

Modèles d'architectures de plantes, densité et rendement

I. — Utilisation de l'énergie lumineuse

Aspects théoriques appliqués au Mil Pennisetum en zone sahélienne

L. JACQUINOT * et D. POUZET *

RÉSUMÉ

Un défaut important du Mil Pennisetum de culture traditionnelle est son développement végétatif surabondant par rapport à la production de grain. L'étude des migrations des assimilats photosynthétiques au cours de la formation du grain a permis de formuler une hypothèse sur l'équilibre du bilan photosynthèse-respiration des feuilles inférieures.

Il en découle tout d'abord la définition de la densité critique, densité à partir de laquelle les phénomènes respiratoires des étages inférieurs deviennent parasites. Cette densité critique peut être calculée à partir de modèles d'absorption de la lumière par un couvert végétal, proposés par différents auteurs. Une équation permet de calculer la densité critique en fonction de différents paramètres architecturaux (surface foliaire, angle foliaire) physiologiques (point de compensation) climatique (énergie lumineuse disponible). Le rendement théorique, ne dépendant que de l'utilisation de la lumière, peut aussi être calculé grâce à la définition de cette densité critique.

Inversement l'objectif de l'amélioration de cette plante étant un rendement déterminé, on peut en déduire les densités et les productivités par épi nécessaires et ensuite les valeurs des différents paramètres architecturaux permettant d'atteindre ces densités. Différents modèles de plantes peuvent alors être définis et proposés comme objectifs de sélection.

SUMMARY

Traditionally grown Pearl millet has a serious defect; its vegetative development is superabundant compared to grain production. The translocation of the photosynthetic assimilates during grain development was studied and based on the results an hypothesis could be formulated about the photosynthesis: lower leave respiration balance.

* Institut de Recherches Agronomiques Tropicales : 110, rue de l'Université, 75340 Paris Cedex 07.

22 MARS 1976

O. R. S. T. O. M. EX 1

Collection de Référence
n° 8053 Dio & F. mel

First, critical density can be defined, that is the density from which the respiratory phenomena at the lower canopy levels become parasitic. This critical density can be calculated from the models of light absorption by a canopy that are proposed by various authors.

An equation allows to calculate the critical density as a function of various architectural parameters (leaf area index, leaf angle) physiological parameters (compensation point) and climatic parameters (radiant energy available).

The theoretical yield, which depends only on light use, can also be calculated from the critical density definition.

Conversely, since the objective of the plant improvement is a given yield, first the necessary density and productivity by ear can be deduced and then the values of the different architectural parameters required to attain these densities.

Various plant models can then be defined and proposed as selection objectives.

INTRODUCTION

Le mil pennisetum (*Pennisetum typhoides* Stapf. et Hubb), cultivé dans la zone sahélienne, présente certaines caractéristiques qui le rendent inapte à une culture intensive (JACQUINOT, 1972). En particulier sa réaction aux engrais est telle que, d'une façon générale, les rendements en grain atteignent rapidement un plafond tandis que la masse végétative continue d'augmenter dans des proportions beaucoup plus importantes. Une première analyse nous a permis de constater que l'apport d'engrais azoté ayant pour effet d'augmenter le tallage, c'est-à-dire le nombre d'épis, corrélativement la taille de ces derniers diminue très rapidement, tandis que l'indice foliaire augmente de façon considérable.

D'autre part des études (JACQUINOT, 1970) sur les migrations des assimilats photosynthétiques ont montré que les feuilles du tiers central permettent la croissance de l'épi jusqu'à l'anthèse, tandis qu'ensuite ce sont les trois feuilles supérieures qui fournissent plus de 85 % des assimilats aux grains en formation. Par contre, soit à la suite de phénomènes de stérilité de l'épi, soit d'ombrage important des feuilles inférieures, on observe des migrations importantes d'assimilats provenant des feuilles supérieures vers les feuilles les plus basses.

A partir de ces observations, nous formulons l'hypothèse suivante : lorsque la densité de tiges d'une culture de cette céréale augmente, il apparaît, à partir d'une certaine valeur de cette densité, un ombrage mutuel important qui a pour conséquence une diminution telle de la photosynthèse des strates foliaires inférieures, que celles-ci deviennent consommatrices d'assimilats produits par les étages supérieurs.

Notre but, après avoir explicité ces hypothèses, est de définir une méthode qui permette de dessiner des modèles de plantes mieux adaptés aux fortes densités, ainsi qu'un mode de calcul des densités en fonction du type de plante choisi.

ÉQUILIBRE PHOTOSYTHÈSE RESPIRATION DANS UN COUVERT VÉGÉTAL

Cet équilibre est considéré ici comme le résultat du bilan assimilation totale (P) moins la respiration totale (R) durant 24 heures. Dans le cas de plantes à photorespiration cette dernière est alors incluse dans le terme respiration totale. Dans le cas du mil, cela n'est pas nécessaire, cette plante étant une plante dite en C_4 .

En première approximation on peut considérer un couvert végétal homogène, c'est-à-dire dont la densité de tiges est homogène et les feuilles orientées dans toutes les directions, comme un milieu absorbant l'énergie lumineuse suivant la loi expo-

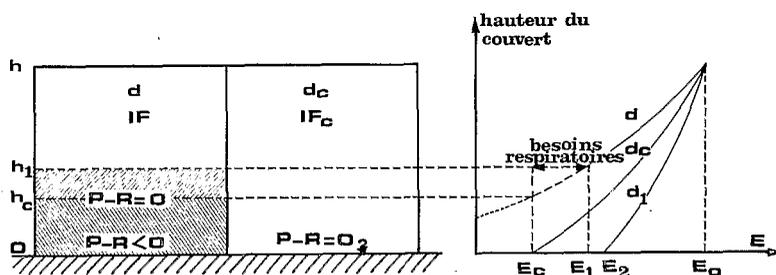


FIG. 1. — Utilisation de l'énergie lumineuse par la photosynthèse dans un couvert. Relation avec la densité; d , d_c , densités de tiges par unité de surface; IF et IF_c indices foliaires; E_0 énergie incidente dans la bande 400 à 750 nm.

entielle de Beer-Lambert. Cette absorption de la lumière est d'autant plus rapide, en fonction de la distance parcourue dans l'épaisseur du couvert, que l'indice foliaire est plus élevé. On sait aussi que d'autres paramètres interviennent dans l'absorption de cette énergie lumineuse : le port des feuilles, la largeur des feuilles et les propriétés optiques des feuilles telles que leur réflectance et leur absorbance.

