

# Modélisation de la croissance et de la production des siliques chez le colza d'hiver ;

application à l'interprétation de résultats de rendements



Philippe LETERME

Thèse de Docteur Ingénieur

Préface de Michel SEBILLOTT  
Professeur d'Agronomie à l'INA



Institut  
National  
Agronomique  
Paris  
Grignon

## SOMMAIRE

<b>PRÉFACE</b> .....	<b>5</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b> .....	<b>10</b>
<b>AVANT-PROPOS</b> .....	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>12</b>
<b>ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE</b> .....	<b>17</b>
<b>Préambule</b>	
<b>1 – Du semis à la floraison</b> .....	<b>17</b>
<b>2 – La production de siliques et de graines par le peuplement</b> .....	<b>17</b>
<b>PROBLÉMATIQUE ET MÉTHODES</b> .....	<b>21</b>
<b>I – HYPOTHESES DE MODELES DE FONCTIONNEMENT DES SILIQUES</b> .....	<b>21</b>
<b>1– Proposition de schémas hypothétiques de fonctionnement des siliques dans le cas d'hétérotrophie et d'autotrophie carbonées</b> .....	<b>21</b>
a) – Principes de construction .....	<b>21</b>
b) – Présentation des modèles .....	<b>21</b>
• Le modèle hétérotrophe .....	<b>21</b>
• Le modèle autotrophe .....	<b>21</b>
c) – Conclusion .....	<b>23</b>
<b>2– PROPOSITION D'UN MODELE GLOBAL DE FONCTIONNEMENT CONCILIANTE LES DEUX TYPES DE COMPORTEMENT</b> .....	<b>23</b>
<b>II – OBJECTIFS ET ÉCHELLES DU TRAVAIL</b> .....	<b>25</b>
<b>III – IMPLICATIONS MÉTHODOLOGIQUES DES OBJECTIFS DU TRAVAIL</b> .....	<b>26</b>
• <b>La vérification du modèle à l'échelle de la silique</b> .....	<b>26</b>
• <b>Le changement d'échelle: passage au peuplement</b> .....	<b>26</b>
• <b>Le test de la robustesse des modèles</b> .....	<b>27</b>
<b>RÉSULTATS</b> .....	<b>28</b>
<b>PREMIERE PARTIE : ANALYSE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DES SILIQUES</b>	
<b>I – MATÉRIEL ET MÉTHODES</b> .....	<b>28</b>
<b>1– Les dispositifs expérimentaux</b> .....	<b>28</b>
a) Dispositifs Défoliation (DEF 1, DEF 2) .....	<b>28</b>
b) Le dispositif « Plantes isolées » (P I) .....	<b>28</b>
<b>2– Le choix de la date d'anthèse de la fleur comme facteur de stratification de la population des siliques</b> .....	<b>29</b>

<b>II – RÉSULTATS ET DISCUSSION</b> .....	<b>29</b>
<b>1– Mise en évidence de deux phases distinctes au cours de l’ontogenèse de la silique</b> .....	<b>29</b>
<b>2– Le déroulement de la phase d’hétérotrophie</b> .....	<b>31</b>
a) Effets des variations du rayonnement incident sur la croissance en longueur des siliques . . .	<b>32</b>
b) Détermination du nombre de grains par silique .....	<b>32</b>
• Mise en évidence du rôle des feuilles dans la détermination du nombre de grains des siliques (essais DEF 1 et DEF 2) .....	<b>32</b>
• Rôle de l’énergie incidente (essai P I) .....	<b>33</b>
• Conclusion .....	<b>35</b>
<b>3– Le déroulement de la phase d’autotrophie</b> .....	<b>35</b>
Remarques préliminaires .....	<b>35</b>
Variations de la croissance globale de la silique .....	<b>37</b>
a) Variations de la croissance des siliques en fonction de leur âge .....	<b>37</b>
b) Variations de la croissance des siliques en fonction du rayonnement intercepté .....	<b>39</b>
c) Conclusions .....	<b>40</b>
Règles de répartition de la matière sèche entre les parois et grains de la silique .....	<b>41</b>
Conclusion .....	<b>44</b>
<b>Conclusion de la première partie</b> .....	<b>45</b>
<b>DEUXIEME PARTIE : LE PASSAGE A L’ÉCHELLE DU PEUPEMENT</b> .....	<b>49</b>
<b>I – RÉSOLUTION DES PROBLEMES LIÉS AU CHANGEMENT D’ÉCHELLE</b> .....	<b>49</b>
<b>1– Les problèmes relatifs à la phase d’hétérotrophie</b> .....	<b>49</b>
a) Définition de la période représentative de l’hétérotrophie .....	<b>49</b>
b) Estimation des niveaux de rayonnement intercepté par les feuilles .....	<b>50</b>
<b>2– Les problèmes relatifs à la phase d’autotrophie</b> .....	<b>53</b>
a) Définition de la période représentative de l’autotrophie .....	<b>53</b>
b) Estimation des niveaux de rayonnement intercepté par les siliques .....	<b>54</b>
<b>3– Conclusion</b> .....	<b>54</b>
<b>II – LES MODELES DE FONCTIONNEMENT A L’ÉCHELLE DU PEUPEMENT</b> .....	<b>55</b>
<b>1– L’avortement des organes reproducteurs</b> .....	<b>55</b>
a) Présentation du dispositif expérimental (OMB) .....	<b>56</b>
b) Les résultats obtenus .....	<b>57</b>
c) Conclusion .....	<b>58</b>
<b>2– Le nombre de grains par silique</b> .....	<b>58</b>
a) Estimation de la quantité totale de photosynthétats disponible par silique et de la vitesse moyenne d’approvisionnement .....	<b>58</b>
Estimation de la quantité globale de photosynthétats disponible par silique (Q) .....	<b>58</b>
Estimation de la vitesse moyenne d’approvisionnement des siliques en photosynthétats (V) .....	<b>59</b>
b) Application de V et Q pour rendre compte du nombre de grains des siliques .	<b>59</b>

• Nombre de grains et V .....	59
• Nombre de grains et Q .....	59
<b>3— La production de grains par le peuplement .....</b>	<b>60</b>
a) Conception du modèle .....	60
• Croissance totale de la silique .....	61
• Croissance des grains et des parois .....	61
• Les états de croissance finaux .....	61
b) Paramétrage du modèle .....	61
c) Récapitulation .....	62
<b>Conclusion de la deuxième partie .....</b>	<b>64</b>

### TROISIEME PARTIE : APPLICATION DES MODELES DE FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT A DES PARCELLES D'AGRICULTEURS

<b>I — PRÉSENTATION DES PARCELLES DE L'OBSERVATOIRE COLZA .....</b>	<b>66</b>
<b>1— Caractéristiques des parcelles : milieu et conduite .....</b>	<b>67</b>
a) Situation géographique .....	67
b) Caractéristiques du milieu .....	67
• Conditions climatiques des deux campagnes .....	67
• Les sols .....	67
c) Les techniques mises en œuvre par les agriculteurs .....	67
• Les techniques de semis .....	67
• La fertilisation .....	67
d) Conclusion .....	69
<b>2— Caractéristiques des peuplements étudiés .....</b>	<b>72</b>
a) Les variables d'entrée : caractéristiques végétales et reproductrices à la floraison .....	72
b) Les variables de sortie : les rendements et composantes du rendement réalisés .....	72
<b>II — UTILISATION DES MODELES DE FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT</b>	
<b>1— Variabilité du taux de réussite des fleurs .....</b>	<b>73</b>
a) Relations taux de réussite des fleurs — Q constatées .....	74
b) Analyse des résultats obtenus .....	75
• Les 35 parcelles où il y a accord avec le modèle .....	75
• Les 21 parcelles où il y a écart au modèle .....	76
c) Conclusion .....	78
<b>2— Le nombre de grains par silique .....</b>	<b>78</b>
a) Relations entre Nombre de grains par silique et Q, ou V, en 82/83 .....	78
b) Relations entre Nombre de grains par silique et Q, ou V, en 83/84 .....	80
c) Conclusion .....	81
<b>3— Le poids de grain produit .....</b>	<b>82</b>

a) Relation entre rendements réel et calculé par le modèle . . . . .	82
b) Interprétation des écarts entre rendements réel et calculé par le modèle . . . . .	82
Conclusion de la troisième partie . . . . .	86
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE . . . . .</b>	<b>87</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES . . . . .</b>	<b>90</b>
<b>ANNEXES . . . . .</b>	<b>96</b>
<b>ANNEXE 1 – CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DU COLZA D'HIVER DU SEMIS     A LA FLORAISON : ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE . . . . .</b>	<b>96</b>
1 – La période automnale . . . . .	96
a) La germination automnale . . . . .	96
b) La phase levée – Initiation florale . . . . .	97
2 – L'initiation florale et la période hivernale . . . . .	97
a) L'initiation florale . . . . .	97
b) Le comportement du colza en hiver . . . . .	98
3 – De la reprise de végétation à la floraison . . . . .	98
4 – La floraison . . . . .	98
<b>ANNEXE 2 – CONDITIONS PÉDOCLIMATIQUES DES DIFFÉRENTS ESSAIS     MODALITÉS PRATIQUES DE L'OMBRAGE EN 1981 A GRIGNON . . . . .</b>	<b>99</b>
1 – Caractéristiques des sols et techniques culturales . . . . .	99
2 – Conditions climatiques décennales du début floraison à la récolte . . . . .	100
3 – Modalités pratiques de l'application des ombrages . . . . .	100
<b>ANNEXE 3 – CARACTÉRISTIQUES GLOBALES DES PLANTES ET PEUPELEMENTS     UTILISÉS DANS LES DIFFÉRENTS ESSAIS . . . . .</b>	<b>101</b>
1 – Protocole « Pieds isolés » - Dijon 1980 . . . . .	101
a) Caractéristiques des pieds au moment de l'isolement . . . . .	101
b) Différenciation, par l'azote, des pieds isolés . . . . .	101
2 – Protocole « DEF 1 » - Grignon, 1981 . . . . .	101
a) Caractéristiques à la récolte des pieds témoins et des pieds défoliés aux différentes dates . . . . .	101
b) Surface foliaire enlevée aux différentes dates de défoliation . . . . .	101
3 – Protocole « DEF 2 » - Grignon, 1982 . . . . .	101
4 – Protocole « OMBRAGE » - Grignon, 1981 . . . . .	104
<b>ANNEXE 4 – TECHNIQUES DE MESURE ET D'OBSERVATION . . . . .</b>	<b>104</b>
<b>A) OBSERVATIONS ET MESURES RELATIVES A LA VÉGÉTATION . . . . .</b>	<b>104</b>
1 – Dates d'anthèse . . . . .	104
2 – Surfaces interceptrices du rayonnement . . . . .	105
3 – Critères de croissance . . . . .	105
<b>B) MESURES CONCERNANT LA MÉTÉOROLOGIE . . . . .</b>	<b>108</b>
<b>ANNEXE 5 – ESTIMATION DES BILANS HYDRIQUES A GRIGNON EN 1982 . . . . .</b>	<b>108</b>
<b>ANNEXE 6 – LES PARCELLES DE L'OBSERVATOIRE « COLZA »</b>	
Caractéristiques climatiques des deux campagnes pour les deux régions	
Plaine de Dijon et Plateau du Châtillonnais . . . . .	110
<b>ANNEXE 7 – LES MESURES EFFECTUÉES DANS LES PARCELLES DE L'OBSERVATOIRE     COLZA . . . . .</b>	<b>112</b>
1 – Principes d'échantillonnage . . . . .	112
a) Mesure des indices foliaires . . . . .	112
b) Composantes du rendement . . . . .	112
2 – Résultats obtenus . . . . .	112

## PREFACE

### « MODELISATION ET DEMARCHES DE L'AGRONOME »

Michel SEBILLOTTE  
Professeur d'Agronomie  
Institut National Agronomique Paris-Grignon

1 — La chaire d'Agronomie est engagée depuis de nombreuses années dans l'étude des « Lois de fonctionnement du Peuplement Végétal ».

\* A l'origine, critiquant la mise en relation directe couramment faite du rendement avec les techniques culturales aussi bien en champ expérimental que dans les parcelles de l'agriculteur, on s'est orienté vers l'analyse de révélateurs intermédiaires : les composantes du rendement.

Partant des sens de variation observables, telle que la diminution du nombre de talles par pied de blé lorsque le nombre de pieds augmente, on espérait dégager des lois permettant un diagnostic ultérieur. Cette approche statistique avait :

- des avantages : forcer à une observation plus attentive, affiner les opérations de diagnostic au champ, en positionnant dans le cycle végétatif les moments où le milieu avait été moins favorable en un lieu ;
- un inconvénient, majeur en définitive, d'ordre méthodologique et biologique.

Expliquons-nous. Sur le plan biologique, on ne se référait pas à un potentiel et donc on ne pouvait interpréter correctement une valeur du nombre d'organes, du nombre de talles par pied de blé pour garder l'exemplé.

Sur le plan méthodologique, utilisant ces relations entre composantes pour faire du diagnostic au champ, on confondait, de fait, relations intrapeuplement (celles obtenues dans un champ d'essai comparant des densités) et relations interpeuplements sur les mêmes critères. On ne prenait pas en compte le fait que l'on ne travaillait plus sur le même système et donc que si les sens de variation sont bien les mêmes en tout lieu, les paramètres des relations n'ont aucune raison de l'être a priori.

En toute rigueur si l'on préfère, on n'a pas le droit de comparer deux parcelles directement entre elles ; on ne peut le faire que par l'intermédiaire d'un modèle unique, paramétré pour chaque situation.

Néanmoins, cette phase a eu de profondes répercussions parce que nous fûmes conduit à mieux observer, à être beaucoup plus exigeant sur le plan méthodologique, mais plus encore par le fait que l'étude de la variabilité est devenue un thème central de l'équipe : objectif ou outil, selon les cas.

On enquêtait aussi bien dans les champs d'agriculteurs que dans les parcelles expérimentales. Aujourd'hui, cela paraît presque banal ; à l'époque, dès le début des années 60, c'était une rupture complète avec la pensée dominante.

Il n'est pas inutile de souligner que l'une des conséquences fut de prendre au sérieux les notions d'échelle et, par exemple, de multiplier les analyses de composantes du rendement pied par pied. De la statistique, oui, mais sérieuse, c'est-à-dire accompagnant toujours une moyenne de la loi de variation de la variable considérée.

C'est ainsi que la Chaire d'Agronomie a mis au point la méthode des placettes pour échantillonner une parcelle élémentaire avec, au sein d'un nombre variable d'entre elles, une analyse plante à plante, méthode assez largement diffusée aujourd'hui.

\* Assez rapidement est apparue l'importance des phénomènes de croissance, en particulier vis-à-vis de l'expression des nombres d'organes. C'était l'époque où dominaient en France des explications fondées sur des phénomènes hormonaux, où, toujours sur le blé, la dominance apicale du brin-maître, expliquait l'arrêt de montée des talles qui n'avaient pas atteint un stade-seuil de développement.

Parallèlement, notamment en Angleterre, plusieurs chercheurs insistaient sur la croissance et le rôle des conditions bioclimatiques, mais toujours à l'échelle du couvert, même si l'on considérait différents « puits », parce que la plante était toujours l'individu moyen statistique.

Ainsi, progressivement vont se dégager des approches renouvelées qui, tout en gardant les grands traits ori-

ginaux des années antérieures, vont s'organiser autour du concept de schéma d'élaboration, modèle du fonctionnement du peuplement.

Au centre des explications se trouvent la croissance en matière sèche, ses facteurs et ses conditions (états du milieu et techniques agissant sur l'utilisation des facteurs), le développement intervenant pour rythmer l'apparition de nouveaux « puits », concurrents vis-à-vis des assimilats, et modifiant ainsi l'efficacité de la « machine photosynthétique ».

Ces travaux ont été menés essentiellement sur quelques plantes-types : blé d'hiver, maïs, betterave sucrière, avec des extensions au riz, l'escourgeon, consistant à tester la validité du modèle blé lorsqu'il a été suffisamment éprouvé au sein de l'espèce elle-même.

Le colza d'hiver, présent depuis 1963 sur l'un des dispositifs de longue durée de la Chaire d'Agronomie à MONTLUEL (Ain), dans les Dombes, a été travaillé d'une manière plus épisodique.

Les caractéristiques de ce milieu, sol très battant et climat continental aux orages violents à l'automne, le thème du dispositif portant sur l'entretien organique de ces

sols, nous ont conduit à étudier les conditions d'installation du peuplement de colza, l'évolution de son nombre de pieds et les phénomènes de concurrence entre pieds (BOIFFIN et al, 1981).

Des travaux avaient aussi été commencés sur l'effet des densités variables ainsi créées et des traitements du dispositif sur le diamètre des tiges au collet, révélateur global des conditions de croissance, et le nombre de siliques. Faute cependant d'un modèle théorique suffisamment élaboré à cette époque, ce thème a été abandonné.

La variabilité importante des rendements (BOIFFIN et al, 1980) préoccupait les professionnels d'autant que le matériel génétique était progressivement amélioré. Aussi, lorsque le Directeur du CETIOM nous proposa son aide pour une bourse de thèse de Docteur Ingénieur sur l'élaboration du rendement du colza, avons-nous accepté ; c'est Philippe LETERME qui s'est attaqué à ce travail, sous la direction d'André FLEURY.

\* Le colza d'hiver occupe, parmi les plantes étudiées à la Chaire d'Agronomie, une place intéressante à plus d'un titre. Donnons-en quelques traits sous forme de tableau, permettant de situer le colza :

Cultures d'hiver	Régime de grains	}	= CEREALES : Tallage et synchronisme des différentes tiges
			= COLZA : Ramification sans synchronisme
Cultures d'été	Régimes de racines	}	= MAIS : Pas de ramification
			= BETTERAVE SUCRIERE : Pas de ramification - Organe de réserve

		Evolution de l'indice foliaire durant la phase de grossissement des organes récoltés		
		Très forte chute amorcée avant grossissement	Chute moyenne à forte	faible chute
Système racinaire	Pivotant	COLZA		Betterave sucrière
	Fasciculé		Céréales	Maïs

\* Si, pour les autres cultures, certains choix variétaux sont possibles vis-à-vis des risques climatiques, culturels et parasitaires, il n'en était pas de même pour le colza, une seule variété étant disponible qui réponde aux exigences des consommateurs ; la situation se modifie légèrement aujourd'hui.

Ces différences entraînent :

- des modalités d'élaboration du rendement très variées dont la connaissance est à la base de ce que j'avais appelé l'Agronomie différentielle ;
- des conduites culturales et des modes de raisonnements très différents face aux aléas climatiques et aux contraintes des systèmes de culture et de production.

Il revient à la Chaire d'Agronomie et aux Laboratoires qui lui sont associés d'œuvrer dans ces deux directions.

Il faut aussi souligner la place très intéressante qu'occupe, ou pourrait occuper, le colza d'hiver dans les systèmes de culture de différentes régions françaises. Il a également été étudié à ce titre à la Chaire d'Agronomie (HENIN, SEBILLOTTE, 1962 ; SEBILLOTTE, 1967 ; SEBILLOTTE, 1970 ; BOIFFIN, SEBILLOTTE, 1976 ; BOIFFIN et al, 1980).

\*  
\* \*

2 — On lira, dans les pages suivantes, le détail du travail de Philippe LETERME. Je voudrais insister sur quelques points.

\* Le point de départ fut l'interrogation des professionnels au sujet de la variabilité des rendements, question très pratique, mais essentielle à résoudre pour l'avenir de cette culture.

Les travaux du CETIOM, les quelques ébauches de la Chaire d'Agronomie, certaines approches étrangères (HODGSON, 1979 ; THURLING, 1974), laissaient présumer un rôle important de la variabilité des nombres de siliques et de graines par silique.

Faute de pouvoir aborder tous les problèmes durant le temps d'une thèse, mais aussi parce qu'aujourd'hui il est toujours difficile de prévoir le nombre de fleurs et leur chronologie exacte, c'est au fonctionnement de la silique que s'est attaché Philippe LETERME.

Au départ se trouve une modélisation, réalisée à partir des connaissances bibliographiques : c'était la seule démarche possible dans un temps court et si l'on voulait aboutir au fonctionnement du couvert et à une prévision des rendements à partir d'un état donné du couvert au printemps.

En effet :

- la chronologie d'apparition des fleurs qui semblait avoir plus de poids que l'ordre des ramifications porteuses,
- la maturation des siliques, située à une période de très forte décroissance de l'indice foliaire,
- la connaissance des concurrences entre « puits » pour le carbone (et l'azote, non traité ici),
- la complexité des environnements des siliques d'une plante,

incitaient à confronter les besoins des siliques, fonction de leur âge et de leur vitesse de croissance, aux possibilités de fourniture des feuilles et d'une relève par l'activité photosynthétique de la silique elle-même, l'ensemble de ces relations étant gouverné par les conditions climatiques.

\* a) Deux modèles ont été construits et assemblés considérant, pour chaque silique, une première phase d'alimentation carbonée venant principalement du reste de la plante, puis une seconde au cours de laquelle la silique se satisferait elle-même. On rejoint ainsi des démarches entreprises dans le même esprit sur le soja pour l'azote (SINCLAIR, de WIT, 1976), sur *Vigna unguiculata* pour le carbone (LITTLETON et al, 1979, 1981).

b) Des tests à l'échelle de la silique en différentes situations expérimentales ont été entrepris. Non seulement ils valident d'une manière satisfaisante les modèles proposés, mais ils permettent leur amélioration par le découpage de la phase que l'on peut qualifier « d'autotrophie » en deux périodes :

- la première (environ 300 degrés-jour) pendant laquelle la croissance des parois de la silique est prioritaire sur les grains,
- la seconde (de durée sensiblement identique) correspond à une priorité inverse.

A partir de ces résultats il a été possible de définir des croissances potentielles (vitesse limite et durée maximale) pour les divers organes.

Le nombre de grains par silique apparaît très dépendant de :

- la vitesse de fourniture d'assimilats durant une courte « période critique », située juste après la fécondation qui déterminerait le nombre d'ovules fécondés viables donc le nombre de grains potentiel.
- la quantité totale d'assimilats venant alimenter la silique durant la période où son alimentation carbonée dépend surtout du reste de la plante (hétérotrophie) qui fixerait le nombre de grains réel.

Dans le premier cas, on approche la vitesse par le quotient rayonnement intercepté par le nombre de degrés-jour de la phase critique ; dans le second, on considère le rayonnement intercepté durant la totalité de la première phase de 300 degrés-jour qui correspond aussi à l'allongement de la silique.

c) Restait la question délicate du passage d'une silique à l'ensemble de celles du couvert végétal puisqu'à un instant donné l'on se trouve face à une population d'âge différent.

Pour cela Philippe LETERME a procédé en plusieurs étapes. Tout d'abord par différentes simulations à partir de cinétiques observées du nombre de fleurs en fonction du temps, à partir du démarrage de la floraison et pour des densités de pieds courantes, il a pu découper des périodes pour lesquelles sont dominants dans le couvert tel ou tel stade de la vie d'une silique.

C'est durant la période d'hétérotrophie dominante, qu'est faite l'hypothèse que le taux moyen de réussite des fleurs du peuplement dépend de la quantité moyenne de photosynthétats disponible par organe reproducteur selon une loi à seuil. Cette valeur est approchée par une variable  $Q$  obtenue en divisant le rayonnement globalement intercepté par le feuillage durant la floraison par le nombre de fleurs) et diverses expérimentations permettent de considérer que cet indicateur est performant.

Le nombre de grains par silique moyenne à l'échelle du couvert est considéré comme résultant des valeurs respectives de deux paramètres :

- $V$ , rapport de  $Q$  (ou  $Q'$  corrigé de l'avortement) à la durée de la floraison, détermine un nombre potentiel,
- $Q$ , déjà défini, fixe le nombre de grains réel.

Ces deux paramètres agissent de manière linéaire (coefficient  $\alpha$  et  $\beta$ ) jusqu'à une valeur-seuil et sont en interaction. On détermine alors, pour analyser les effets du climat, trois situations possibles dans le plan  $V, Q$ .

Pour le grossissement du grain, le modèle consiste à jouer sur les priorités reconnues pour la croissance respective des parois de la silique et des grains au cours de la phase « autotrophe ». C'est donc de la comparaison Vitesse de croissance climatiquement possible liée à l'efficacité du rayonnement — Vitesse de croissance potentielle des parois puis des grains que l'on obtient les états de croissance finaux.

En définitive, faute de connaître les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  précédents, la prévision quantitative du rendement en grains se fait à partir du nombre de siliques et du nombre de grains moyen par silique comme variable d'entrée à côté des variables climatiques.

d) La dernière étape de la démarche a été l'application de ces modèles aux parcelles d'agriculteurs regroupées dans l'« Observatoire Colza » du CETIOM, deux années de suite.

Il importe, ici, de souligner que ce test n'a pas consisté à reprendre une à une les différentes hypothèses, mais à examiner globalement la stabilité et la faiblesse des écarts prévision-réalisation sur un ensemble de parcelles variées pour que le champ des combinaisons possibles du jeu des hypothèses successives soit suffisamment exploré.

A cet égard, l'examen des taux de réussite des fleurs montre l'existence de deux populations de parcelles :

- celles, les plus nombreuses, pour lesquelles le modèle prévoyait correctement les ordres de grandeur,
- celles qui mettent en défaut la prévision.

Or, dans ce dernier cas, l'analyse des conditions de croissance suggère une explication très plausible : un défaut de nutrition azotée pour les parcelles de la première année, et une sécheresse pour celles de la seconde.

Non seulement ces parcelles n'étaient pas, de ce fait, dans le domaine d'application du modèle défini par Philippe LETERME, mais c'est, précisément, le désaccord qui a conduit à une approche plus poussée, à l'analyse des résidus. On trouve ici un exemple typique de l'utilisation souhaitable de la modélisation telle qu'elle est mise en œuvre à la Chaire d'Agronomie, entre autres dans le diagnostic au champ (MANICHON, SEBILLOTTE, 1973 ; MEYNARD, SEBILLOTTE, 1982 ; MEYNARD, thèse en cours).

L'examen du nombre de grains par silique, non seulement renforce les hypothèses précédentes sur la nutrition azotée et hydrique, mais autorise une estimation des coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  qui pourra, à son tour, être testée ultérieurement.

En effet, on constate une relative stabilité des liaisons linéaires attendues et observées entre les deux années dont, pourtant, le climat est contrasté. Il en résulte qu'il devient possible de cerner, pour chaque campagne, le facteur limitant principal du nombre de grains.

La prévision du rendement s'avère excellente pour l'une des petites régions étudiées une des deux années, un biais systématique de 4 à 5 quintaux apparaît pour les autres parcelles.

L'analyse détaillée de leurs situations suggère une efficacité « insuffisante » du rayonnement solaire qui semble renvoyer aux conditions hydriques ayant prévalu durant ou en fin de cycle : la perte d'efficacité est cohérente avec la valeur du déficit climatique. Si cette hypothèse est en accord avec des résultats expérimentaux examinés au début de la thèse, l'absence de contrôle du milieu suffisamment fin dans les parcelles de l'Observatoire Colza ne permet pas d'être affirmatif.

Ainsi ce retour au terrain après une phase de modélisation, de travail expérimental et grâce à l'existence de cet

observatoire Colza du CETIOM confirme la plausibilité des modèles proposés et le rôle primordial, dans les variations de rendement du colza d'hiver, des conditions climatiques, rayonnement et température, au printemps.

\* Pour l'Agronome, les questions sont toujours posées à l'échelle du peuplement végétal, en gros celle de la parcelle. Il a donc à faire face à une réalité complexe, soumise aux aléas du climat et des techniques, qu'il faut aborder dans sa complexité-même. S'il lui est souvent nécessaire de descendre très bas, l'Agronome doit obligatoirement « revenir » à son échelle de départ : la thèse de Philippe LETERME en est un bon exemple.

Par ailleurs, qu'il s'agisse de diagnostic cultural ou de conseil à donner, l'Agronome ne peut disposer d'une batterie très riche de variables explicatives ou de commandes. Pour être opératoire, il doit souvent simplifier considérablement ses formulations.

Pour ces différentes raisons, l'Agronome sera toujours partagé entre le souci de complexification et celui de simplification. C'est pourquoi il est un adepte de la modélisation, non par mode, mais par nécessité. De ce fait, il peut simplifier, mais il ne faut pas en conclure que sa démarche est simpliste. L'Agronome moderne définit, en permanence, à travers les séries d'hypothèses secondaires qu'il doit faire pour construire ses modèles, des domaines d'extrapolation. Il localise, régionalise des connaissances théoriques fragmentaires qu'il a combinées pour répondre aux questions que lui pose son échelle de travail.

C'est bien parce qu'il aura une profonde connaissance mais aussi une grande intuition du fonctionnement du champ cultivé que l'Agronome saura comment combiner, négliger... Mais c'est aussi à cause de son incessant retour au terrain, lui-même de mieux en mieux observé et analysé, au moins dans les démarches de recherches. André FLEURY a su communiquer ces qualités à Philippe LETERME.

J'ai utilisé le vocable plausibilité. Il me paraît essentiel. Etant donné la complexité de notre domaine de connaissance et d'action, il sera souvent impossible de faire autrement que d'accroître la plausibilité d'un résultat ou de le garder au nom de la plausibilité théorique.

La plausibilité c'est le pendant moderne de la démarche de PASTEUR voulant démontrer l'inanité de la théorie de la génération spontanée de manière de plus en plus pure, c'est-à-dire en retirant progressivement à l'interlocuteur de mauvaise foi ses arguments.

L'Agronome moderne se doit d'être « son avocat du diable ». S'il accepte qu'au nom du plausible, on puisse progresser dans les connaissances et agir, il ne le fait qu'à l'issue d'une critique en règle de ses démarches. D'où l'importance croissante, et qui parfois étonne, de la méthodologie pour cette discipline.

Produire un fait n'est guère coûteux, mais produire un résultat, c'est-à-dire un fait interprété, relié est autrement plus compliqué (SEBILLOTTE, 1978).

A cet égard, il est regrettable que beaucoup de travaux, par exemple avec des éléments marqués dont on étudie la répartition entre puits ou le devenir qualitatif (CARLSON, BRUN, 1985) ne tiennent pas compte des stades de développement et de croissance des organes. On se contente de parler de date calendaire pour l'application du traitement. C'est un autre intérêt du travail de Philippe LETERME.

ME que de permettre une meilleure définition des traitements expérimentaux par les indications qu'il apporte sur l'évolution dans le temps des modalités de fonctionnement des siliques.

\* Le rôle des modèles suffisamment élaborés pour l'action sur le terrain est encore beaucoup trop négligé. Un modèle régionalisé, c'est une référence au sens plein du terme, c'est-à-dire simultanément :

un « butoir » par rapport auquel on peut se caler pour émettre des diagnostics,

un « guide » pour agir grâce au pronostic qu'il rend possible.

Mais dans les deux cas, il faut disposer des informations pertinentes sur le milieu.

Actuellement une prise de conscience s'opère en France sur ce que devrait être l'activité « agronomique » des techniciens du développement, mais combien lente, hésitante, prise dans une contradiction fondamentale : il faut changer, mais n'a-t-on pas le droit d'espérer un miracle ?

Complètement déformée par des décennies de vulgarisation de type SVP, la communauté agricole ne parvient pas, ou si peu, à comprendre que sur le terrain le conseil, l'action exigent une capacité croissante à interpréter « ce qui se passe » dans les champs, qu'il s'agisse de l'analyse des effets d'une innovation technique (SEBILLOTTE, 1975) ou d'une année dite exceptionnelle (MASLE, 1985).

Cela suppose un changement radical des mentalités. L'opération Relance Agronomique du Ministère de l'Agriculture a, pour partie, cette ambition. Mais il faut absolument (SEBILLOTTE, 1982) :

— d'une part, coordonner étroitement les différentes activités agronomiques dans les régions pour produire de la « théorie régionalisée » ;

— d'autre part, mettre en place de véritables réseaux de références.

A cet égard l'Observatoire Colza est remarquable. Mais soyons clair : sans un important effort de théorisation de l'élaboration du rendement du colza, cet investissement du CETIOM serait peu valorisé (1). Il est donc impérieux :

que se resserrent les relations entre les organismes de recherche, les Instituts Techniques et les organismes de développement,

que les programmes aient des bases scientifiques et correspondent à de vrais problèmes,

qu'enfin on admette la nécessité du travail de base qu'est celui de la mise en place et de l'entretien d'un réseau de références.

Combien de personnes pensent encore que l'on va régler rapidement un problème et passer à autre chose ! Tant qu'une culture sera présente, il faudra **entretenir les références correspondantes**. Il n'y a pas de production compétitive sans la recherche.

\*  
\* \*

En conclusion et avant de laisser, Lecteurs, apprécier par vous-mêmes cet excellent travail, il me reste à remercier le CETIOM et tout particulièrement son directeur, Monsieur CHONE. Le remercier, bien sûr, de son soutien et de la publication de cette thèse dans le cadre de l'excellente revue qu'est le Bulletin du CETIOM. Mais au nom de la Chaire d'Agronomie et en mon nom propre, je voudrais aussi, à cette occasion, le remercier, lui et ses ingénieurs, de la qualité de l'esprit qui a toujours prévalu dans les nombreux travaux que nous avons menés ensemble.

(1) L'esprit des RNED est légèrement différent mais le RNED Céréales montre bien la nécessité d'une forte base théorique.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOIFFIN J., SEBILLOTTE M. 1976** — L'essai « Rotation culturale » de MONTLUEL (Ain). I — Douze années d'expérimentation sur les systèmes de culture. II — Le Maïs. III — Les adventices. IV — L'évolution du sol. « L'Ain Agricole » 13/4, 27/4, 4/5, 18/5/1976.
- BOIFFIN J., POUZET A., ROLLIER M. 1980** — Un siècle d'évolution du colza en France : surfaces, rendements, maîtrise technique. Informations Techniques, 70-III, 11-32.
- BOIFFIN J., FABRE B., GAUTRONNEAU Y., SEBILLOTTE M. 1981** — Les risques de mauvaise levée du colza d'hiver en terre battante. Analyse d'une expérimentation de longue durée en vue de leur prévision. Informations Techniques 73-I, 12-28.
- CARLSON D.R., BRUN W.A. 1985** — Effect of the reproductive sink on 14C-assimilate partitioning between starch and water-soluble compounds in soybean leaves. Crop Science, 25, 283-288.
- HENIN S., SEBILLOTTE M. 1962** — Si nous parlions Assolement. Etude FNCETA N° 783. Bull. FNCE-TA, Paris.
- HODGSON A.S. 1979** — Rapeseed adaptation in Northern New South Wales. III — Yield, yield components and grain quality of Brassica campestris and Brassica napus in relation to planting date. Aust. J. Agric. Res., 30, 19-27.
- LITTLETON E.J., DENNETT M.D., MONTEITH J.L., ELSTOW J. 1979** — The growth and development of cowpeas (*Vigna unguiculata*) under tropical field conditions. 1) Leaf area ; 2) Accumulation and partition of dry weight ; 3) Photosynthesis of leaves and pods. J. Agric. Sci. Camb., 93(2), 291-320 ; 97(3), 539-550.
- MANICHON H., SEBILLOTTE M. 1973** — Etude de la monoculture du Maïs. Résultat d'une enquête agronomique dans les régions de GARLIN et de NAVARRENX (Pyrénées Atlantiques). Chaire d'Agronomie INA-PG, 140 p.
- MASLE Josette 1985** — Élaboration du nombre de grains potentiel d'un peulement de Blé d'hiver. Séance de l'Acad. Agric. Fr., (29/05/85).
- MEYNARD J.M., SEBILLOTTE M. 1982** — Diagnostic sur les causes de variation du rendement du blé dans une petite région. 23ème Colloque SFP-INRA « La Fatigue des Sols », PARIS, 13 p.
- SEBILLOTTE M. 1967** — Compétition entre blé et graminées adventices. Rôle des rotations culturales. Acad. Agric. Fr., 1374-1388.
- SEBILLOTTE M. 1970** — Successions culturales, semailles, travail du sol. Rapport général aux Journées Internationales sur le Colza. PARIS, 26-30/05/70.
- SEBILLOTTE M. 1975** — Comment aborder et suivre l'introduction dans un système de culture de nouveaux procédés de travail du sol. N° Spécial BTI « Travail du Sol », N° 302-303, 555-567.
- SEBILLOTTE M. 1978** — La collecte des références et les progrès de la connaissance agronomique. In : « Exigences nouvelles pour l'Agriculture. Les systèmes de culture pourront-ils s'adapter ? ». ADEPRINA-Chaire d'Agronomie. INA-PG, décembre 1978.
- SEBILLOTTE M. 1982** — Action des organismes nationaux de recherche, de formation et de développement. Rapport du Groupe « Plantes de grande culture ». Etats Généraux du Développement Agricole. Ministère de l'Agriculture, PARIS, 41 p.
- SINCLAIR T.R., de WIT C.T. 1976** — Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield. Agron. J., 68, 319-324.
- THURLING N. 1974** — Morphophysiological determinants of yield on rapeseed (*Brassica napus* and *Brassica campestris*). II — Yield components. Aust. J. Agric. Res., 25, 711-721.

## AVANT-PROPOS

Que toutes les personnes qui ont participé au travail présenté dans ce mémoire, trouvent ici l'expression de ma reconnaissance.

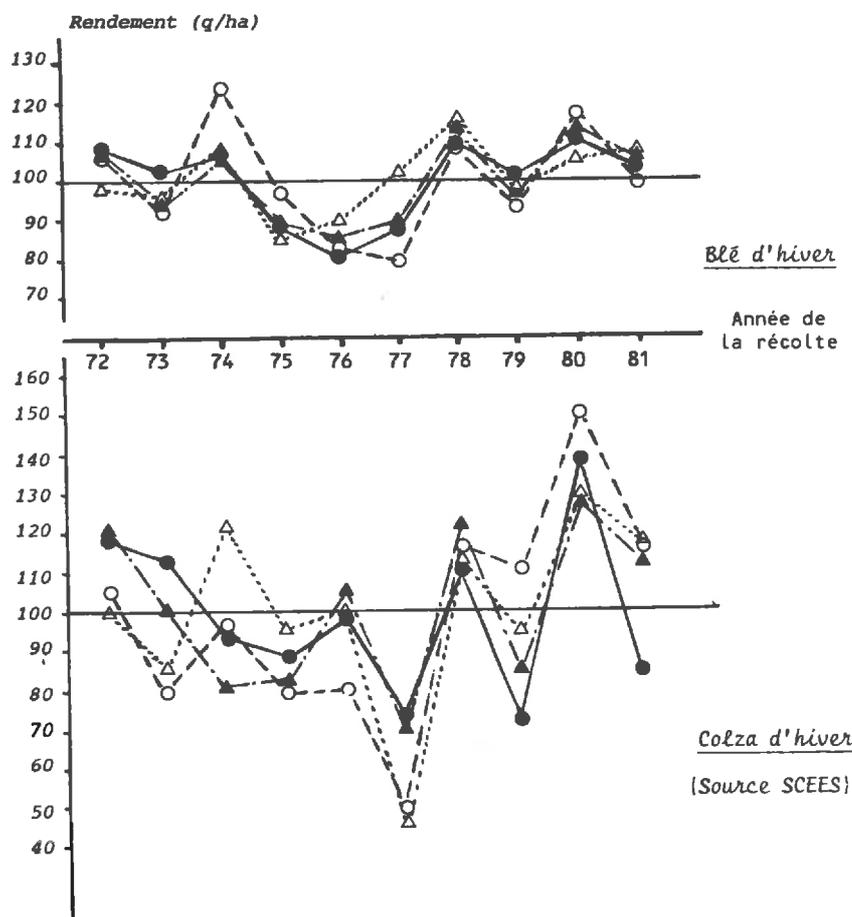
Je tiens à remercier tout particulièrement :

- Monsieur FLEURY, Maître de Conférences à l'INA-PG, qui a dirigé ce travail et dont l'exigence, ainsi que la profonde connaissance des lois de fonctionnement des peuplements végétaux m'ont considérablement aidé.
  - Monsieur SEBILLOTTE, Professeur à l'INA-PG, et l'ensemble de l'équipe qu'il anime. Ils m'ont permis de mener à bien cette thèse en me soulageant d'un certain nombre d'autres tâches. De plus, les multiples occasions de confrontation qu'ils m'ont offertes ont été pour moi la source d'un enrichissement permanent. Enfin, le texte final doit beaucoup à leurs critiques et suggestions.
  - Le Centre Technique Interprofessionnel des Oléagineux Métropolitains (CETIOM), en particulier son Directeur, Monsieur CHONE, pour avoir participé au financement de ce travail et pour m'avoir gracieusement donné accès aux résultats de l'Observatoire Colza, et Monsieur ROLLIER, aujourd'hui Directeur technique du groupe RUSTICA, qui m'a fait bénéficier de sa grande expérience de la culture du colza.
  - Monsieur ROBELIN, Directeur de la Station d'Agronomie INRA de CLERMONT-FERRAND, pour l'intérêt soutenu dont il a fait preuve depuis le début de ce travail et pour avoir accepté la tâche de rapporteur.
  - Monsieur BOURDU, Professeur d'Université à la Faculté des Sciences d'ORSAY, d'avoir bien voulu participer au jury.
- Je remercie, enfin, toutes les personnes qui à DIJON et à GRIGNON ont rendu possible la réalisation de ce travail :
- Messieurs ESTRAGNAT, PICQ et RAIMBAUD, qui m'ont accueilli dans la Station Expérimentale du CETIOM de DIJON, ainsi que Monsieur et Madame NOIROT, les agriculteurs chez qui étaient implantés les essais et qui m'ont témoigné beaucoup de gentillesse.
  - Monsieur THORE, Responsable de l'Observatoire Colza du CETIOM, qui m'en a livré les résultats et qui, grâce à sa collaboration, en a rendu possible l'interprétation.
  - L'équipe du Centre Expérimental de la Chaire d'Agronomie de l'INA-PG et son Responsable Monsieur TROIZIER, qui ont mis en place les dispositifs expérimentaux et participé à leur suivi.
  - Monsieur BUISSON, Technicien de l'INRA, pour m'avoir aidé dans le traitement informatique des informations recueillies.

# INTRODUCTION

Le colza (*Brassica napus* L.) peut jouer un rôle important dans la réduction de la dépendance nationale en matière grasse et protéines (MORICE, 1979). En effet, les principaux problèmes liés à l'utilisation de ce produit sont résolus (acide érucique pour l'huile), ou en passe de l'être (thioglucosinolates pour les tourteaux) : selon BRET-

TE et al (1983), l'apparition des variétés de type 00, et la pratique du dépelliculage devraient entraîner une augmentation importante de l'utilisation des tourteaux de colza en alimentation animale et corrélativement une diminution des importations en soja.



