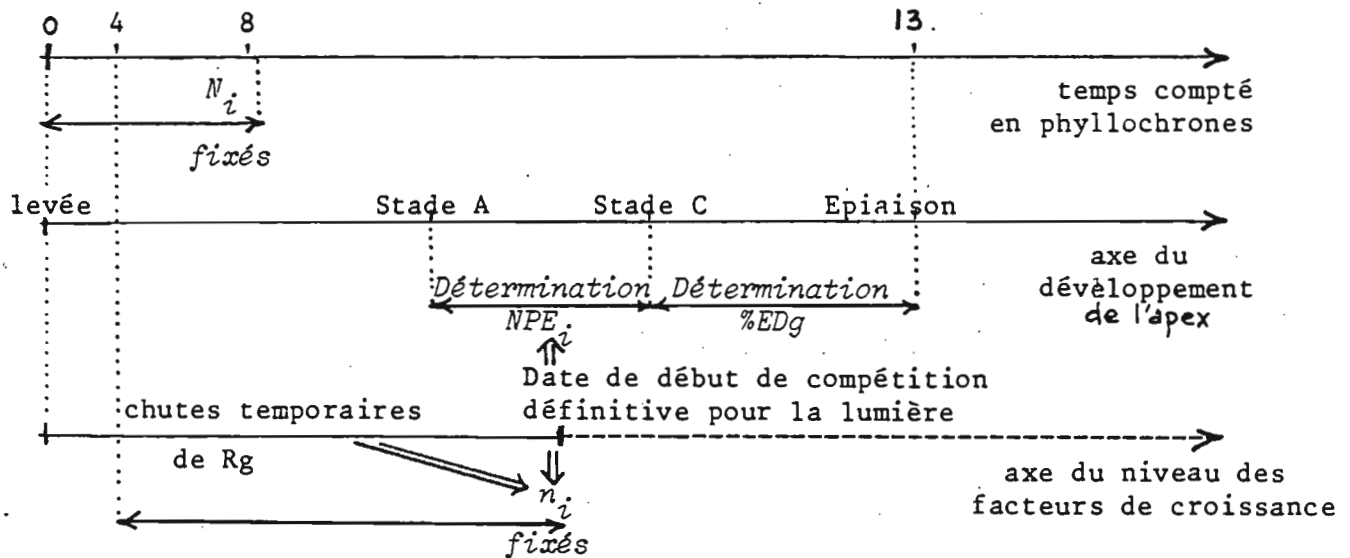
$$G_{ij} = G_i = NPE_i \times \%EDg_i$$

$$GT = \sum_i N_i n_i NPE_i \%EDg_i$$

avec $n_i = \sum_j n_{ij}$ = nombre moyen de panicules par pied du groupe j

$$R = \left(\sum_i N_i n_i NPE_i \%EDg_i \right) \cdot \frac{\%GP}{GT} \cdot \text{Poids de 1000 GP}$$

Nous proposons cette équation comme nouvelle décomposition du rendement du riz pluvial. Elle permet de distinguer différentes étapes dans l'élaboration du nombre de grains totaux comme essaie de le montrer le schéma ci-dessous :



Les niveaux des composantes ainsi définies ont des origines variées. Il semble que pour certaines d'entre elles (n_i , NPE_i , $\%EDg$?) ils soient en partie déterminés par les positions respectives des stades de développement et des périodes où le niveau des facteurs de croissance est limitant.

CONCLUSION GENERALE

-- L'étude des séquences de tallage et de leurs décalages par rapport au modèle théorique d'émission des talles de KATAYAMA, constitue un outil précieux pour l'analyse du comportement des individus pieds ou talles d'un peuplement au champ, ce comportement étant très variable même au sein d'un peuplement à disposition très régulière.

Nous avons mis en évidence trois types principaux de décalages, d'origines différentes :

- un, précoce, dont les origines restent mal connues, affecte l'initialisation des séquences de tallage primaire. Il nous a permis de définir différents groupes de pieds, de comportements globalement plus ou moins favorables.

- un, tardif, affecte l'arrêt des séquences de tallage, cet arrêt étant suivi par une chute brutale des vitesses de croissance des talles. Il est dû à l'apparition de la compétition. Nous avons apporté ici des références concernant la compétition pour la lumière.

Ces deux premiers points font écho aux résultats de J. MASLE-MEYNARD (1980) sur le blé d'hiver et semblent indiquer que ceux-ci pourraient avoir une portée assez générale.

- enfin dans notre milieu, des baisses du rayonnement global peuvent, à n'importe quel moment du cycle et donc en interférence avec les deux phénomènes cités ci-dessus, conduire à des avortements de talles.

Ce dernier cas n'est facilement appréhendé que lorsqu'il crée des discontinuités dans les séquences de tallage.

Il deviendra nécessaire de joindre à l'analyse du climat de ces régions pour la culture du riz pluvial, une étude fréquentielle du rayonnement global quand la valeur seuil de R_g (moyenne pentade $< 350 \text{ cal/cm}^2/\text{j}$) aura pu être confirmée et précisée par d'autres expérimentations.