Considérons deux parcelles cultivées d'une même variété dont les densités de tiges à la floraison, sont respectivement d et d_c , la densité d étant supérieure à la densité d_c . A ces densités correspondent les indices foliaires IF et IF_c (fig. 1).

La densité d_c est choisie de telle sorte que le bilan (photosynthèse)-(respiration), de la dernière strate foliaire durant 24 heures, soit nul. Ceci exprime le fait que l'énergie lumineuse photosynthétiquement active qui atteint cette strate, a une valeur telle que la quantité de gaz carbonique fixé durant le jour est égale à la quantité de gaz carbonique rejetée la nuit.

A la densité d , l'indice foliaire IF est supérieur à IF_c qui correspond à la densité d_c et l'énergie lumineuse est plus rapidement absorbée en fonction de la hauteur

du couvert. On trouve alors à une hauteur h_c une valeur E_c de l'énergie lumineuse active pour laquelle le bilan photosynthèse-respiration est nul. Au-dessous du plan horizontal passant par h_c le bilan $P-R$ devient négatif et les besoins respiratoires des strates sont couverts en partie ou en totalité par une fraction de la photosynthèse des strates supérieures à h_c . La photosynthèse nette globale et journalière des strates supérieures est, dans ce cas, amputée d'une certaine quantité d'assimilats d'autant plus grande que la densité, donc l'indice foliaire, est plus grande. Ceci est traduit symboliquement dans la figure 1 par la neutralisation de la photosynthèse d'une hauteur $h_c h_1$ du couvert qui sera d'autant plus importante que h_c est plus grand.

Nous appellerons le plan horizontal passant par h_c , plan de compensation de bilan nul; E_c l'énergie de compensation de bilan nul ou plus simplement énergie critique; d_c la densité critique pour laquelle nous désirons que h_c soit nul.

A une densité d_1 inférieure à d_c , l'énergie lumineuse active n'est pas absorbée complètement par le couvert, tandis qu'à une densité d supérieure à d_c , une partie de cette énergie est utilisée pour satisfaire des besoins respiratoires supplémentaires (fig. 1), nous voyons que dans deux cas (d et d_1) seule l'énergie dont la valeur est comprise entre E_0 et E_1 est utilisée effectivement pour la croissance et le développement de la plante.

Nous avons supposé implicitement dans tout ce qui précède, que l'architecture individuelle des plantes, n'était pas modifiée entre les densités d_1 , d_c et d . Si seul le facteur lumière intervient, cette architecture ne doit pas être modifiée par rapport à celle d'une plante isolée jusqu'à ce qu'on atteigne la densité critique. On peut s'attendre, par contre, si on dépasse cette densité critique, au stade de la floraison, à ce que l'indice foliaire critique ait été atteint avant la floraison et que les besoins trophiques de croissance de différents organes ne soient plus entièrement satisfaits ensuite. Dans ce cas, la hauteur des plantes, leur surface foliaire, les dimensions de leur épi seront plus faibles que chez une plante isolée (NEEL, 1972). L'indice foliaire sera aussi abaissé par rapport à ce qu'on aurait pu prévoir et le plant de compensation sera moins élevé qu'on aurait pu le craindre. En fait, on obtient un couvert végétal de type différent dont la productivité par tige a diminué, mais dont le rendement peut présenter un palier plus ou moins long grâce à ces phénomènes d'adaptation. Ceci peut être vérifié expérimentalement, mais ce n'est pas l'objet de notre discussion car notre but est de déterminer en premier lieu la valeur de la densité critique, au-delà de laquelle nous obtiendrons ces phénomènes qui ne peuvent que diminuer le rendement de la culture ou/et son rapport grain/paille (WILLEY et HEATH, 1969).

Nous n'avons pas mentionné l'influence que peuvent exercer les facteurs hydriques et minéraux. Ces facteurs font et feront l'objet d'études qui devront permettre d'évaluer leur importance vis-à-vis de ceux qui sont examinés ici.

DÉTERMINATION DE LA DENSITÉ CRITIQUE

Nous avons utilisé, pour déterminer la densité critique, les travaux de DUNCAN *et al.* (1967), ANDERSON (1966), MONTEITH (1969), BONHOMME *et al.* (1971), LEMEUR (1973). Nous nous placerons cependant dans un cas particulier : c'est-à-dire en zone sahélienne, entre le 12° et le 16° degré de latitude Nord, entre 11 et 13 h, heure solaire, début septembre, avant l'équinoxe d'automne, époque de la floraison du mil hâtif. Ces conditions reviennent à prendre 90° pour l'élévation du Soleil.

a) Ce choix nous conduit à déterminer une densité critique qui ne serait vraie en particulier, qu'entre 11 et 13 h. Nous estimons que, en nous plaçant dans les conditions les plus favorables d'éclairement, la limite supérieure de la densité calculée dans ces conditions, devient une limite d'autant plus stricte à observer que l'on s'éloigne de ces conditions ou que l'on ne s'y trouve pas en permanence.

b) Pour déterminer cette densité critique, nous avons vu que seule importe la valeur de l'énergie lumineuse active pour la photosynthèse au niveau de la strate du couvert la plus proche du sol.

1. CAS DU RAYONNEMENT DIRECT (TACHES DE SOLEIL)

DUNCAN (1967) propose, pour exprimer la surface des taches de Soleil à un niveau déterminé dans le couvert l'expression :

$$I = I_0 e^{-S(F'/F)/\sin k},$$

où I_0 est la surface éclairée par la lumière directe entrant dans la strate; S l'indice foliaire de la strate; F'/F le coefficient de Wilson-Reeve, égal au rapport entre l'ombre projetée par une feuille sur un plan perpendiculaire aux rayons solaires et la surface réelle de la feuille. Dans le cas simplifié présenté ici $F'/F = \cos \alpha$, α étant l'angle foliaire par rapport à l'horizontale; k est l'élévation du Soleil au-dessus de l'horizon donc $\sin k = 1$.