		Coefficients de variation (%)	
		Blé d'hiver	Colza d'hiver
●—●	Région Centre	10,8	20,8
○—○	"" Bourgogne	14,3	27,5
△—△	"" Lorraine	9,0	23,9
▲—▲	"" Poitou-Charentes	10,3	22,9

Indice 100 : Rendement moyen obtenu pour chaque culture dans chaque région entre 1972 et 1981

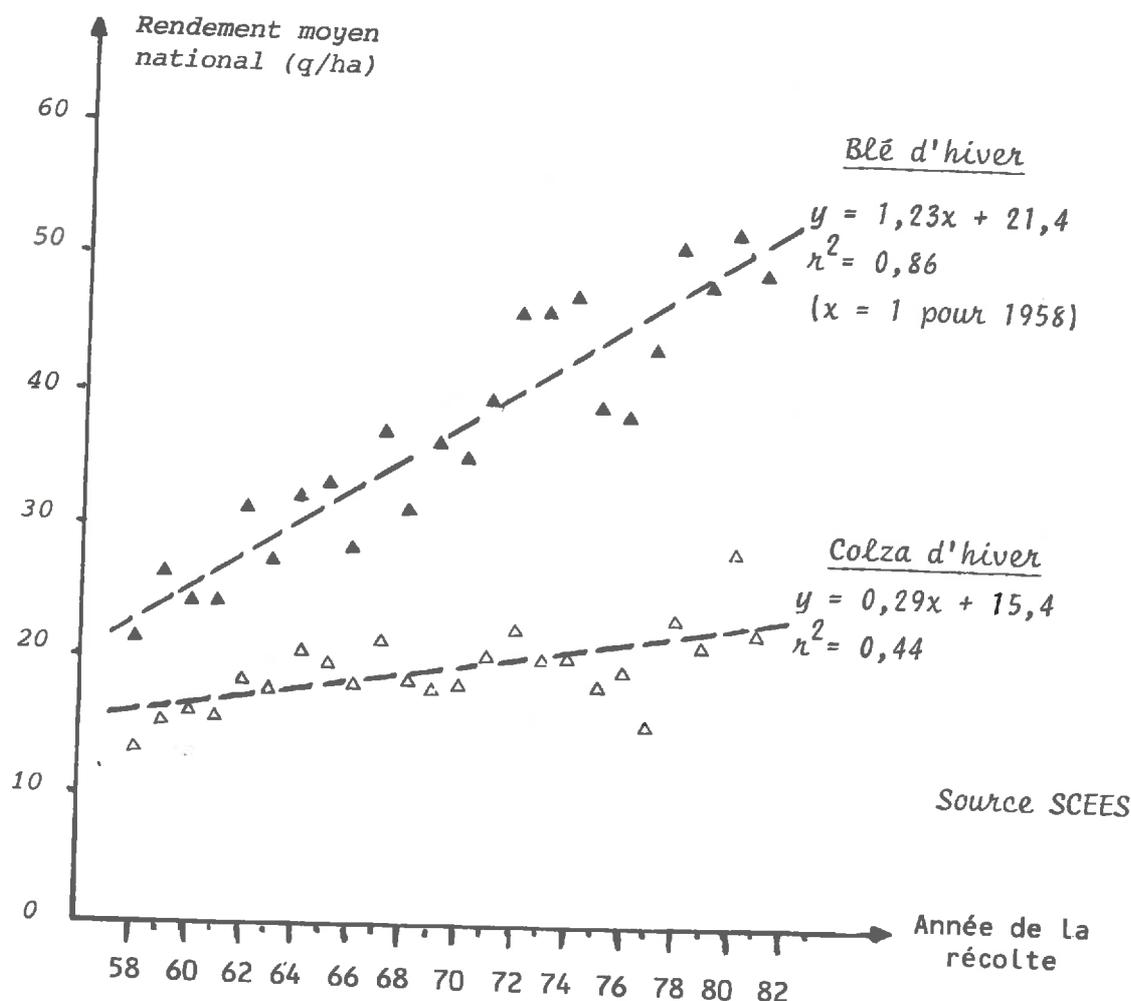
**FIGURE 1 - VARIABILITE INTERANNUELLE DES RENDEMENTS EN BLE D'HIVER ET COLZA D'HIVER DANS QUATRE REGIONS**

Sur le plan agronomique, le colza d'hiver (1) permet de valoriser mieux que ne le font les cultures d'été, les terres à faible réserve utile, notamment dans les régions où des sécheresses estivales sont fréquentes ; dans ces situations, il constitue une tête de rotation intéressante, s'avérant un meilleur précédent à blé qu'une céréale (SEBILLOTTE, 1970).

(1) En 1983, les variétés d'hiver représentent 98,5 % des surfaces emblavées en colza (CHONE, 1983)

Par ailleurs, son insertion dans les systèmes de production céréalières est facile : il n'exige pas de matériel spécifique et la position de son cycle (semis et récolte précoce par rapport aux céréales) permet de résoudre des problèmes de calendrier de travail.

On peut donc se demander pourquoi le colza n'est pas plus répandu : en 1979, seule une exploitation sur vingt-cinq cultive du colza, alors que deux sur trois font du blé (CHONE, 1979), et en 1982, cette culture ne met en jeu que 3 % à peine des terres labourables en France (CHONE, 1983).



Rendement moyen de la période, indiqué par la tendance :

BLE : 36,8 q/ha ; COLZA : 19,0 q/ha

Progression tendancielle :

BLE : + 1,23 q/ha/an, soit + 3,3% ; COLZA : 0,29 q/ha/an, soit + 1,5%

FIGURE 2 - PROGRESSION DES RENDEMENTS MOYENS NATIONAUX EN BLE D'HIVER ET COLZA D'HIVER DE 1958 à 1981

Un élément de réponse réside dans la très grande irrégularité des rendements. La fig. 1 présente, pour quatre régions très productrices de colza d'hiver, la variabilité interannuelle comparée des rendements moyens obtenus en blé d'hiver et colza d'hiver. Cette variabilité apparaît en moyenne sur cette période deux fois plus forte pour le colza d'hiver. On retrouve cette différence quand on considère l'évolution des rendements moyens nationaux (fig. 2) : la variabilité interannuelle des rendements du colza, mesurée d'après la variance résiduelle non expliquée par la progression moyenne des rendements, représente près de 55 % de la variance totale calculée sur la période 1958-81. Dans le cas du blé, elle n'est que de 14 %.

Cette irrégularité des rendements entraîne des résultats économiques aléatoires, compte tenu du niveau élevé et comparativement plus stable des charges de production. Cela dissuade les agriculteurs d'attribuer une place importante à cette culture dans les exploitations.

D'autre part, la progression des rendements moyens avec le temps s'avère très faible pour le colza. En moyenne, sur la période 1958-81, elle est de 1,5 % par an, contre plus de 3 % pour le blé. Si on pense que l'évolution des rendements en blé résulte, à part sensiblement égale, des progrès agronomiques et génétiques (SEBILLOTTE, 1980), il n'en est pas de même pour le colza où c'est essentiellement l'amélioration variétale qui a permis l'augmentation des rendements (BOIFFIN et al, 1980).

La faible progression des rendements et leur très forte irrégularité non maîtrisée ont pour raison majeure la méconnaissance agronomique du fonctionnement du peuplement du colza.

Le schéma d'élaboration du rendement (SEBILLOTTE, 1978) constitue un outil d'analyse théorique du fonctionnement du peuplement au sein du milieu. Il explicite la nature et les modalités d'action des facteurs et conditions susceptibles d'intervenir dans la formation du rendement (BOIFFIN et al, 1981). La fig. 3 présente un tel schéma élaboré pour le blé d'hiver et qui a été utilisé dans le cadre d'un protocole d'étude adapté à la résolution d'un problème technique régional.

Comme l'écrit SEBILLOTTE (1978) :

« Un tel schéma n'a pas seulement une valeur pour la présentation des connaissances, bien que celle-ci soit déjà très utile par exemple pour en réaliser une modélisation, mais il a aussi une double valeur heuristique : d'une part il permet de déterminer les observations, les mesures qui doivent être réalisées pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème cultivé, émettre un diagnostic cultural et donc déterminer les modalités d'action des techniques culturales, d'autre part, étant structuré, il met en évidence les points sur lesquels les connaissances sont insuffisantes tout en orientant les recherches à entreprendre.

On décrit ainsi, dans un schéma d'élaboration du rendement, le fonctionnement au cours du temps du système constitué par le champ cultivé de la même manière que l'on décrirait le fonctionnement d'un moteur ».

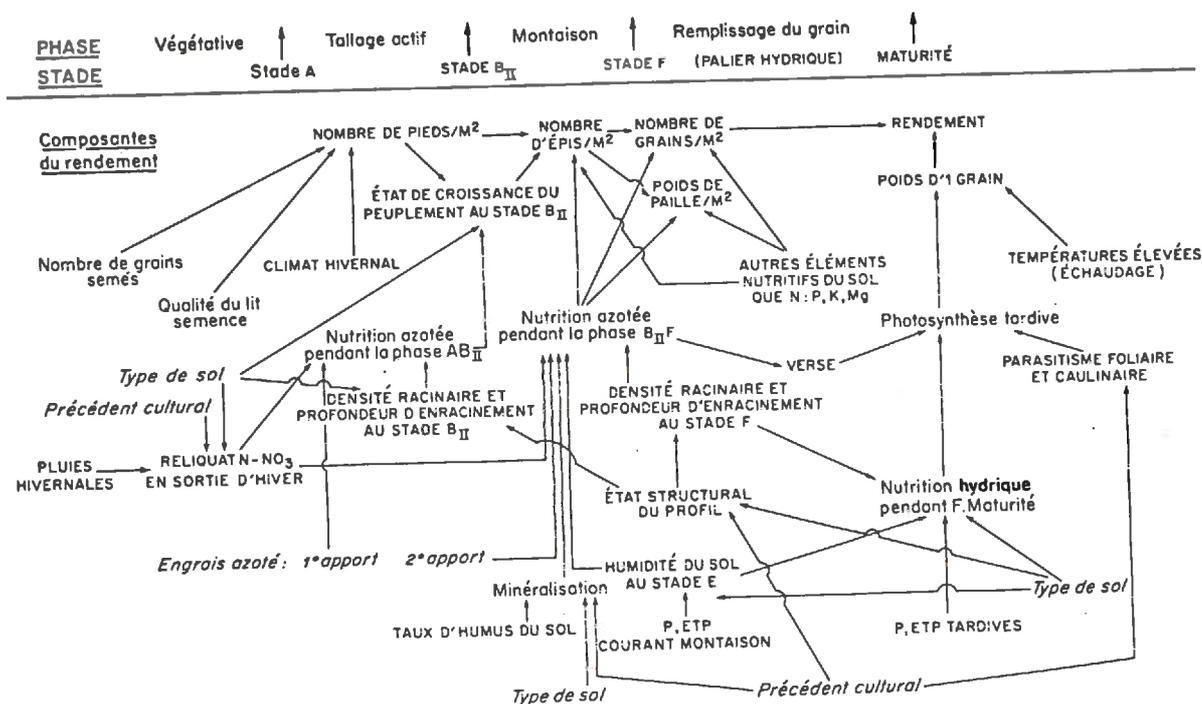
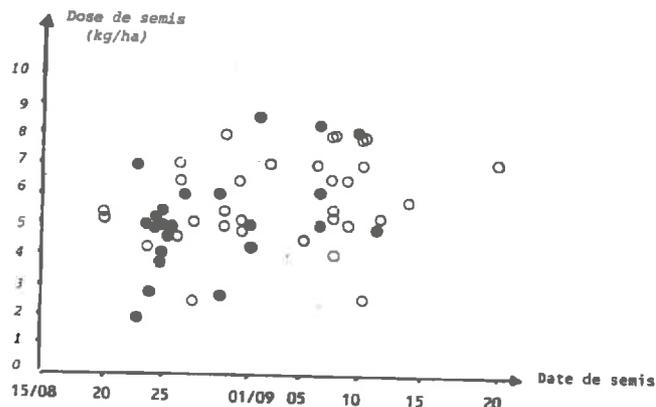


FIGURE 3 - EXEMPLE DE SCHEMA D'ELABORATION DU RENDEMENT :  
LE BLE D'HIVER EN CHAMPAGNE CRAYEUSE  
(in BOIFFIN et al, 1981)

Un tel outil n'existe pas pour le colza d'hiver. De ce fait, l'analyse des rendements réalisés, la formulation de diagnostics culturaux et l'expression de recommandations techniques s'avèrent difficiles. Comment, par exemple, interpréter la grande variabilité des pratiques des agriculteurs constatée à propos de l'implantation ou de la fertilisation azotée, telle qu'elle apparaît à la fig. 4 pour des agriculteurs de la Côte d'Or en 1982/83 et 1983/84 (THORE, 1984-a et b) ?

FIGURE 4 - EXEMPLE DE VARIABILITE DES TECHNIQUES CULTURALES APPLIQUEES AU COLZA D'HIVER DANS LA REGION DE DIJON



● Campagne 1982-83  
○ Campagne 1983-84

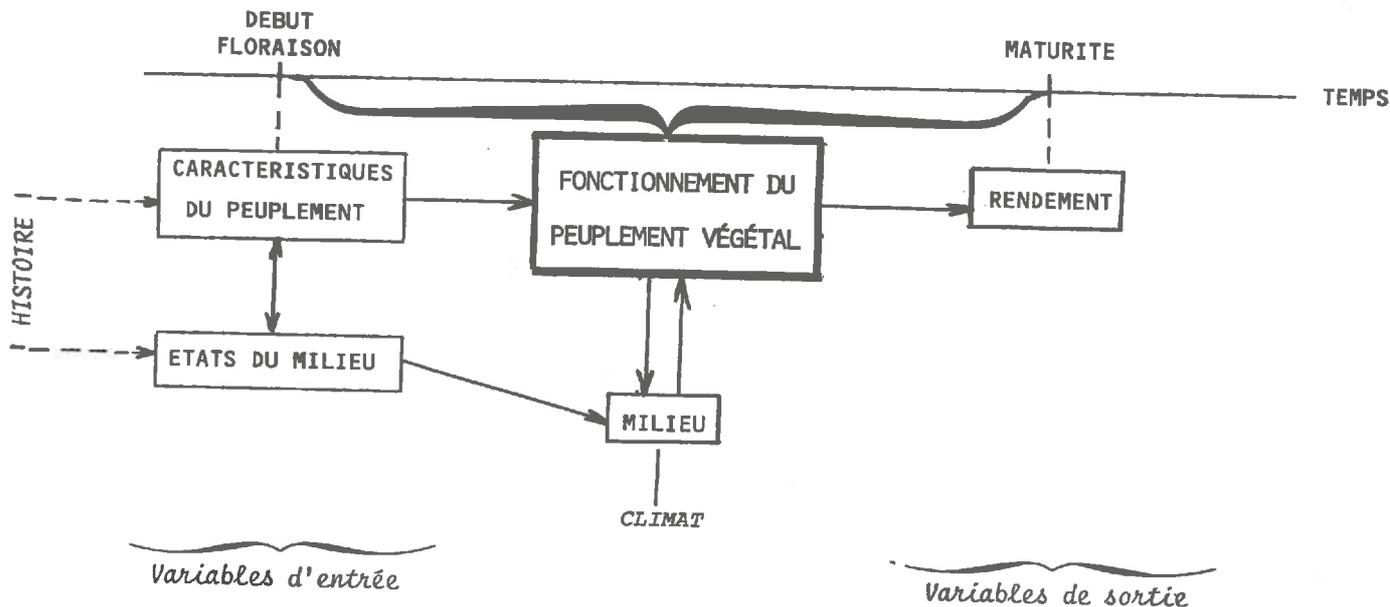
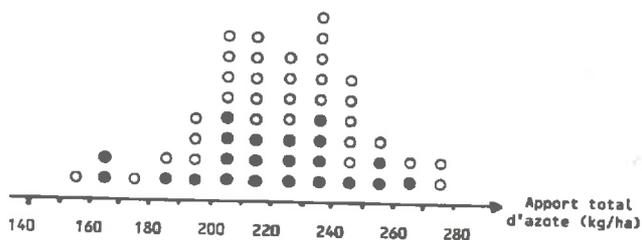


FIGURE 5 - LE CHAMP D'ETUDE

Les analyses du rendement pratiquées pour le blé, le maïs ont montré la pertinence de distinguer deux phases dans le cycle de ces cultures :

- la phase post-fécondation où se forme physiquement le rendement,
- l'ensemble des phases antérieures conduisant à la mise en place des fleurs et des systèmes assurant l'interception des facteurs de croissance (rayonnement, éléments minéraux, eau).

Nous avons procédé de la même façon pour le colza d'hiver en distinguant deux grandes périodes dans le cycle de la culture :

- La première, s'étendant du semis à la floraison, à l'issue de laquelle est fixé un potentiel de production exprimable par le nombre de fleurs produites par unité de surface ;
- la seconde, de la floraison à la récolte, durant laquelle le potentiel précédemment fixé se transforme en un rendement réel. Cette transformation est la résultante de trois processus :
  - . Le passage de la fleur à la silique, qui détermine le nombre de fruits produits,
  - . La détermination du nombre de grains par silique,
  - . L'accumulation de matière sèche dans ces grains.

Ces deux phases ne sont pas indépendantes. Il est probable que :

- . les caractéristiques des peuplements à l'issue de la première phase interviennent directement sur le déroulement de la seconde ;
- . elles interviennent aussi indirectement par l'état du milieu à l'issue de la première phase, qui dépend des pratiques de l'agriculteur et du fonctionnement du peuplement durant cette première phase.

Ne pouvant prétendre étudier, dans le cadre de ce mémoire, l'intégralité du cycle de la culture, nous avons décidé de limiter notre étude à la seconde phase. Ce choix se justifie par :

### Des raisons d'ordre méthodologique

Notre objectif premier est de comprendre le niveau du rendement obtenu dans une parcelle. Il apparaît nécessaire de commencer par analyser l'ensemble des mécanismes intervenant à la fin du processus de production, les variables d'entrée étant les caractéristiques du système Plante-Milieu au début de la phase considérée. Si l'on avait étudié la première phase du cycle de la culture, il aurait en effet été difficile de rapprocher les résultats obtenus du rendement, faute de connaître les événements susceptibles de se dérouler dans la seconde phase, notamment l'ensemble des compensations intervenant au sein du peuplement végétal.

### Des raisons d'ordre pratique

La floraison et la période de remplissage des grains sont susceptibles d'être notablement perturbées par de nombreux facteurs et conditions :

- sécheresse en fin de cycle (beaucoup de colzas sont cultivés en France, sur des terrains à faible réserve utile),
- attaques cryptogamiques et entomologiques,
- problèmes des périodes de froid entraînant du gel durant la floraison.

La fréquence des facteurs limitants reconnus à partir du début de la floraison légitime le choix de cette période. Ce n'est en effet qu'après avoir mis en évidence les règles de fonctionnement du peuplement durant cette période, qu'il sera possible d'analyser l'impact sur le rendement de ces facteurs limitants.

*L'objet de ce mémoire est d'étudier l'ensemble des règles de fonctionnement du peuplement qui, dans un milieu et sous un climat donnés, et compte tenu de son état observé à la floraison, conduit au rendement. La fig. 5 présente, de façon très schématique, notre champ d'étude.*

La connaissance de ces règles est un préalable nécessaire à la construction d'un schéma d'élaboration du rendement tel qu'il a été défini précédemment.

L'objectif que nous nous assignons a d'emblée un certain nombre de répercussions méthodologiques :

• Nous voulons mettre en évidence les lois de fonctionnement qui président au processus de production de grain, afin que, ultérieurement, elles puissent servir de référence pour porter un diagnostic quant à l'occurrence d'effet d'un facteur limitant. Il est donc nécessaire, pour les établir, de se situer en conditions non limitantes de la croissance et du développement. Ces lois décriront donc le processus d'élaboration de la production potentielle, le seul facteur limitant étant constitué par la lumière.

• Notre objet d'étude est le champ cultivé. En effet, selon SEBILLOTTE (1974), l'agronome s'intéresse aux relations du peuplement végétal avec le sol et le climat, considérés comme un ensemble. Cet ensemble est soumis à des facteurs aléatoires que l'on ne peut étudier qu'à partir de la situation au champ. Cela a deux répercussions :

- Tout d'abord, nous travaillerons à l'échelle du champ. Même si l'on est amené à travailler à une autre échelle, celle de la plante ou de l'organe, nous nous efforcerons de revenir à celle du peuplement. Cela nous conduira à étudier les conditions permettant le changement d'échelle et le retour au champ cultivé.
- Nous nous cantonnerons à l'étude des phénomènes macroscopiques affectant l'état ou la forme de l'objet étudié (dimensions, morphologie). C'est au sein de ces phénomènes que l'on cherchera des relations, qui du fait de leur stabilité et de leur sens par rapport à ce que l'on connaît de la biologie de la plante, seront qualifiées de lois de fonctionnement.

Les causes premières des phénomènes observés, ainsi que les médiateurs responsables des relations enregistrées ne seront pas analysées : nous considérerons le niveau d'organisation où se manifestent ces agents comme une boîte noire (MOLES, cité par SEBILLOTTE, 1974) n'étant pas susceptible de constituer un facteur de variation dans la mesure où les conditions de culture que nous appliquerons préservent l'homéostasie de la plante, c'est-à-dire la stabilité des différentes constantes physiologiques. Nous ne vérifierons pas directement cette hypothèse, nous nous contenterons de l'admettre tant que l'interprétation des résultats obtenus ne nécessite pas son rejet.

## ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

### PRÉAMBULE

Afin d'affiner notre problématique, nous avons été conduit à utiliser plusieurs « types » de travaux se différenciant par la nature des plantes étudiées et le type d'approche utilisée par les auteurs. On peut en effet distinguer :

#### . Sur colza

— de nombreux travaux descriptifs faisant état d'observations concernant l'effet de techniques culturales sur le rendement des cultures. Ces travaux sont menés au champ, mais bien souvent la faible caractérisation du milieu les rend difficilement utilisables pour accéder à une certaine compréhension du fonctionnement des peuplements cultivés. Nous n'avons donc pu les utiliser de façon très intense.

— à côté de ces travaux, existe un assez grand nombre de résultats d'expérimentations se voulant davantage explicatifs. Ce sont ces données qui font le « gros » de nos références bibliographiques mais, outre le fait qu'elles portent souvent sur colza de printemps, le problème réside dans l'échelle d'appréhension des phénomènes : celle-ci est rarement celle du champ, parfois celle de la plante entière et plus souvent celle de l'organe.

#### . Sur d'autres espèces

Nous avons parfois utilisé ces références pour émettre certaines hypothèses de fonctionnement et pour cela, nous avons considéré comme utiles à notre sujet les résultats obtenus sur des plantes présentant des analogies tant sur le plan de l'anatomie (plantes à gousse par exemple) que sur celui des phénomènes caractérisant le fonctionnement des peuplements (l'avortement de gousses notamment). Ainsi nous avons été conduit à nous intéresser aux légumineuses à graines : haricot, pois et soja principalement.

Nous avons, par ailleurs, utilisé des renseignements concernant des espèces très différentes quand ceux-ci étaient relatifs à des caractéristiques très générales du fonctionnement des plantes cultivées.

L'étude bibliographique, que nous allons présenter, s'articule autour de deux parties d'inégale importance :

— Dans un premier temps, nous présenterons un aperçu des principaux phénomènes de croissance et de développement se déroulant avant la floraison. Cette partie a pour but essentiel de situer dans l'histoire du peuplement la phase qui nous intéresse plus particulièrement.

— Cette phase, qui commence à la floraison, fait l'objet de la seconde partie de l'étude bibliographique.

### 1 – DU SEMIS A LA FLORAISON

Cette période du cycle est présentée de façon schématique dans la fig. 6. Nous avons figuré au long d'un axe des temps :

- . la succession des phénomènes de croissance et de développement,
- . en regard de cette succession, les facteurs d'action et sources de variation éventuelles.

Cette présentation étant très simplifiée, on pourra se reporter à l'Annexe 1 pour avoir plus de détails.

### 2 – LA PRODUCTION DE SILIQUES ET DE GRAINES PAR LE PEUPEMENT

La production de fleurs est étalée dans le temps. De nombreux auteurs — TAYO (1973), ALLEN et MORGAN (1975), TAYO et MORGAN (1975) MENDHAM et al (1981-a) — observent que ce sont les dernières fleurs épanouies qui présentent les plus forts taux d'avortement. TAYO et MORGAN (1975) soulignent que 75 % des siliques présentes à la récolte proviennent des fleurs produites pendant les onze premiers jours de la floraison.

Outre le plus ou moins fort pourcentage d'avortements, les caractéristiques des siliques s'avèrent modifiées selon la date d'anthèse de la fleur-mère. Au sein d'une inflorescence, ce sont les siliques en position apicale, issues donc des fleurs les plus tardives, qui ont le plus faible nombre de grains (TAYO, 1973). Au niveau de la plante entière, on observe un effet lié au rang de l'inflorescence traduisant la plus ou moins grande tardivité de la floraison. BOELCKE (1979), PECHAN et al (1980) observent que c'est l'inflorescence principale, première à fleurir, qui a les composantes de production les plus fortes (avortement minimum, nombre de grains par silique maximum). RAHMAN et BECHYNE (1972) arrivent aux mêmes conclusions sur une espèce voisine *Brassica carinata*.

*La dégradation, avec le temps, des caractéristiques de la production des fleurs et des siliques apparaît donc comme un phénomène général.*

Beaucoup de chercheurs (CLARKE, 1977 ; MENDHAM et al, 1981-a ; THURLING, 1974-a, inter alia) font état d'une diminution importante de la surface foliaire du colza durant la floraison. Il est probable que ceci entraîne une diminution de l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> et, in fine, une diminution de la vitesse de croissance des plantes, responsable de l'augmentation dans le temps de l'avorte-

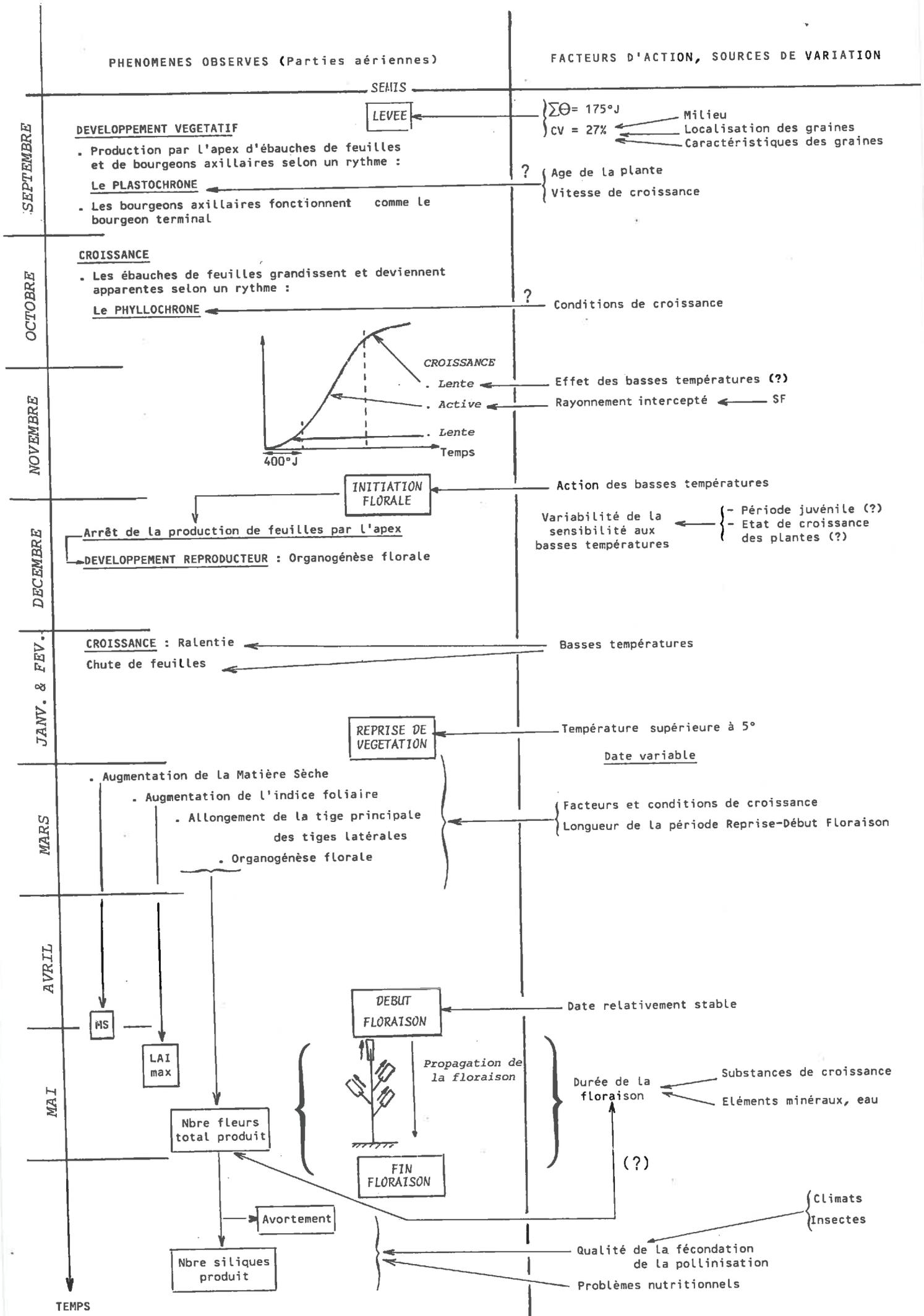


FIGURE 6 - PRESENTATION SCHEMATIQUE DE LA CROISSANCE & DU DEVELOPPEMENT DU COLZA D'HIVER DU SEMIS A LA FIN FLORAIS

ment et de la diminution du nombre de grains. En effet, MEADLEY et MILBOURN (1971) montrent sur le pois que la source principale de croissance des gousses et des graines qui y sont contenues, est constituée par la translocation des photosynthétats produits par les feuilles après la floraison. Par ailleurs, une étude comparative de deux cultivars de colza de printemps (Cresus et Gulle), caractérisés par des surfaces foliaires à la floraison différentes, montre que c'est la variété la plus feuillue qui donne le nombre de siliques par plante et le nombre de grains par silique les plus forts (ALLEN et MORGAN, 1975).

Du fait de ces observations, de nombreuses études ont été menées en vue d'analyser les migrations d'assimilats dans la plante.

FREYMAN et al (1973) sur *Brassica campestris*, BRAR et THIES (1977), MAJOR et al (1978) sur *Brassica napus* ont pu mettre en évidence, en utilisant du gaz carbonique marqué ( $^{14}\text{CO}_2$ ) d'importantes migrations d'assimilats issus de la photosynthèse depuis les feuilles vers les siliques. TAYO (1973) note, par ailleurs, que ces migrations s'effectuent selon des axes privilégiés : si toutes les feuilles concourent à l'alimentation des siliques de l'inflorescence principale, une feuille donnée n'exporte des assimilats que vers les ramifications situées sur sa propre génératrice. Ces unités morphologiques de transferts d'assimilats se rencontrent chez de nombreuses espèces (BONNE-MAIN, 1972). Ainsi pour le soja, les ramifications constituent des systèmes fermés (CALMES et VIALA, 1981). Chez le haricot, TANAKA et FUJITA (1979) soulignent qu'une feuille exporte préférentiellement vers les gousses de la ramification qu'elle axille, mais que ces voies de transferts privilégiées ne sont pas absolues : les transferts depuis une feuille auront d'autres destinations si l'on enlève les gousses de la ramification qu'elle axille.

*De nombreux faits expérimentaux existent donc pour montrer l'existence de migrations d'assimilats depuis les feuilles vers les siliques.*

Il apparaît, par ailleurs, que les assimilats importés par la silique ne restent pas dans ses parois : HOZYO et al (1972), ALLEN et MORGAN (1975) ont pu mettre en évidence des transferts de photosynthétats depuis les parois de la silique vers les graines qu'elle contient. Comme chez le lupin blanc (PATE et al, 1977), les parois des siliques semblent fonctionner comme des organes de stockage transitoire des assimilats carbonés. DIEPENBROCK (1978) arrive aux mêmes conclusions en ce qui concerne l'azote. En cherchant la dynamique de cet élément lors de la formation des graines, il relève que l'azote s'accumule dans les parois avant d'être redistribué aux graines au fur et à mesure de leur croissance. SCOTT et al (1973), TAYO (1973) constatent que si l'approvisionnement en azote des siliques est supérieur aux besoins des graines, celui-ci reste dans les parois et aboutit à la formation de siliques aux parois épaisses.

*Dès sa formation, une silique apparaît donc comme un puits vis-à-vis de la plante pour le carbone, l'azote et, bien évidemment, l'eau.*

Les siliques ne constituent pas l'unique puits durant la floraison : les fleurs restantes et les tiges sont susceptibles d'être des compétiteurs importants (DANIELS et al, 1983).

L'action conjuguée de ces différents puits serait responsable de la chute des feuilles. TANAKA et FUJITA (1979) soulignent, chez le haricot, la chute des feuilles et la diminution du taux de photosynthèse nette des feuilles

restantes, qui apparaissent provoquées par les translocations de composés azotés des feuilles vers les gousses. TAYO (1977) sur le soja remarque que l'ablation des fleurs, donc des gousses susceptibles de devenir des puits, prolonge la durée de vie des feuilles. Il faut enfin noter que la présence de fleurs, puis de siliques en position supérieure du couvert diminue considérablement la quantité de rayonnement arrivant au niveau des feuilles (BILSBORROW et NORTON 1983) : ceci ne peut que contribuer à accélérer la dégradation des termes du bilan carboné des feuilles.

Compte tenu des mécanismes qui viennent d'être évoqués, on comprend la dégradation progressive avec le temps des composantes de la production associées aux organes floraux. Une « génération » donnée de siliques ne peut profiter que de la surface foliaire laissée opérationnelle par la précédente.

Il faut cependant noter que des travaux réalisés sur soja (EGLI et LEGGETT, 1976) montrent que la vitesse de croissance des graines n'est pas reliée strictement à la production contemporaine de photosynthétats. Une certaine quantité d'hydrates de carbone stockés dans la tige peut être mobilisée pour tamponner les écarts entre la production et la demande instantanée de photosynthétats. Il n'est pas exclu qu'un tel phénomène puisse jouer aussi dans le cas du colza.

A côté de ce comportement de puits clairement affirmé, de nombreux travaux montrent que les siliques sont capables de s'auto-alimenter en éléments carbonés. HOZYO et al (1972) en dosant la quantité de chlorophylle contenue dans les siliques, MAJOR (1975) en comptant leurs stomates, démontrent que les siliques sont des organes photosynthétiques. INANAGA et KUMURA (1974) estiment qu'à la mi-floraison les trois quarts de la photosynthèse totale du peuplement sont le fait des tiges, mais surtout des siliques. Dans un premier temps, ALLEN et MORGAN (1972) ont fait l'hypothèse que les siliques photosynthétiques peuvent servir de source de photosynthétats à celles qui ne le sont pas. Ensuite BRAR et THIES (1977), MAJOR et al (1978), CHOMEL (1981) invalident cette hypothèse : le carbone assimilé par une silique reste dans ses parois ou est transféré aux graines qu'elle contient. ALLEN et al (1971) arrivent à la conclusion que les siliques sont autosuffisantes sur le plan du carbone. Cette hypothèse semble confirmée par les résultats de NITSCH (1974), qui montrent que les siliques implantées sur un milieu artificiel ne contenant ni hydrates de carbone, ni vitamines, ni hormones, sont capables de croître.

*D'après ces travaux, une silique apparaît capable de s'auto-alimenter en carbone. Elle fonctionne comme une source vis-à-vis des graines qu'elle contient.*

Nous reviendrons plus loin sur les deux types de comportement —puits et source— adoptés par les siliques.

D'après PECHAN et al (1980), le nombre de grains récoltés dans une silique est déterminé très tôt : dans les quelques jours qui suivent la fécondation. MENDHAM et al (1981-a) confirment ce résultat : ils constatent que l'avortement des ovules se réalise au début de la phase de croissance en longueur des siliques, et dépend du flux d'assimilats carbonés venant alimenter la silique. Ce flux est fonction de l'intensité des transferts et du nombre de siliques en compétition.

On peut se demander, à la lumière des travaux de nombreux physiologistes de la plante, si les flux de trans-

ferts de métabolites ne sont pas aussi fonction du nombre d'ovules fécondés, ou plus généralement de l'intensité de la demande exprimée par les puits. On aurait là un phénomène de régulation du fonctionnement des sources par les puits, tel que le mentionnent THORNE et KOLLER (1974) sur le soja.

BIDWELL (1979) fait remarquer que les migrations d'assimilats vers des sites de stockage, comme des fruits ou des grains, se fait **contre** le gradient de concentration (accumulation) : ces transferts correspondent donc à des mécanismes actifs et impliquent la médiation de substances de croissance, principalement les auxines et les cytokinines. Van STEVENINCK (1957), travaillant sur lupin blanc — plante où l'on retrouve des phénomènes d'abscission de siliques analogues à ceux du colza — fait l'hypothèse que les premières siliques formées émettent une substance inductive de l'abscission des suivantes. Dans une deuxième série d'expériences (van STEVENINCK, 1958), il constate que le remplacement de siliques basales d'une inflorescence par des anti-auxines provoque le même avortement des siliques supérieures que le maintien de ces siliques. Il est difficile de conclure à partir de ces expériences sur la nature du facteur responsable de l'abscission : a-t-on un effet direct de la substance de croissance, ou bien observe-t-on seulement le résultat d'une diversion des métabolites vers l'endroit où est appliquée cette substance ?

CRANE (1964) considère comme à peu près certain que la fécondation et ensuite la présence d'ovules fécondés dans un fruit induisent une synthèse très importante d'auxines et de cytokinines, ainsi que la diversion de métabolites et de substances de croissance synthétisées ailleurs, vers ce lieu de synthèse d'auxines. C'est cette migration vers le jeune fruit, initiée par le gradient métabolique résultant de la synthèse d'hormones par les ovules, qui empêche son abscission et permet sa croissance. TAYO (1973) observe d'ailleurs que les jeunes siliques de colza sont des puits importants pour les cytokinines. Comme la source principale de cette substance est le système racinaire (MIGINIAC, 1974 ; SKENE, 1975), et que celui-ci est en phase de régression, liée à la sénescence des feuilles (SVIHRA et TOTH, 1975), on peut se demander s'il n'existe pas au sein de la plante une compétition entre les feuilles et les siliques pour les cytokinines. Il faut toutefois noter que les cytokinines d'origine racinaire n'apparaissent pas strictement indispensables : SKENE (1975) fait état de travaux mettant en évi-

dence la synthèse de cytokinines par des graines et leur croissance sur des plantes sans racines. Les expériences de NITSCH (1974), mentionnées plus haut, vont dans le même sens.

*Malgré les divergences d'attitude vis-à-vis du comportement des siliques, tous les auteurs sont d'accord pour mettre en avant l'importance des conditions d'alimentation carbonée sur la croissance et le développement des siliques.*

Très peu d'auteurs mentionnent les effets liés à des déficiences d'alimentation minérale ou d'alimentation hydrique. On peut citer DENBINSKI (1970-b), MINGEAU (1974), qui soulignent sur colza d'hiver et sur colza de printemps, l'importance des conditions d'alimentation hydrique durant la floraison. Il faut cependant noter que des études récentes ont montré que le colza était capable de s'adapter, par l'émission de racines spéciales (« racines courtes et tubérisées ») à une période de sécheresse (GEAY et al, 1983) et que, du fait de cette adaptation, les arrière-effets d'une période de stress hydrique étaient moins importants que pour d'autres espèces (BALESTRINI et al, 1983). Ces travaux ont été effectués sur des plantes à l'état végétatif : il serait intéressant de les poursuivre pour d'autres périodes du cycle, notamment la floraison.

En résumé, l'avortement des fleurs ou la production d'une silique, le nombre de grains de cette silique et sa croissance apparaissent, d'après la bibliographie, sous la dépendance étroite de la nutrition carbonée. Celle-ci résulte soit de la photosynthèse assurée par les feuilles, soit de celle des siliques : l'ampleur des surfaces interceptrices du rayonnement, le niveau de ce rayonnement et le taux d'assimilation nette de l'unité de surface captrice seront des paramètres de première importance. L'intervention d'autres caractéristiques n'est pas à exclure : il s'agit éventuellement des voies privilégiées de transferts d'assimilats entre organes, de l'intervention d'un pool de réserves transitoires comme source d'hydrates de carbone et enfin de la diversion des assimilats vers d'autres organes demandeurs, comme les tiges en fin de croissance.

Il apparaît certain que les modalités d'alimentation carbonée des siliques mettent en jeu des phénomènes de transferts de photosynthétats au sein de la plante : à ce titre, les niveaux hormonaux sont susceptibles d'intervenir de façon très importante.

## PROBLEMATIQUE ET METHODES

Tous les auteurs de la littérature consultée sont unanimes pour noter l'importance de l'alimentation carbonée des organes reproducteurs dans la détermination des composantes de leur production. En revanche, des attitudes divergentes apparaissent en ce qui concerne les modalités de cette alimentation carbonée.

- Un certain nombre d'auteurs estiment que la croissance des siliques se fait grâce à des translocations d'assimilats carbonés essentiellement depuis les feuilles de la plante.
- D'autres concluent à l'autosuffisance carbonée de la siliques grâce à sa propre photosynthèse : chaque siliques assure sa croissance et celle des grains qu'elle contient.

Dans le premier cas, on peut parler d'hétérotrophie, tandis que dans le second, le comportement des siliques vis-à-vis de leur nutrition carbonée apparaît autotrophe.

### I – HYPOTHESES DE MODELES DE FONCTIONNEMENT DES SILIQUES

1 – Proposition de schémas hypothétiques de fonctionnement des siliques dans les cas d'hétérotrophie et d'autotrophie carbonées.

#### a – Principes de construction

1 – Nous avons analysé, dans la partie bibliographique, l'importance que l'on doit accorder au moment où s'effectue la nouaison pour une siliques donnée. Plus ce moment est tardif, plus les caractéristiques de croissance et de production de la siliques s'avèrent dégradées.

La stratification de la population des siliques produites par une plante selon la date de formation apparaît donc essentielle. Cela ne signifie pas cependant qu'une stratification de siliques établie selon l'axe caulinaire porteur (tige principale, ramifications de différents rangs) ne soit pas pertinente ; rappelons à ce niveau les observations de TAYO (1973) qui soulignent l'existence de circulations d'assimilats privilégiées au sein de la plante. Cela dit, il semble, au vu de la bibliographie, que la stratification par le temps soit beaucoup plus puissante que celle par le type d'axe porteur pour diminuer la variabilité des caractéristiques de production des siliques.

Nous présenterons donc les modèles pour une génération de fleurs et de siliques considérées comme synchrones et nous ferons figurer, à titre de source de variation éventuelle, l'existence de siliques « privilégiées ».

2 – Nous présenterons, de façon séparée, les mécanismes aboutissant d'une part à la détermination du nombre des organes et d'autre part à leur taille. Cela ne signifie pas qu'il n'y a pas de relation entre les phénomènes, mais cette distinction est faite pour :

- souligner que c'est généralement de façon très précoce que les nombres sont déterminés (PECHAN et al, 1980; MENDHAM et al, 1981-a) ;
- permettre la visualisation des relations entre effectif d'organes et croissance qui peuvent être de deux ordres :
  - détermination de l'effectif d'organes se faisant sous la dépendance du niveau de croissance atteint au début par chaque organe potentiel. Quand cette croissance est trop faible, il y a alors avortement d'un certain nombre d'organes, ce qui permet une augmentation de la croissance moyenne des organes survivants ;
  - limitation de la croissance d'une catégorie d'organes par son effectif. Par exemple, il est possible que la capacité de croissance maximale des grains d'une siliques soit limitée supérieurement par le nombre de grains. Nous n'entrerons pas, dans ce mémoire, dans les raisons de l'existence d'une taille limite pour un organe donné, le grain par exemple, mais il est certain que cette taille limite existe et est de l'ordre de 10 à 12 mg pour un grain de colza.

Ces deux types de relation inverses entre nombre et croissance, seront représentés sur les schémas de modèles par une double flèche.

3 – Nous aborderons les modalités de la nutrition carbonée et azotée. L'eau sera considérée comme non limitante, ainsi que les autres facteurs de croissance.

#### b – Présentation des modèles.

Les fig. 7 et 8 présentent des schémas mettant en évidence les relations fonctionnelles et les flux de matière qui s'instaurent durant la vie de la siliques selon qu'on la considère comme hétérotrophe ou autotrophe sur le plan du carbone.

### LE MODELE HÉTÉROTROPHE (fig. 7)

Conformément aux indications bibliographiques, nous avons considéré que le nombre de grains et la croissance des siliques variaient selon la quantité d'assimilats carbonés et de composés azotés mis à leur disposition par le reste de la plante. Cette quantité totale résulte de la production instantanée d'assimilats par la plante, de la mobilisation éventuelle des réserves et de la présence d'autres sites d'utilisation de ces assimilats (boutons floraux, feuilles, tiges, racines).