Cette étude fréquentielle devrait permettre dans le même temps de rendre compte des variations inter-annuelles de l'indice foliaire pour des peuplements de densités-pieds voisines.

-- Sur la base de nos travaux, nous proposons une nouvelle décomposition du rendement du riz pluvial (cf. p.85), tenant compte :

- des hétérogénéités très précoces entre pieds que nous avons mises en évidence,

- du premier état de fructification, celui du nombre d'épillets différenciés que nous avons pu modéliser en fonction des nombres de sites du rachis paniculaire.

-- Avant de pouvoir établir une résultante "rendement" à l'échelle de la surface, en situation de compétition pour la lumière, le travail analytique doit être poursuivi sur de nombreux points :

- Origines des séquences initiales de tallage primaire,
- Quantification des pertes en talles induites par les déficits du rayonnement global,
- Mécanismes de la régression des talles en situation de compétition pour la lumière,
- Rapports entre états de développement, de croissance et de fructification d'une même talle,
- Facteurs de dégénérescence des épillets.

ANNEXES

Annexe 1 : BILANS HYDRIQUES

Etabli avec les données climatologiques de la station IRAT de Bouaké.

- ETP calculée d'après la formule de Penman, avec les rayonnements globaux mesurés à la thermopile.

- Coefficient de culture $K = \frac{ETM}{ETP}$

. d'après les références fournies par JONES et GUIMARAES, cités par FORESTIER.

(:)
(Indice foliaire :	$\frac{ETM}{ETP}$
(riz pluvial :	$\frac{ETM}{ETP}$
(:)
(:)
(4 :	1
(2 :	~0.8
(1 :	~0.6
(:)

. d'après les courbes d'indice foliaire enregistrées sur l'essai pour chacun des traitements et par extrapolation linéaire.

(:	:	:)
(Traitements :	1	2	3 - 4
(Décades :	:	:	:
(:	:	:)
(Jun 3 :	0.5	0.5	0.5
(:	:	:)
(Jul 1 :	0.5	0.5	0.5
(2 :	0.5	0.5	0.5
(3 :	0.6	0.5	0.5
(:	:	:)
(Août 1 :	0.7	0.6	0.5
(2 :	0.8	0.7	0.6
(3 :	0.9	0.8	0.6
(:	:	:)
(Sept 1 :	0.9	0.8	0.7
(2 :	0.9	0.85	0.7
(3 :	0.9	0.85	0.8 0.7
(:	:	:)
(Oct 1 :	0.9	0.85	0.8 0.7
(2 :	0.8	0.8	0.7
(3 :	0.7	0.7	0.7
(:	:	:)

- ETR

. HD = eau disponible pour la décade

. $HR = \frac{HD}{RU}$ = taux de remplissage de la réserve utile

Pour calculer ETR, nous avons retenu les approximations suivantes

Si $HR \geq 70 \%$ ETR = ETM

Si $HR < 70 \%$ ETR = HR x ETM

- RU

+ profondeurs d'enracinement

estimées d'après nos propres profils à l'épiaison et des mesures de densité racinaire à l'aide 32P effectuées à différentes dates pour la variété IRAT 13 sur la station de l'IRAT.

+ densité apparente

d'après des analyses de l'IRAT

$$d_a \approx 1.4$$

+ gamme d'humidité utile prise égale à 0.10
(teneur en argile de 35 à 40 %)

Décades	Profondeur (cm) d'enracinement	RU (mm)
Jun 3	10	14
Juillet 1	20	28
2	32	45
3	42	59
Août 1	47	66
2	52	73
3	60	84
Sept 1	60	84
2	60	84
3	60	84
Oct 1	60	84
2	60	84
3	60	84

- Bilans hydriques décadaires

TRAITEMENT 1

	P	HD	HR	ETP	K	ETM	ETR	RS	D	ETM-ETR	RU
Juin 3	76.9	76.9	1.0	29.7	.5	14.8	14.8	28	34.1		14
Juillet 1	0	28.0	1.0	30.2	.5	15.1	15.1	12.9			28
2	59.7	72.6	1.0	26.2	.5	13.1	13.1	59.5			45
3	48.3	107.8	1.0	31.0	.6	18.6	18.6	66.0	23.6		59
Août 1	0.9	66.9	1.0	30.8	.7	21.6	21.6	45.3			66
2	5.6	50.9	0.7	31.0	.8	24.8	24.8	26.1			73
3	22.8	48.9	0.58	31.7	.9	28.5	16.6	32.3		11.9	84
Sept 1	60.1	92.4	1.0	27.1	.9	24.4	24.4	68.0			84
2	33.3	101.3	1.0	31.9	.9	28.7	28.7	72.6			84
3	27.9	100.5	1.0	34.3	.9	30.9	30.9	69.6			84
Oct 1	74.7	144.3	1.0	33.5	.9	30.2	30.2	84.0	30.1		84
2	35.9	119.9	1.0	35.3	.8	28.2	28.2	84.0	7.7		84
3	40.0	124.0	1.0	40.3	.7	28.2	28.2	84.0	11.8		84