L'équation devient donc

$$I_n = I_{n-1} \cdot e^{-S_n \cos \alpha} = I_{n-1} \cdot e^{-S'_n},$$

or, si d_c est la densité critique et s' la surface foliaire projetée, dans la n -ième strate, d'une tige nous aurons

$$S'_n = d_c s'_n,$$

soit $I_n = I_{n-1} e^{-d_c s'_n}$ que l'on peut écrire :

$$\log I_n = \log I_{n-1} - d_c s'_n,$$

soit I_0 la surface éclairée en lumière directe sur le premier étage, nous aurons

$$\sum_1^n \log I_n = \sum_0^{n-1} \log I_n - d_c \sum_1^n s'_n$$

en simplifiant par éliminations successives, nous obtenons

$$\log I_n = \log I_0 - d_c s'$$

ou encore

$$I_n = I_0 e^{-d_c s'}$$

Si $P = R$ à l'étage n , $I_n = I_c$, d'où $I_c = I_0 e^{-d_c s'}$, où I_c est la surface des taches de Soleil dans la dernière strate, lorsque la culture est constituée de d_c tiges par unité de surface, portant chacune des feuilles ayant une surface réelle s et une surface projetée au sol s' .

Dans le cas d'une surface unitaire de la culture, $I_0 = 1$, la proportion de la surface du sol occupée par les taches de Soleil dans quatre conditions (deux densités \times deux surfaces projetées), est indiquée dans le tableau I.

TABLEAU I

Taux de la surface des taches de Soleil au sol, à la densité critique

d_c par m^2	s' m^2	IF_c projeté	Taches de soleil %
80	0,03	2,4	9
20	0,03	0,6	55
20	0,15	3,0	5
10	0,15	1,5	22

Or d'après DUNCAN *et al.* (1967), la surface de feuilles de la n -ième strate éclairées par la lumière directe est la différence entre les taches de soleil à l'entrée de la couche et leur surface à la sortie, corrigée de l'inclinaison du soleil et de l'angle foliaire α :

$$A = A_{n-1} - A_n \cdot \sin k / (F'/F),$$

où A_{n-1} est la surface des taches de Soleil à la couche supérieure de la strate; A_n est la surface des taches de Soleil à la partie inférieure de la strate; k est l'élévation du Soleil; F'/F le coefficient de Wilson-Reeve.

Le Soleil étant proche du zénith $\sin k$ est voisin de 1. D'autre part nous avons vu plus haut que

$$A_{n-1} = I_{n-1} = e^{-d_c s' n - 1},$$

$$A_n = I_c = e^{-d_c s'},$$

d'où

$$A = [e^{-d_c s' n - 1} - e^{-d_c s'}] \frac{1}{\cos \alpha}.$$

Or ce qui importe est le rayonnement direct intercepté par la dernière strate, c'est-à-dire par la surface projetée sur un plan horizontal, soit $A_n \cos \alpha \cdot E_0$.

La proportion d'énergie directe émergeant de la strate $n - 1$ sera

$$A_n \cdot E_0 \cdot \cos \alpha = E_0 \cos \alpha [e^{-d_c s' n - 1} - e^{-d_c s'}] \frac{1}{\cos \alpha}$$

soit pour 1 m^2 : $A = e^{-d_c s'} - e^{-d_c s' n - 1}$.

Estimons la surface projetée de la dernière strate à

$$s'_n = \frac{1}{10} s'$$

Le calcul permet de dresser le tableau II :

TABLEAU II

Proportions de l'énergie solaire incidente directe interceptée par la dernière strate

d_c/m^2	s' m^2	IF projeté	% E_0
80	0,03	2,4	2,5 %
10	0,15	1,5	3,6 %

Nous voyons que la surface de feuilles de la dernière strate, éclairée directement par les taches de soleil lorsque la densité est d_c , c'est-à-dire lorsqu'on atteint au niveau du sol une valeur de l'énergie lumineuse égale à E_c correspondant à $P = R$ (24 heures), reçoit une fraction négligeable de l'énergie solaire directe, dans la plupart des cas, même lorsque les feuilles sont peu inclinées. On peut considérer que la dernière strate se trouve en général dans des conditions de lumière diffuse.

Expérimentalement on mesure la surface foliaire projetée au sol en divisant la feuille en une série de plans d'inclinaisons différentes. L'angle que font ces plans avec l'horizontale, permet de calculer les différentes surfaces projetées. L'angle α du tableau II est tel que d'après la figure 2 :

$$s' = (s'_1 + s'_2 + s'_3) = (s_1 + s_2 + s_3) \cos \bar{\alpha}$$

2. CAS DU RAYONNEMENT DIFFUS

Le rayonnement diffus dans un couvert végétal est la somme du rayonnement diffus du ciel, du rayonnement diffus provenant des taches solaires et de celui ayant traversé les couches de feuilles supérieures ou réfléchi par ces feuilles.

Comme il s'agit de la dernière strate, un faisceau lumineux ayant traversé deux à trois feuilles, n'est pratiquement plus actif vis-à-vis de la photosynthèse.

Or, dans le cas du mil il s'agit en général d'au moins six ou sept feuilles. On peut donc admettre que seul le rayonnement du ciel, le rayonnement réfléchi par les feuilles et le rayonnement diffus provenant des taches solaires peuvent être pris en considération.

Puisqu'il s'agit du dernier étage de feuilles, celles-ci recevront le rayonnement diffusé par le sol de la surface totale des taches solaires, c'est-à-dire : $I_0 \cdot e^{-d_c \cdot s'}$.