Sur le plan du carbone, la production instantanée de photosynthétats résulte de la photosynthèse nette de la plante, donc de l'étendue des surfaces captrices du rayonnement (essentiellement les feuilles, mais aussi éventuellement les tiges) et de leur taux d'assimilation nette, ce dernier

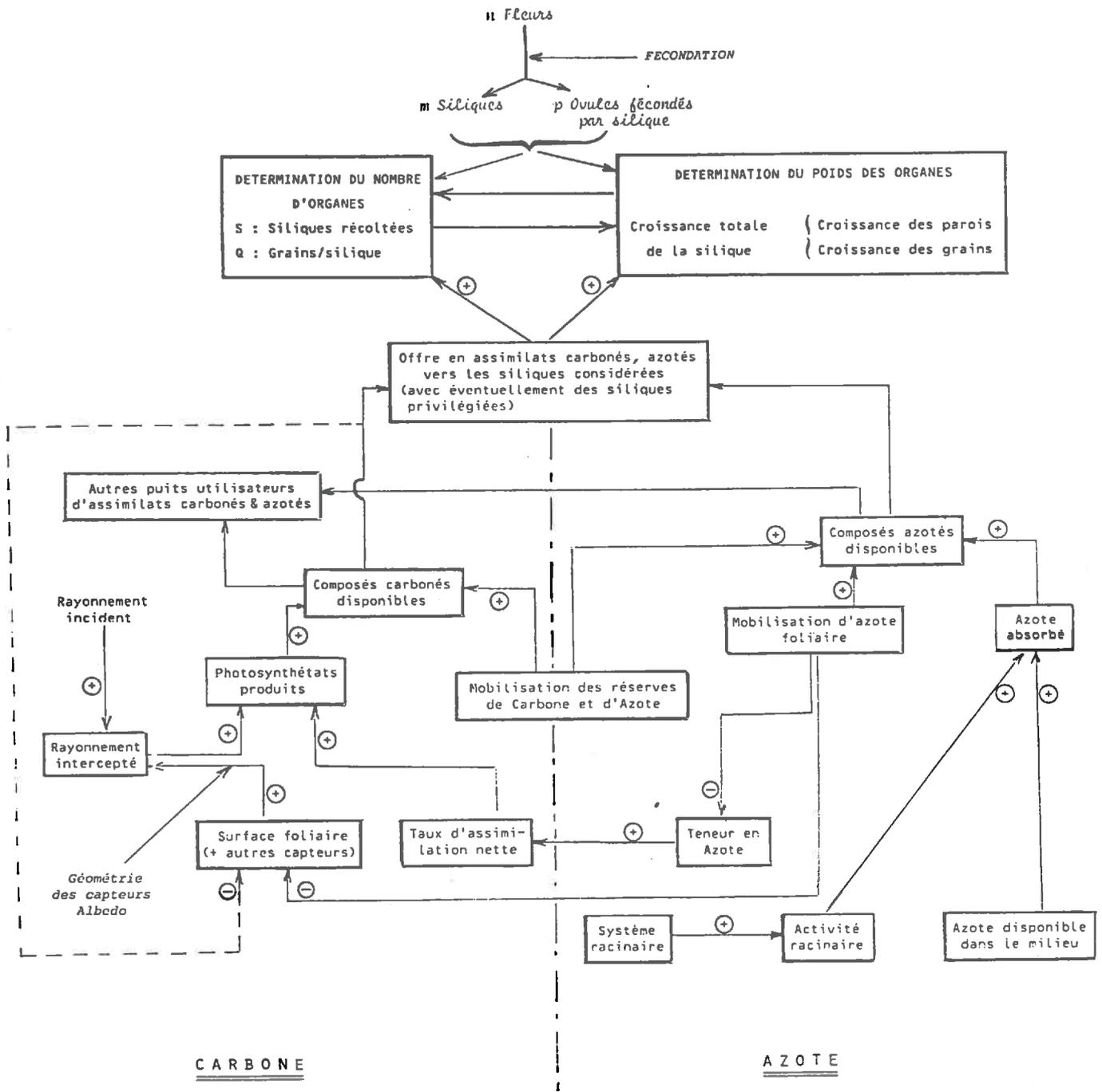


FIGURE 7 - LE MODELE HETEROTROPHE

paramètre apparaissant variable en fonction de la teneur en azote de l'organe considéré. Les photosynthétats produits sont ensuite transloqués vers les sites d'utilisation.

Sur le plan de l'azote, la quantité totale de composés azotés disponible dépend, d'une part de la quantité d'azote absorbée par les racines et d'autre part, de la redistribution d'azote au sein des plantes : il a été montré, en effet, qu'une partie de l'azote des feuilles était remobilisée pour être transloquée vers les sites d'utilisation. Cela diminue la teneur en azote des feuilles et donc leur taux d'assimilation nette.

Ces deux phénomènes de translocation —carbone et azote— contribuent à la sénescence des feuilles et donc

à la diminution de la surface foliaire (TAYO, 1977 ; TANAKA et FUJITA, 1979).

Enfin, contribuant à la constitution de l'offre en composés carbonés et azotés, s'ajoute le pool des réserves transitoires.

Le modèle présenté à la fig. 7 doit se concevoir d'une façon dynamique : chaque génération de siliques dispose d'une surface foliaire, d'un « état de stocks » (teneurs en azote, niveau des réserves transitoires) qui dépendent de ce qu'ils étaient au début de la floraison, mais aussi de leur dégradation au cours du temps, liée à la présence de siliques plus âgées.

C'est ce qui explique la baisse des composantes de la production en fonction du temps (nombre de siliques arrivant à maturité en fonction du nombre de fleurs, nombre de grains par silique et poids des grains) signalée par de nombreux auteurs.

### LE MODELE AUTOTROPHE (fig. 8)

Ce modèle est conçu sur le même principe que le modèle hétérotrophe. La différence majeure réside dans les modalités de l'alimentation carbonée des siliques, qui résulte exclusivement de leur propre photosynthèse. Celle-ci dépend alors, pour une silique donnée, de sa surface, du rayonnement qu'elle intercepte lié au rayonnement incident et à sa position dans le couvert végétal et de son taux d'assi-

milation nette. La silique demeure sous la dépendance de la plante entière pour son alimentation azotée : un défaut dans cet approvisionnement est susceptible de venir perturber le fonctionnement photosynthétique.

Ici encore, ce modèle doit s'envisager dans le temps. Il convient de le réinitialiser à chaque génération de siliques.

### c - Conclusion

D'après la bibliographie consultée, les deux types de comportements qui viennent d'être présentés, apparaissent envisageables. Il est cependant étonnant de les rencontrer tous deux comme explicatifs de la croissance des siliques. Deux hypothèses peuvent expliquer cette coexistence :

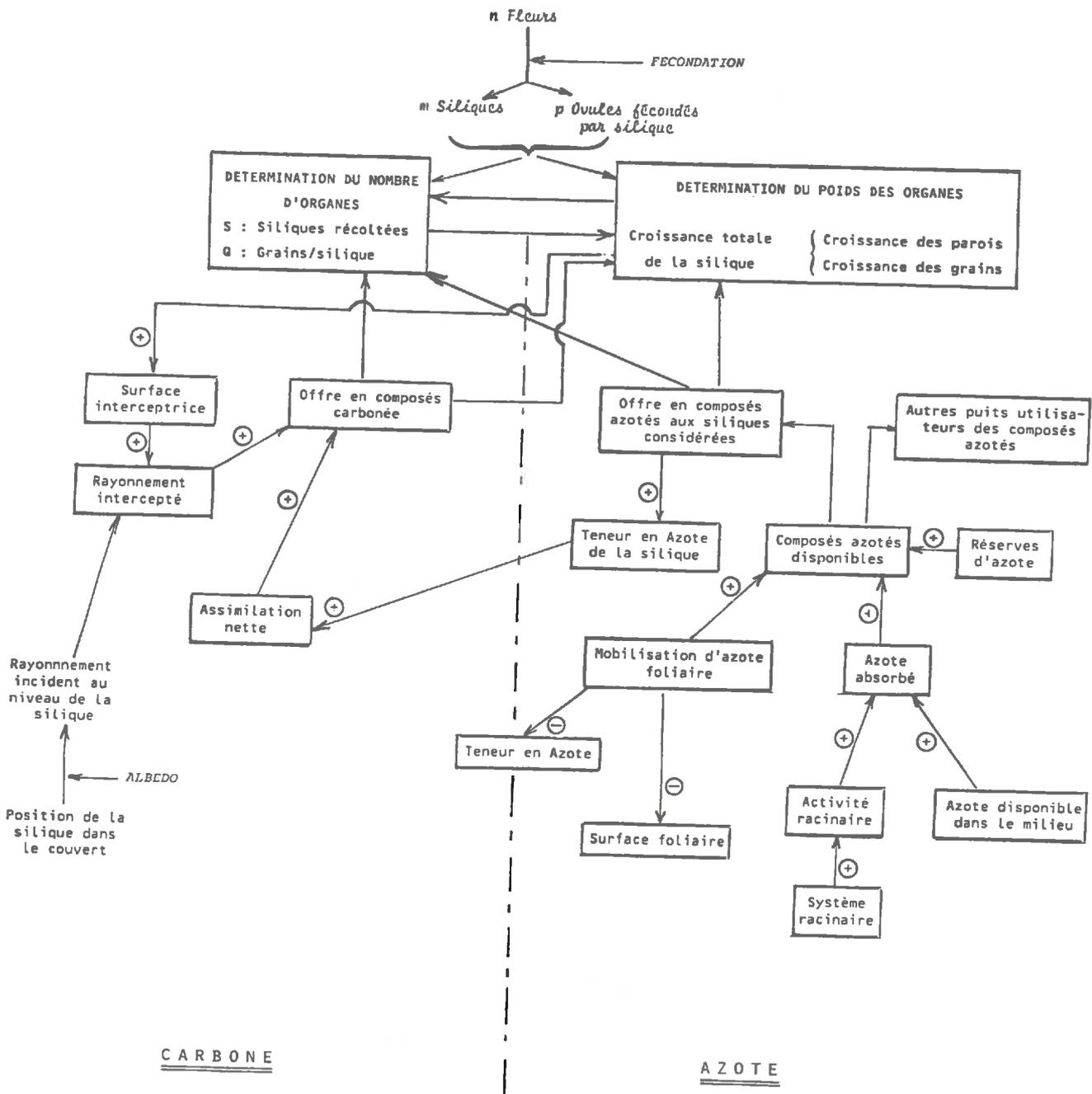


FIGURE 8 - LE MODELE AUTOTROPHE

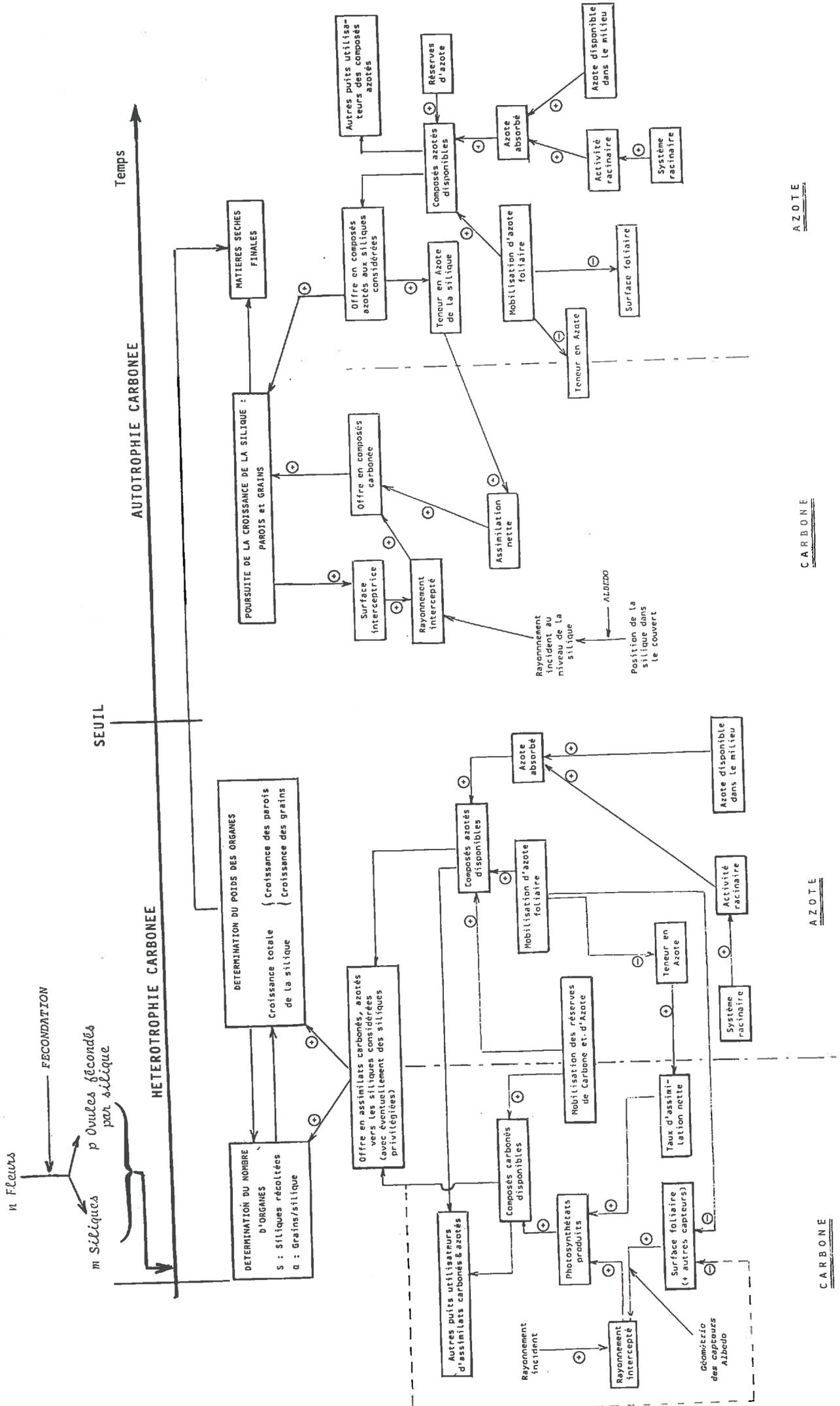


FIGURE 9 - PROPOSITION D'UN MODELE HYPOTHETIQUE DE FONCTIONNEMENT DES SILIQUES

AZOTE

CARBONE

AZOTE

CARBONE

L'un des comportements (l'hétérotrophie par exemple) ne serait qu'un phénomène alternatif d'une déficience de l'autre processus (l'autotrophie). Ainsi, l'alimentation carbonée des siliques serait assurée par la photosynthèse des feuilles uniquement quand leur propre photosynthèse serait limitée. On peut, d'ailleurs, imaginer l'inverse : ce serait les siliques produites en fin floraison à une période où la surface foliaire des plantes est très faible qui assureraient leur croissance par leur propre photosynthèse, les siliques plus précoces bénéficiant de la photosynthèse foliaire.

Une silique donnée serait tour à tour hétérotrophe et autotrophe pour le carbone. Le changement de comportement se ferait à un moment donné de la vie de la silique.

Il est difficile, à ce niveau de l'étude, de choisir parmi ces deux hypothèses. En effet, les résultats de la bibliographie sont généralement présentés sans indication concernant les modalités de leur obtention (âge ou stade des siliques observées, date de formation de ces siliques).

## 2 - Proposition d'un modèle global de fonctionnement conciliant les deux types de comportement

Considérant que la silique était un organe photosynthétique, nous avons décidé de privilégier la seconde hypothèse présentée ci-dessus. Ce choix découle de l'analogie que nous faisons entre silique et feuille, et des connaissances concernant l'ontogénie des feuilles.

Il existe, au début de la vie d'une feuille, une période où se met en place l'équipement photosynthétique (BIDWELL, 1979). De ce fait, au début, une feuille n'est pas « opérationnelle » (MILTHORPE et MOORBY, 1979) : sa croissance est sous la dépendance des assimilats produits par les autres parties de la plante. Passé un certain seuil, la feuille devient apte, sur le plan du carbone, grâce à sa photosynthèse, à assurer sa propre croissance et à contribuer à celle d'autres organes. **De puits, la feuille est devenue une source.** Le seuil marquant le changement de comportement peut s'exprimer par une certaine proportion de la taille finale : GIAQUINTA (1978) considère que la feuille de betterave à sucre devient une source de photosynthétats quand elle a atteint 8 à 10 % de sa surface adulte. SWANSON et HODDINOTT (1978) sur haricot, arrivent au même ordre de grandeur.

A titre d'hypothèse, nous considérerons que chaque silique est un puits pour le carbone au début de sa vie et que, ensuite, elle devient une source de carbone pour les graines qu'elle contient. Le modèle hétérotrophe s'appliquerait donc dans la première partie de l'ontogénie de la silique, le modèle autotrophe dans la deuxième partie.

La fig. 9, construite selon les mêmes principes que les fig. 7 et 8, présente le modèle hypothétique élaboré pour rendre compte des deux types de comportement — hétérotrophie et autotrophie — constatés à la lecture de la bibliographie. Cette figure est constituée de la juxtaposition des fig. 7 et 8 avec cependant la modification suivante : nous avons considéré que les nombres d'organes se définissent dans la période d'hétérotrophie. En effet, les renseignements bibliographiques disponibles à ce sujet, indiquent que les nombres se déterminent peu de temps, sans que l'on puisse préciser davantage, après la nouaison.

## II - OBJECTIFS ET ECHELLES DU TRAVAIL

Nous nous proposons, dans la suite de ce travail, de vérifier expérimentalement la succession dans le temps des phases d'hétérotrophie et d'autotrophie carbonées et de définir le seuil marquant le changement de comportement.

Notre premier objectif consiste à vérifier sa plausibilité, c'est-à-dire son aptitude à rendre compte des faits observés, ce qui ne garantit pas que d'autres systèmes d'hypothèses puissent le faire également (RICHARD, 1969).

La vérification de la plausibilité suppose que l'on travaille à l'échelle de la silique. En effet, l'hétérogénéité à une date donnée des stades de développement atteints par les siliques du fait de l'étalement de la floraison rend toute notation moyenne de stade de silique sans grande signification. Le modèle hypothétique sera donc vérifié sur des siliques dont on connaît précisément l'âge : cela supposera de déterminer la date d'anthèse de la fleur dont la silique est issue.

Pour des raisons de simplicité, nous effectuerons le test du modèle dans des conditions où seule l'alimentation carbonée des organes reproducteurs apparaît limitante : en conséquence, nous assurerons une nutrition hydrique et minérale (azote notamment) pléthorique. Nous verrons plus loin que cela n'a pas toujours été le cas : à ce moment, nous le mentionnerons et tenterons d'analyser les conséquences des stress hydriques ou nutritionnels.

Dans la partie bibliographique, nous avons mentionné le rôle très important des hormones et substances de croissance. Or, nous ne les avons pas fait apparaître dans le modèle que nous voulons tester. Conformément à ce que nous avons signalé en introduction, nous considérons en effet que ces actions n'appartiennent pas à notre échelle de travail.

Après avoir vérifié la plausibilité du modèle proposé à l'échelle de la silique, nous le transformerons pour le rendre utilisable à l'échelle de la parcelle : tout d'abord, nous analyserons les possibilités de négocier le changement d'échelle et ensuite nous vérifierons le caractère opérationnel des modèles de fonctionnement du peuplement, en les appliquant à des parcelles d'agriculteurs. Cette dernière étape nous permettra de juger de la robustesse des modèles proposés, c'est-à-dire de leur aptitude à rendre compte des résultats obtenus dans une gamme de situations beaucoup plus large que celle constituée par les dispositifs expérimentaux initiaux.

L'exposé de nos résultats se fera donc selon trois grandes parties :

- 1 - Vérification à l'échelle de la silique de la plausibilité du modèle de fonctionnement proposé.
- 2 - Le passage de l'échelle de la silique à celle du peuplement.
- 3 - Test de la robustesse des modèles ; application à des parcelles d'agriculteurs.

### III – IMPLICATIONS MÉTHODOLOGIQUES DES OBJECTIFS DU TRAVAIL

#### LA VÉRIFICATION DU MODÈLE A L'ÉCHELLE DE LA SILIQUE

La procédure expérimentale utilisée pour vérifier l'existence de deux phases successives —hétérotrophie et autotrophie carbonnées— et définir le seuil marquant le changement de comportement est définie dans les deux alinéas suivants :

- On travaille sur des siliques dont on connaît, à tout moment, l'âge. La « date de naissance » d'une silique suivie est approchée par la date d'anthèse de la fleur ayant produit cette silique.
- On suit la croissance de ces siliques dans différentes situations :
  - . Situation où le pied est totalement défolié,
  - . Situation où le pied n'est pas défolié,
 ce qui permet de repérer les moments de l'ontogénie de la silique où l'absence de feuilles se répercute négativement sur la croissance (hétérotrophie) de ceux où ce n'est pas le cas (autotrophie).

L'examen des phénomènes se déroulant dans chacune des phases implique que l'on soit capable d'apprécier les conditions d'alimentation carbonnée. Pour ce faire, nous supposons que la détermination du rayonnement intercepté par l'organe étudié est un bon indicateur de ces conditions : pour faciliter cette détermination, nous travaillerons soit sur des **pieds isolés** (donc non soumis à une quelconque compétition pour la lumière), pour lesquels le rayonnement climatique est une bonne approche du rayonnement incident, ou sur des **siliques situées en position apicale dans le peuplement végétal** et donc, là encore, non soumis à des phénomènes d'ombrage.

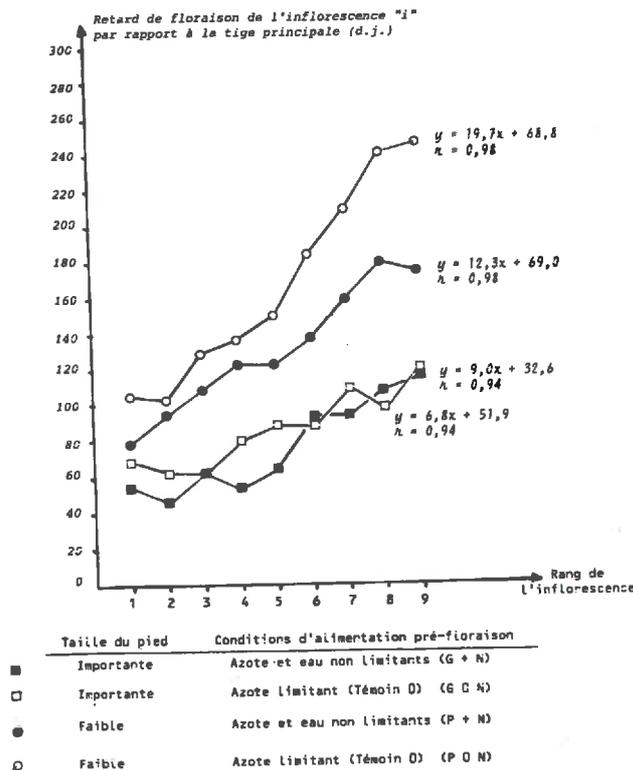


FIGURE 10 – RETARD DE DEBUT FLORAISON DES RAMIFICATIONS PAR RAPPORT A LA TIGE PRINCIPALE EN FONCTION DE LEUR RANG (Dispositif P 1)

Par ailleurs, nous supposons que la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère au niveau des individus étudiés est constante, que l'on se situe dans une gamme de températures sans effet notable sur la photosynthèse. Nous vérifierons que les conditions d'alimentation hydrique et azotée sont non limitantes, et si ce n'est pas le cas, nous envisagerons les correctifs à apporter.

*Le principe des protocoles et des observations réalisés en vue de vérifier le modèle proposé est donc de suivre les variations de la croissance et des caractéristiques de production de siliques de « dates de naissance » connues en fonction de défoliations (pieds situés en peuplement, mais observations de siliques en position apicale dans le peuplement) et de variations du rayonnement intercepté par la plante (travail sur pieds isolés) ou par la silique, dans des conditions d'eau et d'azote non limitantes.*

Nous vérifierons, par ailleurs, que le choix des siliques dont on suit la croissance n'introduit pas un biais notable, ce qui pourrait être le cas s'il n'y avait pas une équivalence des siliques selon les axes porteurs consécutive à des priorités entre siliques, comme le souligne TAYO (1973).

#### LE CHANGEMENT D'ÉCHELLE : PASSAGE AU PEUPELEMENT.

Le changement d'échelle suppose que soient résolus deux principaux problèmes :

- 1 – L'estimation du rayonnement intercepté par le peuplement au niveau des feuilles et au niveau des siliques. Nous utiliserons pour cela les modèles d'interception du rayonnement mis au point pour le colza à partir de la loi de BEER.
- 2 – La définition de périodes moyennes d'hétérotrophie et d'autotrophie ayant un sens à l'échelle du peuplement. En théorie, cela supposerait de disposer d'un

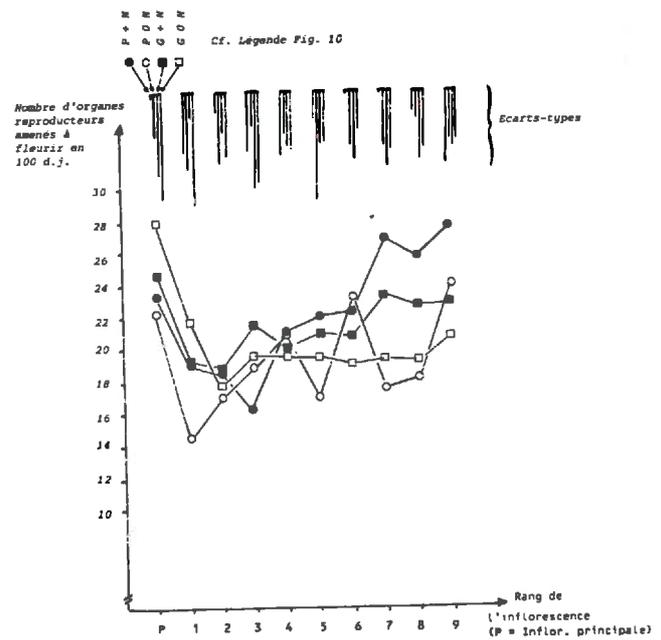


FIGURE 11 – ÉVOLUTION DE LA VITESSE MOYENNE DE FLORAISON DES INFLORESCENCES EN FONCTION DE LEUR RANG

modèle fiable de la chronologie de la floraison et de ses variations. Or, nous n'en disposons pas et nous avons pu constater que le déterminisme des modalités de déroulement de la floraison était complexe. La fig. 10 présente les décalages de début floraison entre inflorescences observées en 1980 sur les pieds isolés. On peut noter que la taille du pied, reliée dans les situations étudiées aux conditions de croissance et de développement de l'automne 1979, ainsi que les conditions de nutrition ayant prévalu avant la floraison modifient la vitesse de « propagation » de l'état floral d'une ramification à l'autre. La vitesse de floraison d'une inflorescence donnée ne semble par contre pas modifiée, de façon significative, par ces facteurs, mais apparaît relativement variable, comme on peut le voir sur la fig. 11.

Nous ne tenterons pas, dans le cadre de ce mémoire, de modéliser la chronologie de la floraison. Nous considérons une période et un rythme de floraison moyens, et en déduisons des périodes d'hétérotrophie et d'autotrophie moyennes, valables à l'échelle du peuplement.

Nous procéderons, par ailleurs, à l'étude expérimentale des variations d'avortement des organes reproducteurs directement à l'échelle du peuplement. En effet, compte

tenu de notre finesse d'appréhension des phénomènes, cette variable n'apparaît pas facilement étudiable au niveau de la silique apparaissant comme un phénomène en tout ou rien.

#### TEST DE LA ROBUSTESSE DES MODELES

Cet objectif suppose que l'on dispose d'une large gamme de situations culturales. Nous utiliserons pour cela le réseau de parcelles de colza suivi par le CETIOM, dans le cadre de l'Opération « Observatoire Colza » (THORE, 1982), qui fournit des résultats obtenus :

- . pour deux années climatiques apparaissant très différentes,
- . pour des petites régions (Plaine de DIJON, Plateau du CHATILLONNAIS).
- . dans le cadre de pratiques culturales très variables.

Le Tab. 1 récapitule les différents dispositifs utilisés pour aborder chaque objet d'étude. Nous y avons fait figurer les traits marquants. Pour de plus amples détails, on se reportera aux Annexes 2 et 3.

OBJECTIF	TRAITEMENT EXPERIMENTAL MAJEUR	PRINCIPALES VARIABLES OBSERVEES	DISPOSITIF	ANNEE DE LA RECOLTE	CONDITIONS GENERALES DE CROISSANCE
Mise en évidence de 2 phases successives durant l'ontogénèse de la silique	Pieds défoliés & Pieds témoins	Croissance en longueur des siliques	DEF 1	1981	Non Limitantes
	id	Croissance en matière sèche des siliques	DEF 2	1982	Stress hydrique
Analyse détaillée des deux phases Hétérotrophie  Autotrophie	Isolément de pieds	Nombre de grains et longueur des siliques	P I	1980	Non Limitantes
	Pieds défoliés/ témoins	id	DEF 1	1981	id
	Isolément de pieds	Croissance totale de la silique, de ses parois, de ses grains	P I	1980	id
	Pieds défoliés/ témoins	id	DEF 2	1982	Stress hydrique
Analyse de la variabilité de l'avortement	Ombrage artificiel de peuplement	Nombre de siliques Nombre de fleurs	OMB	1981 1982 (1)	Non Limitantes id
Robustesse des modèles de fonctionnement du peuplement	(S'assurer de la variabilité des situations observées)	. Avortement des siliques . Nombre de grains/ silique . Rendement	"Observatoire Colza"	1983 1984	Variables (cf. 3ème partie)

(1) Des résultats obtenus en 1982, sur une parcelle de colza hors dispositif, ont été analysés pour vérifier la tendance tirée du dispositif OMB

TABLEAU 1 - DESCRIPTION SOMMAIRE DES PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

# RESULTATS

## PREMIERE PARTIE

### ANALYSE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DES SILIQUES

#### I – MATERIEL ET METHODES

Nous allons présenter dans cette partie, les grands traits des dispositifs DEF 1, DEF 2, P. I. Pour plus de détails, on se reportera aux Annexes 2 et 3.

Dans tous ces essais, la variété utilisée est le cultivar JET NEUF.

Deux objectifs sont assignés à ces dispositifs :

- permettre, au niveau des siliques, la mise en évidence des deux phases hétérotrophie et autotrophie et la définition du seuil marquant le changement de comportement ;
- analyser les mécanismes se déroulant au cours de ces deux phases.

#### 1 – LES DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX

##### a – Les dispositifs « Défoliation » (DEF 1, DEF 2)

Ces dispositifs ont été utilisés pour mettre en évidence les diverses phases de l'ontogénie des siliques. Ils ont tous deux été installés à GRIGNON (Yvelines) sur le Centre Expérimental de la Chaire d'Agronomie de l'INAPG et du Laboratoire INRA associé.

Le principe de ces essais est d'observer la croissance de siliques portées par des pieds ayant été défoliés totalement à des dates variables.

Lors du protocole 1981 (DEF 1), la croissance en longueur de siliques de date de naissance connue a été suivie au cours du temps : ces siliques étaient portées par quatre types de pieds :

- des pieds témoins,
- des pieds défoliés au début de la floraison,
- des pieds défoliés à la mi-floraison,
- des pieds défoliés en fin floraison.

Lors du protocole 1982 (DEF 2), le principe des observations a été identique, mais c'est la croissance en matière sèche qui a été suivie. Cela a impliqué de détruire les siliques, et le suivi au cours du temps concerne donc des individus différents d'une date à l'autre, contrairement au protocole 1981.

Les caractéristiques finales de chaque silique, ou groupe de siliques, ont été observées à la récolte.

Les siliques suivies sont situées en position apicale dans le couvert afin que l'hypothèse d'égalité entre le

rayonnement mesuré en dehors du couvert et celui estimé incident au niveau de la silique soit vérifiée.

En 1981 et 1982, nous avons étudié la croissance de trois générations de siliques.

##### Pour 1981 :

- s1 : siliques issues de fleurs fleuries le 21/04
- s2 : siliques issues de fleurs fleuries le 04/05
- s3 : siliques issues de fleurs fleuries le 19/05

##### Pour 1982 :

- s1 : siliques issues de fleurs fleuries le 23/04
- s2 : siliques issues de fleurs fleuries le 29/04
- s3 : siliques issues de fleurs fleuries le 04/05

Les « dates de naissance » des siliques de 1982 sont plus précoces que celles de 1981, afin que l'essentiel de leur croissance en matière sèche, qui s'effectue sur une plus longue période que la croissance en longueur, se déroule alors que les pieds témoins avaient encore des feuilles.

##### b – Le dispositif « Plantes isolées » (P I)

Cet essai a été réalisé au champ, à proximité de DIJON (Côte d'Or) dans une station d'expérimentation du CETIOM.

Compte tenu de l'échelonnement de la levée résultant des conditions sèches ayant régné à cette période, le peuplement de colza était hétérogène ; nous avons donc choisi d'isoler des plantes caractéristiques de cette hétérogénéité : un premier groupe de douze plantes (G 1), dont l'état de croissance était important à la fin de l'hiver, appartenant à la population des plantes levées en premier, et un second groupe de douze plantes (G 2), beaucoup moins avancées, provenant des levées tardives.

Chaque plante était à plus de deux mètres de sa plus proche voisine et le sol était régulièrement biné afin d'éviter toute repousse de colza et toute infestation en adventices.

Deux niveaux d'alimentation azotée ont été appliqués au printemps : soit un témoin sans azote (O N), soit une dose de 227 unités, considérée comme non limitante (+ N) pour les plantes isolées.

Les observations concernant la croissance et le développement des siliques ont donc porté sur quatre catégories de pieds :

- G1 O N
- G1 + N
- G2 O N
- G2 + N

L'analyse des caractéristiques de chaque phase de l'ontogénie des siliques a ainsi été faite sur une large gamme qui permet d'émettre un certain nombre de conclusions sur

le caractère général ou « conjoncturel » — c'est-à-dire sujet à d'amples variations— des caractéristiques de croissance des siliques observées.

Les siliques observées ont été considérées comme n'étant que peu soumises à des phénomènes d'ombrage, du fait de la non-compétition entre pieds pour la lumière. Les dates d'anthèse des fleurs-mères de ces siliques sont : 29/04, 03, 07, 11, 14, 18, 22, 25 et 30/05, et 04/06.

## 2 — LE CHOIX DE LA DATE D'ANTHÈSE DE LA FLEUR COMME FACTEUR DE STRATIFICATION DE LA POPULATION DES SILIQUES

Un de nos objectifs étant d'étudier les diverses phases constituant l'ontogénie de la silique, il est nécessaire de stratifier la population des siliques selon leur « date de naissance ». Il convient cependant de vérifier que la nature de l'axe caulinaire portant les siliques (tige principale, ramifications latérales de divers rangs) n'est pas susceptible d'inclure des types de fonctionnement différents des siliques.

La fig. 12 présente l'évolution du pourcentage de réussite des organes floraux en fonction de leur date d'an-

Période		INFLORESCENCES					
		P	1	2	3	4	5
28/04 - 10/05	NOR	174	27	28	21	-	-
	NS	169	26	25	20	-	-
01/04 - 05/05	NOR	209	56	77	86	38	46
	NS	196	51	73	80	36	42
05/04 - 09/05	NOR	174	90	126	101	75	101
	NS	164	86	118	99	72	98
09/05 - 12/05	NOR	168	119	134	118	107	111
	NS	157	117	121	115	103	110
12/05 - 16/05	NOR	104	132	147	161	170	187
	NS	96	112	140	151	159	180
16/05 - 19/05	NOR	58	83	89	85	112	115
	NS	48	78	78	77	107	111
19/05 - 23/05	NOR	15	35	39	81	64	65
	NS	11	23	32	59	48	54

LEGENDE : NOR : Nombre total d'organes reproducteurs  
NS : Nombre de siliques

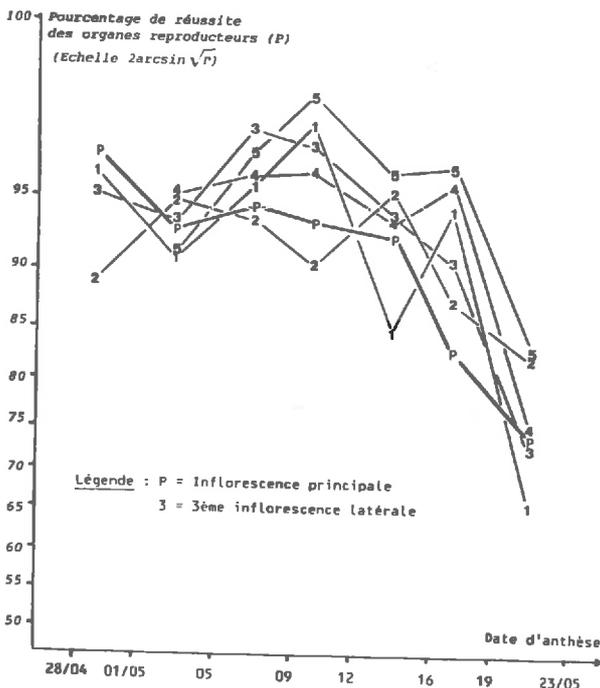


FIGURE 12 — ÉVOLUTION DU POURCENTAGE DE RÉUSSITE DES FLEURS EN FONCTION DE LEUR DATE D'ANTHÈSE POUR DIFFÉRENTES INFLORESCENCES (Dispositif P 1)

thèse en distinguant différentes tiges (1). Pour de nombreux auteurs (PUECH et al, 1979 ; TANAKA et FUJITA, 1979), c'est en effet ce paramètre qui présente la variabilité la plus grande en fonction des conditions de milieu. On peut constater que toutes les tiges considérées présentent la même évolution, notamment la tige principale qui ne se démarque pas. Le classement observé entre tiges à chaque date apparaît variable : nous l'avons considéré comme aléatoire. L'existence de siliques « privilégiées » du fait de leur position dans la plante, quant à l'affectation des assimilats carbonés ne se manifeste donc pas à notre échelle de travail.

La fig. 12 a été établie à partir de l'ensemble des pieds isolés après avoir vérifié l'absence d'effet lié au type de pied.

## II — RÉSULTATS ET DISCUSSION

Dans un premier temps, nous allons tenter de mettre en évidence la succession des deux phases d'hétérotrophie et d'autotrophie : nous essaierons alors de préciser à partir de quand la silique passe d'un comportement hétérotrophe à un comportement autotrophe pour le carbone.

Dans un deuxième temps, nous reviendrons sur les mécanismes qui se déroulent au cours de ces phases et déterminent le développement de la silique (le nombre de grains) et sa croissance.

Nous n'aborderons pas, dans cette étude, les aspects qualitatifs de la production de graines (teneurs en lipides et protéines).

### 1 — Mise en évidence de deux phases distinctes au cours de l'ontogénie de la silique.

Dans le cadre des deux expériences (DEF 1 et DEF 2), la comparaison des courbes de croissance obtenues sur les pieds témoins et les pieds défoliés nous a permis de distinguer une période où la défoliation a un effet d'une seconde période où elle est sans effet notable.

La fig. 13 présente les courbes de croissance en longueur, fonction des sommes de degrés-jours, obtenues sur les siliques suivies dans l'essai DEF 1 pour les trois traitements (D 1 : Défoliation le 15/04 ; D 2 : Défoliation le 07/05 ; D 3 : Défoliation le 26/05) et le témoin.

On constate que les défoliations provoquent un infléchissement de la croissance des siliques. Pour une période de temps donnée, la croissance réalisée par une silique est effectivement inférieure si cette silique est portée par un pied défolié, mais il est difficile de dire, au vu de cette figure, si cet infléchissement de la croissance absolue résulte du niveau de longueur atteint au début de la période de référence ou des conditions de croissance qui prévalent durant la période considérée. Afin de répondre à cette question, nous avons considéré le taux de croissance relatif en longueur (TCRL) des siliques.

La valeur instantanée de celui-ci est donnée par l'équation suivante :

$$TCRL = \frac{dl}{ldt}$$

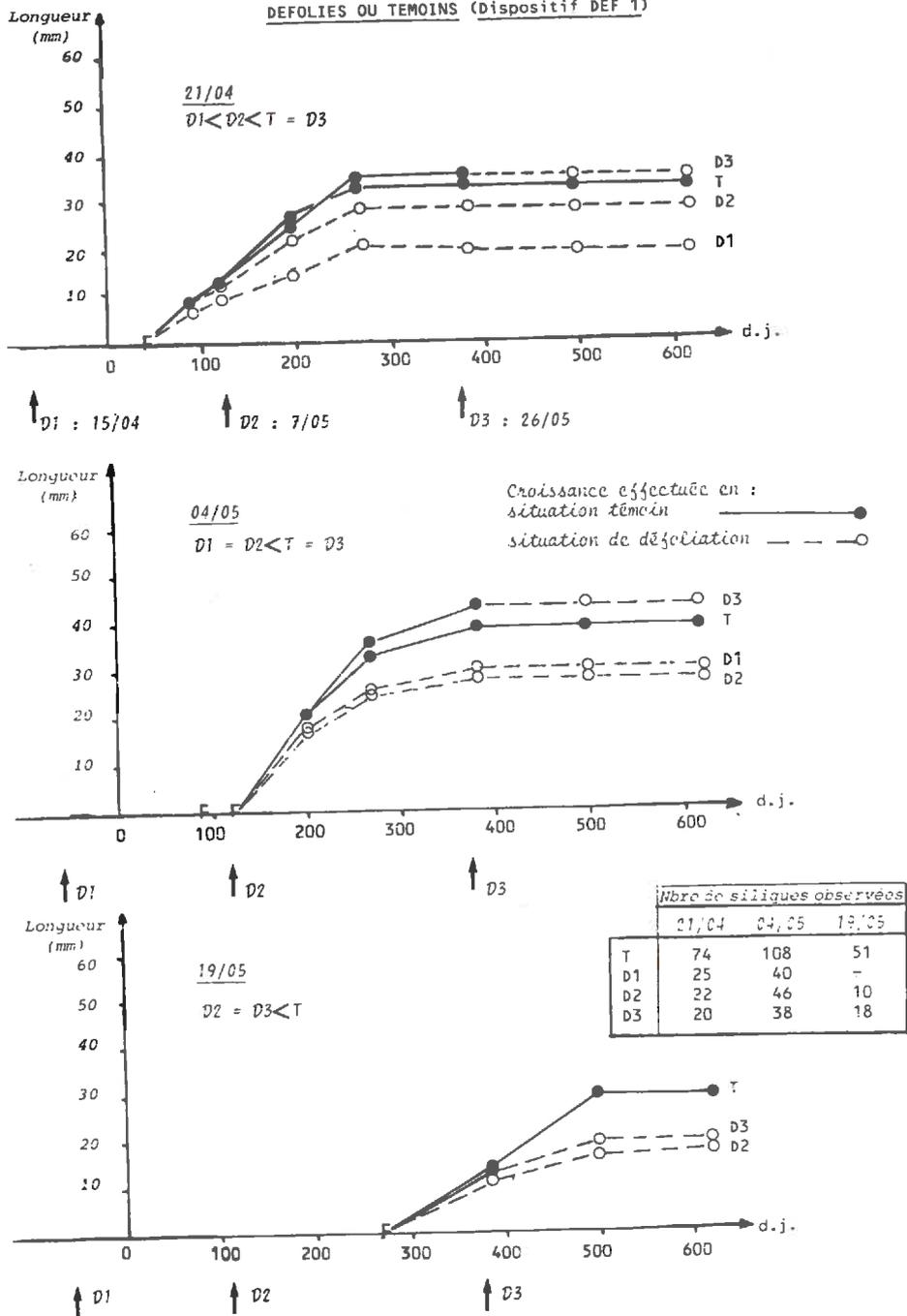
On obtient une valeur moyenne du TCR sur la période considérée en intégrant cette équation :

$$\overline{TCRL} = \frac{\int_{t_1}^{t_2} dl}{t_2 - t_1} = \frac{Lg l_2 - Lg l_1}{t_2 - t_1}$$

où  $l_2$  et  $l_1$  sont les longueurs atteintes aux temps  $t_2$  et  $t_1$ .