TRAITEMENT 2

	P	HD	HR	ETP	K	ETM	ETR	RS	D	ETM-ETR	RU
Juillet 3	48.3	107.8	1.0	31.0	.5	15.5	15.5	66	26.3		59
Août 1	0.9	66.9	1.0	30.8	.6	18.5	18.5	48.4			66
2	5.6	54.0	0.74	31.0	.7	21.7	21.7	32.3			73
3	22.8	55.1	0.66	31.7	.8	25.4	16.8	38.3		8.6	84
Sept 1	60.1	98.4	1.0	27.1	.8	21.7	21.7	76.7			84
2	33.3	110.0	1.0	31.9	.85	27.1	27.1	82.9			84
3	27.9	110.8	1.0	34.3	.85	29.2	29.2	81.6			84
Oct 1	74.7	156.3	1.0	33.5	.85	28.5	28.5	84.0	43.8		84
2	35.9	119.9	1.0	35.3	.8	28.2	28.2	84.0	7.7		84
3	40.0	124.0	1.0	40.3	.7	28.2	28.2	84.0	11.8		84

TRAITEMENTS 3 et 4

	P	HD	HR	ETP	K	ETM	ETR	RS	D	ETM-ETR	RU
Août 1	0.9	66.9	1.0	30.8	.5	15.4	15.4	51.5			66
2	5.6	57.1	0.78	31.0	.6	18.6	18.6	38.5			73
3	22.8	61.3	0.73	31.7	.6	19.0	19.0	42.3			84
Sept 1	60.1	102.4	1.0	27.1	.7	19.0	19.0				84
2	33.3			31.9	.7	22.3					84

P = précipitations
 HD = eau disponible pour la décade
 HR = taux de remplissage de la réserve utile
 K = coefficient de culture
 RS = eau disponible pour la décade suivante
 D = drainage

Annexe 2 : ETATS DE FRUCTIFICATION A L'ECHELLE GLOBALE DES TRAITEMENTS

		ETAT 1		ETAT 2		ETAT 3			
		Nombre		Nombre		Nombre		Production	
		d'épillets		de grains		de grains		(g)	
		différenciés		totaux		pleins			
		Traitements	Pourcentage		%GP		Poids		
			d'épillets		GT		de 1000		
			dégénérés				GP (g)		
	1	145		85		69		2.2	
PAR	2	143		79		- (1)		-	
PANICULE	3	152		90		78		2.6	
	4	148		81		73		2.7	
	1	463		271		222		7.0	
PAR	2	781		434		-		-	
PIED	3	1 112		657		569		19.1	
	4	1 360		739		666		24.5	
	1	23 150	0.41 %	13 550	0.82 %	11 100	31	350	
PAR	2	19 525	0.44 %	10 850	-	-	-	-	
M ²	3	13 900	0.41 %	8 212	0.87 %	7 112	33	239	
	4	11 333	0.46 %	6 158	0.90 %	5 550	36	204	

(1) Dégâts d'oiseaux sur le traitement 2.



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- FILLONNEAU C., POUZET A. (1975) - Contraintes agronomiques dans les systèmes culturaux semi-mécanisés de la Région Centre Côte d'Ivoire. Observations de l'année 1974 sur des ensembles du secteur de Béoumi de l'Autorité pour l'aménagement de la Vallée du Bandama.
Adiopodoumé Centre ORSTOM - multigr.
- FILLONNEAU C., POUZET A. (1977) - Idem. Observations de l'année 1975.
Adiopodoumé Centre ORSTOM - multigr.
- FILLONNEAU C., DUGELAY M., POUZET A. (1978) - Idem. Observations de l'année 1976.
Adiopodoumé Centre ORSTOM - multigr.
- FORESTIER J. (1979) - Inventaire pour une étude de la résistance à la sécheresse du riz pluvial.
Adiopodoumé Centre ORSTOM - multigr.
- FORESTIER J. (1979) - Observations pour la connaissance du riz pluvial.
Adiopodoumé Centre ORSTOM - multigr.
- JONARD P., KOLLER J., VINCENT A. (1952) - Evolution de la tige et de l'épi chez la variété de blé Vilmorin 27 au cours de la période de reproduction.
Annales Amélioration des Plantes - 2 (1), 31-54.
- KATAYAMA (1931) - Analytical Studies of tillering in paddy rice.
Jour. Imp. Agric. Exp. Sta. Japan - 1 (4), 327-371.
- KATAYAMA (1951) - Studies on tillering of rice, wheat and barley.
Yokendo publishing Co., Tokyo.
- 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.
- MATSUSHIMA (1966) - Crop science in rice - Theory of yield determination and its application.
Fuji publishing Co., Tokyo.