L'éclairement diffus sera : $\rho \cdot E_0 \cdot I_0 \cdot e^{-d_c \cdot s'}$, ρ étant le coefficient de réflexion du sol, E_0 l'éclairement au-dessus du couvert, si nous évaluons ρ à 0,20, $I_0 = 1$, et prenons pour $e^{-d_c \cdot s'}$ la valeur maximale du tableau I, soit 0,55, l'éclairement

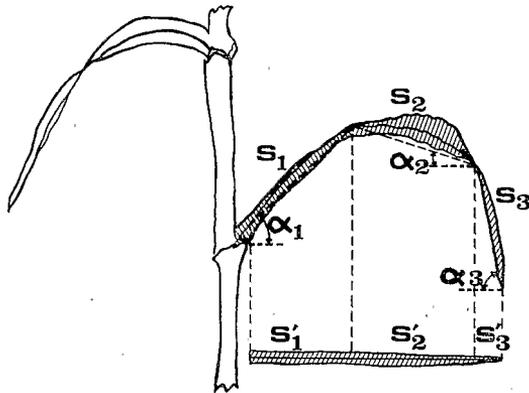


FIG. 2. — Surface projetée d'une feuille et angle foliaire.

$$s'_1 = s_1 \cos \alpha_1; s'_2 = s_2 \cos \alpha_2; s'_3 = s_3 \cos \alpha_3;$$

$$s' = s'_1 + s'_2 + s'_3 = s \cos \bar{\alpha}.$$

diffus ascendant, provenant des taches de Soleil, aurait pour valeur maximale : $0,20 \times 0,55 \times E_0 = 0,110 E_0$. Si on prend la valeur maximale de $E_0 = 419 \text{ W/m}^2$ dans le visible, le flux total ascendant est alors de : 46 W/m^2 . Nous ne prendrons donc pas en compte le rayonnement diffus ascendant provenant des taches solaires dans la grande majorité des cas.

L'éclairement diffus descendant atteignant le sol est donné par l'expression :

$$I_0 e^{-KL},$$

où L est l'indice foliaire,

K le coefficient de Wilson-Reeve = $(F'/F)/\sin k$,

k l'angle du rayonnement par rapport au sol.

Revenons à l'expression

$$I = I_0 e^{-(d_c \cdot s')/\sin k}$$

Cette équation à la même forme que l'équation relative aux taches de Soleil, mais ici nous devrions conserver k qui est l'inclinaison des différents rayons incidents à une surface élémentaire du sol. En fait, si $50^\circ < k < 90^\circ$ (LEMBUR, 1973) et l'angle foliaire α est compris entre 30 et 60° (ANDERSON, 1966) le coefficient d'absorption K reste constant dans le couvert, que nous supposons homogène.

En résumé, étant donnée l'hypothèse de départ, c'est à dire si l'on se trouve dans des conditions limites d'éclairement pour lesquelles le bilan (photosynthèse brute)-(respiration nocturne) est nul, nous estimons que, au niveau de la dernière strate nous nous trouvons uniquement dans des conditions de lumière diffuse, la lumière directe étant négligeable.

Dans ces conditions, si nous considérons la face inférieure de la dernière strate, celle-ci émet, en chacun de ces points, une lumière diffuse dans toutes les directions, dont le flux unitaire est égal à

$$E = E_0 \cdot e^{-dcs'}$$

Cette valeur est en quelque sorte celle que l'on obtiendrait à l'aide d'un pyréliomètre dirigé dans toutes les directions vers le haut. Par contre, la mesure de l'éclairement reçu par une surface horizontale à une faible distance de la face inférieure de la dernière strate sera par définition, puisque nous sommes à la densité critique (où à l'indice foliaire critique) égale à

$$E_c = \prod . E \quad \text{ou} \quad E_c = \prod . E_0 \cdot e^{-dcs'}$$

d'où

$$d_c = \frac{1}{s'} \cdot \log_e \left[\prod \frac{E_0}{E_c} \right]$$

MODÈLES DE PLANTES

Rappelons que la densité critique, telle qu'elle a été définie, correspond à celle d'une plantation pour laquelle l'efficacité de la lumière est optimale pour la production de grains, compte tenu de certains paramètres physiologiques. Le couvert végétal est défini par : la surface foliaire (s) de chaque tige et la surface projetée (s') qui permet de mettre en évidence un angle foliaire moyen α tel que $\cos \alpha = s'/s$; E_c l'énergie lumineuse correspondant au bilan $(P) = (R)$, réalisé durant 24 heures; enfin, E_0 l'énergie lumineuse incidente dans le visible au-dessus du couvert, à partir de la floraison mâle.

1° LA SURFACE PROJETÉE s'

La surface projetée s' dépend de la surface réelle du feuillage et des angles que font les feuilles avec l'horizontale. Par conséquent, à une densité d_c et une surface projetée déterminée, il peut correspondre divers types de plantes dont les extrêmes seront un type à feuilles dressées, grandes et/ou nombreuses et l'autre type à feuilles

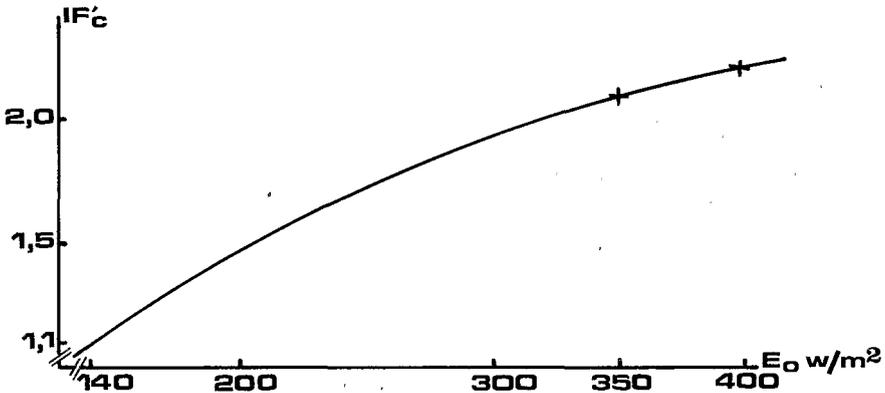


FIG. 3. — Variations de l'indice foliaire critique projeté en fonction de l'énergie au point de compensation de bilan nul, exprimée en watts par mètre carré dans la bande 400-750 nm.

horizontales petites et/ou peu nombreuses. La densité critique est proportionnelle à l'inverse de la surface projetée s' . Le facteur de proportionnalité est l'indice foliaire critique :

$$d'_c \times s' = IF'_c = \log_e \left[\prod \frac{E_0}{E_c} \right].$$

Or, on peut dire aussi que la densité critique est proportionnelle à l'indice foliaire critique projeté dont on peut examiner les variations en fonction des paramètres E_0 , E_c .