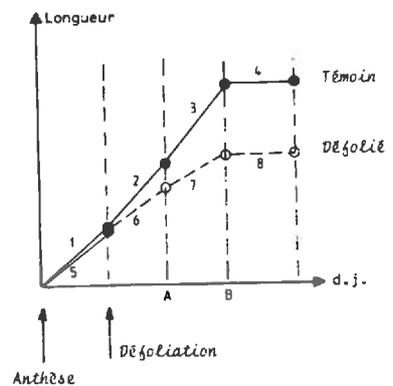
(1) Nous avons utilisé la transformation  $2 \arcsin \sqrt{p}$ , pour comparer, entre tiges, les pourcentages de réussite, ceux-ci étant le plus souvent tous compris entre 90 et 100 % (DAGNELIE, 1977).

FIGURE 13 - EVOLUTION DE LA LONGUEUR DE 3 GENERATIONS DE SILIQUES EN FONCTION DES SOMMES DE TEMPERATURES, EN SITUATIONS DE PIEDS DEFOLIES OU TEMOINS (Dispositif DEF 1)



La fig. 14 présente l'évolution, avec l'âge, de la silique (exprimée en degrés-jours) du TCRL, en distinguant les périodes où la croissance observée s'effectue en conditions de pieds défoliés ou témoins (1).

(1) Dans la figure ci-contre présentant deux courbes de croissance, - l'une effectuée sur pieds témoins, - l'autre sur pieds défoliés, les TCRL, calculés au niveau des périodes 1 à 5, seront caractéristiques de croissances effectuées en situation témoin, ceux calculés pour les périodes 6, 7 et 8 caractéristiques de croissances effectuées en situation défoliée. Chaque valeur calculée de TCRL est associée à l'âge moyen de la silique durant la période de mesure de la croissance. Pour les périodes 3 et 7, l'âge moyen est calculé par  $(A + B)/2$ . Les TCRL sont exprimés en mm par mm pour 100 d.j.



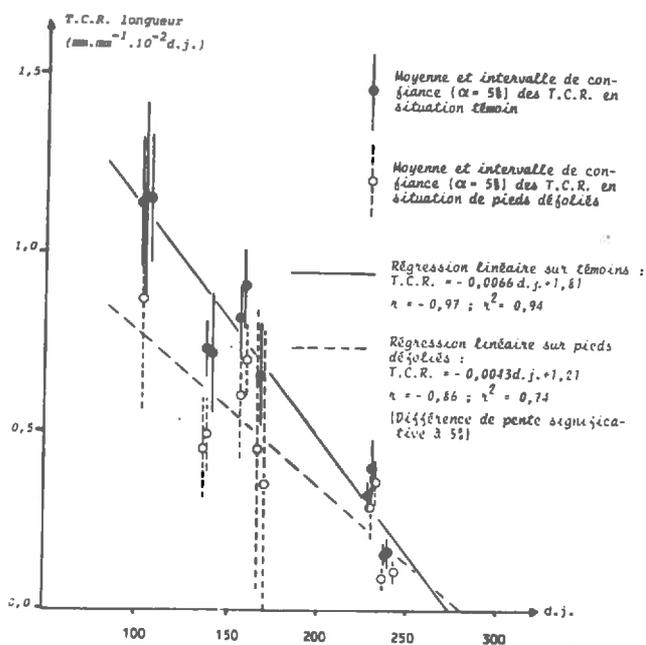


FIGURE 14 - EVOLUTION DU TAUX DE CROISSANCE RELATIF EN LONGUEUR DE SILIQUES EN FONCTION DES SOMMES DE TEMPERATURES EN SITUATIONS DE PIEDS DEFOLIÉS OU TEMOINS (Dispositif DEF 1)

On constate, pour les deux traitements, une évolution similaire, à savoir une diminution approximativement linéaire du TCRL avec l'âge de la silique. Il s'annule pour une somme de degrés-jours de l'ordre de 300, valeur correspondant à l'âge où la silique atteint sa longueur finale ; cet âge n'apparaît pas modifié par la présence ou l'absence de feuilles.

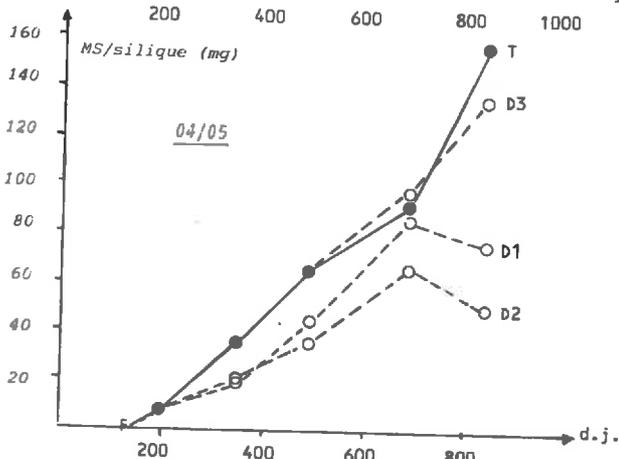
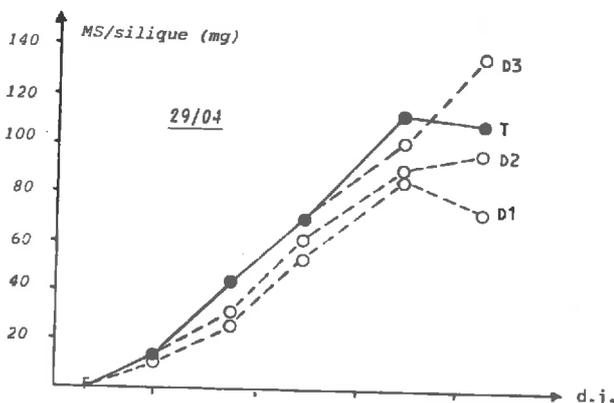
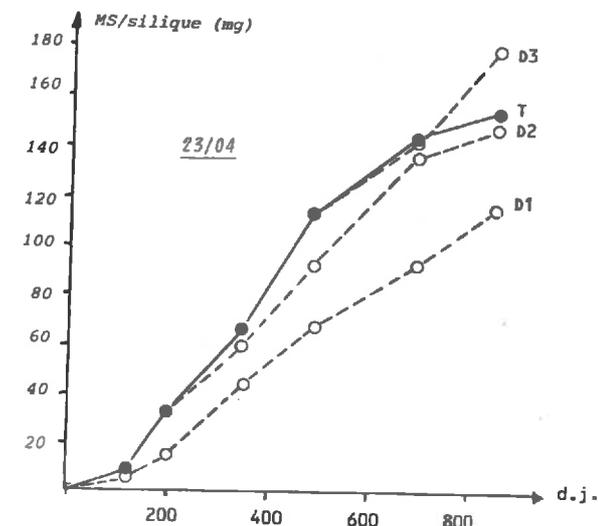
Quel que soit l'âge de la silique, le taux de croissance relatif en longueur est statistiquement plus élevé de 50 % quand le pied porteur a ses feuilles.

Durant la période de croissance en longueur, les feuilles paraissent jouer un rôle important sur la croissance des siliques.

La fig. 15 présente l'évolution de la croissance en matière sèche de siliques portées par des pieds défoliés ou non en 1982. De même que pour la croissance en longueur, on constate généralement une croissance pondérale moindre dans les situations de pieds défoliés. L'analyse des taux de croissance relatifs en matière sèche (TCR MS) est intéressante. La fig. 16, construite selon le même principe que la fig. 14, montre que, pour des siliques âgées de plus de 300 degrés-jours environ, il n'y a pas de différence sensible entre les situations défoliées ou non défoliées. En revanche, les TCR apparaissent supérieurs dans les 300 premiers degrés-jours quand le pied porte des feuilles, comme le montre la divergence des deux ajustements logarithmiques calculés.

On retrouve donc, ici, la valeur approximative de 300 degrés-jours écoulés depuis l'anthèse comme moment charnière de l'ontogénie de la silique.

Avant approximativement 300 degrés-jours écoulés depuis l'anthèse, pendant la phase de croissance en longueur, les siliques sont sous la dépendance des feuilles. Ensuite la présence, ou l'absence, de feuilles n'influe pas sur leur croissance. Nous considérerons donc que la phase de croissance en longueur constitue la période d'hétérotrophie et que la croissance ultérieure s'effectue dans une phase d'autotrophie carbonée.



Légende : Voir Fig. 13  
1 point = Moyenne 60 siliques

FIGURE 15

EVOLUTION DE LA MATIÈRE SÈCHE TOTALE DE 3 GÉNÉRATIONS DE SILIQUES EN FONCTION DES SOMMES DE TEMPERATURES, EN SITUATIONS DE PIEDS DEFOLIÉS OU TEMOINS (Dispositif DEF 2)

## 2 - Le déroulement de la phase d'hétérotrophie

Nous avons constaté le rôle prépondérant des feuilles sur la croissance en longueur des siliques (hétérotrophie). Il faut noter cependant que la croissance n'est pas nulle en l'absence de feuilles, ce qui signifie deux choses : d'une part, les tiges sont susceptibles d'assurer une pro-

duction de photosynthétats notable, confirmant les résultats de INANAGA et KUMURA (1974), et d'autre part, il est probable qu'interviennent des hydrates de carbone stockés dans la tige et mobilisés pour assurer la croissance des siliques ainsi que l'ont montré EGLI et LEGGETT en 1976 sur le soja.

L'intervention de ces mécanismes rend difficile la mise en relation directe de la croissance des siliques et de la quantité de photosynthétats produits par le feuillage au même moment. Néanmoins, nous allons analyser dans quelle mesure des variations importantes du milieu à un moment donné peuvent altérer la croissance des siliques au même instant. Dans la suite de ce chapitre, nous verrons l'effet de variations du rayonnement incident sur les caractéristiques de la croissance en longueur des siliques. Nous utiliserons pour cela les mesures de croissance faites sur des siliques portées par des pieds isolés (Essai P 1), ce qui nous permet d'éviter le problème de l'estimation de la quantité de rayonnement reçue par un pied donné, placé en peuplement.

Nous avons noté par ailleurs, en bibliographie, que le nombre de grains des siliques se déterminait précocement. Compte tenu de ce renseignement, il est probable que c'est durant la période de croissance en longueur que cette composante se fixe à son niveau final. Nous analyserons donc en quoi la présence, ou l'absence de feuilles le modifie (Essais DEF 1 et 2) et comment les variations du rayonnement incident interviennent pour le moduler (Essai P 1).

a — Effets des variations du rayonnement incident sur la croissance en longueur des siliques.

A partir des courbes de croissance en longueur de dix générations de siliques repérées sur des pieds isolés, nous avons calculé de la même manière que précédemment les taux de croissance relatifs en longueur. La fig. 17 présente leur évolution en fonction, d'une part, de l'âge des siliques (compté en degrés-jours depuis l'anthesis de la fleur-mère)

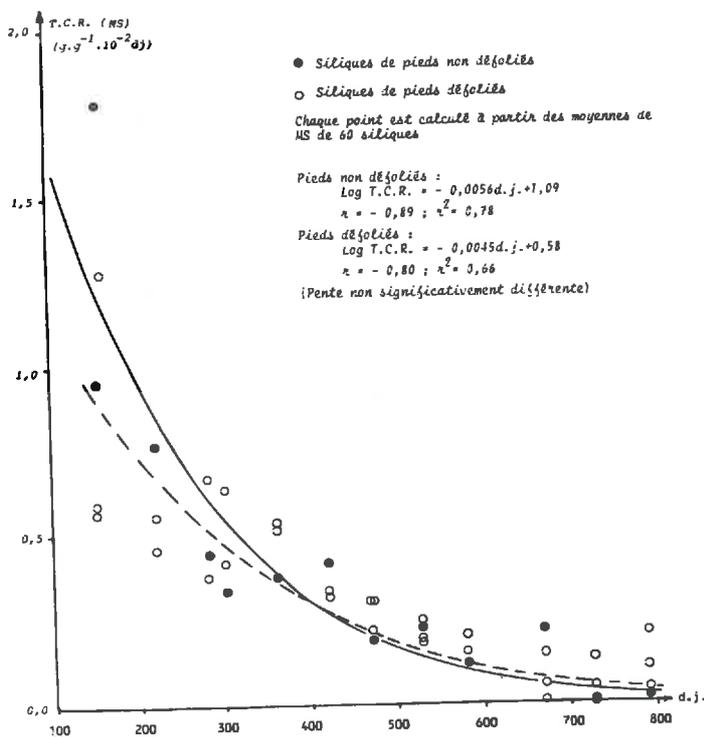


FIGURE 16 — EVOLUTION DU TAUX DE CROISSANCE RELATIF EN MATIERE SECHE DE SILIQUES EN FONCTION DES SOMMES DE TEMPERATURES, EN SITUATIONS DE PIEDS DEFOLIES OU TEMOINS (DEF 2)

et d'autre part, du rayonnement ayant régné pendant les périodes de temps où les mesures de croissance sont effectuées (exprimé en joules par cm<sup>2</sup> pour 100 degrés-jours). On retrouve la décroissance du TCR avec l'âge des siliques et on constate un effet positif du niveau énergétique du rayonnement incident, qui se manifeste essentiellement en début de vie des siliques (âge inférieur à 200 degrés-jours). On peut cependant ajuster un modèle linéaire intégrant l'âge et le niveau du rayonnement pour prévoir le TCR : celui-ci permet d'expliquer près de 90 % de la variance observée du TCR, ce qui améliore de façon notable la prédiction uniquement faite à partir de l'âge de la silique ( $r^2 = 0,75$ ).

Cet ajustement linéaire a cependant des limites : il prévoirait en effet une augmentation de la durée de la phase d'allongement des siliques avec le niveau de rayonnement. Or, conformément à ce qui a été observé pour les pieds défoliés, on constate que le niveau énergétique ne modifie pas la durée de la croissance en longueur. On retrouve dans le dispositif P 1, une durée de l'ordre de 300 degrés-jours, comme dans les essais DEF 1 et DEF 2.

b — Détermination du nombre de grains par silique

D'après PECHAN et al (1980) et SHIPWAY (1981), le nombre de grains d'une silique se détermine précocement. De ce fait on attend que le nombre de grains des siliques soient en rapport avec les capacités photosynthétiques des pieds porteurs.

### MISE EN EVIDENCE DU ROLE DES FEUILLES DANS LA DETERMINATION DU NOMBRE DE GRAINS DES SILIQUES (Essais DEF 1 et 2)

La fig. 18 présente l'évolution, avec l'âge des siliques, de leur nombre de grains pour les différentes combinaisons date d'anthesis, date de défoliation et pour les témoins du protocole DEF 2.

Outre la variabilité des nombres de grains selon la présence, ou l'absence de feuilles, sur laquelle nous revien-

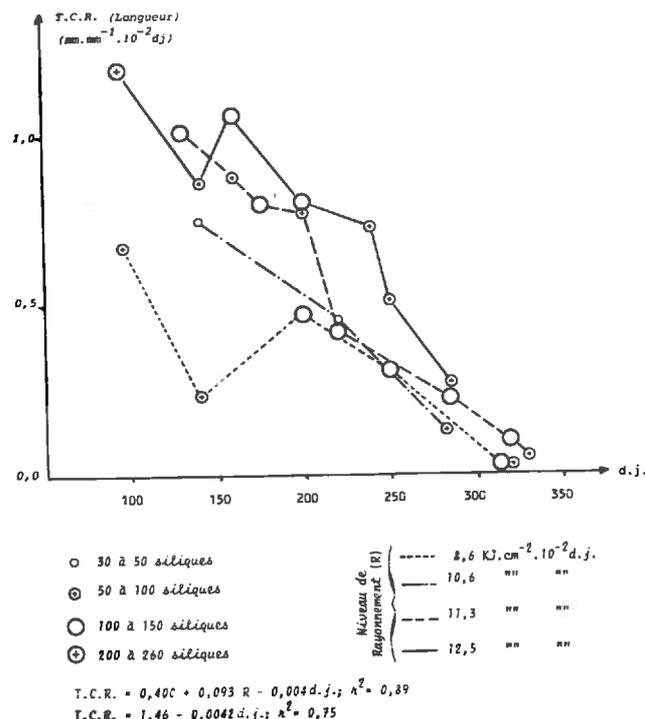


FIGURE 17 — EFFET DU RAYONNEMENT INCIDENT SUR L'EVOLUTION AVEC LES SOMMES DE TEMPERATURES DU TAUX DE CROISSANCE RELATIF EN LONGUEUR DES SILIQUES (Dispositif P 1)

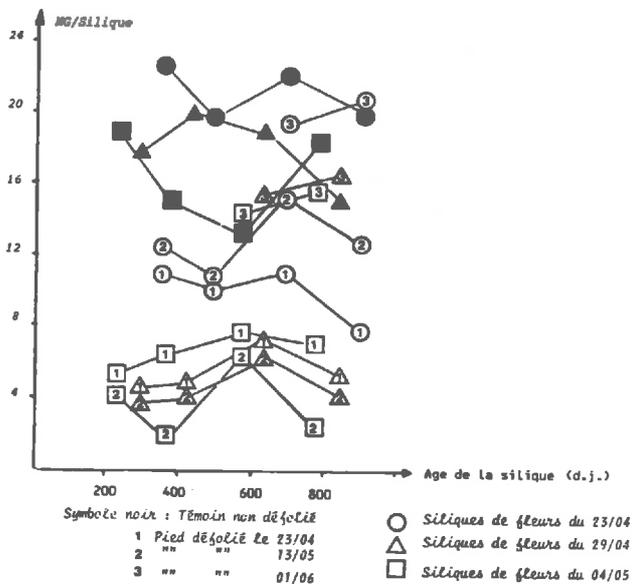


FIGURE 18 - VARIATIONS DU NOMBRE DE GRAINS DES SILIQUES EN FONCTION DE LEUR AGE, EN SITUATIONS DE PIEDS DEFOLIES OU TENOINS (Dispositif DEF 2)

drons plus loin, il n'apparaît pas d'évolution nette avec le temps : au-delà de 200 degrés-jours après l'anthèse, moment de la première observation, il semble que le nombre de grains soit fixé définitivement. Cela confirme donc bien que c'est dans les premiers jours du développement des siliques que se détermine le nombre de grains viables.

A partir des observations récapitulées dans la fig. 18, nous avons construit la fig. 19, sur laquelle est représentée l'évolution du nombre de grains moyen par silique (exprimé en pourcent du témoin correspondant) en fonction du moment de la défoliation, situé par rapport à l'anthèse de la fleur-mère. On constate, comme on pouvait s'y attendre, que toute défoliation effectuée alors que les siliques ont plus de 300 degrés-jours, ne modifie en rien leur nombre

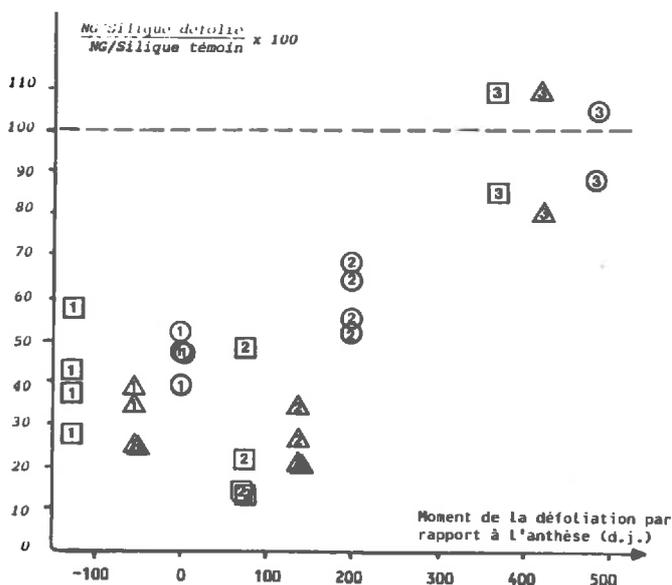


FIGURE 19 - VARIATIONS DU NOMBRE DE GRAINS DES SILIQUES PORTEES PAR DES PIEDS DEFOLIES (en % du témoin) EN FONCTION DU MOMENT DE LA DEFOLIATION SITUÉ PAR RAPPORT A LA DATE D'ANTHÈSE (Dispositif DEF 2)

Les symboles utilisés sont ceux de la Fig. 18

de grains : on retrouve alors les niveaux réalisés sur les témoins. Par contre, les défoliations plus précoces, faites alors que les siliques ont moins de 200 degrés-jours, provoquent des chutes importantes du nombre de grains (40 à 80 %). Cela confirme que :

- Les 200 premiers degrés-jours du développement des siliques appartiennent à la phase où se définit le nombre de grains. On peut constater par ailleurs qu'une défoliation faite quand une silique a 200 degrés-jours, entraîne une diminution du nombre de grains, ce qui tend à démontrer que la période de détermination va au-delà des 200 premiers degrés-jours ;
- Durant cette même période, la présence de feuilles sur le pied porteur est déterminante du nombre de grains des siliques. On retrouve, ici, le caractère hétérotrophe révélé à partir de l'analyse de la croissance en longueur.

### ROLE DE L'ÉNERGIE INCIDENTE (Essai P 1)

Nous avons tenté de mettre en correspondance le nombre de grains moyen des siliques d'une génération donnée et la quantité de photosynthétats produite par les feuilles du pied porteur durant la période d'hétérotrophie (les 300 premiers degrés-jours) des siliques considérées. Pour ce faire, nous avons été amené à poser un certain nombre d'hypothèses simplificatrices :

- Nous avons admis qu'à tout moment, la surface foliaire verte des feuilles insérées sur la tige principale des pieds examinés, était un bon indicateur de leur surface foliaire totale, et que le produit de cette surface par le rayonnement incident rendait compte d'une façon ordonnée de la quantité de rayonnement réellement interceptée par la plante.
- Cela nous a conduit certainement à sous-estimer quelque peu les quantités de rayonnement interceptées en fin de floraison et qui seront mises en liaison avec les nombres de grains des siliques les plus tardives.
- Nous avons considéré que l'intensité de la compétition pour les photosynthétats entre les puits utilisateurs (tiges, feuilles et racines en croissance, organes reproducteurs) étaient identiques pour les siliques des différentes générations observées. Cette hypothèse est discutable pour les toutes dernières siliques examinées, pour lesquelles il n'y a plus de croissance contemporaine d'organes végétatifs et moins d'organes reproducteurs en phase d'hétérotrophie. Le tab. 2 présente l'évolution en indice du nombre d'organes reproducteurs hétérotrophes (boutons floraux, fleurs et siliques âgées de moins de 300 degrés-jours).

Dates d'anthèse des fleurs-mères des siliques suivies	Indice d'évolution du nombre d'organes hétérotrophes en compétition pour les assimilats carbonés
30/04/1980	100
03/05	100
07/05	100
11/05	100
14/05	100
18/05	100
21/05	100
25/05	98
30/05	80
04/06	75

TABLEAU 2 - Variations du nombre d'organes hétérotrophes (indice) avec la date d'anthèse

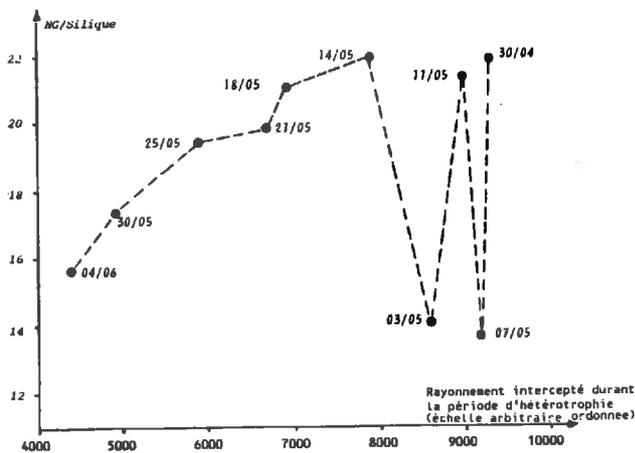


FIGURE 20 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS MOYEN D'UNE SILIQUE ET RAYONNEMENT INTERCEPTÉ PAR LES FEUILLES DURANT SA PÉRIODE D'HÉTÉROTROPHIE (Dispositif P 1)  
 Note : Les dates correspondent aux dates d'anthèse des fleurs

- N'ayant pas à notre disposition de moyens de mesure, nous n'avons pas tenu compte d'éventuelles mobilisations de réserves carbonées.
- Nous avons considéré qu'il y avait proportionnalité entre le niveau de rayonnement intercepté par les feuilles des plantes et la quantité totale de photosynthétats produits en émettant l'hypothèse de la stabilité du taux d'assimilation nette, du fait de la gamme de température ayant régné durant l'expérience (LENOEL et BERGAUD, 1982, cités par GOSSE et al, 1983) et de l'alimentation hydrique et azotée non limitante.

Sous ces différentes hypothèses, la fig. 20 présente la correspondance entre le nombre de grains moyen d'une silique de génération donnée et l'indice de rayonnement intercepté calculé durant la période d'hétérotrophie (les 300 premiers degrés-jours) de la silique étudiée.

Deux générations de siliques (03 et 07/05) s'écartent sensiblement de la relation qui se dessine entre les deux variables en question.

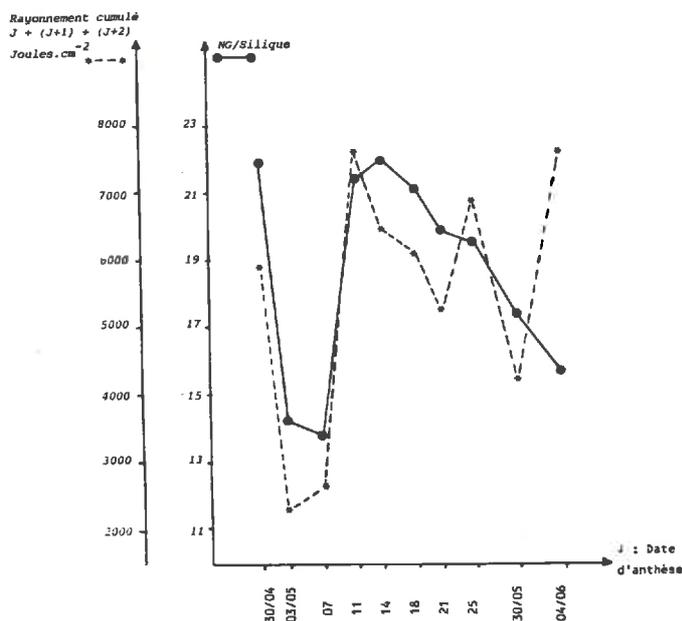


FIGURE 21 - VARIATIONS DU NOMBRE DE GRAINS MOYEN D'UNE SILIQUE, OU RAYONNEMENT INCIDENT CUMULÉ PENDANT 3 JOURS ( $J, J+1, J+2$ ) EN FONCTION DE LA DATE D'ANTHÈSE (J) (Dispositif P 1)

Si le rayonnement total absorbé durant la période d'hétérotrophie par les feuilles de la plante apparaît important à considérer — on retrouve ici un résultat convergent de celui obtenu lors des défoliations — il ne suffit pas pour rendre compte de l'ensemble des variations du nombre de grains par silique.

Le niveau de rayonnement incident au début de la période d'hétérotrophie semble jouer un rôle important. Ainsi, la fig. 21 montre le parallélisme approximatif entre le nombre de grains par silique et la somme des rayonnements incidents calculée sur les trois premiers jours commençant au jour de l'anthèse. Quand on étudie le rayonnement intercepté par les feuilles durant cette première période, on obtient une relation linéaire avec, cependant, le problème des siliques issues de fleurs du 04/06, qui présentent un faible nombre de grains (fig. 22).

Un certain nombre de travaux, réalisés sur d'autres espèces (YOSHIDA sur le riz, cité par de WIT et al en 1979, par exemple) montrent que la vitesse d'approvisionnement en assimilats est importante à considérer pour ex-

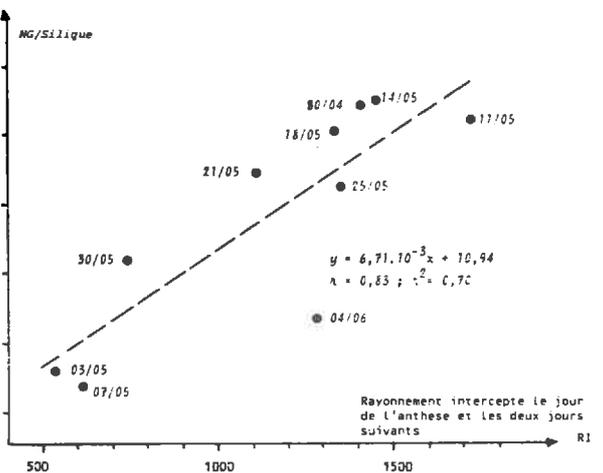


FIGURE 22 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS MOYEN D'UNE SILIQUE ET RAYONNEMENT INTERCEPTÉ PENDANT LES 3 PREMIERS JOURS DE SA PÉRIODE D'HÉTÉROTROPHIE (Dispositif P 1)

pliquer les variations de nombre de grains. Cette vitesse permet de représenter les relations entre l'activité des sources productrices d'assimilats et celle des puits utilisateurs de ces assimilats (WARREN-WILSON, 1972). En effet, on a au numérateur l'activité des sources, soit la quantité d'assimilats produite et au dénominateur le temps mis pour la produire. Mais le temps figurant au dénominateur s'avère être aussi une variable déterminante de la demande exercée par les puits utilisateurs des assimilats. Ainsi, une faible vitesse de production d'assimilats traduit une situation où l'activité des sources « ne suit pas » celle des puits : la demande en assimilats dépasse l'offre, ce qui aboutit à une adaptation de la demande à l'offre par avortement d'une partie des organes constituant le puits.

Nous avons donc étudié la vitesse de fourniture en assimilats sur la période de trois jours précédemment définie en exprimant :

- la fourniture en assimilats par l'indicateur du rayonnement intercepté par la plante,
- le temps par la somme de degrés-jours écoulés durant les trois jours.

La fig. 23 présente la relation à seuil obtenue entre cette vitesse et le nombre de grains. Une activité des sources supérieure ou égale à celle des puits, obtenue pour des valeurs élevées de la vitesse de fourniture en assimilats (supérieures à l'indice 30) permet un avortement minimal et constant d'ovules. En-deçà de ce seuil, on peut dire que

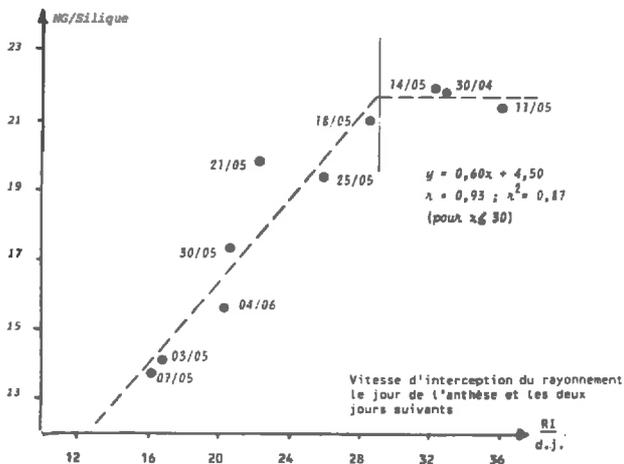


FIGURE 23 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS MOYEN D'UNE SILIQUE ET VITESSE D'INTERCEPTION DU RAYONNEMENT PENDANT LES 3 PREMIERS JOURS DE SA PERIODE D'HÉTÉROTROPHIE (Dispositif P 1)

l'activité des sources est inférieure à celle des puits, d'où un avortement croissant d'ovules et une diminution corrélative du nombre de grains.

Le fait que, dans cette gamme, on obtienne par l'ajustement linéaire une ordonnée à l'origine non nulle, peut signifier, outre la mauvaise qualité du modèle linéaire pour les faibles valeurs de  $x$ , que le nombre de grains réalisé pour  $x = 0$  est obtenu grâce à d'autres sources d'assimilats (photosynthèse des tiges, réserves).

Il existe donc, au début de la vie de la silique, une période critique de courte durée durant laquelle les conditions de nutrition des ovules sont très importantes pour déterminer le nombre d'entre elles qui continueront à croître. Ces conditions sont d'autant moins favorables que :

- le rayonnement intercepté est faible (surface foliaire réduite, rayonnement incident faible) ;
- la phase s'écoule plus vite si on exprime le temps en unités calendaires, les températures moyennes journalières étant élevées.

Il est important de revenir sur la définition de cette période. Nous ne prétendons pas que les trois jours que nous avons considérés en constituent la durée exacte. Nous avons considéré cette durée, parce qu'elle nous donnait, statistiquement, les meilleurs ajustements. Il est probable que cette période critique correspond, sur le plan biologique, au temps nécessaire aux ovules fécondés pour atteindre un certain stade de développement et que, en conséquence, sa durée varie avec la température. Ce qui apparaît certain, c'est qu'elle est courte et se situe au tout début de l'ontogénie de la silique.

## CONCLUSION

Le nombre de grains contenus dans une silique à la récolte apparaît être sous la dépendance d'un double déterminisme :

- 1 - Celui de la vitesse de fourniture en assimilats dans les premiers jours du développement de la silique. On peut faire l'hypothèse que c'est le nombre d'ovules fécondés viables et susceptibles de croître qui se détermine alors.
- 2 - Celui de la quantité totale de photosynthétats venant alimenter la silique pendant toute la période d'hétérotrophie, comme en témoignent :
  - l'effet négatif d'une défoliation sur le nombre de grains d'une silique âgée de 200 degrés-jours au moment de cette défoliation (fig. 19) ;

la relation qui se dessine à la fig. 20 entre nombre de grains et rayonnement intercepté par les feuilles durant l'hétérotrophie, quand on fait abstraction des siliques du 3 et du 7 mai.

On peut ainsi faire l'hypothèse que c'est le degré d'extériorisation du potentiel préalablement fixé qui se détermine.

A l'issue de la phase d'hétérotrophie carbonée, la longueur et le nombre de grains d'une silique sont fixés définitivement.

Nous allons aborder maintenant l'étude des phénomènes se manifestant durant la phase d'autotrophie carbonée.

## 3 - Le déroulement de la phase d'autotrophie carbonée

Nous avons vu qu'une silique, sa longueur finale atteinte, présentait une croissance indépendante de la présence ou de l'absence de feuilles ; nous avons alors parlé d'autotrophie carbonée, ce qui signifie que cette croissance résulte de la photosynthèse propre de la silique.

Nous n'excluons pas cependant que, même durant cette période, des translocations d'assimilats puissent se produire et s'ajouter aux produits de la photosynthèse de la silique.

## REMARQUES PRELIMINAIRES

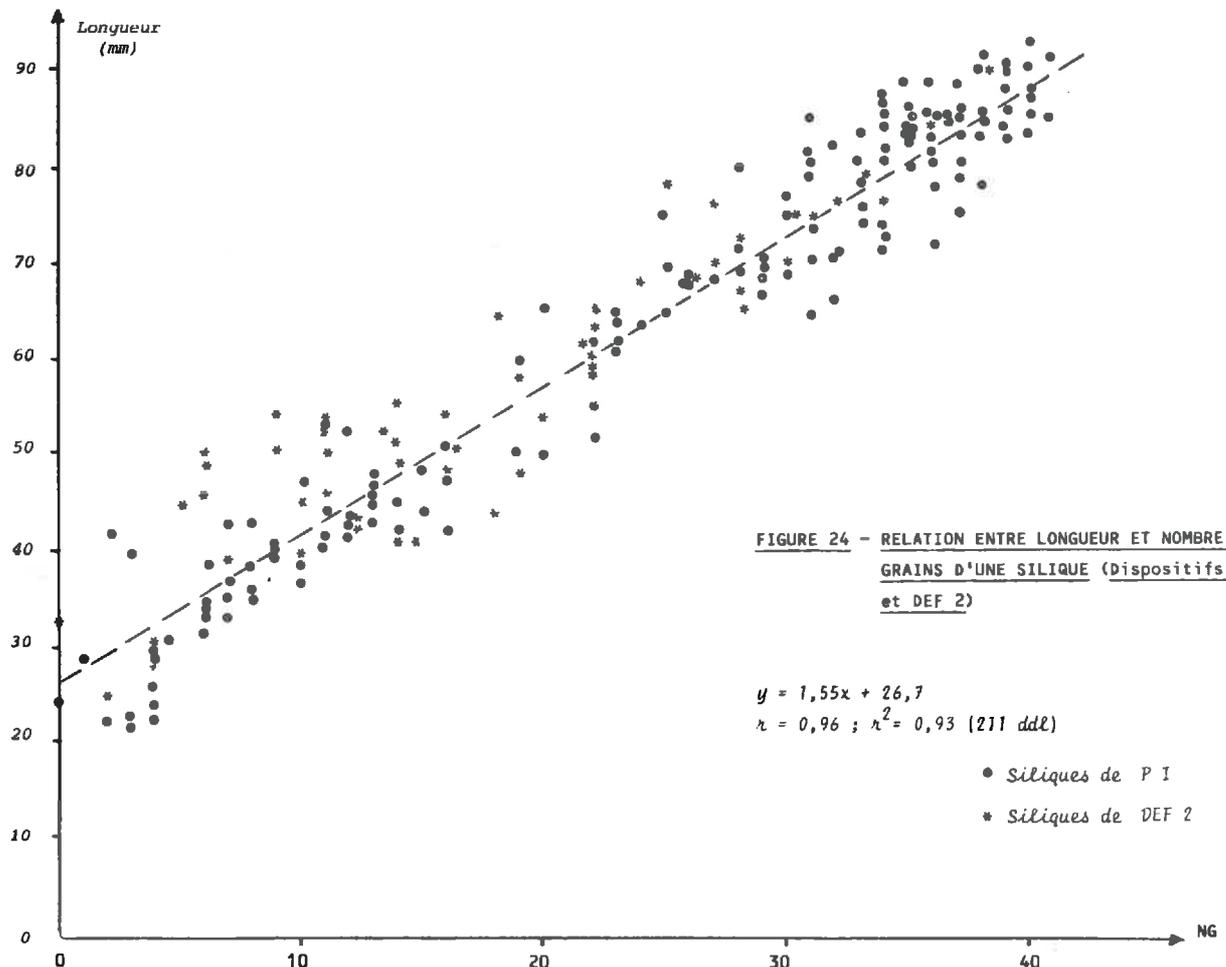
L'objectif de ce chapitre est d'étudier :

- a) dans un premier temps, les lois de variation de la croissance pondérale des siliques. Nous envisagerons successivement deux sources de variation :
  - l'âge de la silique,
  - le rayonnement qu'elle intercepte comme approche de sa photosynthèse propre.

Cette étude sera faite dans le cadre de conditions générales de croissance différentes et pour des siliques ayant des nombre de grains variés. Cela nous permettra d'en observer les répercussions. En effet, comme nous l'avons signalé dans la bibliographie, le nombre de grains contenu dans la silique est susceptible de réguler son fonctionnement photosynthétique ; de nombreux exemples dans la littérature témoignent du mécanisme de régulation du fonctionnement des « sources » par la force des « puits ». Ce phénomène est relativement difficile à analyser dans le cas des siliques du colza, car la surface photosynthétique de ces organes est elle-même directement liée au nombre de grains. En effet, la longueur et le nombre de grains varient avec les conditions de croissance ayant régné durant la période d'hétérotrophie et de ce fait, sont très corrélés comme le soulignent PECHAN et al (1980). La fig. 24 présente la corrélation que nous avons observée à partir des siliques récoltées à DIJON en 1980 et à GRIGNON en 1982. Par ailleurs, la longueur et la surface projetée des siliques sont très bien corrélées (Annexe 4).

Capacité photosynthétique et nombre de sites accumulateurs des photosynthétats produits sont donc corrélés, mais il faut noter que la surface d'une silique, rapportée à son nombre de grains, augmente quand celui-ci diminue et cela d'autant plus vite, en valeur relative, que le nombre de grains est faible. On trouve en effet  $S/NG = 0,008 + 0,50/NG$ .

L'analyse de la croissance pondérale en fonction du rayonnement intercepté nous permettra de faire la part entre les variations de croissance liées aux variations du nombre de grains par l'intermédiaire de celle de la surface



photosynthétique et les éventuelles régulations « source-puits » pouvant se manifester par exemple dans les situations où le fonctionnement photosynthétique est limité par la possibilité d'accumulation dans les graines des photosynthétats produits.

b) dans un second temps, nous étudierons les règles de répartition de la matière sèche synthétisée par la silique entre ses parois et ses grains. Là encore, le nombre de grains contenus par la silique est susceptible de modifier la répartition comme SCOTT et al (1973) ont pu le montrer en ce qui concerne les composés azotés.

Pour procéder aux analyses de la croissance en fonction du rayonnement intercepté, nous avons été amené à émettre un certain nombre d'hypothèses.

Le rayonnement intercepté sera estimé par le produit de la surface de la silique par le rayonnement incident. On peut s'attendre à avoir une relation entre matière sèche produite et rayonnement intercepté si :

le taux d'assimilation nette des siliques est constant. Cela suppose que les conditions générales de la croissance sont favorables, en particulier qu'il n'y a ni stress hydrique, ni stress azoté. Cela est vérifié pour le dispositif P I, mais non pour DEF 2. En effet, l'étude des bilans hydriques au printemps 1982 à GRIGNON laisse supposer que les peuplements de colza observés n'évapotranspiraient pas au maximum (ETM). La fig. 25 présente l'évolution du rapport ETR/ETM, calculé en fonction du temps pour les trois générations de siliques étudiées (les modalités du calcul des bilans hydriques sont présentées en Annexe 5).

Cela ne nous a pas gêné pour étudier l'évolution du taux de croissance relatif en matière sèche en situation défoliée ou non présentée à la fig. 16, puisque nous ne cherchions pas à rendre compte de ses variations en fonction de facteurs de croissance. En revanche, maintenant, étant donné

- 1 Siliques du 23/04
- 2 " " 29/04
- 3 " " 06/05
- Moyenne

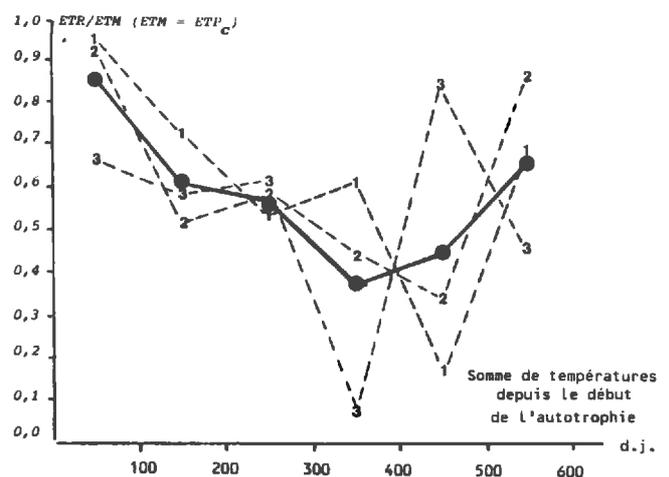


FIGURE 25 - EVOLUTION DU RAPPORT ETR/ETM AVEC LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE DE 3 GENERATIONS DE SILIQUES (Dispositif DEF 2)

que l'on veut mettre en rapport croissance et rayonnement intercepté, il faut tenir compte de cette sécheresse relative ; nous verrons plus loin ses répercussions.

les siliques qui sont suivies, sont situées en position apicale dans le couvert végétal, afin que l'on puisse assimiler le rayonnement incident climatique et le rayonnement régnant au niveau de la silique. Cette position dans le couvert permet la quantification du rayonnement intercepté, mais le problème du niveau du rayonnement saturant, c'est-à-dire au-delà duquel la production de photosynthétats n'est pas augmentée, se pose. En effet, il est probable qu'aux heures de rayonnement maximal, ces siliques « en plein soleil » reçoivent un rayonnement supérieur au rayonnement saturant. D'après CHOMEL (1981), la valeur du rayonnement visible saturant pour une silique de colza de printemps, est de l'ordre de  $260 \text{ w.m}^{-2}$ . Travaillant sur des périodes de plusieurs jours et ne disposant pas d'enregistrements journaliers des variations du rayonnement incident, nous nous sommes contenté de cumuler les rayonnements interceptés sans faire de corrections liées aux moments de la journée où le rayonnement incident est supérieur au rayonnement saturant. De ce fait, les valeurs de rayonnement intercepté que nous

avons prises en compte sont légèrement surestimées par rapport aux valeurs de rayonnement intercepté effectivement utiles à la photosynthèse. Ce biais, au demeurant faible, reste du même ordre de grandeur dans toutes les situations.

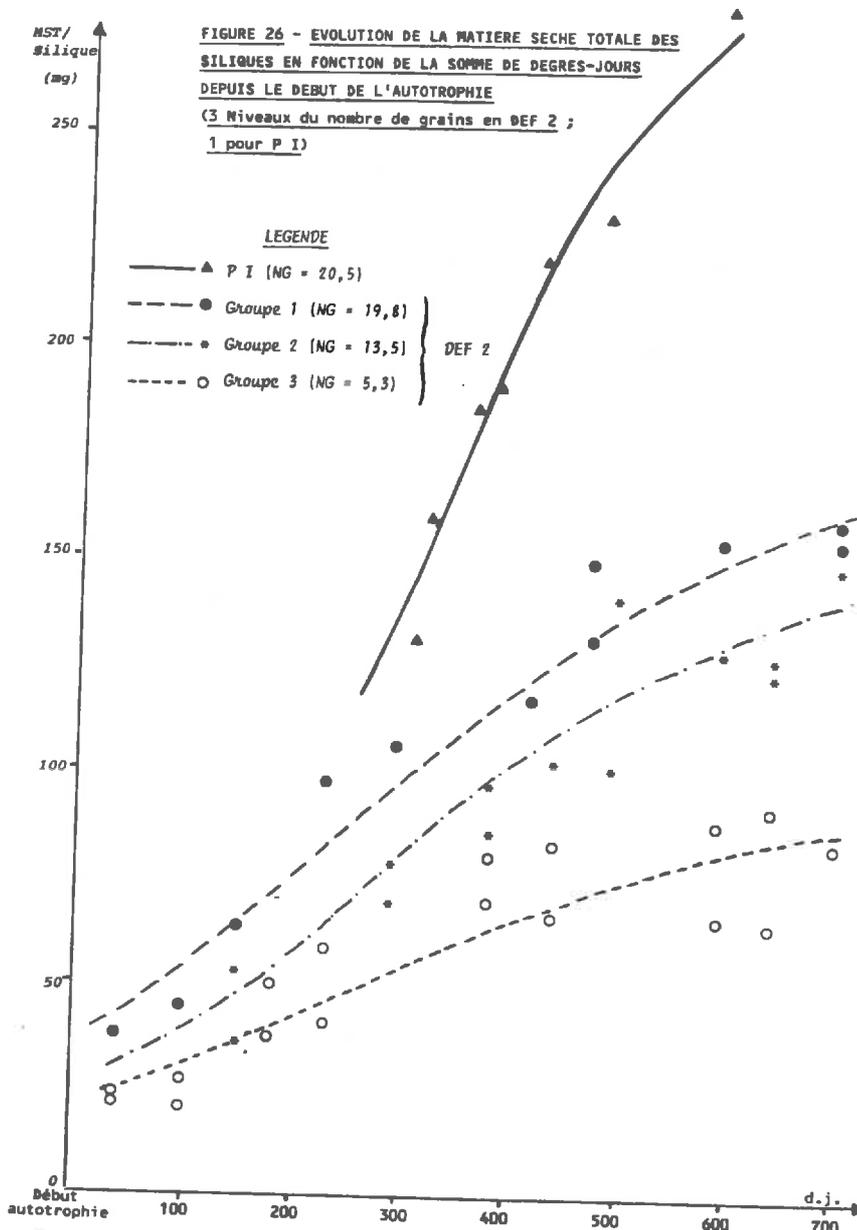
La surface de silique considérée dans le calcul du rayonnement intercepté est la surface maximale atteinte en fin de croissance. En fait, on a un épaississement des parois qui entraîne une augmentation de la surface des siliques, malgré la stabilité de la longueur. Nous reviendrons en conclusion sur les conséquences du choix de la surface finale de la silique.

## VARIATIONS DE LA CROISSANCE GLOBALE DE LA SILIQUE

### a) Variation de la croissance des siliques en fonction de leur âge

La fig. 26 présente l'évolution de la matière sèche des siliques observée dans les essais P I et DEF 2.

— Pour les siliques de l'essai P I, la variation de l'âge des siliques est assurée par celle de leur « date de naissan-



Fonction logistique : $y = a/(1+be^{-cx})$					
PARAMETRES.					
		a	b	c	$r^2$
DEF 2	(3)	100	3,26	$4,6 \times 10^{-3}$	0,76
DEF 2	(2)	155	5,00	$5,7 \times 10^{-3}$	0,77
DEF 2	(1)	180	3,60	$4,9 \times 10^{-3}$	0,94
P I		300	13,05	$8,3 \times 10^{-3}$	0,97

ce », la récolte ayant été effectuée pour toutes les siliques à une même date (25/06).

Nous n'avons considéré que les siliques qui présentaient un nombre de grains élevé (20,5 en moyenne), l'effectif des autres étant trop faible.

— Pour les siliques de DEF 2, la variabilité de l'âge des siliques est assurée simultanément par celle de leur date de naissance (3 dates : 23 et 29/04, 24/05) et celle des dates de récolte (24/05, 01, 11 et 24/06). La population totale de ces siliques a été stratifiée en trois groupes :

- . Groupe 1 : Nombre de grains élevé (19,8 en moyen.)
- . Groupe 2 : Nombre de grains moyen (13,5 en moyen.)
- . Groupe 3 : Nombre de grains faible (5,3 en moyen.)

Les siliques de l'essai P I sont comparables, quant à leur nombre de grains, à celles du Groupe 1 de l'essai DEF 2.

Dans chaque cas de figure, l'évolution de la matière sèche de la silique avec l'âge prend une allure sigmoïde, ce qui a fait retenir un ajustement à des fonctions logistiques. Les paramètres de ces ajustements ainsi que leur qualité, appréciée par le coefficient de détermination  $r^2$  sont représentés dans le tab. 3. Le paramètre (a) est évalué à partir de la fig. 26, les autres (b et c) sont calculés.

A partir de chacun des ajustements logistiques, nous avons calculé l'évolution des vitesses de croissance en matière sèche (dms/dt, le temps étant exprimé en degrés-

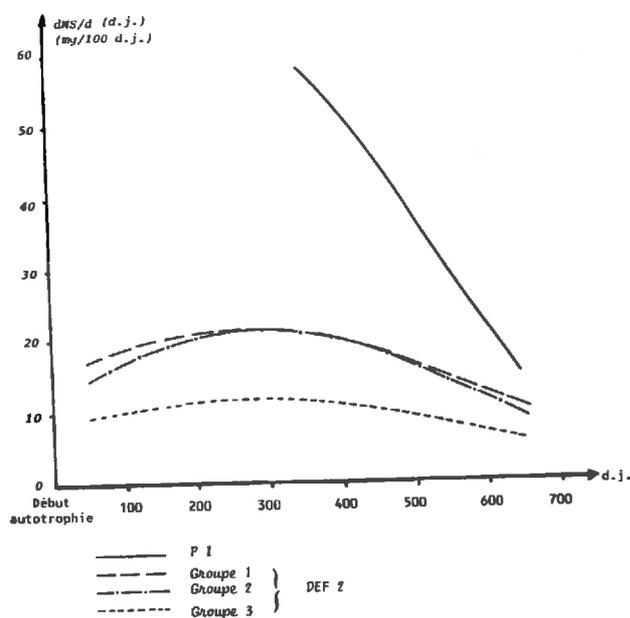


FIGURE 27 - VARIATIONS DE LA VITESSE DE CROISSANCE EN MATIERE SECHE EN FONCTION DE LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (dispositifs DEF 2, P I)

TABLEAU 3 - Paramètres des ajustements à une fonction logistique de la croissance en matière sèche avec la somme de degrés-jours depuis le début de l'autotrophie

jours). Nous avons procédé en dérivant l'équation de la fonction logistique.

$$y = a/(1 + be^{-cx})$$

$$dy/dx = abce^{-cx}/(1 + be^{-cx})^2$$

L'évolution de cette vitesse en fonction des sommes de températures est présentée à la fig. 27. On retrouve, sur cette figure, la différence de vitesse de croissance entre les deux essais, ainsi que l'effet lié au nombre de grains : les siliques n'ayant que 5,3 grains (Groupe 3 de DEF 2) ont des vitesses toujours inférieures. En revanche, les Groupes 2 et 1 (13,5 et 19,8 grains) présentent des vitesses identiques tout au long de la période de croissance : les différences de matière sèche finale entre ces deux groupes ne proviennent que de l'écart qui existait au début de la phase d'autotrophie et qui résulte des conditions ayant régné pendant l'hétérotrophie.

En ce qui concerne la différence entre les deux essais, nous avons tenté de vérifier la plausibilité de l'effet sécheresse dans l'essai DEF 2, en considérant l'évolution des rapports calculés entre les évapotranspirations réelle et potentielle. Nous avons considéré que l'ETP était une approximation satisfaisante de l'ETM jusqu'à la fin du mois de juin. Au-delà, le début du dessèchement du couvert végétal nous interdit de faire cette hypothèse : ne disposant pas d'estimation de coefficients pour évaluer l'ETM en fin de cycle, nous n'avons pas poursuivi le calcul au-delà de 600 degrés-jours après le début de l'autotrophie. La fig. 28 présente les évolutions du rapport ETR/ETP pour les trois groupes de siliques de l'essai DEF 2 : elles sont légèrement différentes les unes des autres, car nous n'avons pas utilisé exactement les mêmes proportions des trois générations de siliques pour constituer les trois groupes de nombre de grains.

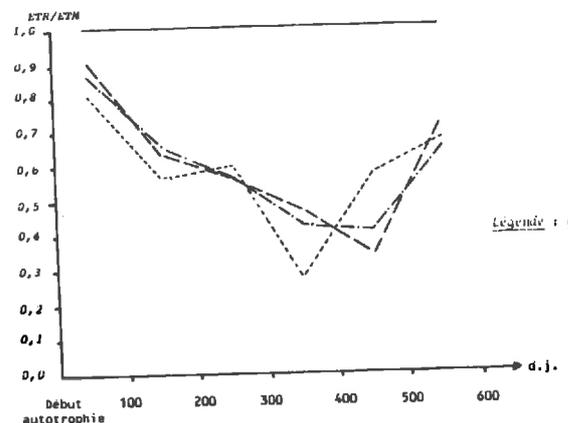


FIGURE 28 - EVOLUTION DU RAPPORT ETR/ETM AVEC LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (dispositifs DEF 2 et P I)

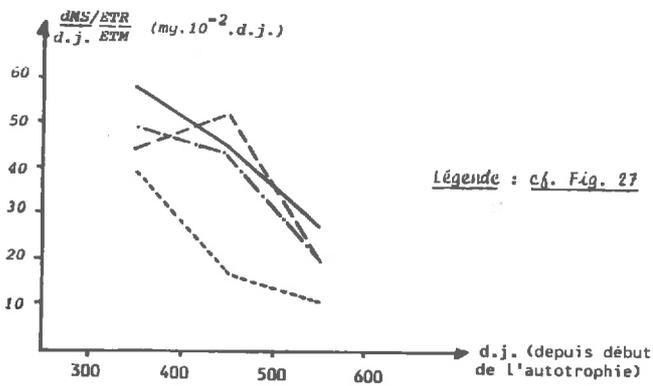


FIGURE 29

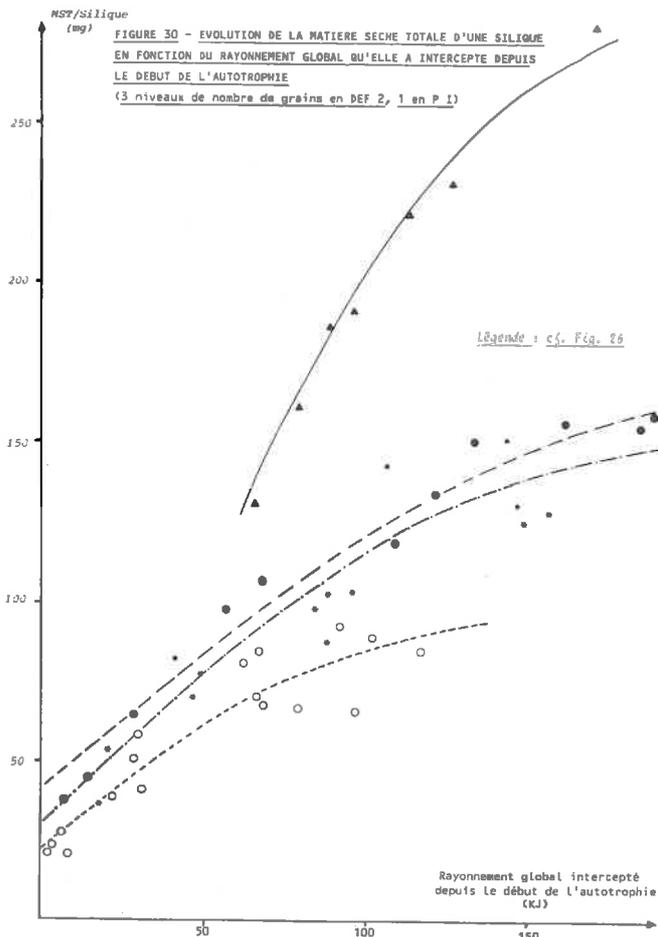
EVOLUTION DE LA VITESSE DE CROISSANCE CORRIGEE PAR LE FACTEUR SECHERESSE AVEC LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (Dispositifs DEF 2 et P I)

Appliquant le principe de la relation :

$$MS = a \frac{ETR}{ETM} + b \text{ (ROBELIN, 1962)}$$

nous avons corrigé les valeurs des vitesses de croissance de la fig. 27, en considérant que pendant une période de temps donnée, la vitesse moyenne observée était équivalente au produit

- de la vitesse théorique en situation d'alimentation hydrique non limitante, par
- un indice de stress hydrique durant cette période que nous avons pris égal au rapport calculé ETR/ETP.



La fig. 29 présente l'évolution des vitesses de croissance corrigées par le facteur sécheresse de chaque groupe de siliques de l'essai DEF 2, ainsi que les vitesses observées dans l'essai P I pour la période de temps où la comparaison entre les deux essais est possible.

On peut observer un rapprochement significatif des niveaux de vitesse de croissance observés dans les deux essais sur les siliques à nombre de grains élevé.

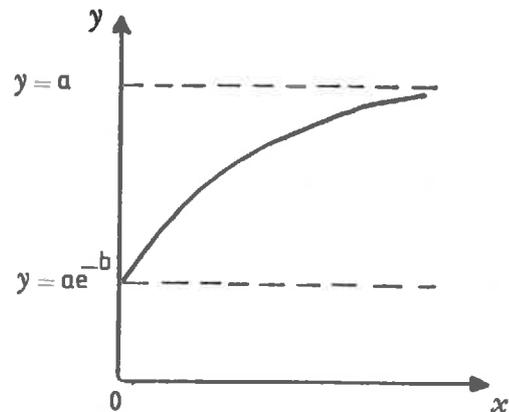
Il apparaît donc qu'à nombre de grains équivalent -en l'occurrence 19 à 20- l'âge d'une silique permet de rendre compte de son poids. Par contre, le nombre de grains contenus par la silique intervient, notamment quand il est très faible, pour moduler la vitesse de croissance.

#### b) Variation de la croissance des siliques en fonction du rayonnement intercepté

Nous avons représenté à la fig. 30, la relation entre la matière sèche totale des siliques et le rayonnement global intercepté. La matière sèche suit une fonction croissante du rayonnement intercepté, mais on n'observe pas d'allure en S comme c'était le cas de l'évolution de la matière sèche en fonction de la somme de températures. Pour cette raison, nous avons choisi d'ajuster les observations à une fonction de Gompertz :

$$y = a \cdot \exp(-be^{-cx})$$

Le schéma ci-dessous présente l'allure de cette fonction qui prend bien en compte l'infléchissement des valeurs de y pour les fortes valeurs de x. Les valeurs de a qui ont été considérées dans ces ajustements sont les mêmes que celles qui avaient été prises pour les ajustements logistiques.



Le tab. 4 donne les paramètres des ajustements ainsi que leur qualité.

	a (1)	b	c	r <sup>2</sup>
P I	300	2,89	0,020	0,98
DEF 2 Groupe 1	180	1,47	0,013	0,96
DEF 2 Groupe 2	155	1,63	0,017	0,67
DEF 2 Groupe 3	100	1,43	0,022	0,78

TABLEAU 4 - Paramètres des ajustements à une fonction de Gompertz de la croissance en matière sèche avec le rayonnement intercepté depuis le début de l'autotrophie. (1) fixé à priori

Les ajustements réalisés en fonction du rayonnement intercepté (fig. 30) sont nettement plus proches les uns des autres, pour les siliques de l'essai DEF 2, que ceux réalisés en fonction des sommes de températures (fig. 26).

En dérivant les ajustements de GOMPERTZ, on obtient le niveau d'efficacité du rayonnement intercepté en terme de matière sèche produite.

$$(1) y = ae^{-be^{-cx}}$$

$y$  = Matière sèche ;  $x$  = Rayonnement intercepté

$$(2) dy/dx = abce^{-cx}e^{-be^{-cx}}$$

$dy/dx$  = Efficacité du rayonnement

Compte tenu de (1), on peut exprimer  $dy/dx$  en fonction de  $y$ , c'est-à-dire en fonction de la matière sèche produite. On trouve :

$$dy/dx = c.y.Ln(a/y)$$

En appliquant, dans chaque cas de figure, la relation entre la matière sèche et la somme de températures, nous avons obtenu l'évolution théorique avec le temps (calculée à partir des ajustements) de l'efficacité du rayonnement global intercepté.

La fig. 31 présente ces évolutions pour chaque catégorie de silique considérée. On constate que les niveaux d'efficacité atteints dans l'essai DEF 2 sont, à tout moment de l'autotrophie des siliques observées, équivalents quel que soit leur nombre de grains. Cela signifie donc que la croissance des siliques durant la période d'autotrophie est directement liée au rayonnement intercepté, par un facteur —l'efficacité— constant quel que soit le nombre de grains. Dans la gamme des nombres de grains prospectée, on n'observe donc pas de phénomène de régulation du fonctionnement des « sources » photosynthétiques par l'intensité de la demande exercée par les « puits ». Les différences de matière sèche finale des siliques à nombre de grains différents, résultent donc uniquement des différences de leur surface et de leur matière sèche en début de période d'autotrophie. Ni la durée de la période d'autotrophie, ni l'efficacité du rayonnement intercepté n'apparaissent modifiées par le nombre de grains.

Par contre, on constate un effet lié à la localité : les efficacités du rayonnement, observées dans l'essai P I, sont nettement plus fortes que dans l'essai DEF 2. Si l'on

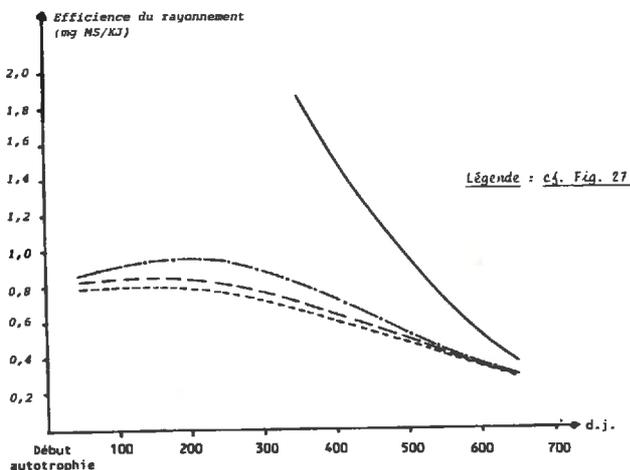


FIGURE 31 - EVOLUTION DE L'EFFICACITE DU RAYONNEMENT INTERCEPTE PAR LES SILIQUES AVEC LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (Dispositifs DEF 2 et P I)

procède à la correction par les rapports ETR/ETM de la même façon que précédemment, on obtient les évolutions des efficacités du rayonnement qui sont présentées à la fig. 32.

On constate alors que, dans la gamme de sommes de températures communes aux deux localités (au-delà de 300 degrés-jours), on trouve une évolution des efficacités de chaque catégorie de silique tout à fait comparable.

L'efficacité passe par un maximum de l'ordre de deux grammes de matière sèche par méga-joule de rayonnement global intercepté vers 300 degrés-jours après le début de l'autotrophie. Cette valeur est tout à fait compatible avec les résultats obtenus par CHOMEL (1981) sur le colza de printemps, qui mentionne que les « rendements lumineux » des siliques sont comparables à ceux des feuilles et qui mesure, pour ces dernières, des rendements de 3,5 à 5,2 grammes de matière sèche par méga-joule de rayonnement photosynthétiquement actif, soit 1,8 à 2,6 grammes de matière sèche par méga-joule de rayonnement global. CHOMEL constate, par ailleurs, une diminution du « rendement lumineux » avec l'âge de la silique, phénomène que nous retrouvons au-delà de 300 degrés-jours depuis le début de l'autotrophie. En revanche, il semble que l'efficacité double en passant de 1 à 2 grammes de matière sèche par méga-joule durant les 300 premiers degrés-jours de l'autotrophie.

La valeur moyenne de l'efficacité sur l'ensemble de la période d'autotrophie est de l'ordre de 1,3 gramme de matière sèche synthétisée par méga-joule de rayonnement global intercepté.

### c) Conclusion

L'analyse comparée des évolutions de matière sèche globale des siliques en fonction, soit du temps, soit du rayonnement intercepté, nous a permis de montrer que cette dernière variable apparaissait la plus pertinente pour rendre compte de la variabilité des matières sèches finales de silique observées.

A l'issue de la période d'hétérotrophie (les 300 premiers degrés-jours à partir de l'anthèse), les siliques se caractérisent par un nombre de grains et une surface, ces deux paramètres étant étroitement liés. C'est cette surface qui fixe la croissance ultérieure possible en déterminant la quantité totale de rayonnement susceptible d'être interceptée durant les 600 à 700 degrés-jours de la période d'autotrophie. Il y a donc un arrière-effet important des

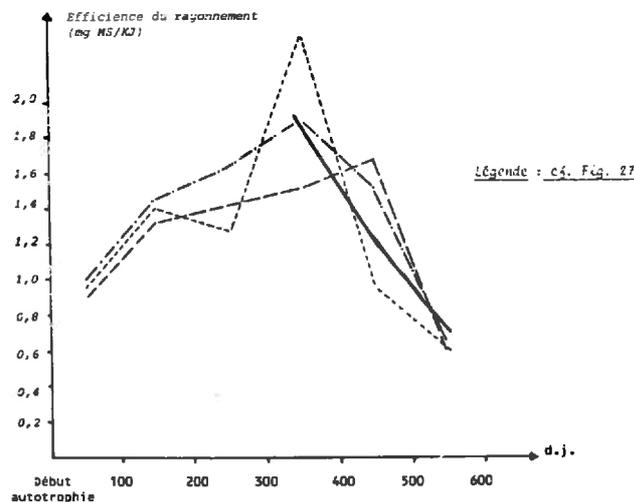
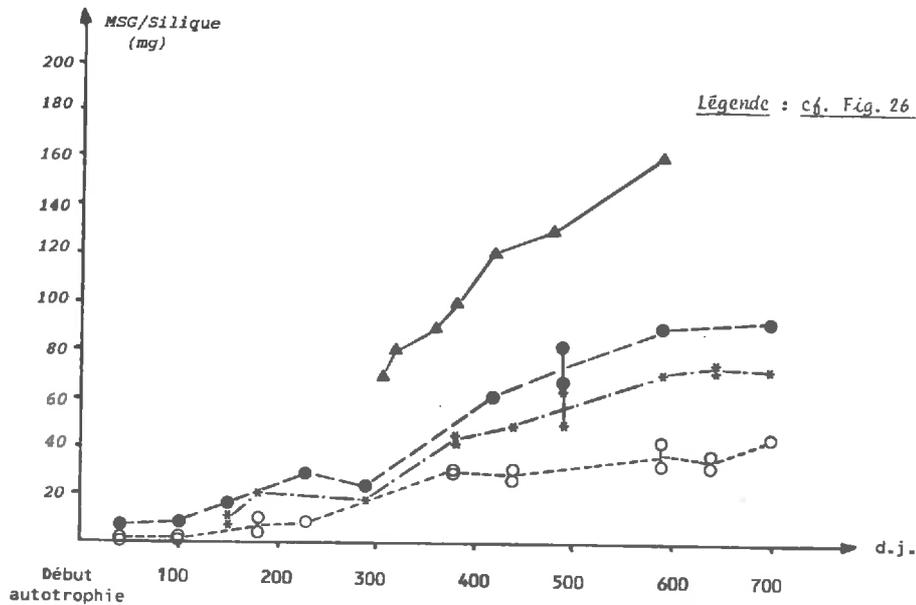


FIGURE 32 - EVOLUTION DE L'EFFICACITE DU RAYONNEMENT, CORRIGEE PAR LE FACTEUR SECHERESSE, AVEC LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (Dispositifs DEF 2 et P I)



**FIGURE 33 - EVOLUTION DE LA MATIERE SECHE DES GRAINS D'UNE SILIQUE EN FONCTION DE LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (Dispositifs DEF 2 et P I)**

conditions ayant régné pendant la période d'hétérotrophie sur la croissance postérieure des siliques.

Les variations d'efficacité que nous venons de décrire sont largement fonction des modalités d'estimation de la surface de la silique. Nous avons signalé, au début de ce chapitre, que nous avons considéré les surfaces finales de silique. Or, nous savons que les surfaces réelles en cours de croissance sont plus faibles que celles atteintes à la fin. De ce fait, il est probable que l'augmentation présumée d'efficacité constatée dans les 300 premiers degrés-jours de l'autotrophie résulte, au moins en partie, d'une surestimation de la surface interceptrice : ce ne serait pas l'efficacité qui augmenterait en passant de un à deux grammes de matière sèche par méga-joule de rayonnement intercepté, mais ce serait le degré de surestimation de la surface réelle, lié à notre mode de calcul, qui diminuerait.

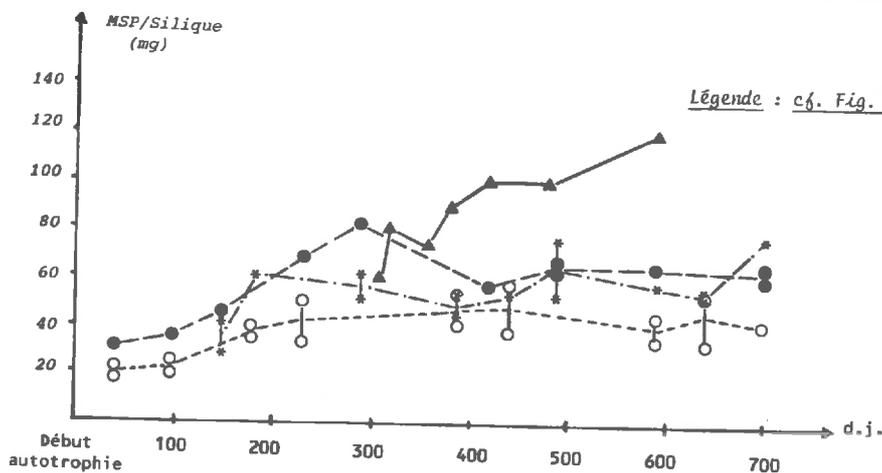
Ainsi, on pourrait conclure à une efficacité stable durant les 300 premiers degrés-jours, de l'ordre de deux grammes de matière sèche par méga-joule, si la surface interceptrice par silique doublait au cours de cette même période consécutivement à l'épaississement des parois. Ce n'est que par l'analyse de la croissance des parois que

nous pourrions confirmer, ou infirmer, cette hypothèse. Nous verrons plus loin ce qu'il en est.

Il est nécessaire de souligner un point important : le rôle majeur du paramètre climatique Rayonnement/Température : la quantité de rayonnement susceptible d'être interceptée durant les 600 à 700 degrés-jours de la phase d'autotrophie est, d'une part fonction de la surface captrice, et d'autre part fonction du rayonnement incident. Plus le rapport Rayonnement/Température sera élevé, plus la quantité de rayonnement intercepté sera grande.

#### . REGLES DE REPARTITION DE LA MATIERE SECHE ENTRE LES PAROIS ET LES GRAINS DE LA SILIQUE

Les fig. 33 et 34 présentent, pour chaque catégorie de siliques étudiée jusqu'à présent, l'évolution avec le temps de la matière sèche allouée aux grains et allouée aux parois de la silique. On constate que la croissance des deux parties de la silique — parois et grains — n'est pas simultanée. En effet, au vu des siliques observées dans l'essai DEF 2, la



**FIGURE 34 - EVOLUTION DE LA MATIERE SECHE DES PAROIS D'UNE SILIQUE EN FONCTION DE LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (Dispositifs DEF 2 et P I)**

	Ordres de grandeur des vitesses de croissance durant la période d'autotrophie (mg.10 <sup>-2</sup> d.j.)			
	0 à 300 d.j.		300 à 700 d.j.	
	Parois	Grains	Parois	Grains
Dispositif P I	(20)	(20)	20	30
Dispositif DEF 2	20	10	0	20

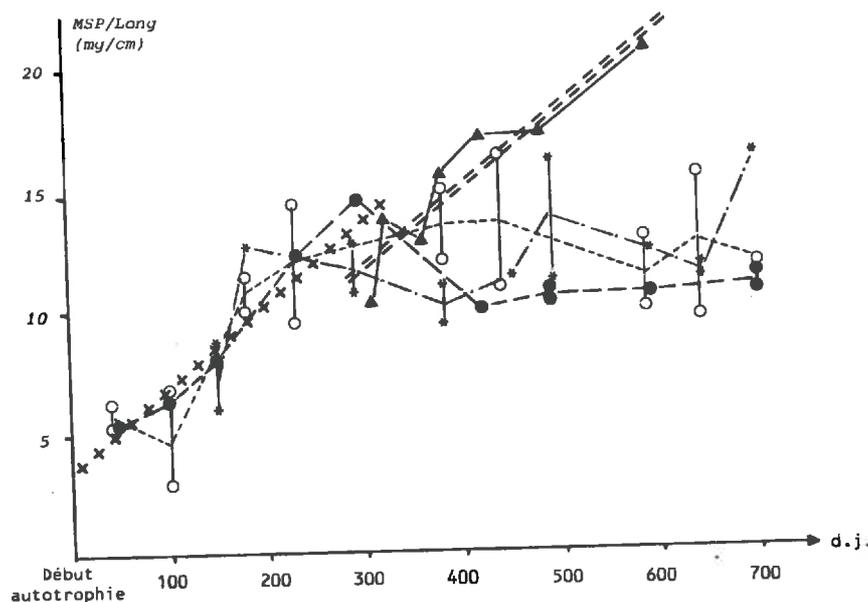
Entre parenthèses, vitesse moyenne jugée d'après l'état de croissance observé à 300 d.j.

TABLEAU 5 - Vitesses de croissance des parois et des grains d'une silique durant la 1ère et la 2ème moitié de la période d'autotrophie (Essais P I et DEF 2).

croissance des parois se fait essentiellement dans les 300 premiers degrés-jours de l'autotrophie : ensuite, elle est quasiment nulle. En revanche, la croissance des grains apparaît très faible dans ces 300 premiers degrés-jours et ne devient importante qu'après. La situation semble différente pour les siliques de l'essai P I : les parois continuent à grossir après 300 degrés-jours, en même temps que les grains. Par ailleurs, bien qu'il soit difficile d'apprécier la croissance des grains au début de l'autotrophie faute d'observations, on peut souligner que celle-ci doit être active en début d'autotrophie, puisque ces grains pèsent environ 70 mg à 300 degrés-jours contre seulement 20 à 30 à GRIGNON. Le tab. 5 résume ces observations : nous avons indiqué des ordres de grandeur des vitesses de croissance (mg pour 100 degrés-jours), lus sur les fig. 33 et 34 pour les siliques du dispositif P I, et celles du Groupe 1 (nombre de grains élevés) du dispositif DEF 2. La comparaison des vitesses de croissance observées permet d'émettre l'hypothèse que les deux compartiments de la silique ne sont pas équivalents quant à l'affectation de la matière sèche totale produite par la silique.

Durant environ les 300 premiers degrés-jours, on constate que, malgré des vitesses de croissance globales différentes entre les deux essais, la croissance des parois reste équivalente dans les deux situations. Le défaut de croissance globale enregistré en DEF 2, ne se répercute que sur la croissance des grains. Les photosynthétats semblent donc demeurer de façon prioritaire dans les parois de la silique. On peut faire l'hypothèse que durant cette période, ce n'est que lorsque la demande de croissance exercée par les parois de la silique est satisfaite, qu'une partie des assimilats est allouée aux grains.

Après ces 300 premiers degrés-jours, la situation s'inverse : on constate alors que le défaut de croissance globale de la silique se répercute de façon très importante sur la croissance des parois de la silique, celle-ci devenant nulle. Tous les photosynthétats sont alloués à la croissance des grains. Quand la quantité globale de photosynthétats produits est grande, comme c'est le cas en P I, la croissance des parois se poursuit. On peut donc faire l'hypothèse inverse de la précédente : après environ 300 degrés-



Légende : cf. Fig. 26

$$++++++ : y = 3,4 \cdot 10^{-2}x + 3,5 \quad r = 0,82 \text{ (DEF 2)}$$

$$===== : y = 3,2 \cdot 10^{-2}x + 2,4 \quad r = 0,92 \text{ (P I)}$$

FIGURE 35 - EVOLUTION DU RAPPORT MATIERE SECHE/LONGUEUR DES PAROIS D'UNE SILIQUE EN FONCTION DE LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DEBUT DE L'AUTOTROPHIE (Dispositifs DEF 2 et P I)

jours depuis le début de l'autotrophie, les grains apparaissent prioritaires quant à l'affectation de la matière sèche produite par la silique. Lorsque leur demande de croissance est satisfaite, une partie des assimilats demeure dans les parois.

Ces résultats impliquent la notion de demande de croissance exercée par les organes. Elle s'exprime par la vitesse maximale de croissance du puits considéré et dépend, en dernier ressort, de la température et de la taille du puits (FLEURY, 1984). Lorsque la fourniture d'assimilats au puits n'est pas limitante, nous considérerons que celui-ci voit sa demande satisfaite. En revanche, si cette fourniture est limitante, la vitesse de croissance observée sera plus faible et la demande non satisfaite.

Si les hypothèses, que nous avons émises précédemment, sont valides, on doit observer :  
 une demande du « puits paroi » satisfaite dans toutes les situations dans les 300 premiers degrés-jours de l'autotrophie. En effet, nous avons constaté une croissance des grains variable, mais toujours présente. Cela doit signifier que la demande des parois est satisfaite si le caractère prioritaire de ces parois est vérifié.

Par ailleurs, rapportée au puits-unité, cette demande doit être équivalente dans toutes les situations.

une demande du « puits grains » satisfaite au-delà de 300 degrés-jours en P I, puisque les parois, considérées comme non prioritaires, continuent de croître. Les vitesses de croissance des grains observées en DEF 2 seront considérées comme inférieures ou égales à la demande potentielle, puisque nous avons vu qu'aucune matière sèche n'était affectée aux parois au-delà de 300 degrés-jours.

Les vitesses de croissance observées, rapportées au puits-unité, devront donc être plus faibles dans l'essai DEF 2 que dans l'essai P I.

Cette analyse suppose que soit précisée la taille du puits. Pour les grains, l'effectif semble une bonne approche. Pour les parois, la taille est moins facile à définir. Nous avons considéré la longueur comme indicateur de la taille du puits-parois. En effet, comme le nombre de grains, cette variable est fixée dès le début de la période d'autotrophie.

L'objectif consiste donc à analyser en fonction du temps et pour chaque situation, l'évolution d'une part, de la matière sèche de parois par unité de longueur, et d'autre part, de la matière sèche de grain par grain, soit l'évolution du poids moyen d'un grain.

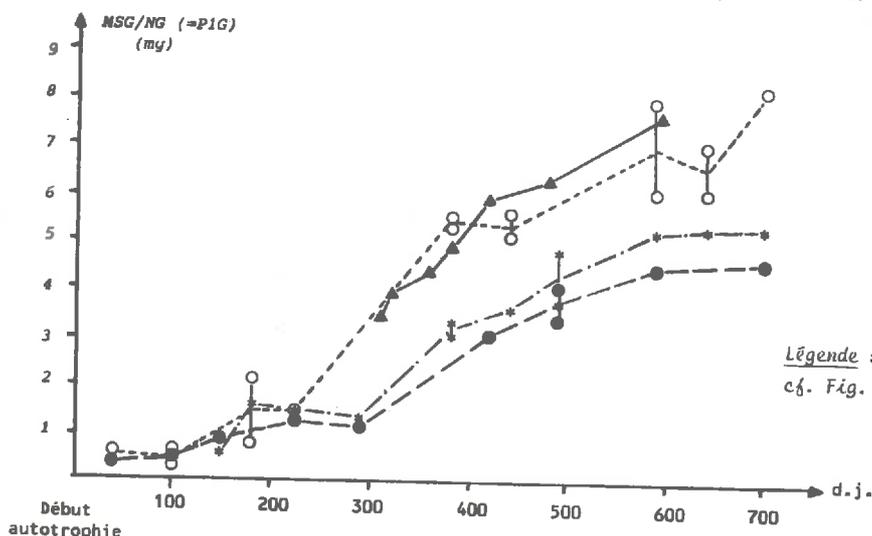


FIGURE 36 - ÉVOLUTION DU POIDS D'UN GRAIN EN FONCTION DE LA SOMME DE DEGRES-JOURS DEPUIS LE DÉBUT DE L'AUTOTROPHIE (Dispositifs DEF 2 et P I)

C'est ce qui est représenté à la fig. 35 pour les parois, et à la fig. 36 pour les grains.

En ce qui concerne les parois, on constate que dans les 300 premiers degrés-jours, les croissances observées en DEF 2 sont comparables quel que soit le nombre de grains, de l'ordre de 3,4 mg/cm tous les 100 degrés-jours. Il convient de noter que cette valeur est du même ordre de grandeur que celle constatée en P I, au-delà de 300 degrés-jours (3,4 contre 3,2 mg.cm<sup>-1</sup>.10<sup>-2</sup>d.j.) et que celle qui a dû s'y manifester durant les 300 premiers degrés-jours, compte tenu de l'état de croissance observé à 300 degrés-jours.

3,2 à 3,4 mg.cm<sup>-1</sup>.10<sup>-2</sup>d.j. semble donc une estimation plausible de la vitesse de croissance limite des parois des siliques.

Pour les grains, dont la croissance est observée au-delà de 300 degrés-jours, on constate relativement aux parois, une variabilité plus importante des vitesses de croissance individuelles. Le tab. 6 donne, pour chaque catégorie de silique, les paramètres et la qualité des ajustements linéaires effectués entre poids d'un grain et somme de températures, pour des valeurs de cette somme comprises entre 300 et 600 degrés-jours.

Les vitesses de croissance varient de 1 à 1,5 mg/grain/100 degrés-jours. On retrouve bien ce que l'on attendait, à savoir des vitesses de croissance en général inférieures en DEF 2. Seuls les grains des siliques du Groupe 3 de DEF 2 atteignent une vitesse de croissance comparable à celle de P I. Cette valeur commune (1,5 mg par grain pour 100 degrés-jours) peut être considérée comme la vitesse limite de croissance des grains. En effet, avec celle-ci, on a stockage d'assimilats dans les parois en P I, entraîn-

	AJUSTEMENT	r <sup>2</sup>
P I (20,5 g)	$P_{1G} = 1,5 \times 10^{-2} \text{d.j.} - 1,0$	0,98
DEF 2, Groupe 1 (19,8 g)	$P_{1G} = 1,0 \times 10^{-2} \text{d.j.} - 1,0$	0,92
DEF 2, Groupe 2 (13,5 g)	$P_{1G} = 1,3 \times 10^{-2} \text{d.j.} - 2,1$	0,90
DEF 2, Groupe 3 (5,3 g)	$P_{1G} = 1,5 \times 10^{-2} \text{d.j.} - 1,2$	0,85

$P_{1G}$  = Poids d'un grain en mg

TABLEAU 6 - Paramètres des ajustements linéaires de la croissance d'un grain avec la somme de degrés-jours durant la 2ème moitié de l'autotrophie (Essais P I et DEF 2).

Légende :  
cf. Fig. 26

nant leur croissance, alors qu'en DEF 2, pour cette vitesse, la croissance des parois est nulle.

Il est probable qu'une légère augmentation de la croissance globale de la silique en DEF 2 aurait entraîné un maintien de la croissance des parois, pour les siliques du Groupe 3.

L'analyse des vitesses de croissance des parois et des grains confirme donc les hypothèses d'affectation prioritaire des assimilats dans un premier temps, aux parois, dans un second, aux grains.

## CONCLUSION

Nous avons vu, dans un premier temps, que la croissance d'une silique durant la période d'autotrophie dépendait d'une part du rayonnement que sa surface lui permettait d'intercepter et, d'autre part, de l'efficacité de ce rayonnement variable selon les conditions générales de la croissance. Nous avons pu apprécier notamment les effets d'un stress hydrique. Au niveau de cette croissance globale, nous n'avons observé aucun effet direct du nombre de grains contenu autrement que par l'intermédiaire de la surface de la silique, qui dépend du nombre de grains.

Dans un second temps, nous avons étudié les règles de répartition des assimilats entre la paroi et les grains. Nous avons constaté, d'une part, que les règles se modifiaient au cours de l'autotrophie : dans les 300 premiers degrés-jours, les parois apparaissent prioritaires, ultérieurement ce sont les grains. Nous avons défini, par ailleurs, des vitesses maximales de croissance pour chaque partie constitutive de la silique. Contrairement à ce que nous avons dit pour la croissance globale, le nombre de grains est, ici, susceptible de moduler la répartition des photosynthétats entre parois et grains. En effet, nous avons vu, à propos des siliques de DEF 2, que la vitesse de croissance individuelle des grains était d'autant plus forte que le nombre de grains est faible. Cela se comprend aisément : moins le nombre de grains est important, plus on a de chances de saturer les capacités de remplissage de ces grains et donc de parvenir à une accumulation des photosynthétats dans les parois des siliques. On retrouve, ici pour le carbone, ce que SCOTT et al, et TAYO mentionnent en 1973 à propos des composés azotés.

La considération des valeurs maximales de croissance des parois et des grains permet d'aboutir à la notion de **vitesse maximale de la croissance de la silique**, correspondant à la saturation simultanée des capacités de stockage dans les grains et les parois. Ces vitesses sont :

- . pour les grains :  $1,5 \text{ mg/grain}/10^2 \text{ d.j.}$
- . pour les parois :  $3,4 \text{ mg/cm}/10^2 \text{ d.j.}$

Pour une silique de longueur  $L$  et ayant  $N$  grains, la vitesse maximale de croissance est donc :

$$V = 3,4 L + 1,5 N \text{ (en } \text{mg} \cdot 10^{-2} \text{ d.j.)}$$

ce qui devient, compte tenu de la relation entre nombre de grains et longueur de la silique :

$$V = 2 N + 9,2$$

Cette vitesse de croissance maximale correspond à la **demande de croissance de la silique**.