2° INFLUENCE DE LA VALEUR DU POINT DE COMPENSATION DE BILAN NUL E_c

La variation de l'énergie critique a une influence assez importante sur la valeur de l'indice foliaire critique projeté, donc sur la densité critique. Si E_c varie de 20 à 180 W/m^2 , IF'_c diminue de 4,0 à 1,7. C'est donc un facteur qui mérite sans doute d'être pris en considération pour la sélection, si il existe une variabilité de ce facteur dans l'espèce. Cependant pour les valeurs voisines expérimentales (140 W/m^2) la variation est assez modérée (fig. 3).

3° INFLUENCE DE LA VALEUR DE L'ÉNERGIE INCIDENTE E_0

Les variations de IF'_c en fonction de l'énergie incidente E_0 sont presque linéaires. On peut constater sur la courbe que le climat lumineux est un facteur important dans la détermination de la densité critique : une variation de E_0 , de 50 W/m^2 entraîne une variation de 0,1 de l'indice foliaire projeté (environ 0,2 pour l'indice critique avec un angle foliaire moyen de 40°) soit de 10 000 tiges par hectare pour des plantes ayant une surface foliaire projetée de $1\,000 \text{ cm}^2$ (fig. 4).

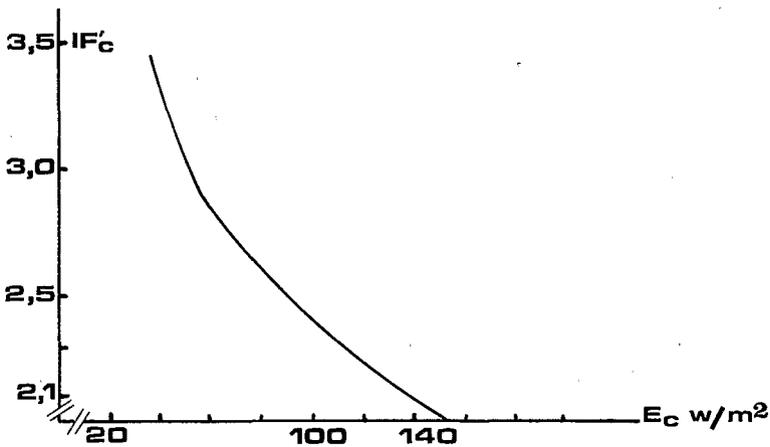


FIG. 4. — Variations de l'indice foliaire critique projeté en fonction de l'énergie incidente, exprimée en watts par mètre carré dans la bande 400-750 nm.

Dans le cas où l'énergie lumineuse est faible, la photosynthèse est considérée comme proportionnelle à l'énergie lumineuse, le coefficient de proportionnalité étant égal au rendement apparent de la photosynthèse qui peut être considéré comme constant à l'intérieur d'une espèce. D'autre part, le potentiel de photosynthèse varie avec l'âge de la feuille. Les mesures du potentiel de photosynthèse sous un faible éclairage doivent donc être effectuées sur des feuilles basses et adaptées à l'ombre, c'est-à-dire ombrées de façon permanente avant la mesure. La respiration nocturne est sensible à la température. On doit donc procéder à sa mesure sur les mêmes feuilles et à une température correspondant à celle du couvert durant la nuit.

Les facteurs que nous venons d'examiner brièvement sont reconnus depuis plusieurs années comme pouvant intervenir dans le rendement de la photosynthèse nette d'un couvert végétal. Nous ne cherchons pas ici à évaluer ce rendement étant entendu que c'est la productivité en grain d'un couvert céréalier, celui du mil, qui nous préoccupe. Or différents facteurs physiologiques, autres que la photosynthèse,

interviennent dans la formation du rendement en grain, les migrations d'assimilats par exemple. Nous désirons préciser ici, sur le Mil, qui a une forte variabilité morphologique, quelle est l'architecture susceptible de servir de modèle au sélectionneur pour constituer une culture ayant un rendement en grain, par unité de surface important.

De façon plus précise : étant donné un certain nombre n de types de plantes produisant chacune g_n grammes de grains par épi et ayant chacune une architecture définie par les paramètres I_c, s_n, s'_n, t_n, t étant le coefficient de tallage, quelle architecture peut servir de modèle au sélectionneur, sachant que la variabilité de ces caractères est $\Delta s, \Delta s'$ et Δt et que ces plantes doivent être cultivées sous des climats caractérisés par une énergie lumineuse maximale moyenne $E_0 \pm \Delta E$? Nous pouvons répondre à cette question en définissant au moyen des paramètres précédents, la densité critique susceptible d'être obtenue au moyen d'une architecture théorique tenant compte, cependant, des valeurs des différents paramètres dans l'espèce.

CHOIX DE MODÈLES ET RENDEMENT THÉORIQUE

Le rendement R escompté d'une variété est $g \cdot d_c = R$ en supposant que toutes les tiges normales sont productives, g étant le poids de grain par épi. Nous avons $d_c = t \cdot ds$, ds étant la densité de semis et t le coefficient de tallage. Notons que des impératifs agronomiques ne permettent pas une variation quelconque de la densité de semis, ce qui est susceptible de limiter l'utilisation de certains types de plantes. D'autre part, le coefficient de tallage t , outre des facteurs que nous ne ferons pas intervenir ici (fertilité du sol, disponibilité en eau), est dépendant de la densité de semis ds . Nous le considérerons cependant comme constant dans une culture bien conduite, c'est-à-dire lorsque chaque tige donne un épi fertile. Il reste pour une application agronomique à déterminer le coefficient de tallage moyen pour préciser la densité de semis à adopter (KAYS et HARPER, 1974).