La croissance réelle de cette silique s'obtient par :

$$C = \& \cdot S \cdot R$$

où  $\&$  est l'efficacité du rayonnement intercepté,  $S$  la surface de la silique interceptrice et  $R$  le rayonnement incident au niveau de celle-ci, cumulé sur 100 degrés-jours. Nous avons vu qu'en situation de croissance non limitante, l'effi-

ciencie était en moyenne de  $1,3 \text{ mg/KJ}$  sur la période d'autotrophie. Compte tenu de cette valeur et de la relation entre nombre de grains et surface, on peut écrire :

$$C = 1,3(0,008 N + 0,6) R$$

$$C = (0,10 N + 0,8) R$$

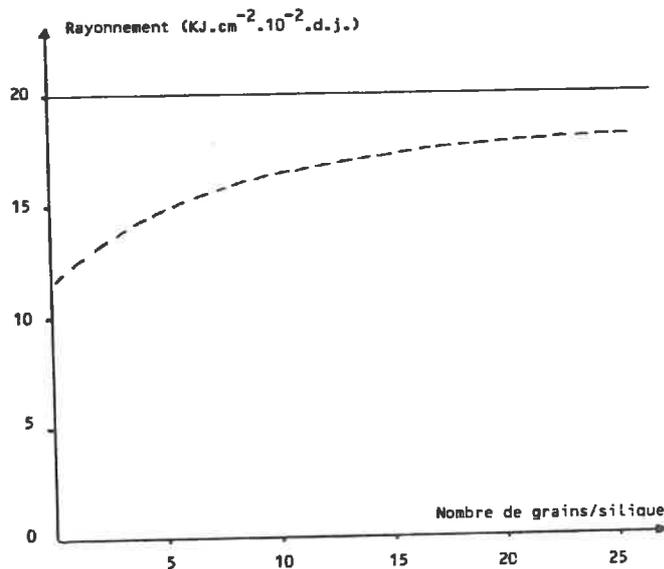
Une croissance en conditions non limitantes (eau, azote, rayonnement...) implique qu'à tout moment, on ait :

$$V \leq C, \text{ soit : } (0,10 N + 0,8) R \geq 2 N + 9,2$$

ce qui, sur le plan du rayonnement, implique que :

$$R \geq \frac{2 N + 9,2}{0,10 N + 0,8}$$

La figure suivante représente cette hyperbole.



On constate que la gamme des rayonnements limitants peut varier de  $11,5$  à  $20 \text{ KJ} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot 10^{-2} \text{ d.j.}$ , mais que dans une gamme de nombres de grains « normale », (5 à 22 grains), le rayonnement limite est compris entre 15 et  $18 \text{ KJ} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot 10^{-2} \text{ d.j.}$

CHOMEL (1981) enregistre que le rayonnement saturant pour une silique de colza de printemps, c'est-à-dire au-delà duquel la photosynthèse nette n'est plus augmentée et qui a donc la même signification que notre rayonnement non limitant de la croissance est de l'ordre de  $1000$  à  $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de rayonnement visible.

Pour une température moyenne de  $16^\circ\text{C}$ , et une photopériode de seize heures (conditions normales pour la fin juin-début juillet, époque où se déroule la période d'autotrophie des siliques),  $15$  et  $18 \text{ KJ} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot 10^{-2} \text{ d.j.}$  de rayonnement global correspondent respectivement à  $960$  et  $1155 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de rayonnement visible (1). On retrouve donc tout à fait des valeurs de rayonnement non limitant de la croissance équivalentes à celles mesurées directement au niveau de la silique, ce qui conforte la validité des ordres de grandeur des vitesses de croissance maximale des grains et des parois.

(1)  $1 \text{ mol} = 1 \text{ Einstein} = 6,02 \times 10^{23}$  quanta  
 $1 \text{ J} = 4,6 \text{ E}$  (MILTHORPE et MOORBY, 1979)

## CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

A partir de la bibliographie, nous avons construit un modèle hypothétique de fonctionnement de la silique, qui prévoyait la succession dans le temps de deux phases :

- La première où la silique adoptait un comportement « hétérotrophe ». Sa croissance et son nombre de grains dépendaient du flux d'assimilats lui parvenant, celui-ci étant fonction directe de la photosynthèse assurée par le feuillage de la plante, et de la diversion de métabolites vers les autres puits utilisateurs.
- La seconde, où la silique avait un comportement « autotrophe » et qui succédait à l'hétérotrophie. Durant cette période, c'était la photosynthèse propre de la silique qui assurait sa croissance et celle de ses grains.

Les expérimentations qui ont été menées ont permis de vérifier et de compléter ce modèle.

Nous avons effectivement constaté que la croissance et le développement pendant la période d'allongement de la silique (qui dure environ 300 degrés-jours) se trouvaient sous la dépendance des feuilles de la plante et du rayonnement incident. Ce sont les caractéristiques de la photosynthèse foliaire qui rendent compte de la variabilité des longueurs et nombre de grains observés.

Puis, les 300 premiers degrés-jours passés, le comportement essentiellement autotrophe est bien ressorti. La croissance des parois et des grains dépend de la photosynthèse propre de la silique. Nous avons complété le modèle hypothétique initial en découpant cette phase d'autotrophie en deux sous-périodes : la première, elle aussi d'une durée d'environ 300 degrés-jours, caractérisée par la priorité donnée à la croissance des parois de la silique ; la seconde, de 300 degrés-jours, où les grains apparaissent prioritaires.

Le concept de priorité donné à la croissance d'un compartiment de la silique à un certain moment, nous a amené à définir les croissances potentielles de chaque compartiment. Cette « demande » en croissance de chaque organe, paroi ou grain, rapportée à l'unité de taille de l'organe considéré, a été quantifiée et les valeurs trouvées apparaissent tout à fait compatibles avec les valeurs de rayonnement saturant mesurées directement. De plus, une vitesse de croissance maximale de 1,5 mg par 100 degrés-jours pour un grain, permet d'espérer, compte tenu de la durée de croissance observée des grains (600 à 700 degrés-jours) des poids de grain maxima de l'ordre de 10 mg, ordre de grandeur que l'on retrouve comme borne supérieure du poids d'un grain dans un lot de semences (LE SAOUT, 1982).

Compte tenu du fait que nous avons considéré, tout au long de la croissance, la surface finale de la silique comme mesure valable de la surface d'interception du rayonnement, nous avons abouti à :

- une efficacité moyenne du rayonnement intercepté de 1,3 g de matière sèche par méga-joule,
- une efficacité croissante de 1 à 2 g de matière sèche par méga-joule au cours des 300 premiers degrés-jours de l'autotrophie,
- une efficacité diminuant progressivement à partir de 300 degrés-jours depuis le début de l'autotrophie et s'annulant vers 600 à 700 degrés-jours.

La connaissance des modalités de croissance des parois permet de revenir sur ces valeurs. Nous avons constaté une vitesse de croissance de l'ordre de 3,2 à 3,4 mg de matière sèche  $\times$   $\text{cm}^{-1} \times 10^{-2}$  degrés-jours durant les 300 premiers degrés-jours et un poids au début de l'autotrophie de l'ordre de 3,5  $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-1}$ . Entre 0 et 300 degrés-jours durant l'autotrophie, le poids des parois est donc sensiblement multiplié par 4. Si l'on fait l'hypothèse de la stabilité de la masse volumique des parois, cette augmentation pondérale traduit une évolution du volume des parois dans le même rapport, évolution consécutive à un épaississement (nous avons vérifié que la longueur était stable durant l'autotrophie).

En assimilant la silique à un cylindre régulier, conformément au schéma ci-dessous, et en considérant que l'épaississement se faisait unique-

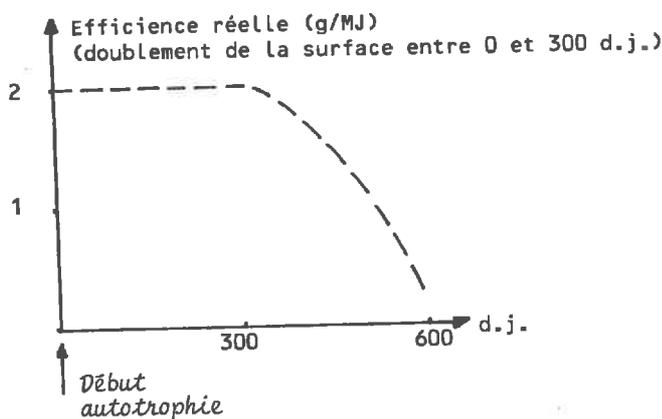
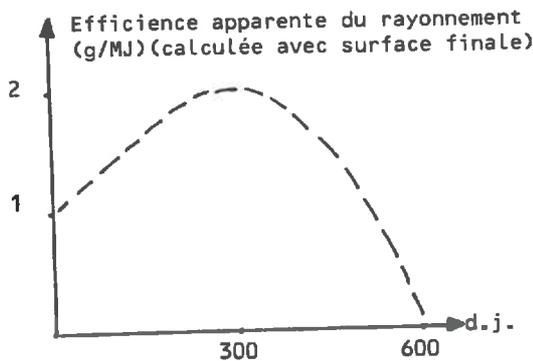


$r_i$  = Rayon interne

$r_e$  = Rayon externe

ment par l'augmentation du rayon externe, nous avons pu calculer que le fait de multiplier le volume des parois par 4 au cours des 300 premiers degrés-jours de l'autotrophie aboutissait à augmenter la surface initiale de 50 à 100 %, selon les hypothèses faites sur la valeur du rayon interne. Avoir considéré, tout au long de la période d'autotrophie, la surface finale de la silique a donc entraîné, durant les 300 premiers degrés-jours une surestimation de cette surface d'autant plus forte que l'on se situait au début de la période.

Il en a donc résulté une sous-estimation de l'efficacité du rayonnement. Les schémas ci-dessous résument ces remarques.



L'augmentation de l'efficacité apparente ne serait ainsi qu'un artefact dû aux modalités d'estimation des surfaces interceptrices.

En revanche, la baisse d'efficacité, constatée au-delà de 300 degrés-jours peut s'interpréter comme un signe de vieillissement des siliques, mais peut aussi résulter du métabolisme des grains. En effet, c'est durant cette période que la synthèse d'huile et de protéines devient importante (VULLIQUOD, 1972) ; or, ces deux réactions sont coûteuses sur le plan énergétique (PENNING de VRIES, cité par BLANCHET et al, 1982) et sont susceptibles de faire diminuer l'efficacité du rayonnement intercepté quand on l'exprime en poids de matière sèche produite par unité de rayonnement intercepté.

Dès le début de l'autotrophie, les siliques apparaissent donc comme des organes photosynthétiques totalement opérationnels. En conséquence il est probable que, durant la période dite d'hétérotrophie, une partie de la croissance des siliques résulte déjà de sa propre photosynthèse. Il serait en effet étonnant que l'acquisition de la capacité photosynthétique se fasse instantanément quand la silique a atteint l'âge de 300 degrés-jours.

Nous avons tenté de quantifier la part maximale de la croissance effectuée durant les 300 premiers degrés-jours pouvant provenir de la photosynthèse de la silique.

Ainsi une silique ayant vingt grains atteint sa longueur finale à l'âge de 300 degrés-jours

( $L = 5,9 \text{ cm}$ ) et sa surface maximale vers 600 degrés-jours ( $S = 2,2 \text{ cm}^2$ ). L'évolution de la surface interceptrice au cours des 300 premiers degrés-jours découle d'une part de l'allongement, et d'autre part de l'augmentation de diamètre, cette dernière variable pouvant doubler entre 300 et 600 degrés-jours.

En admettant des évolutions linéaires avec les sommes de degrés-jours, et en négligeant les ordonnées à l'origine, nous avons :

$$L = 0,02 \text{ d.j. (en cm)}$$

$$S/L = 6,0 \cdot 10^{-4} \text{ d.j. (en cm}^2 \cdot \text{cm}^{-1})$$

cette équation traduisant l'épaississement des parois conduisant à une augmentation de la surface interceptrice par unité de longueur ( $S/L$ ). La surface interceptrice correspond au produit  $L \times S/L$  : son évolution avec les sommes de degrés-jours est donc :

$$S = 1,2 \cdot 10^{-5} (\text{d.j.})^2 \text{ (en cm}^2)$$

Afin d'évaluer la part maximale de la croissance pouvant provenir de la photosynthèse de la silique, nous avons pris une valeur constante de l'efficacité du rayonnement global intercepté égale à 2 mg de matière sèche par kilo-joule.

Nous avons enfin considéré un rayonnement global ( $R$ ) constant de  $0,1 \text{ KJ.cm}^2 \cdot \text{d.j.}^{-1}$ , correspondant à une valeur maximale que l'on puisse rencontrer à cette époque de l'année :

$$R = 0,1 \text{ d.j. (KJ)}$$

La production de matière sèche due à la photosynthèse ( $M_{Sp}$ ) durant une période de temps élémentaire  $d(\text{d.j.})$  est :

$$\begin{aligned} dM_{Sp} &= (E \cdot S \cdot dR) d(\text{d.j.}) \\ &= [2 \cdot 1,2 \cdot 10^{-5} \cdot 0,1 (\text{d.j.})^2] d(\text{d.j.}) \text{ (mg)} \\ &= 2,4 \cdot 10^{-6} (\text{d.j.})^2 d(\text{d.j.}) \end{aligned}$$

La matière sèche accumulée à 300 degrés-jours, issue de la photosynthèse, sera :

$$M_{Sp} = 2,4 \cdot 10^{-6} \int_0^{300} (\text{d.j.})^2 d(\text{d.j.}) \cong 22 \text{ mg.}$$

La matière sèche réelle, observée à 300 degrés-jours d'une silique de vingt grains, est, dans nos conditions, comprise entre 40 et 50 mg. La proportion de matière sèche issue de la photosynthèse de la silique est donc au maximum de l'ordre de 50 %.

Le même calcul fait pour une silique de cinq grains aboutit à un résultat de 40 %.

Cette estimation constitue la limite supérieure envisageable : en effet, elle suppose une efficacité maximale tout au long des 300 degrés-jours, ce qui n'est certainement pas le cas. BIDWELL (1979), en parlant des feuilles, fait remarquer que dans les premiers temps, l'énergie captée sert à élaborer la « machinerie » structurale et enzymatique nécessaire à la synthèse ultérieure de

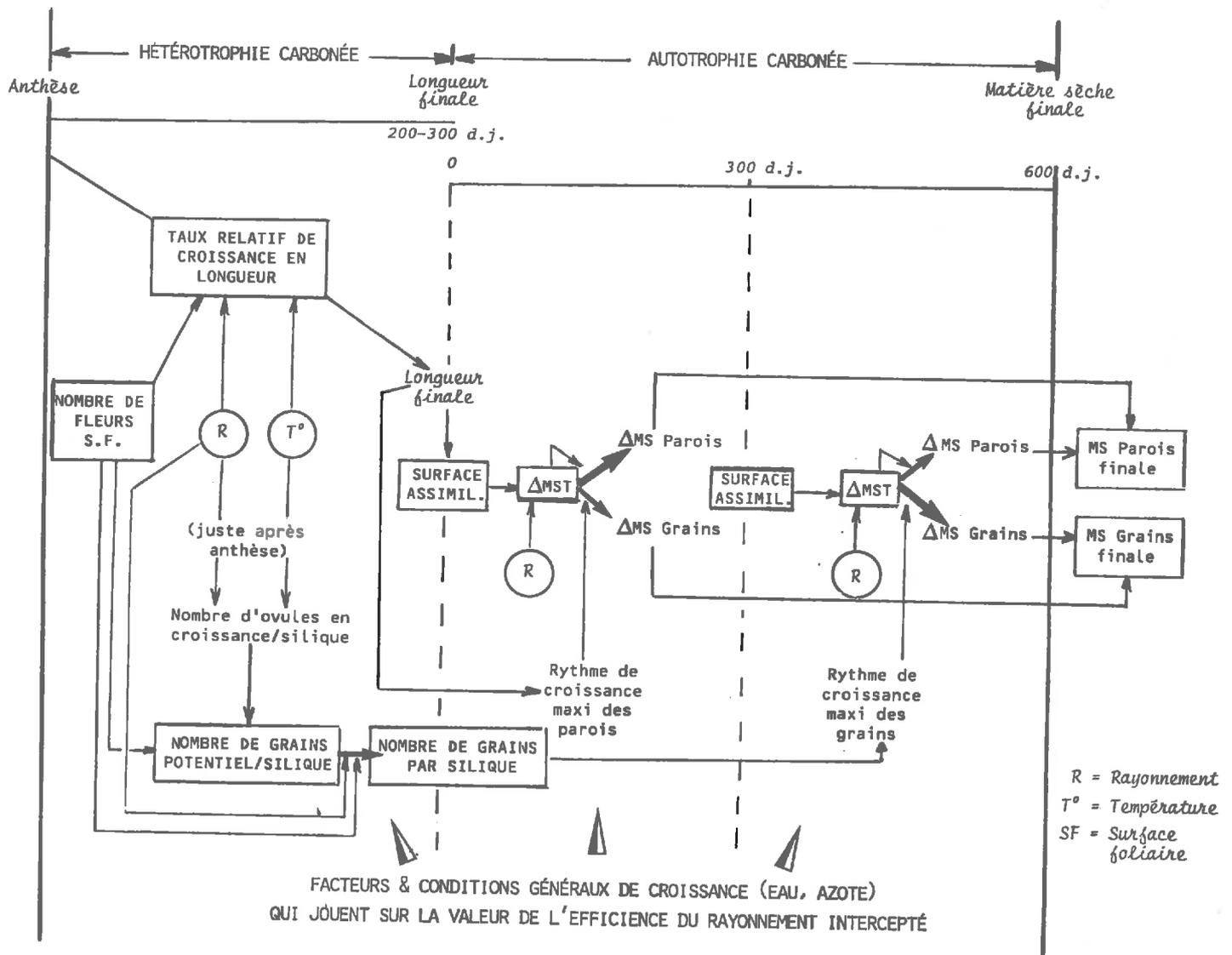
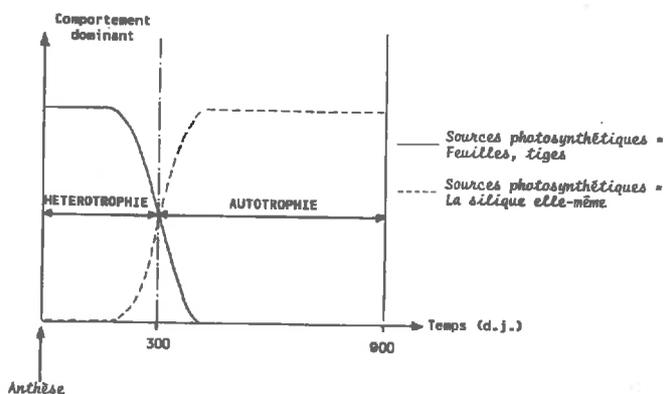


FIGURE 37 - PRÉSENTATION SCHEMATIQUE DU FONCTIONNEMENT D'UNE SILIQUE

biomasse. De ce fait, l'efficacité telle que nous l'avons définie (Matière sèche/Rayonnement) est certainement très faible au début.

Cela dit, il est probable que les 300 premiers degrés-jours de l'ontogénèse de la silique se caractérisent non par une hétérotrophie absolue, mais par une hétérotrophie relative dans le sens où c'est ce comportement qui demeure prépondérant. On aurait ainsi l'évolution présentée dans le schéma ci-dessous.



La fig. 37 récapitule, dans un schéma synthétique les caractéristiques du fonctionnement d'une silique. On y retrouve les différentes périodes mentionnées précédemment, ainsi que les paramètres du milieu ou de la silique intervenant pour fixer les modalités de la croissance à chaque moment de l'ontogénèse des siliques.

L'analyse des modalités de la croissance et du développement des siliques a permis de mettre l'accent sur l'importance du paramètre climatique Rayonnement/Température. Celui-ci intervient de façon prépondérante sur :

- La détermination du nombre de grains. Nous avons vu que sa valeur au début de la période d'hétérotrophie apparaissait déterminante au-dessous d'un certain seuil, et y avons donné la signification de vitesse de fourniture en assimilats.

- La croissance en période d'autotrophie. La durée de la croissance apparaissant peu variable dans les situations étudiées, l'état de croissance final est une fonction directe du rayonnement incident

*durant la période de croissance, et de ce fait du rapport Rayonnement/Température.*

*Les conditions climatiques les plus favorables à la production du colza seront donc celles caractérisées par des rapports Rayonnement/*

*Température élevés, la température restant dans une gamme ne limitant pas le fonctionnement des plantes. Ce sont donc plutôt les printemps et débuts d'été frais, mais ensoleillés, qui seront les plus favorables. On rejoint, ici, les constatations empiriques faites par les praticiens.*

## DEUXIEME PARTIE

### LE PASSAGE A L'ECHELLE DU PEUPEMENT

L'objectif de cette deuxième partie est d'élaborer un ensemble de lois de fonctionnement de la population des siliques présentes dans un peuplement végétal à partir de la floraison, en utilisant les règles de fonctionnement d'une silique, mises en évidence dans la première partie.

Cet ensemble de lois, à l'échelle du peuplement, devra fournir un outil d'interprétation des résultats obtenus dans les parcelles où l'on veut formuler un diagnostic. Cela a pour conséquence immédiate, une exigence de simplicité des observations nécessaires à l'élaboration du diagnostic si l'on veut que les modèles proposés soient utilisables dans la pratique.

Les variables étudiées au niveau de la silique sont : son nombre de grains, sa longueur et sa croissance en matière sèche, en distinguant les parois et les grains. Pour une population de siliques intervient un autre paramètre : la proportion d'organes reproducteurs produisant une silique ou avortant.

Nous présenterons donc successivement :

- . Une étude expérimentale des variations d'avortement de siliques,
- . Les modalités de transformation des lois de variation du nombre de grains et de la croissance des siliques lorsque l'on passe de la silique au peuplement.

Les principaux problèmes que nous rencontrerons sont de deux ordres :

- 1 — Nous avons vu précédemment que le rayonnement intercepté par un organe donné était une variable déterminante. Nous allons analyser comment il est possible de quantifier l'interception de rayonnement par une population d'organes, situés de façon variée dans le couvert végétal.

Pour répondre à cette question, nous utiliserons les modèles d'interception du rayonnement découlant de la loi de BEER (MONSI et SAEKI, 1956, cités par SEBILLOTTE, 1979).

- 2 — Les modalités du fonctionnement des siliques varient tout au long de leur ontogénie : période d'hétérotrophie, puis d'autotrophie. Passer à une population de siliques caractérisées par des « dates de naissance » différentes découlant de l'étalement de la floraison, demanderait d'établir une stratification de la population totale selon ces dates. Mais cela supposerait d'une part que les règles de la chronologie de floraison soient connues et stables en fonction des conditions, et d'au-

tre part un lourd travail de dépouillement des échantillons prélevés dans les parcelles, généralement irréalisable dans la pratique.

Nous allons donc être conduit à rechercher des périodes, les plus simples possible à définir, qui soient indicatrices, à l'échelle du peuplement, de l'hétérotrophie et de l'autotrophie de la population de siliques.

Dans un premier chapitre, nous présenterons comment nous avons résolu les problèmes liés au changement d'échelle. Puis, dans un second chapitre, nous aborderons la construction proprement dite des modèles de fonctionnement des siliques applicables aux peuplements.

#### I — RESOLUTION DES PROBLEMES LIES AU CHANGEMENT D'ECHELLE

##### 1 — Les problèmes relatifs à la phase d'hétérotrophie

###### a - Définition de la période représentative de l'hétérotrophie

La phase que l'on retiendra comme indicatrice de l'hétérotrophie du peuplement doit obéir à certains critères.

**Critère 0** : La définition doit être telle que la détermination de la phase d'un peuplement donné soit simple.

**Critère 1** : Au sein de la population des organes reproducteurs, on doit avoir une majorité hétérotrophe, tout en ayant un minimum d'organes autotrophes.

**Critère 2** : Le calcul de la quantité d'assimilats photosynthésés par les feuilles doit être possible.

**Critère 3** : La phase définie doit être indicatrice de l'hétérotrophie du peuplement d'une façon identique quelles que soient les caractéristiques de ce peuplement, notamment le déroulement chronologique de la floraison.

Afin de tester ce dernier critère, nous avons donc été amené à étudier les règles de définition de la phase dans le cadre de diverses configurations de la floraison, se caractérisant par :

- le nombre total de fleurs produites,
- la vitesse de floraison.

Nombre de fleurs total produit par plante	vitesse de floraison sur		Rythme de mise à fleur des différentes ramifications	
	Tige principale	Ramifications	floraison rapide	floraison lente
250	25 fleurs	20 fleurs	$Y = 40 + 10 x$	$Y = 80 + 20 x$
500	/100 d.j	/100 d.j		
1000				

$y =$  retard de début de floraison par rapport à l'inflorescence principale (en d.j) en fonction du rang de la ramification  $x$

Nota : Les équations de regression de  $y$  en  $x$  ont été simplifiées par rapport à celles indiquées à la figure 10. Elles encadrent la variabilité globale observée sur cette figure.

TABLEAU 7 - Les différents cas de figure de la floraison envisagés.

Pour cela, nous avons utilisé, en tant que cas de figures existants, les différences de type de floraison que nous avons rencontrées dans le dispositif P I et représentées aux fig. 10 et 11. Le tab. 7 présente ces différents cas de figures.

La fig. 38 représente l'évolution du nombre de fleurs produites par une plante en fonction du temps exprimée en degrés-jours depuis le début de la floraison de l'axe principal, pour les deux cinétiques —lente et rapide— définies plus haut.

De ces deux évolutions, et compte tenu d'une durée de la phase d'hétérotrophie de 300 degrés-jours pour chaque organe, nous avons calculé l'évolution avec le temps de la proportion des organes reproducteurs totaux qui est, à un moment donné, en phase d'hétérotrophie et en phase d'autotrophie. Ce calcul a été fait pour les deux cinétiques de floraison et pour trois niveaux du nombre de fleurs produites. Les fig. 39, 40 et 41 présentent ces évolutions.

Au vu de ces différentes situations, il apparaît que la période moyenne qui semble la mieux adaptée pour représenter l'hétérotrophie du peuplement est celle qui dure 300 degrés-jours et qui commence au moment où la moitié des fleurs sont produites. En effet, ces périodes (représentées sur les figures par des flèches) sont telles qu'il y a toujours, quel que soit le cas de figure, entre 50 et 100 % des organes reproducteurs totaux en phase d'hétérotrophie. Cette définition présente deux inconvénients :

- elle suppose la connaissance du moment où 50 % des fleurs sont produites, moment différent de celui marquant la mi-floraison quand on le définit par la moitié de la durée de floraison ;
- dans la seconde moitié de cette phase, une proportion croissante des siliques a atteint sa longueur finale et représente donc une surface interceptrice importante située au-dessus des feuilles, qui elles, à ce moment-là, présentent une faible surface. L'écran formé par les siliques rend, de ce fait, problématique l'estimation du rayonnement intercepté.

Donc, la définition de la phase moyenne d'hétérotrophie qui apparaît la mieux adaptée sur le plan fonctionnel, ne l'est pas en pratique : en effet, il s'avère très difficile d'estimer le rayonnement absorbé par les feuilles durant la totalité de cette phase.

Cela nous conduit à modifier sa définition dans le sens d'une plus grande précocité afin d'éviter le problème d'écran joué par les siliques.

La première solution qui vient à l'esprit, est de considérer les 300 premiers degrés-jours de la floraison. De cette façon, on limite la surface de siliques faisant écran. Le problème réside dans le fait que cette norme est indépendante de la durée de floraison, si bien que la représentativité de cette période par rapport à l'hétérotrophie des siliques varie considérablement selon les configurations de la floraison.

La fig. 42 présente l'évolution de la proportion d'organes reproducteurs en hétérotrophie au cours de cette période pour les divers cas de figure de floraison analysés. On peut constater la grande variabilité de représentativité de l'hétérotrophie, notamment dès que l'on envisage des floraisons lentes et abondantes.

Cela nous conduit à considérer comme phase moyenne d'hétérotrophie la période de floraison. Cette norme, par définition variant avec la durée de floraison, permet de représenter de façon homogène les siliques quelle que soit la dynamique de la floraison, comme en témoigne la fig. 43.

Enfin, comme on peut le voir sur les fig. 39, 40 et 41, cette phase se caractérise toujours par une faible proportion d'organes reproducteurs en phase d'autotrophie.

Le tab. 8 récapitule, pour chaque définition analysée, le respect des différents critères définis précédemment.

b - Estimation des niveaux de rayonnement intercepté par les feuilles

Sur cette période, nous avons calculé le rayonnement globalement intercepté par les feuilles en considérant d'une part l'indice foliaire moyen pendant la floraison, et d'autre part le cumul sur cette période du rayonnement global incident. Nous avons utilisé le modèle de MONSI et SAEKI, dérivé de la loi de BEER :

$$I = I_0 (1 - e^{-KL})$$

où  $I$  est le rayonnement intercepté par la strate supérieure du couvert d'indice foliaire  $L$  ;  $I_0$  est le rayonnement inci-

Légende des Fig. 38 à 43

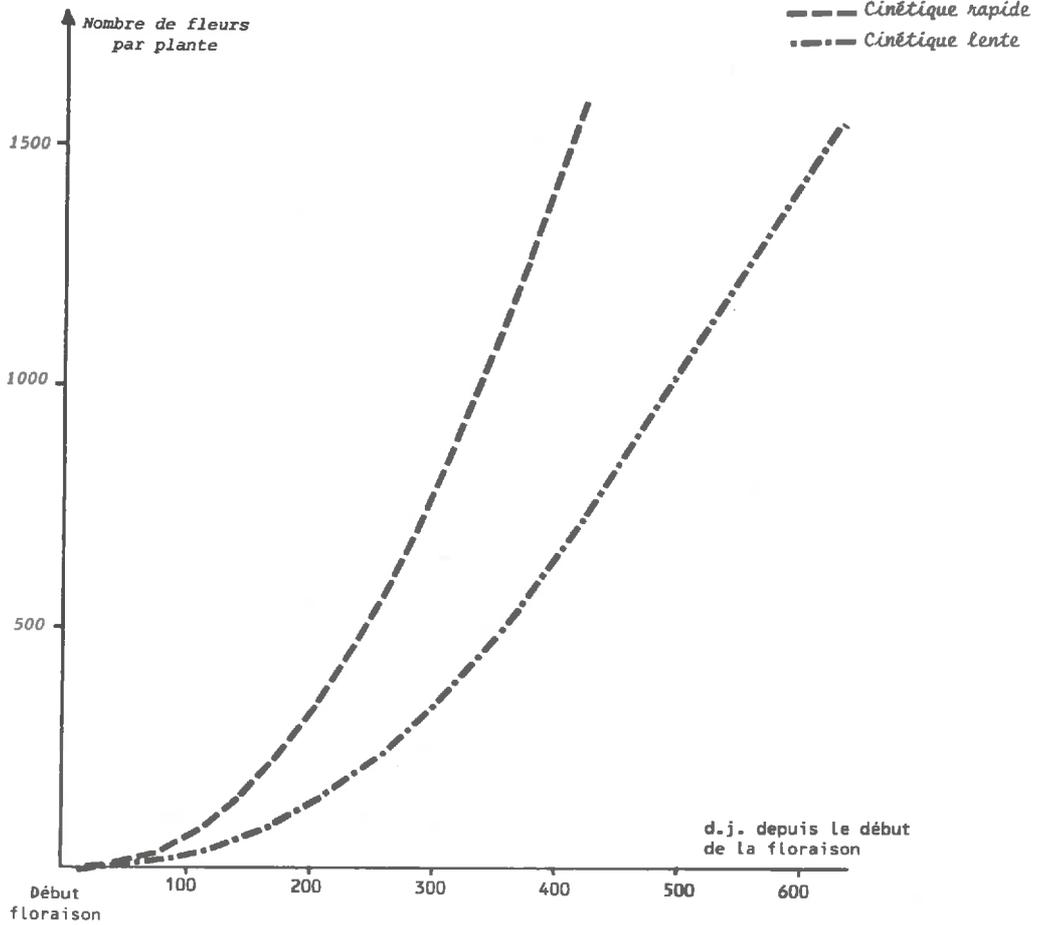


FIGURE 38 - EVOLUTION AVEC LES SOMMES DE TEMPERATURES DU NOMBRE DE FLEURS PRODUITES PAR UNE PLANTE SELON DEUX VITESSES DE FLORAISON

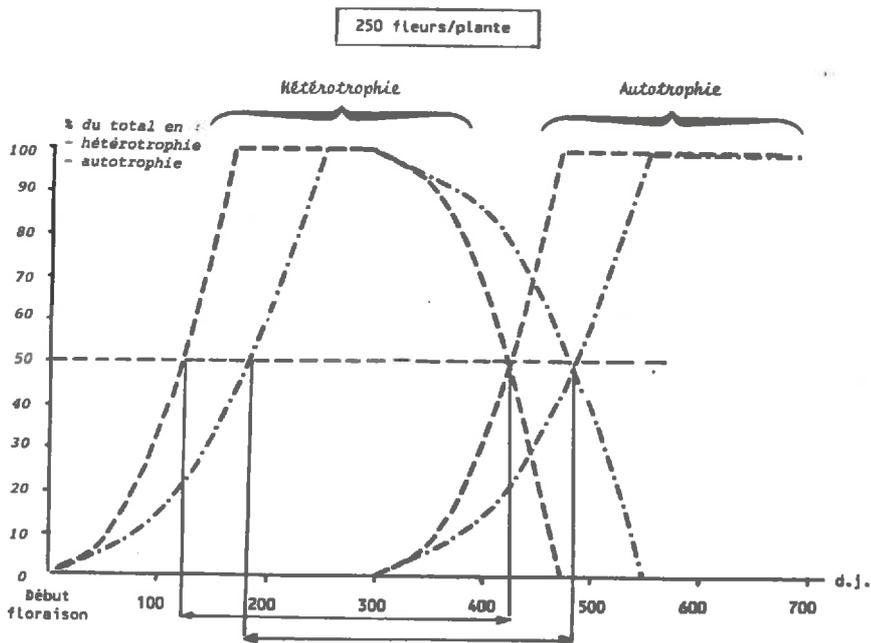


FIGURE 39 - EVOLUTION AVEC LA SOMME DE TEMPERATURES DE LA PROPORTION DU NOMBRE TOTAL DE FLEURS FORME EN PHASE D'HETEROTROPHIE ET D'AUTOTROPHIE POUR 2 VITESSES DE FLORAISON (250 fleurs/plante)

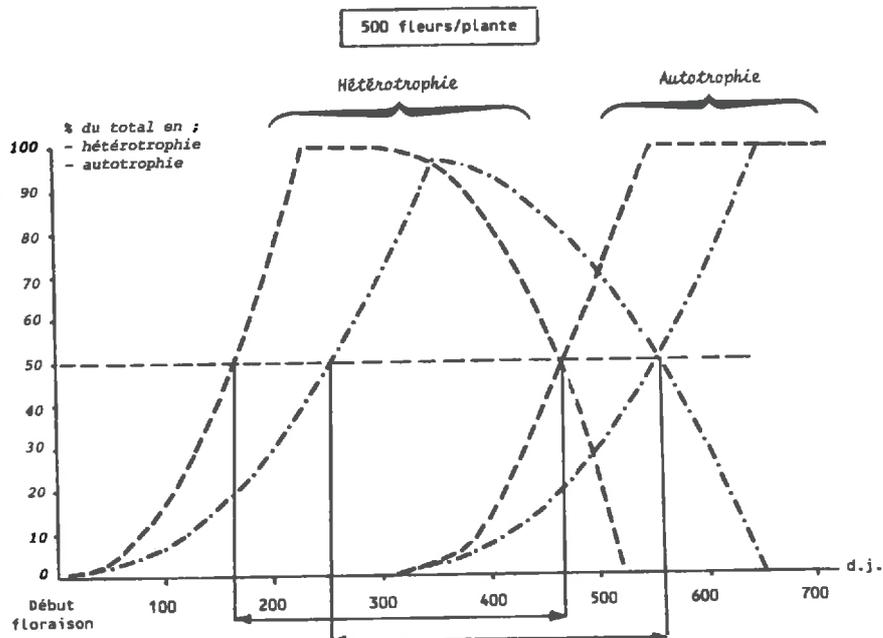


FIGURE 40 - EVOLUTION AVEC LA SOMME DE TEMPERATURES DE LA PROPORTION DU NOMBRE TOTAL DE FLEURS FORME EN PHASE D'HETEROTROPHIE ET D'AUTOTROPHIE POUR 2 VITESSES DE FLORAISON (500 fleurs/plante)

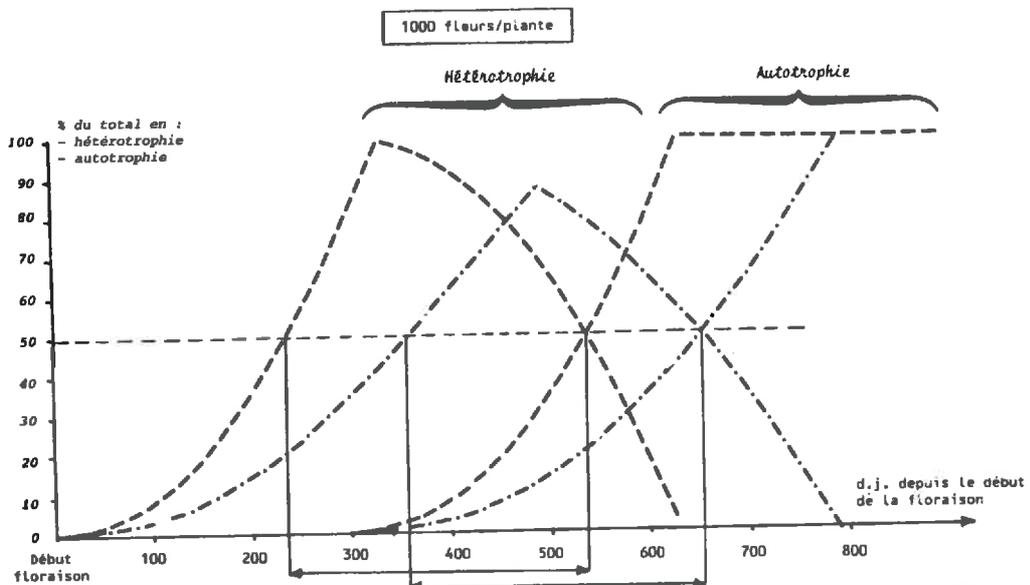


FIGURE 41 - EVOLUTION AVEC LA SOMME DE TEMPERATURES DE LA PROPORTION DU NOMBRE TOTAL DE FLEURS FORME EN PHASE D'HETEROTROPHIE ET D'AUTOTROPHIE POUR 2 VITESSES DE FLORAISON (1000 fleurs/plante)

Définition de la période d'hétérotrophie	Critère 0 (simplicité)	Critère 1 (Maxi hétéro.) (Mini autot.)		Critère 2 (Calcul des assimilats)	Critère 3 (Stabilité du caractère indicateur)
50 % des fleurs produites à 50 % des fleurs produites plus 300 d.j	-	+	-	-	+
300 premiers d.j de la floraison	+	+	+	+	-
Floraison	+	+	+	+	+

+ : respect du critère par la définition  
 - : non respect " " " "

TABLEAU B - CRITERES DE VALIDITE DE CHAQUE TYPE DE DEFINITION DE LA PERIODE D'HETEROTROPHIE ENVISAGE

dent et K le coefficient d'extinction du rayonnement dans le peuplement. Nous avons pris une valeur de 0,6 pour ce coefficient, conformément à ce qui a été mesuré sur colza par SHIPWAY (1981).

Faute d'une quantification possible, nous n'avons pas tenu compte de la fraction de rayonnement interceptée et réfléchi par les parties du couvert végétal surmontant les feuilles, à savoir les inflorescences en fleur. Nous avons considéré que cette fraction, bien qu'inconnue, était approximativement constante quel que soit le peuplement.

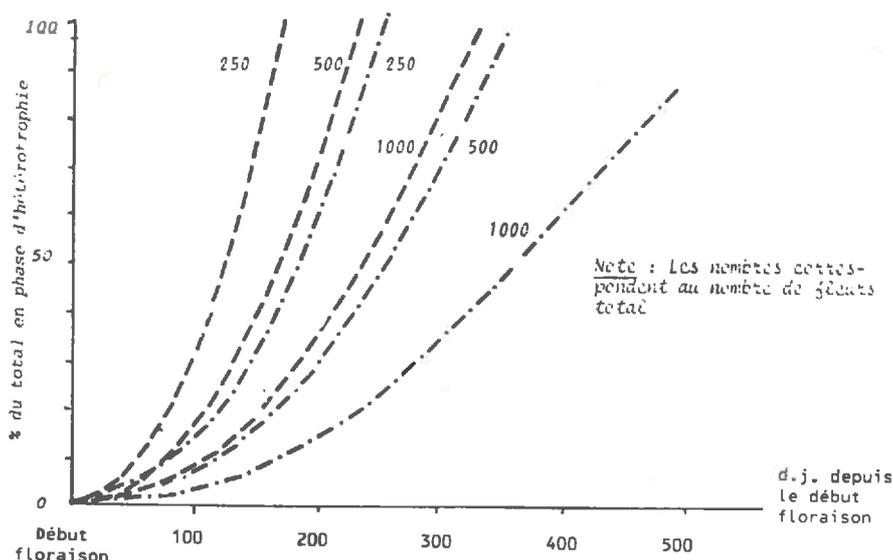
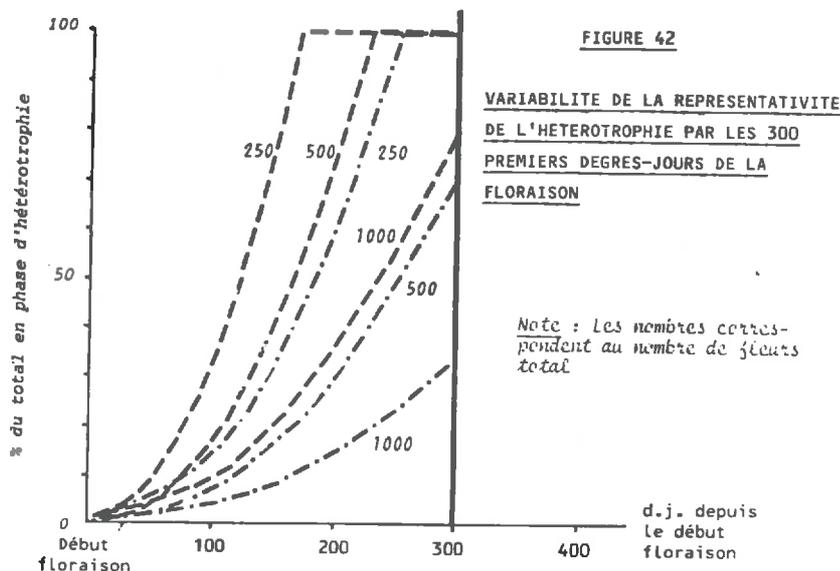
## 2 - Les problèmes relatifs à la phase d'autotrophie

### a - Définition de la période représentative de l'autotrophie

Le choix d'une période, qui soit indicatrice du déroulement de l'autotrophie, est plus simple. En effet, ce sont les siliques qui interceptent le rayonnement et elles constituent la strate supérieure du couvert végétal, contrairement à ce que nous avons vu pour les feuilles.

Considérant les figs. 39, 40 et 41, la période de 600 degrés-jours (durée retenue pour caractériser l'autotrophie d'une silique) débutant 300 degrés-jours après le moment où 50 % des fleurs sont produites, apparaît la mieux adaptée. En effet, on a toujours entre 50 et 100 % du total des organes reproducteurs en phase d'autotrophie.

Mais cette origine des temps n'est généralement pas connue, en raison de l'inexistence d'un modèle de chronologie de la floraison. Par ailleurs cette période se réfère aux organes reproducteurs totaux et non aux siliques réellement existantes, c'est-à-dire n'ayant pas avorté. Or, d'une part c'est uniquement à la population des siliques non avortées que s'appliquent les lois de fonctionnement caractéristiques de la phase d'autotrophie, et d'autre part on sait que l'avortement augmente au fur et à mesure que se déroule la floraison. Les siliques productrices à la récolte ont ainsi une « date de naissance » moyenne plus précoce que la date de floraison moyenne des fleurs. TAYO et MORGAN (1975) remarquent, dans leurs expérimentations, que 75 % des siliques présentes à la récolte proviennent de fleurs



**FIGURE 43 - VARIABILITE DE LA REPRESENTATIVITE DE L'HETEROTROPHIE PAR LA PERIODE DE FLORAISON**

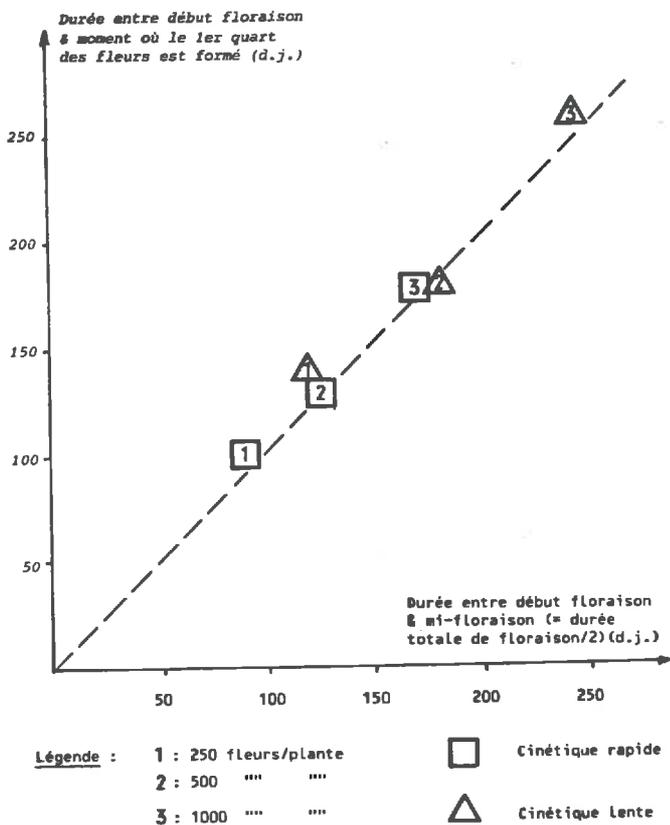


FIGURE 44 - RELATION ENTRE DATE DE MI-FLORAISON ET DATE DE PRODUCTION DU PREMIER QUART DES FLEURS

produites dans les onze premiers jours de la floraison. De ce fait, nous avons donc considéré une période indicatrice de l'autotrophie plus précoce en prenant les 600 degrés-jours débutant 300 degrés-jours après la mi-floraison, cette origine correspondant à la date marquant la moitié du temps nécessaire, mesuré en somme de degrés-jours, au déroulement de la floraison. A partir des fig. 39, 40 et 41, on constate que cette date correspond au moment où le premier quart du total des fleurs a réalisé son anthèse (fig. 44).

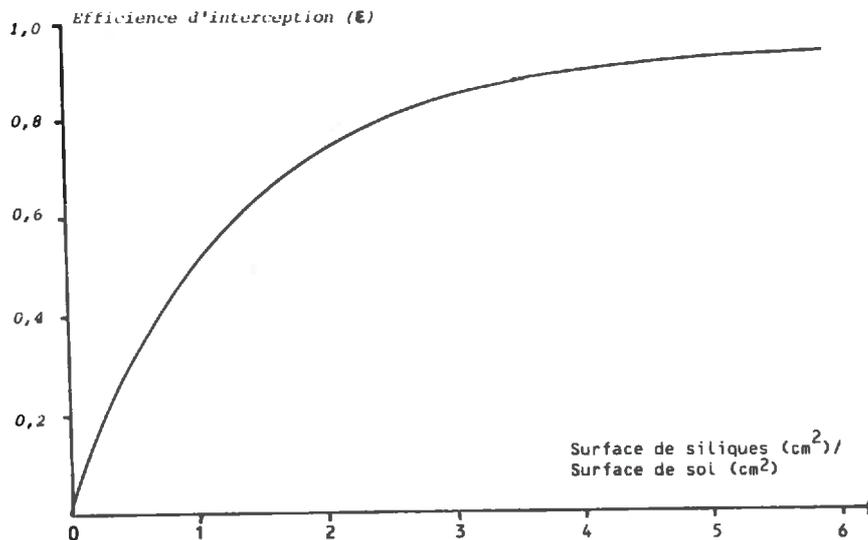


FIGURE 45 - EVOLUTION DE L'EFFICACITÉ D'INTERCEPTION DU RAYONNEMENT (ε) EN FONCTION DE L'INDICE DES SILIQUES (d'après GOSSE et al., 1983)

Comportement du peuplement	Période indicatrice	Fraction du rayonnement incident intercepté
Hétérotrophie	Floraison	par les feuilles : $1 - e^{-0,6 L}$
Autotrophie	Mifloraison + 300 dj à Mifloraison + 900 dj	par les siliques $1 - e^{-0,7 S}$

L = Indice foliaire moyen durant la floraison  
S = indice de siliques calculé à partir des surfaces finales des siliques

TABLEAU 9 - Définition des périodes indicatrices de l'hétérotrophie et de l'autotrophie des peuplements et mode de calcul du rayonnement intercepté.

### b - Estimation des niveaux de rayonnement interceptés par les siliques

Nous avons calculé la quantité de rayonnement intercepté par les siliques à partir de la valeur du rayonnement incident et de l'indice de siliques qui correspond à la somme des surfaces projetées des siliques, rapportée à l'unité de surface. Pour ce calcul, c'est la surface finale atteinte par une silique qui a été prise en compte. Nous avons, là encore, utilisé un modèle d'extinction du rayonnement paramétré pour des siliques de colza de printemps par GOSSE et al (1983). La fig. 45, tirée de GOSSE et al (1983) présente l'évolution de l'efficacité d'interception du rayonnement (ε) en fonction de l'indice de siliques que nous avons utilisé. Cette évolution peut se formaliser par l'équation suivante :

$$\epsilon = 1 - e^{-0,7 S} \quad (S = \text{Indice de silique})$$

### 3 - Conclusions

Les diverses approximations faites sont résumées dans le tab. 9. Il faut noter que dans la majeure partie des cas, les deux périodes choisies ne sont pas juxtaposées. Cela provient du fait que nous voulons que les périodes étudiées soient caractéristiques d'un type de comportement —hétérotrophe ou autotrophe— à l'échelle du peuplement. Le laps de temps qui sépare les deux périodes est caractérisé par la « co-existence » des comportements.

## II — LES MODELES DE FONCTIONNEMENT A L'ECHELLE DU PEUPEMENT

Nous aborderons successivement les lois de variation :

- de l'avortement d'organes reproducteurs
- du nombre de grains par silique
- du poids de grains produit

### 1 — L'avortement des organes reproducteurs

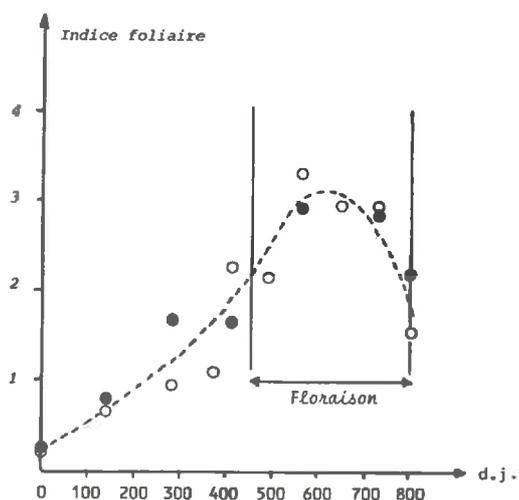
Quand on observe une parcelle de colza à la fin de la floraison, on constate qu'une proportion, quelquefois importante, des fleurs n'a pas produit de silique. On parle alors d'avortement. Plusieurs types de raisons existent pour l'expliquer :

- non-viabilité des fleurs,
- défaut de pollinisation,
- défaut de fécondation,
- avortement physiologique par défaut de croissance des jeunes siliques.

Nous n'avons pas effectué d'observations quant à l'éventualité des trois premières causes d'avortement. Soulignons seulement que nous n'avons pas eu de problème de gel et que, selon RENARD (communication personnelle) la production de graines par un peuplement de colza n'apparaît pas limitée par les modalités de la pollinisation dans des conditions climatiques normales.

Pour de nombreux auteurs, (CLARKE, 1977 ; MENDHAM et al, 1981-a, inter alia) la quatrième cause d'avortement indiquée ci-dessus, apparaît prépondérante. On aurait avortement quand les jeunes siliques présentent une croissance très lente, voire nulle, causée par un défaut dans leur alimentation carbonée.

Nous avons fait l'hypothèse que c'était durant la période d'hétérotrophie de chacune des siliques du peuple-



- : Peuplement témoin
- : Peuplements ombrés durant la floraison
- 1 point = 6 placettes de 0,56 mètre carré

FIGURE 46 — EVOLUTION AVEC LES SOMMES DE TEMPERATURES DE L'INDICE FOLIAIRE (Dispositif OMB)

ment que se manifestait cette éventualité. En effet, nous n'avons jamais rencontré de siliques ayant atteint leur longueur définitive qui avortent : les seules pertes se manifestant à ce moment, provenaient « d'accidents » d'ordre mécanique (éclatement ou cassure après un choc) ou parasite.

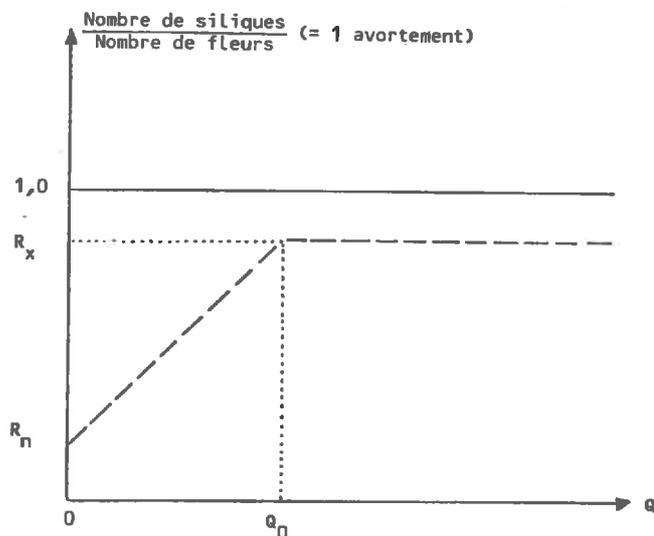
A l'échelle du peuplement, nous avons considéré que la quantité de photosynthétats totale, issue de la photosynthèse du feuillage, ramenée au nombre de fleurs en compétition pour ces assimilats devait rendre compte du niveau d'avortement moyen. Nous avons vu en effet, au niveau de la silique, que sa croissance et son nombre de grains apparaissent déterminés par cette variable.

Nous mettrons donc en relation le pourcentage de réussite des fleurs (nombre de siliques/nombre de fleurs x 100) et la variable suivante calculée sur la période de floraison :

$$Q = \frac{I_0 (1 - e^{-0,6L})}{\text{Nombre de fleurs}}$$

( $I_0$  = Rayonnement global incident durant la floraison ;  $L$  = Indice foliaire moyen durant la floraison).

L'allure de la relation attendue est présentée dans la figure ci-dessous.



Sont considérées sur cette figure :

$R_x$  : Réussite maximale des organes floraux. Nous reviendrons plus loin sur l'éventuelle signification de l'avortement résiduel ( $1 - R_x$ )

$R_n$  : Réussite minimale des organes floraux, correspondant à celle obtenue quand les pieds sont défoliés, c'est-à-dire pour lesquels  $Q = 0$ .

Nous avons en effet pu constater qu'en situation défoliée, toutes les siliques n'avortaient pas.

La relation présentée ci-dessus est une relation à seuil :

• **Au-delà de  $Q_0$**  : tous les organes reproducteurs reçoivent en moyenne une quantité de photosynthétats suffisante pour assurer leur survie. La variation de  $Q$  au-delà de  $Q_0$  peut, en revanche, provoquer des variations dans la vitesse de croissance des siliques, celle-ci restant cependant toujours supérieure à la limite de viabilité.

• **En dessous de  $Q_0$**  : on assiste à une pénurie de photosynthétats disponibles par organe reproducteur qui

conduit à un avortement des jeunes siliques d'autant plus important que cette pénurie est forte.

Afin de vérifier ces hypothèses, nous avons élaboré un protocole expérimental en vue de faire varier, durant la floraison, la valeur de Q.

a - Présentation du dispositif expérimental (OMB)

En 1981, à GRIGNON, nous avons procédé à des ombrages artificiels sur une parcelle de colza pendant toute la durée de la floraison. Nous avons utilisé pour cela des écrans en matière plastique ne laissant passer que 50 % du rayonnement global.

Au sein de chaque parcelle, des placettes ont été prélevées fin floraison, sur lesquelles nous avons compté les nombres de fleurs réalisés et de siliques à grains produits et avons estimé l'indice foliaire (l'Annexe 4 présente les modalités d'estimation des indices foliaires).

Nous avons évalué l'indice foliaire de début floraison de ces placettes à partir des mesures de fin floraison et de l'évolution moyenne au cours du temps de l'indice

foliaire des parcelles présentée à la fig. 46. Nous avons ainsi été conduit à faire l'hypothèse que l'évolution relative de l'indice foliaire au cours de la floraison était identique dans toutes les situations en considérant, conformément à la fig. 46, que l'indice de début floraison était égal à 1,25 fois celui de la fin floraison.

Enfin dernière approximation résultant de l'évolution présentée à la fig. 46, nous avons considéré que l'indice foliaire de début floraison était un bon indicateur de l'indice foliaire moyen de toute la floraison.

Il découle de ces modalités de calcul que le modèle proposé ne rendra compte d'une façon équivalente de la variation des pourcentages de réussite des organes floraux observés dans une série de parcelles que si les évolutions d'indice foliaire au cours de la floraison des différentes parcelles sont homothétiques entre elles.

Nous avons pris comme date de début floraison, le moment où 50 % des pieds avaient au moins une fleur, soit vers le 1er-2 mai, et comme fin floraison, celui où 50 % des pieds n'avaient plus de fleurs, soit le 2 juin. C'est

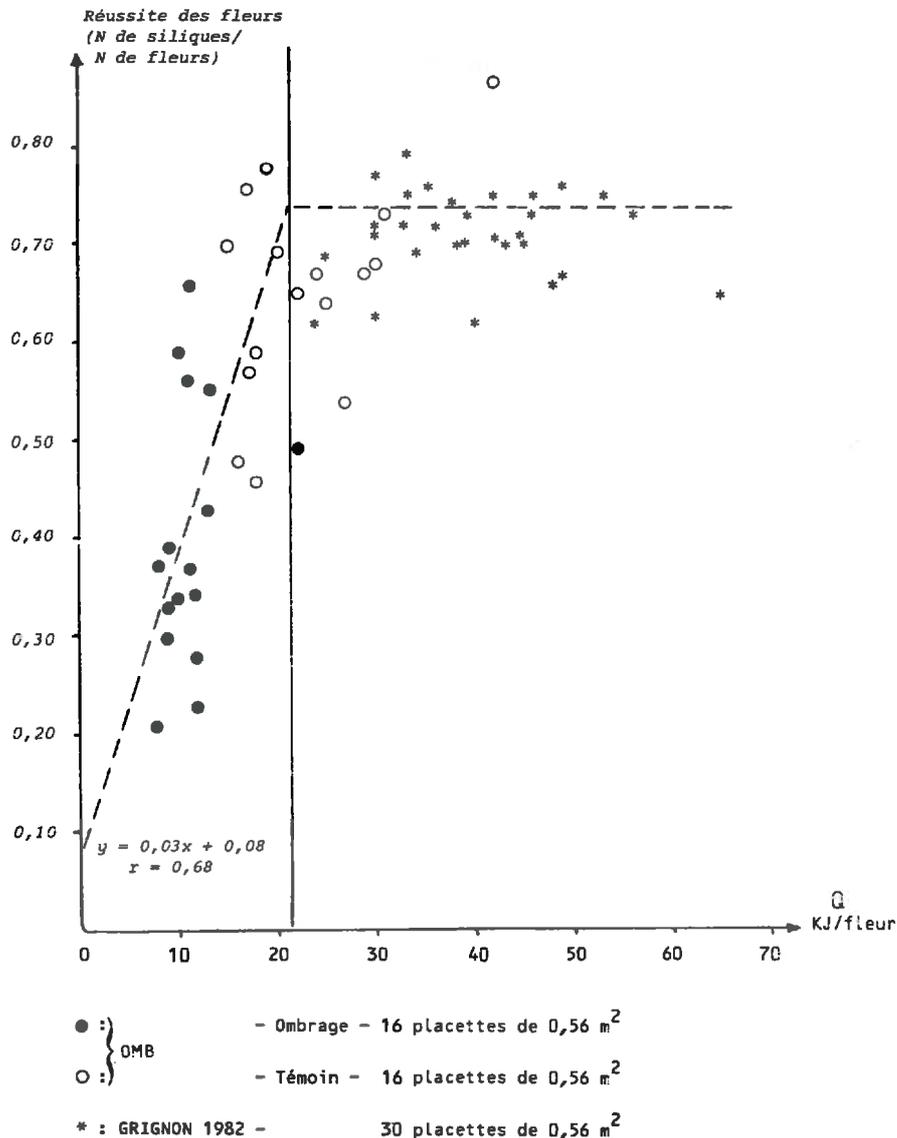


FIGURE 47 - VARIATION DU TAUX DE REUSSITE DES FLEURS EN FONCTION DE Q (quantité par fleur de rayonnement intercepté par les feuilles durant la floraison) (Dispositif OMB et GRIGNON, 1982)

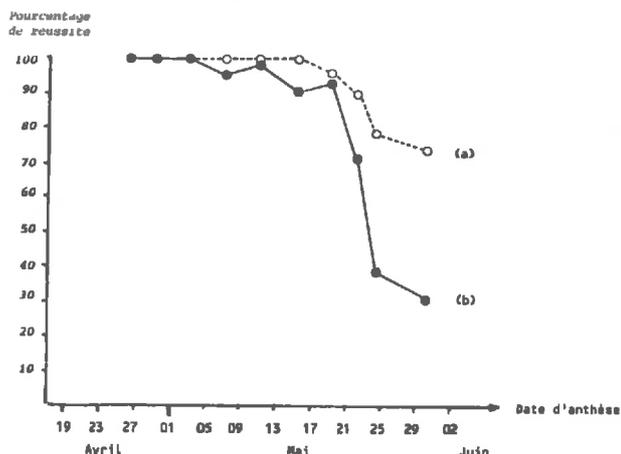


FIGURE 48 - EVOLUTION AVEC LA DATE D'ANTHÈSE DU TAUX DE RÉUSSITE DES FLEURS ET DES BOUTONS FLORAUX (Dispositif P 1)

- (a) : Réussite des boutons floraux  $\left( = \frac{\text{Nombre de fleurs}}{\text{Nombre de boutons}} \times 100 \right)$   
 (b) : Réussite des fleurs  $\left( = \frac{\text{Nombre de siliques}}{\text{Nombre de fleurs}} \times 100 \right)$

sur cette période que nous avons calculé le rayonnement global incident, divisé par 2 pour les placettes ombrées.

A partir d'observations réalisées en 1982, toujours sur des placettes de colza d'hiver, nous avons de nouveau calculé le paramètre Q et mesuré la proportion d'organes floraux donnant des siliques. La mesure des surfaces foliaires a été faite directement de façon non destructive au

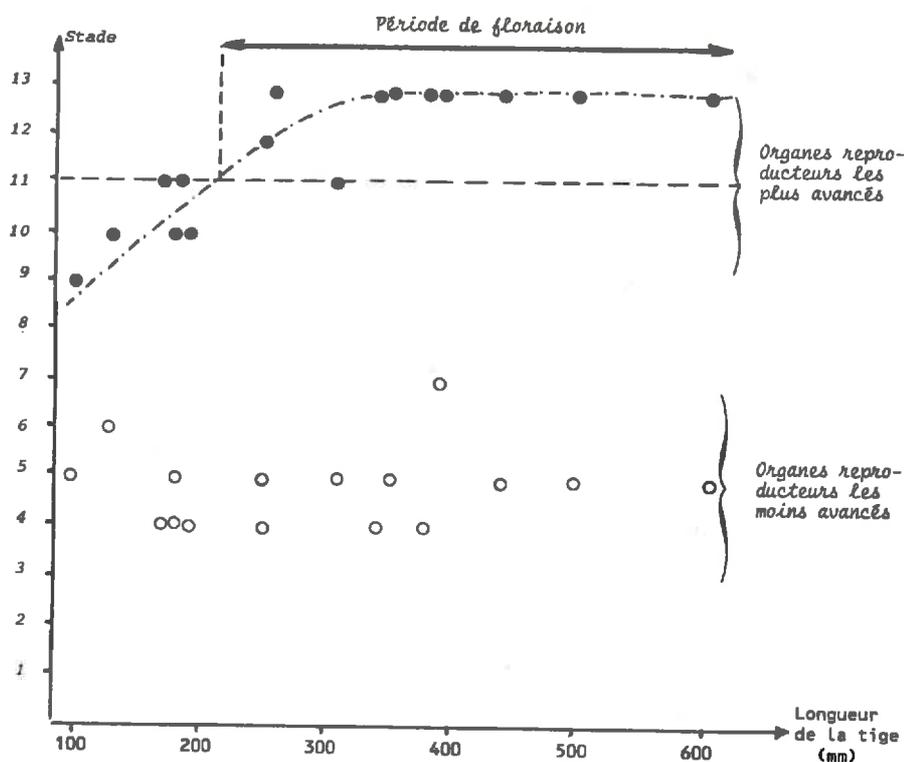
début floraison sur les placettes suivies, par la technique de BONHOMME (1976) des photos hémisphériques (cf. annexe 4).

Les peuplements qui ont servi à cette analyse étaient bien alimentés en eau et en azote. Ces conditions de croissance définissent ainsi le domaine d'application du modèle.

#### b - Les résultats obtenus

La fig. 47 présente la relation obtenue entre le pourcentage de réussite des organes floraux et la valeur Q, définie précédemment. Celle-ci est conforme à celle que nous attendions, à savoir une relation présentant un seuil, ici de l'ordre de 20 à 25 KJ par fleur.

On peut noter cependant une large variabilité des points expérimentaux autour de la tendance : la grossièreté des hypothèses que nous avons été amenés à faire pour procéder au calcul, est, sans doute, responsable d'une partie de la dispersion. On constate un avortement d'organes floraux résiduel relativement important, de l'ordre de 25 %. Nous avons signalé précédemment qu'il pouvait traduire un autre facteur limitant, ou des problèmes de fécondation. Cela est possible, mais on peut aussi se demander si cet avortement résiduel, qui affecte essentiellement les siliques issues des fleurs épanouies en fin floraison, n'est pas obligatoire et ne résulte pas du fait que les peuplements considérés se sont arrêtés de fleurir. Nous avons, en effet, constaté sur les pieds isolés (Essai P 1) que, à un moment donné de la floraison, la proportion des siliques qui avortaient



- Légende : N°13 = Silique  
 N°12 = Fleur flétrie - Chute des pétales  
 N°11 = Ecllosion  
 N°10 = Pré écllosion : les pétales sont déjà jaunes dans le bouton  
 N° 9 = Les pétales sont verts à l'intérieur du bouton  
 ...  
 N° 5 = Début d'allongement du bouton ; On commence à apercevoir en coupe les anthères  
 N° 4 = Sur le mamelon, se dessinent les croix caractéristiques des crucifères, délimitant les sépales

FIGURE 49 - EVOLUTION AVEC LA LONGUEUR TOTALE DE LA TIGE DES STADES DE DEVELOPPEMENT DES BOUTONS FLORAUX LES PLUS AVANCES ET LES MOINS AVANCES (Dispositif OMB) (LAURENT et TURPIN, 1981)

était toujours supérieure à celle de fleurs non viables (cf. fig. 48). Or la fin floraison du colza correspond à un moment où il y a avortement total des boutons floraux et non à un manque de boutons floraux. En effet, la floraison du colza apparaît, sur le plan des nombres d'organes reproducteurs potentiels quasi-indéfinie. La fig. 49 présente l'évolution de l'écart de développement entre les organes reproducteurs les plus avancés et les moins avancés d'une inflorescence au cours du temps, celui-ci étant indiqué par la longueur de la tige considérée (LAURENT, TURPIN, 1981). A tout moment, on constate qu'il subsiste des organes reproducteurs au stade 5.

On peut émettre, à titre d'hypothèse, que la pénurie d'assimilats translocables aux jeunes organes reproducteurs, consécutive à la diminution de la surface foliaire provoque, dans un premier temps, un avortement massif des dernières fleurs fleuries et ensuite un avortement des boutons, conduisant à l'arrêt de la floraison. De ce fait, on n'aurait pas d'arrêt de la floraison sans avortement préalable de jeunes siliques. Un certain niveau d'avortement serait donc systématique dans toute parcelle ayant arrêté de fleurir.

### c - Conclusion

La variable Q s'avère donc pertinente pour rendre compte de la variabilité des taux de réussite des fleurs. Il faut noter cependant que la chute de ce taux, consécutive aux faibles valeurs de Q, n'a été observée qu'une seule année (Dispositif OMB).

Nous n'avons pas résolu le problème de l'avortement résiduel qui s'observe au-delà du seuil  $Q_0$  : action d'un facteur limitant ignoré ou phénomène normal compte tenu de l'arrêt de la floraison ? Nous ne tenterons pas de répondre ici à cette question.

Nous n'avons pas discuté, par ailleurs, du niveau de réussite des organes floraux pour  $Q = 0$ . L'ajustement nous donne une valeur de l'ordre de 10 %, ce qui nous paraît faible, compte tenu de ce que nous avons observé sur des pieds défoliés (Essais DEF 1 et DEF 2). Notons, cependant, la faible précision de cette valeur, compte tenu de la dispersion des points expérimentaux et du fait qu'elle dépend de la valeur  $Q_0$  que l'on choisit pour calculer l'ajustement.

## 2 - Le nombre de grains par silique

Nous n'avons pas de données expérimentales, comme dans le cas de l'avortement, pour étudier directement à l'échelle du peuplement les variations du nombre de grains moyen par silique.

Nous nous contenterons donc ici de proposer un modèle à partir de ce que nous avons vu au niveau de la silique. La plausibilité de ce modèle sera vérifiée dans la troisième partie.

Au niveau d'une silique, le nombre de grains produit apparaît sous la double dépendance :

- d'une part, de la vitesse moyenne d'approvisionnement en photosynthétats au début de la période d'hétérotrophie, quand cette vitesse est inférieure à un certain seuil. Nous avons considéré que cette variable déterminait le nombre d'ovules fécondés susceptibles de croître ultérieurement. Cette vitesse définit donc un **nombre de grains potentiel**.

- d'autre part, de la quantité totale de photosynthétats venant alimenter la silique durant toute la période d'hétérotrophie. Cette variable fixe le **niveau d'extériorisation du potentiel** préalablement fixé.

Le problème consiste, ici, d'une part à **estimer chacune de ces deux variables** à l'échelle du peuplement, et d'autre part à les **combiner** pour rendre compte des varia-

tions du nombre de grains moyen des siliques de peuplements de colza.

## A - ESTIMATION DE LA QUANTITÉ TOTALE DE PHOTOSYNTHÉTATS DISPONIBLE PAR SILIQUE ET DE LA VITESSE MOYENNE D'APPROVISIONNEMENT.

**Estimation de la quantité globale de photosynthétats disponible par silique (Q).**

Cette grandeur est fonction directe de :

- la quantité globale de photosynthétats produits par la photosynthèse des feuilles (P)
- l'effectif des puits utilisateurs de ces photosynthétats (N).

Nous avons estimé P par la quantité de rayonnement intercepté par les feuilles durant la floraison.

L'estimation de N est plus problématique. En effet l'occurrence de l'avortement —phénomène réducteur de l'effectif des puits en compétition— doit être prise en compte :

- **en l'absence d'avortement** (cela n'est pas forcément possible comme nous l'avons vu précédemment), c'est le nombre total de fleurs formées qui apparaît comme étant le meilleur indicateur du puits utilisateur des photosynthétats ;
- **en présence d'avortement** (et c'est très certainement le cas le plus fréquent, si ce n'est général), il peut sembler a priori plus logique de considérer, non pas le nombre de fleurs, mais le nombre de siliques « survivantes » comme meilleur représentant du puits. Mais cela dépend du moment où se manifeste l'avortement.

En effet, si l'avortement affecte surtout les siliques formées en fin floraison, ce qui se passe dans les situations où l'on constate un avortement résiduel analogue à celui observé à la fig. 47, l'essentiel des siliques « survivantes » effectue une grande partie de leur période d'hétérotrophie avant que cet avortement se soit manifesté : elles sont donc soumises à la compétition pour les photosynthétats exercée par l'ensemble des puits reproducteurs : boutons, fleurs, jeunes siliques hétérotrophes. Comme en l'absence d'avortement, c'est le **nombre de fleurs total (NF)** qui apparaît donc le mieux adapté pour estimer N.

Si l'avortement est précoce, le problème est différent. En effet, l'essentiel des siliques non avortées bénéficiera de la diminution d'effectif du puits reproducteur. Le but est alors d'obtenir une expression qui soit indicatrice de celui-ci, de façon similaire au nombre de fleurs (NF), pris en situation d'avortement de fin floraison.

Soit AT, l'avortement de fleurs constaté, dû pour partie à un avortement précoce (AP), et pour partie à un avortement résiduel de fin floraison (AR) :

$$AT = AP + AR$$

$$(1 - AT) = \frac{\text{Nombre de siliques observé}}{\text{Nombre de fleurs observé}} \quad (1)$$

Nous avons considéré comme indicateur de l'effectif du puits reproducteur, le nombre de fleurs fictif correspondant à celui qu'il aurait fallu avoir pour obtenir le nombre de siliques constaté, compte tenu d'un avortement uniquement résiduel :

$$(1 - AR) = \frac{\text{Nombre de siliques observé}}{\text{Nombre de fleurs fictif}} \quad (2)$$

Par combinaison de (1) et (2), nous avons estimé le nombre de fleurs fictif (NF') par :

$$NF' = \text{Nombre de fleurs observé} \times \frac{1 - AT}{1 - AR}$$

L'estimation de la quantité globale de photosynthétats disponible par silique se fera donc :

– en situation de parcelles à avortement de fin floraison par :

$$Q = \frac{I_0 (1 - e^{-0,6L})}{NF}$$

– en situation de parcelles avec avortement précoce par :

$$Q = \frac{I_0 (1 - e^{-0,6L})}{NF'}$$

$$\text{où } NF' = NF \frac{1 - AT}{1 - AR}$$

AT étant l'avortement total constaté et AR l'avortement résiduel normal. Compte tenu de ce que nous avons observé (fig. 47), nous avons considéré 0,25 comme valeur de AR.

#### Estimation de la vitesse moyenne d'approvisionnement des siliques en photosynthétats (V)

Nous avons considéré le rapport entre la quantité globale de photosynthétats fournis (Q) et le temps, exprimé en degrés-jours, sur lequel cet approvisionnement s'est étalé, c'est-à-dire la durée de la floraison :

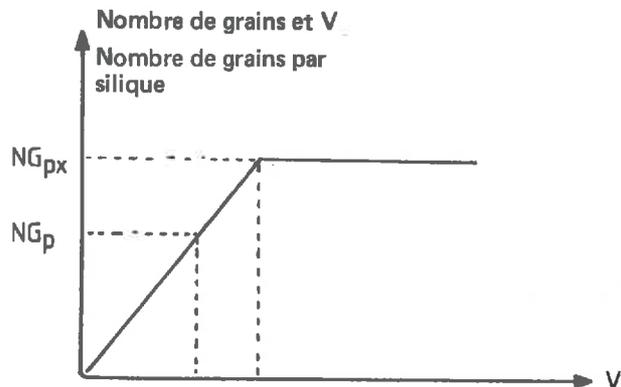
$$V = Q / \Sigma d.j.$$

L'idéal aurait été de considérer l'ensemble des périodes de trois jours débutant chaque jour de la floraison, de calculer pour chacune de ces périodes la vitesse moyenne d'approvisionnement en assimilats et d'estimer la moyenne de ces valeurs en pondérant chacune d'elles par le nombre de siliques à considérer durant cette période. Malheureusement cela supposerait de connaître l'évolution du nombre de fleurs formées quotidiennement durant la floraison ainsi que l'évolution de la taille globale du puits utilisateur des photosynthétats formés, ce qui n'est pas notre cas.

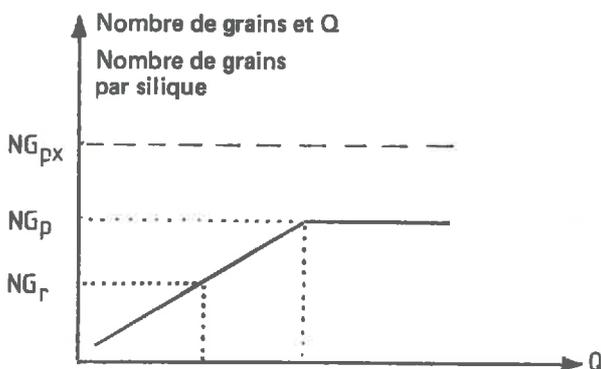
Par ailleurs, rappelons que la durée de « trois jours » ne doit pas être considérée comme une norme, mais uniquement comme ordre de grandeur, déterminé statistiquement, de la durée de la période critique.

#### B – APPLICATION DE V ET Q POUR RENDRE COMPTE DU NOMBRE DE GRAINS DES SILIQUES.

Compte tenu de la signification que l'on donne aux variables V et Q, on peut s'attendre à avoir les relations suivantes avec le nombre de grains.



En deçà de  $V_0$ , la vitesse de fourniture en assimilats est limitante du nombre de grains potentiel de la silique ( $NG_p$ ). Au-delà de  $V_0$ , le nombre de grains potentiel est maximal ( $NG_{px}$ ) et dépend alors des caractéristiques de la fleur ainsi que de celles de la fécondation.



Pour une valeur du potentiel fixé par V ( $NG_p$ ), il existe une gamme des valeurs de Q limitante telle que ce potentiel n'est pas réalisé ( $Q < Q_0$ ) ; au-delà de  $Q_0$ , les variations de Q sont sans effet sur le nombre de grains, le potentiel préalablement déterminé étant atteint. La valeur seuil  $Q_0$  doit donc être fonction directe de la valeur V effectivement réalisée (on notera alors  $Q_0(V)$ ).

Le modèle rendant compte des variations du nombre de grains réalisés ( $NG_r$ ) sera donc différent selon les valeurs respectives de V et Q.

• Si V est inférieur à  $V_0$  : on considèrera alors que le potentiel de grains de la silique  $NG_p$  est proportionnel à V :

$$NG_p = \alpha V$$

Le nombre de grains effectivement produit sera :

$$\text{pour } Q = Q_0(V) : NG_r = \beta Q_0 = NG_p = \alpha V$$

ce qui nous permet de déterminer  $Q_0(V)$  :

$$Q_0 = \frac{\alpha V}{\beta}$$

donc si

$$Q \geq \frac{\alpha V}{\beta} : NG_r = NG_p = \alpha V$$

$$Q < \frac{\alpha V}{\beta} : NG_r = \beta Q$$

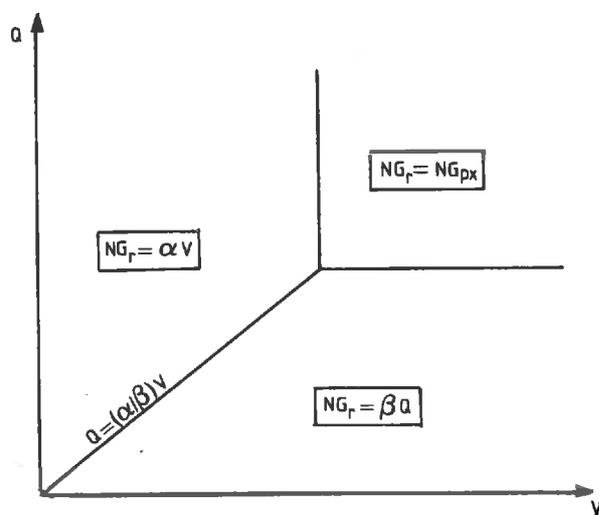
• Si V est supérieur ou égale à  $V_0$  : le potentiel de grains de la silique sera maximum et égal à  $NG_{px}$ .

Selon la valeur de Q, on aura :

$$Q < \frac{\alpha V_0}{\beta} : NG_r = \beta Q$$

$$Q \geq \frac{\alpha V_0}{\beta} : NG_r = NG_{px}$$

On définit donc différents modèles pour rendre compte du nombre de grains réalisés selon l'endroit où l'on se situe dans le plan V x Q. Ces modèles sont récapitulés dans la figure ci-dessous.



Le plan  $V \times Q$  se découpe en trois secteurs selon les valeurs respectives de  $V$  et de  $Q$ .

Dans l'état actuel des connaissances, les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  sont inconnus, si bien qu'il est impossible pour une parcelle donnée de déterminer quelle est la variable qui doit être considérée comme limitante du nombre de grains réalisé.

On peut cependant émettre un certain nombre d'hypothèses concernant le choix de la variable à privilégier en considérant les caractéristiques de la floraison et du climat.

**. Pour une période de floraison donnée**

- si le climat se caractérise par un rapport Rayonnement/Température faible (rayonnement faible par rapport aux températures ou, au contraire températures importantes relativement au rayonnement), il est probable que  $V$  sera davantage limitant du nombre de grains ;
- si le rapport Rayonnement/Température est élevé,  $Q$  sera plus souvent limitant que  $V$ .

**. Pour un climat se caractérisant par un rapport Rayonnement/Température donné,**

- une floraison s'étalant sur une longue période entraînera un risque élevé de limitation du nombre de grains par la variable  $V$  ;
- une floraison brève sera plus favorable à une limitation par la variable  $Q$ .

Le tab. 10 présente ces règles de choix. Deux de ses « cases » ne sont pas renseignées, elles correspondent à des situations où  $Q$  et  $V$  peuvent être déterminantes de façon équivalente et où, de ce fait, il n'y a pas de hiérarchie à attendre. On peut seulement dire que dans la case notée (1), les nombres de grains réalisés seront probablement importants, tandis qu'ils seront très faibles dans la case (2).

Notons, par ailleurs, que nous ne pouvons pas déterminer les seuils permettant de qualifier d'élevé ou de faible une durée de floraison, ou un rapport Rayonnement/Température. Nous verrons dans la troisième partie, dans quelle mesure nous pouvons quantifier un certain nombre des paramètres susceptibles d'intervenir.

**3 - La production de grain par le peuplement**

Nous avons vu précédemment que l'essentiel de la croissance des grains d'une silique se fait pendant la phase d'autotrophie. Nous ferons donc l'hypothèse qu'il en est de même à l'échelle du peuplement : c'est durant la période moyenne d'autotrophie préalablement définie (période s'écoulant entre la mi-floraison plus 300 degrés-jours et mi-floraison plus 900 degrés-jours) que se fait l'essentiel de l'accumulation de matière sèche dans les grains. Nous avons pu aussi constater que la priorité dans l'affectation des assimilats quand ceux-ci sont limitants, n'était pas la même selon le moment où l'on se situait : dans la première moitié de l'autotrophie, ce sont les parois qui apparaissent prioritaires, ensuite ce sont les grains. Cela nous a amené à définir des vitesses de croissance maximales pour chaque compartiment de la silique : nous avons pu évaluer cette croissance limite à 3,4 mg de matière sèche par centimètre de longueur pour une durée de 100 degrés-jours, pour les parois et à 1,5 mg par grain pour 100 degrés-jours, pour les grains. Pour une silique mesurant 1 cm de longueur et ayant  $n$  grains, cette vitesse de croissance maximale est de  $(3,4 l + 1,5 n)$  mg de matière sèche tous les 100 degrés-jours.

A un moment donné, caractérisé par un rayonnement et des conditions générales de croissance donnés, la croissance réelle des parois, des grains et de la silique totale correspond à la valeur minimale de :

- . la croissance potentielle :  
Parois :  $V_p = 3,4 l$  ; Grains :  $V_g = 1,5 n$  ;  
TOTALE :  $V_p = 3,4 l + 1,5 n$

. la croissance permise par le rayonnement intercepté et l'efficacité de ce rayonnement dépendant des conditions de croissance :

$$V_c = \epsilon \cdot S \cdot R$$

( $\epsilon$  = Efficacité ;  $S$  = Surface interceptrice ;  $R$  = Rayonnement incident).

Nous proposons d'élaborer un modèle valide à l'échelle du peuplement, reprenant ces lois de fonctionnement de la silique.

**a - Conception du modèle**

Ce modèle suppose tout d'abord de découper en deux parties d'égale longueur, la période moyenne d'autotrophie préalablement définie :

		Longueur de la floraison	
		faible	élevée
Caractéristiques du climat :	Rayonnmt. élevé	Q	? (1)
	Temps Faible	? (2)	V

**TABLEAU 10 - Choix des variables  $Q$  et  $V$  selon les caractéristiques de la floraison et du climat.**

— la première partie correspondra à la période où les parois sont prioritaires quant à l'affectation de la matière sèche. On considèrera qu'il y a croissance effective des grains uniquement dans le cas où la croissance totale de la silique est supérieure à la croissance potentielle des parois ;

— la seconde correspondra à la période où les grains sont prioritaires. Il n'y aura croissance des parois que dans la mesure où la croissance réelle de la silique est supérieure à la croissance potentielle des grains.

Il suppose aussi de découper le couvert de siliques en strates horizontales. Cela permet d'estimer le rayonnement incident moyen au niveau de chacune de ces strates et d'en déduire la croissance réelle des siliques de la strate. L'intérêt du découpage de l'ensemble des siliques en strates horizontales et important dans le cas des forts rayonnements incidents. Dans ce cas, il est en effet possible que le rayonnement moyen incident au niveau des siliques de la strate Supérieure dépasse le rayonnement saturant : la croissance de ces siliques est alors limitée par leur croissance potentielle. En ne considérant aucune stratification verticale, mais en calculant un rayonnement incident moyen valable pour chaque silique de l'ensemble du couvert, il est très probable que ce rayonnement n'apparaisse jamais saturant, si bien que la croissance totale de l'ensemble des siliques s'avèrerait surestimée.

Ces découpages, dans le temps et l'espace, étant faits, il s'agit ensuite de calculer les croissances effectuées par la silique et chacune de ses parties constituantes.