On peut porter sur un graphique (*fig. 5*) le rendement théorique R en fonction de la densité critique d_c , ce qui permet par exemple de classer les variétés A, B, C à la fois d'après leur rendement escompté et leur architecture. Les segments OA, OB, OC , représentent la proportionalité entre rendement et densité lorsque cette dernière augmente jusqu'à une certaine densité optimum à partir de laquelle les rendements deviennent constants ou décroissants. Si la densité critique est dépassée lors de la formation du grain cela signifie que cette densité aura été atteinte plus ou moins longtemps avant la fin de la formation de l'épi. Les mêmes phénomènes trophiques intervenant avant que celui-ci soit achevé, sa croissance sera réduite. C'est effectivement ce qu'on observe si le semis est trop dense ou le tallage trop abondant. La densité optimale est vraisemblablement un peu plus élevée que la densité critique ceci en raison de la surabondance de la photosynthèse vis-à-vis des quan-

tités d'assimilats nécessaires à la formation du grain. Chaque tige peut en effet auto-consommer, par respiration ou formation de tiges tardives, une partie des assimilats produits par les étages supérieurs dans des limites qu'il faudrait préciser. Ce phénomène ne paraît pas cependant altérer le raisonnement qui suit.

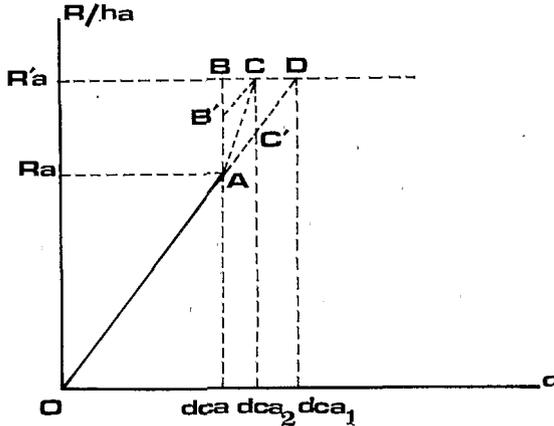


FIG. 5. — Relation entre densité-épis et rendement.

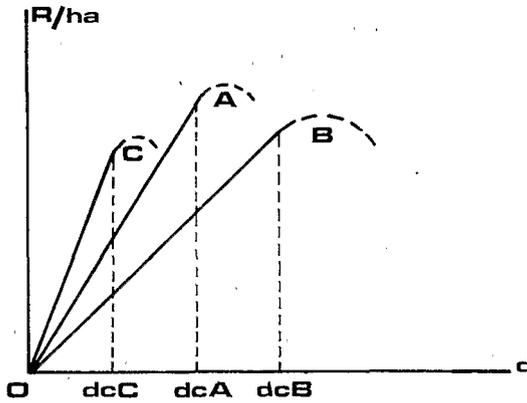


FIG. 6. — Densité critique et objectifs de sélection.

Prenons le cas de la variété A définie par g_a (grain par épi) et

$$d_a = f[s'_a, (s_a, \alpha), E_0]$$

E_0 étant une caractéristique du lieu de culture. L'objectif d'amélioration étant d'obtenir le rendement $R'_a > R_a$, plusieurs voies peuvent être suivies (fig. 6) :

a) Amélioration de la productivité par épi (augmentation du nombre de grains et/ou de la grosseur des grains) sans modifier l'architecture. C'est le trajet AB vertical.

b) Amélioration de l'architecture autorisant une augmentation de la densité, sans augmenter le poids de grain par épi. C'est le trajet AC correspondant à la densité d_{ca1} .

c) Amélioration simultanées ou successives du poids du grain par épi AB' et de l'architecture AC' correspondant à la densité critique d_{ca2} .

Nous voyons que, un certain rendement maximal, R_a , est défini pour une variété en fonction d'une densité maximale d_a calculée à partir des paramètres biométriques s et s' , physiologiques E_0 , climatique E_0 .

Nous nous donnerons un certain nombre de valeurs considérées comme limites indiquées dans le tableau III et un certain nombre de valeurs que prend la densité critique pour différentes valeurs de l'énergie incidente E_0 et de la surface projetée s' (tableau IV).

TABLEAU III
Valeurs de différents paramètres

d_c épis/m ²		s' m ²		E_c W/m ²
Maxi	Mini	Maxi	Mini	Moyenne
70	9	0,5	0,05	140

d_c , densité critique; s' , surface foliaire projetée par tige; E_c , énergie critique ou point de bilan nul.

TABLEAU IV
Valeurs de la densité critique pour différentes valeurs de l'énergie incidente E_0
et de la surface foliaire projetée s'

s' m ² \ E_0 W/m ²	400	350	300	250
0,05	44,0	42,0	38,0	30,0
0,1	22,0	21,0	19,0	15,0
0,2	11,0	10,5	9,5	7,5
0,3	7,3	7,0	6,3	5,0
0,4	5,5	5,2	4,7	3,7
0,5	4,4	4,2	3,8	3,0

d_c , nombre de tiges par mètre carré.

1° DÉFINITION PRATIQUE DU PROBLÈME

Nous avons vu que l'amélioration du rendement par unité de surface cultivée peut être obtenue par une amélioration de la productivité de la plante et/ou par une amélioration de son architecture autorisant des densités de culture plus importantes.

Nous pouvons nous fixer *a priori* pour objectif, par exemple, un rendement de 70 q/ha. A partir de là, nous pouvons définir le poids moyen de grains par épi pour chaque densité critique correspondant à divers modèles de plantes. Ceci peut être effectué évidemment pour n'importe quel objectif de rendement, pourvu qu'il soit raisonnable. On peut maintenant se demander quelles sont la ou les différentes combinaisons des paramètres que nous avons examinés précédemment, qui peuvent être envisagés comme objectif de sélection et susceptibles de permettre l'obtention du rendement désiré.

2° RECHERCHE DES MODÈLES DE PLANTES

Nous avons (*fig. 7*) les rendements en grammes par mètre carré portés en fonction de d_c en nombre de tiges par mètre carré et la courbe

$$d_c = \frac{1}{s'} \log_e \left[\prod \frac{E_0}{E_c} \right],$$

d_c étant porté en abscisse.

A titre d'exemple, nous nous placerons dans un climat pour lequel l'énergie lumineuse moyenne maximale dans le visible est $E_0 = 350 \text{ W/m}^2$, sensiblement ce qui existe par ciel nuageux en saison pluvieuse.

Les caractéristiques de la variété à améliorer A sont les suivantes : surface foliaire $0,16 \text{ m}^2$, surface projetée $0,1 \text{ m}^2$, angle foliaire moyen : 52° , poids moyen de grain par épi : 20 g.

A 350 W/m^2 la densité critique calculée est de 27 épis/ m^2 (ou de 270 000/ha), l'indice foliaire projeté de 2,1 et l'indice foliaire réel critique de 3,4. Le rendement calculé à la densité critique est de 420 g/m^2 . Notons que les paramètres morphologiques étant mesurés sur plante isolée, ceux-ci sont supposés ne pas se modifier tant que la densité de tiges ne dépasse pas la densité critique.

La variété A peut être représentée dans les deux systèmes de coordonnées A ($R = 420$, $d_c = 21$) et A ($s' = 0,1$, $d_c = 21$). Les points B et C représentent deux voies d'amélioration possibles :

- B augmentation du poids de grain par épi (par effet d'hétérosis par exemple);
- C amélioration de l'architecture autorisant une plus forte densité de culture.

L'amélioration de mode B ne touche pas à la densité critique, donc à la densité de culture. Cependant si l'amélioration de la productivité est due à un effet d'hétérosis il faut s'attendre à une augmentation de la vigueur, en particulier à une augmentation

de la taille des feuilles. Ou bien d_c va diminuer et l'augmentation de la productivité devra être d'autant plus forte; ou bien ceci pourrait être compensé par une augmentation de l'angle foliaire.

L'amélioration de mode C conduit à une augmentation de la densité critique et correspond aux modèles de plantes A' à surfaces foliaires plus petites ou plus dressées.

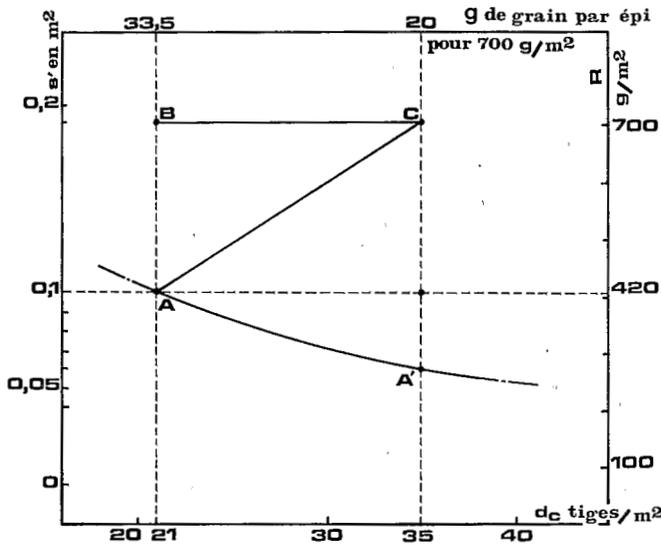


FIG. 7. — Recherche de modèles de plantes à rendement élevé par unité de surface cultivée. Équation de la droite AC : $R = (420/21) \cdot d_c$; Équation de l'hyperbole équilatère AA' :

$$d_c = \frac{1}{s'}, \quad \log_e \left[\prod \cdot \frac{E_0}{E_c} \right];$$

R en grammes par mètre carré; d_c en nombre d'épis par mètre carré; s' en mètre carré; $E_0 = 350 \text{ W/m}^2$, $E_c = 140 \text{ W/m}^2$.

Enfin le mode BC correspondra à des modèles ayant pour densité critique des valeurs comprises entre 21 et 35 épis/m².

Nous voyons que finalement le sélectionneur dispose d'un éventail de possibilités pour aboutir au rendement désiré. En fait il n'existe pas un modèle idéal d'architecture mais de nombreuses possibilités théoriques. Leur nombre est tempéré par la variabilité réelle de l'espèce, les possibilités de combinaisons géniques gouvernant ces facteurs, les restrictions que peuvent apporter l'alimentation hydrique et minérale et les réalités agronomiques (modes de semis, engrais).

3° UTILISATION AGRONOMIQUE DE LA DENSITÉ CRITIQUE

Si une culture de mil est semée à trop forte densité, ou bien si le tallage est surabondant par suite d'excès d'engrais ou d'un régime hydrique très favorable, on peut juger de l'excès de densité de tige qui peut exister. En effet, si tel est le cas, suivant notre hypothèse, il y a réduction en particulier de la taille des feuilles et modification de leur port. Des mesures biométriques (surface foliaire, angle foliaire et densité réelle) permettront de calculer la densité critique que l'on pourra alors comparer à celle calculée sur plante isolée. Un facteur de correction pourra ainsi être calculé et permettra d'ajuster la densité de semis aux conditions rencontrées.

VÉRIFICATION DU MODÈLE MATHÉMATIQUE

La vérification du modèle est en cours. La première hypothèse concernant la consommation par les feuilles inférieures d'assimilats provenant des feuilles supérieures, lorsque l'éclairement des feuilles inférieures est trop faible, a reçu de bonnes confirmations qui seront publiées ultérieurement.

Une seconde phase est la mesure du point de bilan nul E_c ou énergie critique. Cela revient à tracer, un peu au-delà de la valeur E_c la courbe de photosynthèse en fonction de l'énergie lumineuse. Comme nous l'avons vu cette courbe doit être établie en rayonnement diffus. La méthode préconisée est d'effectuer des mesures de consommation de CO_2 dans une enceinte transparente sur une feuille âgée et préalablement placée dans des conditions de lumière diffuse d'environ $140 W/m^2$ (400-750 nm) durant plusieurs jours. Ceci afin de tenir compte à la fois de l'influence de l'âge de la feuille sur son activité photosynthétique et de l'adaptation que manifeste à la longue une feuille photosynthétisant en lumière réduite. Ces mesures sont effectuées de jour, la nuit on mesure la respiration de la même portion de feuille.

Enfin, pour vérifier la validité de la notion de densité critique, des études au champ sont effectuées. La densité critique est caractérisée à la fois par la valeur de l'éclairement au sol, sous le couvert (E_c) et par la modification des paramètres architecturaux des plantes, au-delà de cette densité, par rapport aux valeurs obtenues sur des plantes isolées ou poussant à très faible densité.

CONCLUSIONS

Nous venons de voir que, en fonction d'exigences agronomiques (rendement et densités de semis), biologiques (variabilité phénotypique des différents génotypes), climatiques (rayonnement maximal moyen), il est possible de déterminer un certain éventail de modèles de plantes pouvant servir d'objectifs de sélection. Nous n'avons fait qu'évoquer ici un certain nombre de facteurs importants qui sont l'alimentation

minérale et hydrique. Ces deux facteurs conditionnent en effet la croissance et le développement de la plante, lorsqu'ils sont limitants. Or, nous avons recherché les conditions d'une utilisation optimale de la lumière en fonction uniquement de phénomènes reliés à la photosynthèse, la respiration et les migrations des assimilats. Nous avons supposé implicitement que les conditions d'alimentation minérale et hydrique permettaient à ces fonctions de se réaliser parfaitement. Si ces deux facteurs, ou l'un deux, deviennent limitants au moment de la formation du grain, la densité critique se révélera trop élevée, en particulier la demande en eau, car l'indice foliaire sera lui-même trop élevé. Si ces facteurs limitants se manifestent avant la floraison, et suivant le stade de végétation durant lequel ils interviendront, il est possible que la plante ait sa croissance ralentie, ce qui aurait pour effet une certaine modification du couvert végétal. Ces phénomènes méritent à eux seuls des études particulières qui ne devront cependant être réalisées que dans les cas où la lumière n'est pas limitante, c'est-à-dire en-dessous ou au plus à des densités égales à la densité critique. Ce dernier point justifie semble-t-il, l'ordre des études qui sont ou seront effectuées : lumière, nutrition minérale, alimentation hydrique.

Enfin, nous n'avons pas évoqué l'influence que pouvait avoir le semis en lignes plus ou moins écartées. Cet écartement est généralement une donnée agronomique, imposée souvent par l'utilisation de machines pour réaliser les façons culturales. Nous avons supposé que le couvert était homogène, ce qui n'est évidemment plus le cas lorsque les lignes ont un écartement assez grand entre elles par rapport à l'écartement des plantes sur les lignes. La hauteur des plantes par rapport à l'écartement des lignes est aussi un facteur de la pénétration de la lumière dans le couvert (CLEGG, 1972). L'étude de l'effet de l'espacement des lignes de semis montre que les feuilles prennent des directions préférentielles et que la répartition de l'énergie lumineuse dans le couvert suit une loi complexe (LUXMOORE, 1970). D'autre part, dans le cas de lignes assez écartées, la pénétration plus importante du rayonnement infrarouge lointain dans le couvert peut entraîner une transpiration plus abondante en raison de l'élévation de la température des feuilles (MILLER, 1972).

En résumé, les données que l'on peut obtenir à partir des calculs précédents ne tiennent pas compte de tous les facteurs qui peuvent intervenir dans la définition d'une densité maximale. Cependant ils permettent d'établir des modèles de plantes à haute productivité à partir de données biométriques et physiologiques réelles, d'une part. D'autre part, ils permettent aussi de s'affranchir du facteur lumière pour évaluer l'effet de l'alimentation hydrique et minérale dans des expérimentations agronomiques.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement M. SAUGIER dont les remarques et les conseils ont permis la mise au point de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON MARGARET C., 1966. — Stand structure and Light penetration. II. A theoretical analysis. *J. appl. Ecol.*, **3**, 41-53.
- BONHOMME R., CHARTIER P. et VARLET-GRANCHER C., 1971. — Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de maïs. II. Éclairement d'un plan horizontal au-dessus et aux différents niveaux de la culture. *Ann. agron.*, **22**, 4, 383-396.
- CLEGG M. D. L., 1972. — Light and yield related aspects of sorghum canopies. Sorghum seventies. Ed. N.G.P. Rao et L. R. House, 279-299.
- DUNCAN W. G., LOOMIS R. S., WILLIAMS W. A. et HANAU R., 1967. — A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, **38**, 4, 181-205.
- JACQUINOT L., 1970. — La nutrition minérale du Mil (*Pennisetum typhoïdes*). Migration du 32 P et du 35 S. Similitudes avec les migrations des assimilats photosynthétiques. *Peaceful uses of Atom. energy in Africa*. IAEA, Vienne, 1970, 97-103.
- JACQUINOT L., 1970. — La nutrition carbonée du Mil (*Pennisetum typhoïdes*). I. Migrations des assimilats carbonés durant la formation des grains. *Agron. Trop.*, **25**, 1088-1095.
- JACQUINOT L., 1972. — Résultats et perspectives des recherches effectuées au Sénégal sur la potentialité du mil céréalier (*Pennisetum typhoïdes*). *Agron. Trop.*, **XVII**, n° 8, 815-821.
- KAYS S. et HARPER J. L., 1974. — The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.*, 97-105.
- LEMEUR R., 1973. — A method for simulating the direct solar radiation regime in sunflower. Jerusalem artichoke, corn and soy bean canopies using actual stand structure data. *Agric. Meteor.* **12**, November, 229-247.
- LUXMOORE R. J., MILLINGTON J. et PETERS D. B., 1970. — Row crop climate Plant response to climate factors. Proceedings of the Uppsala Symposium. Unesco, Paris, 1973, 377-388.
- MILLER P. C., 1972. — Bioclimate, leaf temperature and primary production in red mangrove canopies in south Florida. *Ecology*, **53**, 1, 22-45.
- MONTEITH J. L., 1969. — Light interception and radiative exchange in crop stands. Physiological aspects of crop yield. R. C. DINAUER, Madison, U.S.A., 89-111.
- NEEL T., 1972. — Some morphological and physiological consequences of changing plant density. Thèse, MacDonald Coll.; Montreal, Canada.
- WILLEY R. W. et HEATH SB., 1969. — The quantitative relationships between plant population and crop density. *Advances in Agronomy*, **21**, 281-321.