#### \* Croissance totale de la silique

Pour une strate donnée  $i$ , on estimera la vitesse de croissance totale ( $V_{ri}$ ) de la silique par la valeur minimale :

de la vitesse de croissance climatiquement possible

$$V_{ci} = \epsilon_i \cdot S_i R_i / N \cdot p_i$$

où  $\epsilon_i$ ,  $S_i$ ,  $R_i$ ,  $p_i$  et  $N$  sont respectivement l'efficacité du rayonnement intercepté par les siliques durant la période d'étude, la surface projetée de chaque silique, le rayonnement intercepté par la strate  $i$ , la fraction de la population totale des siliques contenue dans la strate  $i$  et, enfin, le nombre total de siliques par mètre carré.

de la vitesse de croissance potentielle

$$V_{pi} = 1,5 G_i + 3,4 l_i$$

où  $G_i$  et  $l_i$  sont respectivement le nombre de grains moyen et la longueur moyenne des siliques de la strate  $i$  :

$$V_{ri} = \inf \{ V_{ci}, V_{pi} \}$$

#### \* Croissance des grains et des parois

Dans la première moitié de l'autotrophie, ce sont les parois qui sont prioritaires. Leur croissance potentielle est fixée par leur taille :

$$VP_{pi} = 3,4 l_i$$

Nous considèrerons que leur vitesse réelle ( $VP_{ri}$ ) de crois-

sance est égale à la valeur minimale entre  $VP_{pi}$  et  $V_{ri}$  (vitesse de croissance totale réelle de la silique) :

$$VP_{ri} = \inf \{ VP_{pi}, V_{ri} \}$$

La croissance des grains ( $VG_{ri}$ ) durant cette période sera estimée par la différence entre la croissance des parois et la croissance totale :

$$VG_{ri} = V_{ri} - VP_{ri}$$

Les états de croissance atteints à la fin de cette période seront obtenus en multipliant les vitesses de croissance estimées par la durée de la période considérée, à savoir 300 degrés-jours.

Dans la seconde moitié de l'autotrophie, les grains sont prioritaires. Leur vitesse de croissance potentielle ( $VG_{pi}$ ) dépend de leur nombre :

$$VG_{pi} = 1,5 G_i$$

Nous admettrons que leur vitesse de croissance réelle ( $VG_{ri}$ ) est égale au minimum entre :

leur croissance potentielle  $VG_{pi}$ ,

la vitesse de croissance totale réelle de la silique  $V_{ri}$  :

$$VG_{ri} = \inf \{ VG_{pi}, V_{ri} \}$$

La croissance des parois correspondra à la différence entre la croissance des grains et la croissance totale :

$$VP_{ri} = V_{ri} - VG_{ri}$$

Là encore, on multipliera ces vitesses par la durée de la période considérée (300 degrés-jours) pour obtenir les quantités de croissance réalisées durant la période étudiée.

#### \* Les états de croissance finaux

Ils seront obtenus en sommant les états de croissance réalisés à l'issue de chacune des deux périodes, par la silique entière, ses grains et ses parois.

A l'échelle du peuplement, les matières sèches des grains, parois et siliques, sont obtenues en multipliant les valeurs individuelles par les nombres de siliques par strate et en sommant l'ensemble de celles-ci.

La mise en œuvre du modèle nécessite son paramétrage.

#### b - Paramétrage du modèle

Nous avons considéré, dans ce qui précède, que les différents paramètres intervenant dans le modèle étaient connus à l'échelle de la strate de siliques. Ce n'est très généralement pas le cas. Nous avons donc procédé à une première simplification en considérant valable pour chacune des strates du couvert de siliques les valeurs moyennes du nombre de grains, longueur, surface des siliques estimées sur l'ensemble de la population de siliques de la parcelle.

Le modèle suppose, par ailleurs, connues les surface et longueur moyennes des siliques. Là encore, c'est rarement le cas. Nous avons remédié à ce problème en considérant les ajustements statistiques que nous avons pu calculer sur nos données expérimentales. De cette manière, la longueur et la surface moyennes de chaque silique sont estimées à partir de son nombre de grains.

Le rayonnement incident intercepté par l'ensemble des siliques d'une strate  $i$  a été calculé en appliquant le modèle d'interception du rayonnement par un couvert de siliques de GOSSE et al (1983), présenté à la fig. 46 :

$$R_i = [R_0 - \sum_{j=1}^{i-1} R_j] (1 - e^{-0,7S})$$

où  $R_0$  est le rayonnement incident en dehors du couvert,  $\sum_{j=1}^{i-1} R_j$ , le rayonnement intercepté par les  $(i-1)$  strates surmontant la strate  $i$  et  $S$ , l'indice de siliques de la strate  $i$ .

En ce qui concerne l'efficacité  $\epsilon$  du rayonnement absorbé par une silique (gramme de matière sèche produite par méga-joule de rayonnement global intercepté), nous avons pris la valeur moyenne observée dans nos expérimentations en l'absence de facteurs limitant la croissance, soit 1,3 g MS/MJ. Cette valeur découle du fait que nous consi-

dérons la surface finale des siliques comme indicateur valable sur toute la période d'autotrophie de la surface réelle d'interception du rayonnement.

Reste la question de l'évaluation des proportions de la population totale de siliques appartenant à une strate donnée. Là encore, ce paramètre n'est généralement pas connu. Nous avons considéré deux types de répartition —un type symétrique et un type dissymétrique— qui sont présentés dans la fig. 50, et nous avons calculé les écarts de production résultant de ces deux types de répartition des siliques pour différentes combinaisons (nombre total de siliques, niveau de rayonnement, nombre de grains par siliques pour différentes combinaisons (nombre total des niveaux de rayonnement élevés, on ne trouve de différences significatives. Cela nous a donc conduit à ne considérer qu'un type de répartition des siliques dans l'espace, en l'occurrence le type symétrique, présenté à la fig. 50.

### c - Récapitulation

Pour un peuplement de colza caractérisé par :

- .  $N$  : Le nombre de siliques par mètre carré,
  - .  $G$  : Le nombre de grains moyen par silique,
- et pour lequel le rayonnement global incident durant la période indicatrice de l'autotrophie est  $R_0$ , le tab. 11 présente l'enchaînement des calculs conduisant de ces variables d'entrée au rendement en grains.

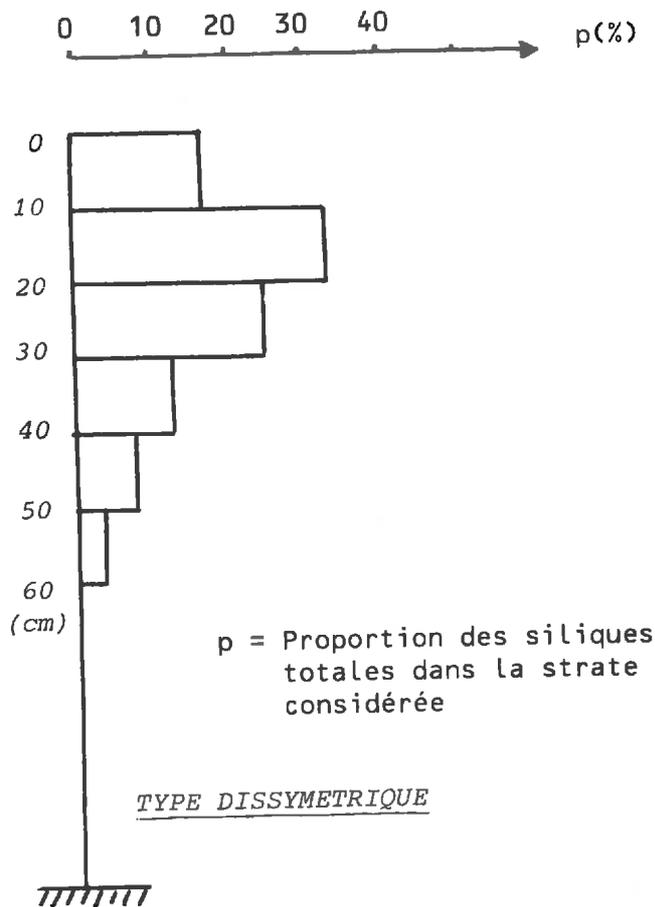
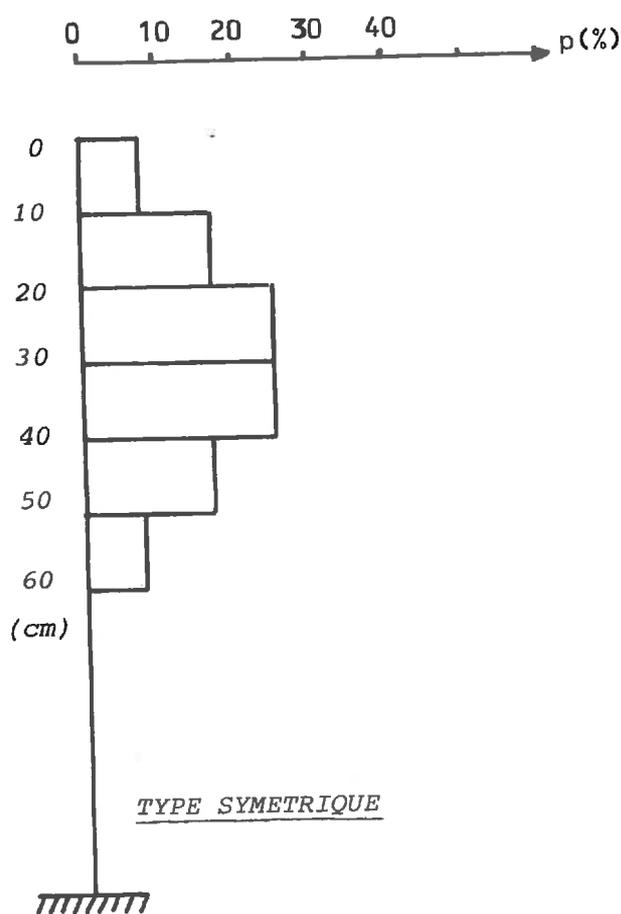


FIGURE 50 - LES DEUX TYPES DE PROFIL DE REPARTITION DES SILIQUES COMPARES

VARIABLE	MODE DE CALCUL POUR LA STRATE "i"	UNITÉ
Proportion du nombre total de siliques	$P_i$	
Nombre de siliques de la strate	$N \cdot p_i$	
Nombre de grains moyen par silique	$G$	
Longueur d'une silique	$l = 0,16 G + 2,7$	(cm)
Surface d'une silique	$s = 0,50 l - 0,80$	(cm <sup>2</sup> )
Indice de silique	$S = N p_i \cdot s$	
Rayonnement intercepté par la strate	$R_i = \left( R_0 - \sum_{j=1}^{i-1} R_j \right) \cdot \left( 1 - e^{-0,7 \cdot S} \right)$	(KJ.cm <sup>-2</sup> .10 <sup>-2</sup> d.j.)
$V_{ci}$	$1,3 \cdot s \cdot \frac{R_i}{N p_i}$	(mg. 10 <sup>-2</sup> d.j.)
$V_{pi}$	$1,5 G + 3,4 l$	....
$V_{ri}$	$\inf \{ V_{ci} ; V_{pi} \}$	....
$VP_{pi} (0-300)$	$3,4 l$	....
$VP_{ri} (0-300)$	$\inf \{ VP_{pi} ; V_{ri} \}$	....
$VG_{ri} (0-300)$	$V_{ri} - VP_{ri}$	....
$VG_{pi} (300-600)$	$1,5 G$	....
$VG_{ri} (300-600)$	$\inf \{ VG_{pi} ; V_{ri} \}$	....
$VP_{ri} (300-600)$	$V_{ri} - VG_{ri}$	....
Matière sèche/Parois (MS $P_i$ )	$3 \left( VP_{ri} (0 - 300) + VP_{ri} (300 - 600) \right)$	mg/silique
Matière sèche/Grains (MS $G_i$ )	$3 \left( VG_{ri} (0 - 300) + VG_{ri} (300 - 600) \right)$	....
Rendement en grain de la strate	$NP_i \text{ MSG}_i / 1000$	g/m <sup>2</sup>
Rendement en grain total	$\sum_{i=1}^n NP_i \text{ MSG}_i / 1000$	g/m <sup>2</sup>

N.B. :  $\bigcirc$  Variables d'entrée

TABLEAU 11 - Enchaînement des calculs conduisant au rendement en grain.

## CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

*Lors du passage de l'échelle de la silique à celle de la population des siliques du peuplement, nous avons été contraint de procéder à certaines approximations et d'émettre des hypothèses simplificatrices.*

*Cela découle essentiellement de deux états de fait :*

- Nous ne connaissons ni les règles déterminant la durée de floraison, ni les lois de la chronologie de cette floraison.*
- Nous avons pour objectif de contribuer à élaborer des modèles de fonctionnement du peuplement qui soient opératoires au champ. Cela impose donc de ne pas recourir à des caractéristiques de la végétation trop difficiles d'accès.*

*Les principales hypothèses sont présentées dans le tab. 12. Elles sont assorties des conditions de leur validité et nous avons tenté de porter un jugement sur leur plausibilité ainsi que sur leur poids. Il est certain que ce jugement est très grossier, étant donné que nous n'avons pas procédé au test de ces hypothèses. Nous verrons dans quelle mesure la troisième partie nous permet de l'affiner.*

*Il est probable que, compte tenu, des approximations faites, la plausibilité fonctionnelle, c'est-à-dire l'aptitude à représenter le fonctionnement réel de ce que l'on observe, diminue lors du passage de la silique à la population de siliques. Mais cette plausibilité n'est pas le seul critère de jugement du modèle : son caractère opératoire et sa capacité à rendre compte des valeurs de caractéristiques du peuplement et de leur variabilité sont d'autres critères importants que nous allons éprouver dans la troisième partie.*

HYPOTHÈSE	CONDITIONS DE VALIDITÉ	PLAUSIBILITÉ	POIDS
Périodes choisies comme indicatrices de l'hétérotrophie et de l'autotrophie de la population de siliques	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Pas d'"accidents" climatiques ou autres entre les deux (elles sont non juxtaposées généralement)</li> </ul>	A vérifier dans chaque cas	+
Stabilité de la durée de ces phases	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Résultat expérimental extrapolable</li> </ul>	+ Plusieurs situations expérimentales pour l'établissement	+
Indice foliaire début floraison = Indice foliaire moyen (I)	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Evolution des indices foliaires homothétique</li> </ul>	?	-
$q = \frac{I_0}{NF} (1 - e^{-0,6I}) = \text{bon estimateur des photosynthats disponibles/fleur}$	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Contribution de l'autotrophie peu variable</li> <li>• Propriétés optiques &amp; géométriques des peuplements constants</li> <li>• Fraction constante d'assimilats dérivée vers d'autres puits</li> <li>• Intervention constante de réserves</li> <li>• Température sans effet</li> <li>• CONDITIONS DE CROISSANCE NON LIMITANTES</li> </ul>	? + (Modèles bioclimatologiques) ? ? + (Réf. bioclimatologiques) VARIABLE SELON PARCELLES	- + - - + +
$V = q / \sum d.j. = \text{Bon estimateur de la vitesse moyenne de fourniture en assimilats}$	<ul style="list-style-type: none"> <li>• (id. q)</li> <li>• Pas d'irrégularités trop fortes du climat (<math>I_g/T \approx \text{constante}</math>)</li> </ul>	(id. q) VARIABLE SELON CLIMAT	(id. q) +
Stabilité des relations entre longueur, surface et nombre de grains/silique	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Résultat expérimental extrapolable</li> </ul>	+ Plusieurs situations expérimentales pour l'établissement	+
Efficiace moyenne = 1,3 g MS/MJ	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Evolution de surface équivalente à celle observée en situations expérimentales</li> <li>• Température sans effet</li> <li>• CONDITIONS DE CROISSANCE NON LIMITANTES</li> </ul>	+ Permet de retrouver des valeurs de rayonnement saturant réalistes + (Réf. bioclimatologiques) VARIABLE SELON PARCELLES	+ + +
$I = I_0 (1 - e^{-0,7S})$	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Propriétés géométriques &amp; optiques des couverts constantes</li> </ul>	+ (Modèles bioclimatologiques)	+
Valeur des vitesses potentielles de croissance des grains & des parois	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Correspondance avec un mécanisme biologique réel</li> </ul>	+ Puissance pour rendre compte des situations observées + Permet de retrouver des valeurs de rayonnement saturant réalistes	+ +

TABLEAU 12 - Récapitulation des hypothèses lors de l'établissement de chacun des modèles

## TROISIEME PARTIE

### APPLICATION DES MODELES DE FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT A DES PARCELLES D'AGRICUL- TEURS

L'objectif de cette partie est d'utiliser les modèles précédemment élaborés dans une série de parcelles d'agriculteurs, en vue d'esquisser un test en vraie grandeur.

Deux objets vont être testés :

#### . Les modèles eux-mêmes

Nous n'envisagerons pas de tester une à une les hypothèses et les approximations que nous avons été amenés à faire ; nous ne testerons donc pas la construction du modèle proprement dite.

Par contre, nous procéderons à un test global en considérant un ensemble de parcelles présentant une large variabilité susceptible d'entraîner des variations dans les combinaisons des différentes hypothèses, sur lequel nous vérifierons la stabilité de la corrélation reliant les variables d'entrée ( $V_E$ ) et de sortie ( $V_S$ ) des modèles. Cette démarche revient à éprouver la stabilité de la fonction :

$$V_S = F(V_E) + \&$$

F : Expression du modèle

& : Résidu non expliqué  
les résidus étant faibles

#### . Le caractère opératoire des modèles

Dans les situations où la fonction ne permet pas de prévoir  $V_S$ , compte tenu de  $V_E$ , c'est-à-dire dans les situations où les résidus sont grands, le modèle ne demeurera opératoire que dans la mesure où l'on sera capable d'expliquer ces résidus. On analysera alors dans quelle mesure, ce n'est pas l'écart entre les caractéristiques des parcelles à & grand et celles du domaine de validité du modèle qui est la cause des résidus importants. Cela supposera donc que l'on dispose des variables de peuplement et de milieu relatives à chaque parcelle permettant d'approcher ces caractéristiques.

En définitive, cela revient à expliquer les résidus observés par une deuxième fonction notée  $f_F$ , représentant le jeu des caractéristiques de peuplement et de milieu, notées  $\{M\}$ , susceptibles d'entraîner la non-plausibilité des hypothèses nécessaires au fonctionnement du modèle :

$$\& = f_F(\{M\})$$

$f_F(\{M\})$  est nul, si  $\{M\}$  appartient au domaine de validité du modèle et devient important dans le cas contraire.

Ce n'est qu'après avoir vérifié sur un ensemble de parcelles la stabilité de ces fonctions que nous concluons

sur le caractère plausible des modèles proposés et sur leur côté opératoire.

L'ensemble de cette démarche suppose que l'on dispose d'une série de parcelles où les variables  $V_E$ ,  $V_S$  et  $\{M\}$  sont estimées.

En 1982, le CETIOM a mis en place un « Observatoire Colza », constitué chaque année de vingt à trente parcelles d'agriculteurs, dont la fonction est double (THORE, 1982) :

- constituer un ensemble de situations culturales suffisamment bien connues pour permettre la compréhension des niveaux de rendements obtenus,
- être un lieu privilégié de test en vraie grandeur des modèles et hypothèses de fonctionnement du peuplement, formulés par les chercheurs.

Cet ensemble apparaît donc bien adapté à notre objectif, dans la mesure où nous vérifierons l'existence d'une large gamme de variation des conditions de culture et de milieu.

Dans une première partie, nous allons présenter ces parcelles : conditions de milieu, techniques culturales appliquées (susceptibles d'entraîner une large variabilité de  $\{M\}$ ), caractéristiques des peuplements à la floraison ( $V_E$ ) et rendements et composantes du rendement ( $V_S$ ).

Ensuite, nous appliquerons les trois modèles permettant de rendre compte successivement :

- . du taux de réussite des fleurs,
- . du nombre de grains moyen par silique,
- . du rendement.

Cela nous permettra, pour chacun des modèles, de faire une partition dans l'ensemble des parcelles selon que :

- . le modèle « marche »,
- . les résidus & sont importants.

Pour les parcelles du premier groupe, nous vérifierons alors que la variabilité des conditions nécessaires à celle du jeu des hypothèses est présente.

Pour les parcelles du second groupe, nous tenterons d'expliquer la valeur des résidus.

En conclusion, nous jugerons, selon les résultats obtenus, la qualité de notre test et la puissance opératoire des modèles en vue du diagnostic cultural.

## I — PRESENTATION DES PARCELLES DE L'OBSERVATOIRE COLZA

Vingt-deux parcelles ont été suivies lors de la campagne 1982/83 du semis à la récolte et trente-quatre en 1983/84, dans la région de DIJON (Côte d'Or).

### 1 — Caractéristiques des parcelles : milieu et conduite

#### a - Situation géographique

Toutes ces parcelles sont situées en Côte d'Or dans un rayon d'une trentaine de kilomètres autour de DIJON. Malgré cette proximité géographique, la variabilité des conditions de milieu est importante :

• Trente-trois parcelles (douze en 1982/83 et vingt-et-une en 1983/84) sont situées en plaine, à une altitude d'environ 200 m au sud de DIJON.

• Vingt-trois parcelles (dix en 1982/83 et treize en 1983/84) en revanche sont sur un plateau au nord-est de DIJON, à une altitude comprise entre 500 et 600 m. Cette zone correspond à l'extrémité sud du plateau du Châtillonais.

Ces différences d'altitude nous font prévoir tout de suite une certaine variabilité climatique, notamment au niveau des températures.

#### b - Caractéristiques du milieu

##### \* Les conditions climatiques des deux campagnes

Nous nous intéresserons principalement aux conditions climatiques de fin de cycle.

Les températures, rayonnements et pluviométries décennales sont présentés pour les deux sites (plaine et plateau) et les deux campagnes dans l'Annexe 7.

— **PLUVIOMÉTRIE** : La différence marquante entre les deux campagnes est l'importance des pluies printanières : très abondantes en avril et mai pour 1983 (355 mm sur le plateau et 420 mm en plaine) et beaucoup plus faibles, notamment en avril en 1984. Nous verrons plus loin que, lors de cette seconde campagne, les conditions d'alimentation hydrique étaient limitantes fin avril-début mai.

— **TEMPÉRATURES** : Les deux années se caractérisent par un mois de mai froid : (11°C en plaine et 8°C sur le plateau en moyenne journalière). On remarque, par ailleurs, les températures plus élevées enregistrées en plaine.

— **RAYONNEMENT** : Les niveaux de rayonnement global apparaissent supérieurs en 1984, notamment entre le 1er avril et le 20 mai, c'est-à-dire durant la plus grande partie de la floraison. Nous avons vu précédemment que les températures étaient comparables, si bien que le rapport Rayonnement/Température, dont nous avons vu l'importance préalablement, est supérieur en 1984 durant la majeure partie de la floraison. Par ailleurs, les différences de température entre les deux zones entraînent un rapport Rayonnement/Température systématiquement plus élevé sur le plateau.

Les deux campagnes étudiées apparaissent nettement tranchées quant au climat :

**1982-83** : Excès d'eau importants durant la floraison  
Rapport Rayonnement/Température faible

**1983-84** : Déficit hydrique en début floraison  
Rapport Rayonnement/Température supérieur à 1982/83

##### \* Les sols

La fig. 51 situe les différentes parcelles dans le triangle textural. La majeure partie des parcelles appartient à la catégorie des Argiles limoneuses ou des Limons argileux. Un certain nombre de parcelles apparaissent sortir de ces classes : ce sont les parcelles les plus calcaires (plus de 10 % et jusqu'à 48 %), pour lesquelles justement la composition granulométrique déterminée après décalcarification n'a que peu de signification.

Les profondeurs de sol sont relativement faibles (cf. fig. 52). L'essentiel des sols du plateau ont une profondeur inférieure à 30 cm, alors que tous les sols de plaine dépassent cette épaisseur. En raison de la nature du sous-sol de la plaine (tuf calcaire cimenté), cette profondeur de sol correspond à la profondeur maximale d'enracinement. En revanche, ce n'est pas le cas pour le plateau où l'on peut constater que les racines progressent d'au moins 20 cm dans le calcaire fissuré sous-jacent.

La pierrosité est généralement très abondante dans les parcelles du plateau et faible en plaine.

Ces caractéristiques rendent très difficile l'estimation d'un niveau de réserve utile en eau réaliste. On peut cependant dire qu'elles sont très faibles sur le plateau (inférieures à 40 mm, d'après CHRETIEN et AUBRY, non daté), alors qu'elles sont susceptibles d'atteindre 100 mm en plaine pour une profondeur d'enracinement de 50 cm (CHRETIEN, 1976).

Les analyses chimiques ont montré que les teneurs des sols en P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> et K<sub>2</sub>O étaient satisfaisantes et que les parcelles du plateau apparaissent en moyenne plus riches en matière organique.

#### c - Les techniques mises en œuvre par les agriculteurs

Toutes les parcelles ont une céréale comme précédent cultural, généralement une orge d'hiver. En très grande majorité, les pailles de cette céréale sont exportées. La variété utilisée est JET NEUF.

Nous aborderons successivement les modalités de semis (date et dose) et les pratiques de fertilisation azotée et soufrée. Nous n'envisagerons pas les pratiques de protection phytosanitaire qui ont été satisfaisantes dans toutes les parcelles.

##### \* Les techniques de semis

La fig. 53 présente de façon croisée les dates et doses de semis. On constate une très large variabilité de ces deux paramètres, sans qu'il apparaisse de façon nette une dépendance. On peut observer que la majeure partie des parcelles du plateau sont semées avant le 5 septembre : la crainte de l'hiver plus rigoureux et éventuellement plus précoce dans cette zone est, sans doute, la cause de cette légère différence entre les deux sites.

##### \* La fertilisation

• Soufre (fig. 54)

Les trois cinquièmes des parcelles ne reçoivent aucun apport de soufre. Les deux cinquièmes restants en reçoivent au printemps, généralement au moment du dernier apport d'azote. On peut remarquer que les apports de soufre sont légèrement plus fréquents dans les parcelles de la plaine (une parcelle sur deux en plaine contre une sur trois sur le plateau).

- Plaine 82/83      ○ Plaine 83/84
- Plateau 82/83    □ Plateau 83/84

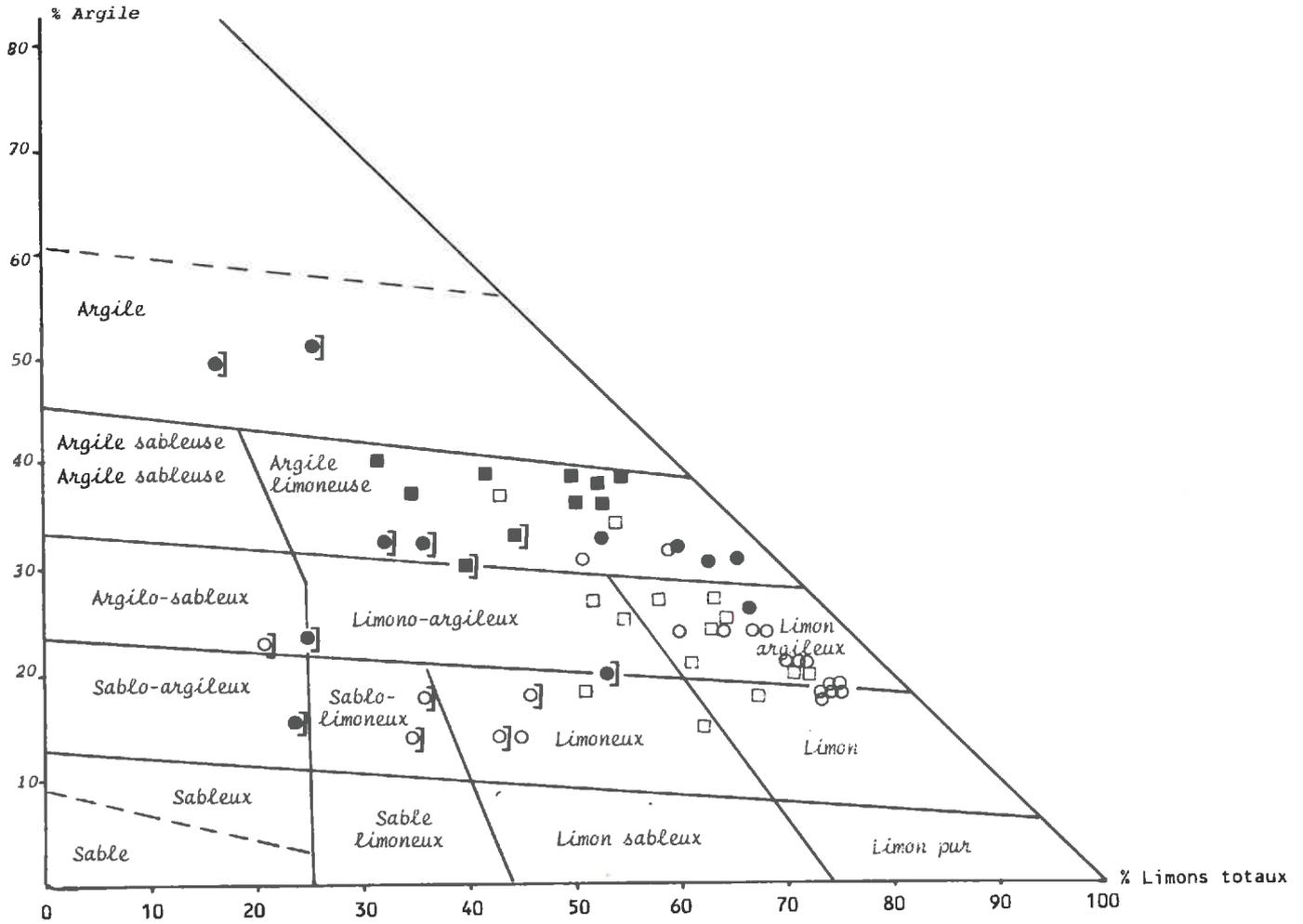


FIGURE 51 - SITUATION DES 56 PARCELLES DE L'OBSERVATOIRE COLZA DANS LE TRIANGLE DE TEXTURE (GEPPA)

] Parcelles avec plus de 10% de CaCO<sub>3</sub>

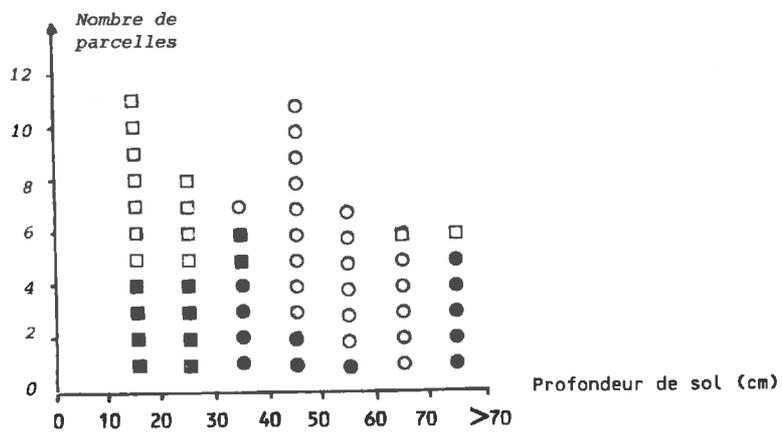


FIGURE 52 - HISTOGRAMME DES PROFONDEURS DE SOL

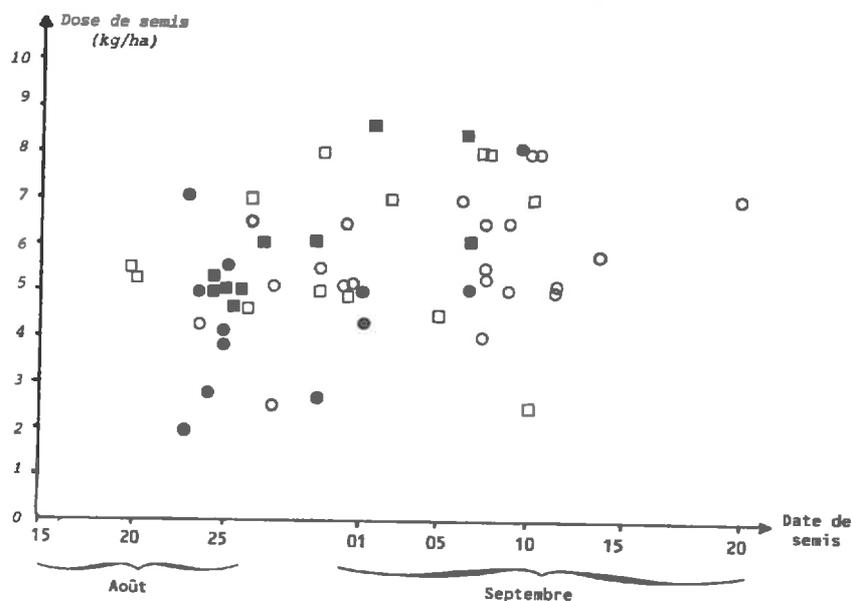


FIGURE 53 - RELATIONS ENTRE DATE ET DOSE DE SEMIS

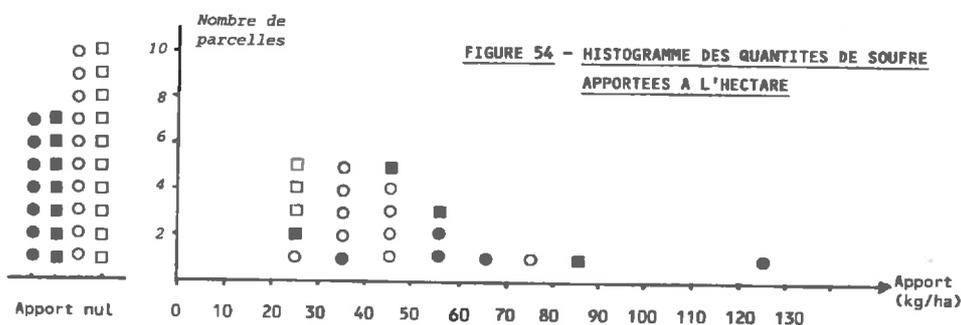


FIGURE 54 - HISTOGRAMME DES QUANTITES DE SOUFRE APPORTEES A L'HECTARE

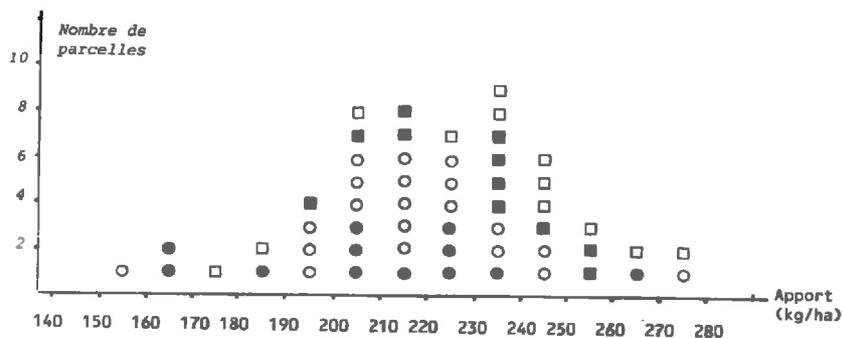


FIGURE 55 - HISTOGRAMME DES QUANTITES D'AZOTE APPORTEES A L'HECTARE

. Azote (fig. 55)

La quantité totale d'azote apportée varie de 150 à 280 kg/ha. (fig. 55). La quantité apportée au printemps apparaît moins variable : toutes les parcelles, sauf une, reçoivent entre 140 et 220 kg/ha (fig. 56-a). Cet apport printanier se fait en une, deux ou trois fois, les deux épanchages étant les plus fréquents (fig. 56-b). Le premier apport s'effectue pour les parcelles de la plaine durant le mois de février. Le calendrier est plus tardif pour les parcelles du plateau : le premier apport se fait entre le 15/02 et le 01/04. Les seconds apports s'évalent jusque vers les 15-25 avril dans les deux zones.

L'équilibre entre les deux apports est très variable, comme on peut le constater sur la fig. 56-a : le rapport 2ème apport/1er apport varie pratiquement de 2 à 0,25.

La variabilité des modalités d'apport d'azote apparaît très importante : les conditions de nutrition azotée des peuplements seront probablement elles aussi variables tant par les quantités d'azote disponibles que par le rythme de ces fournitures.

d - Conclusion

Deux petites régions naturelles se différenciant par les caractéristiques du climat (régimes thermiques notam-

**Légende**

— : Pas d'apport d'automne

① : 2ème apport/1er apport

② : kg N/ha au printemps

a - Quantités apportées

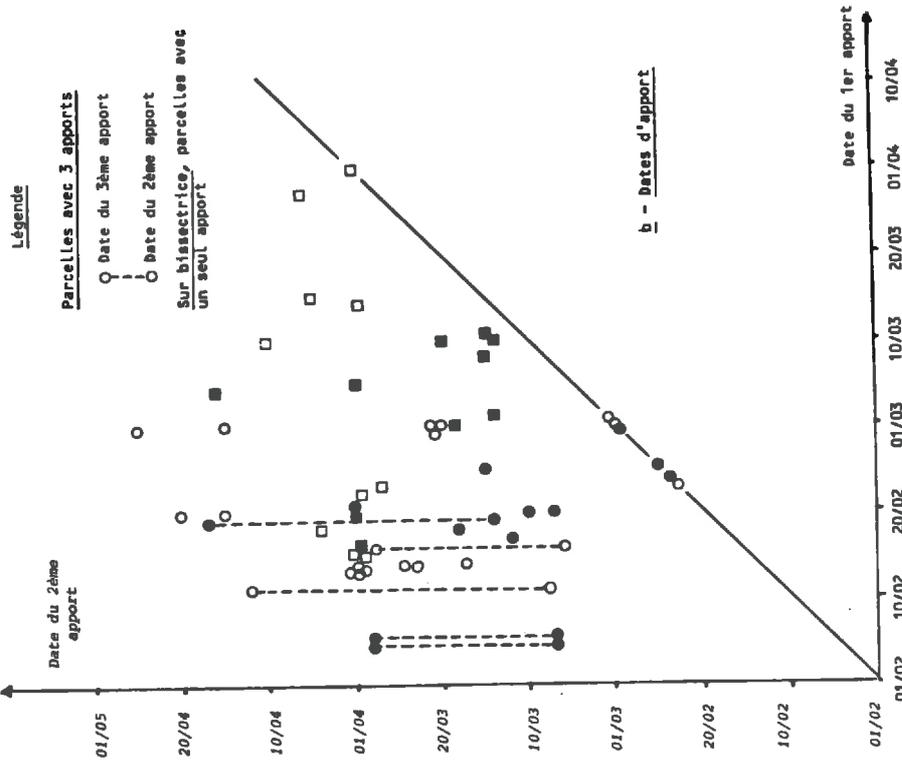
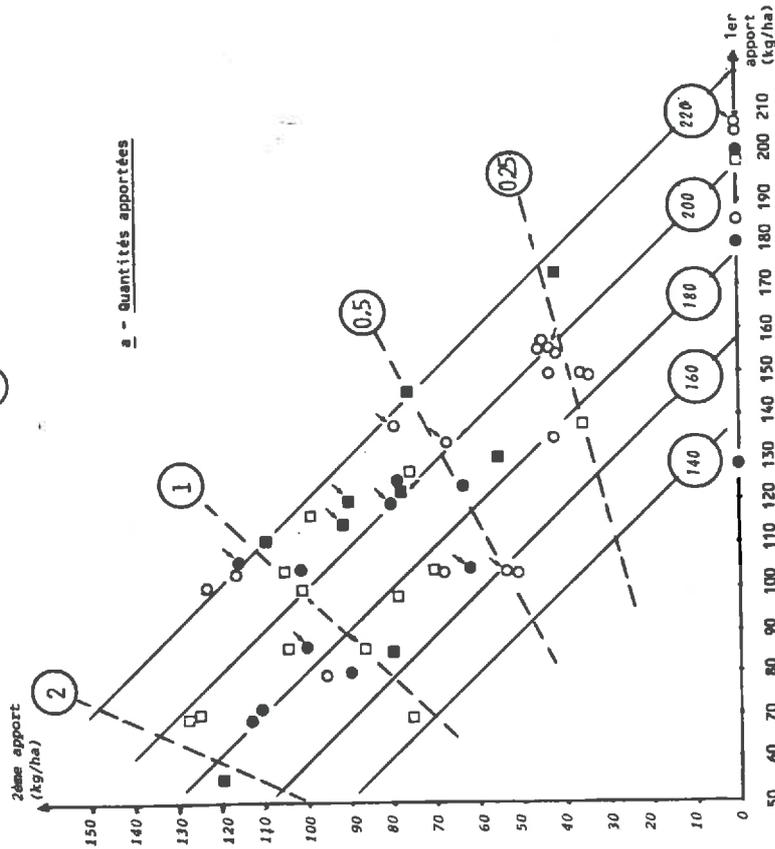


FIGURE 56 - FRACTIONNEMENT DES APPORTS D'AZOTE AU PRINTEMPS

FIGURE 56 - FRACTIONNEMENT DES APPORTS D'AZOTE AU PRINTEMPS

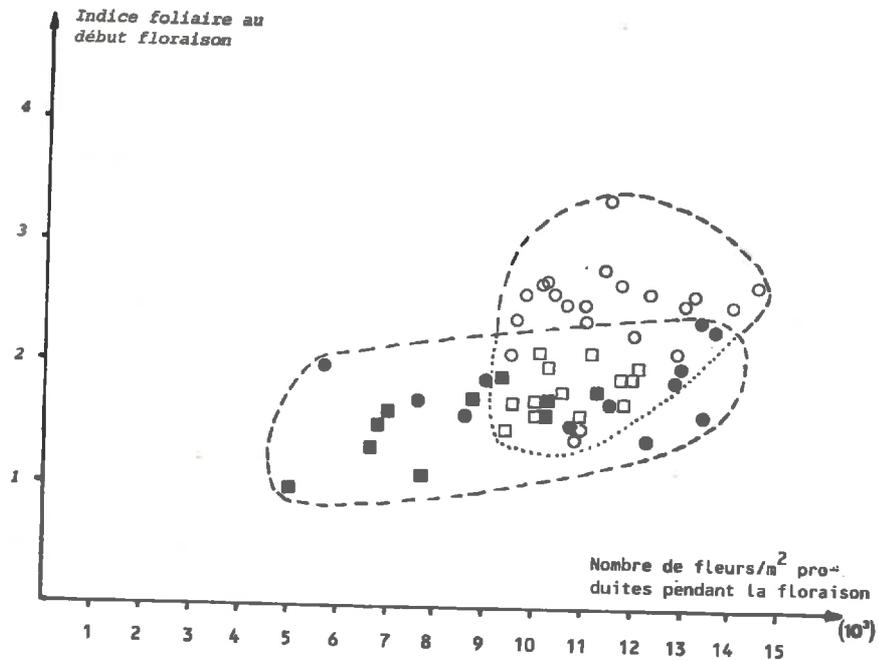


FIGURE 57 - RELATION ENTRE NOMBRE DE FLEURS PAR m<sup>2</sup> PRODUIT ET INDICE FOLIAIRE DE DEBUT FLORAISON

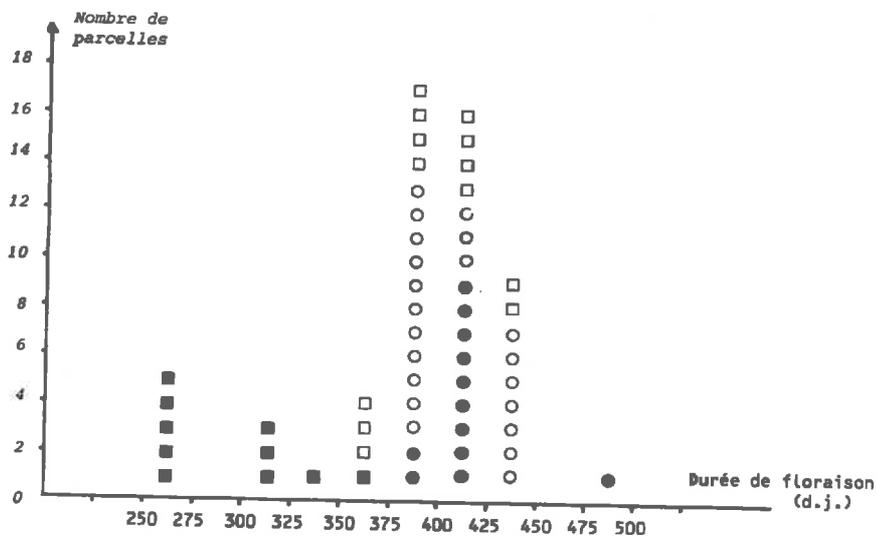


FIGURE 58 - HISTOGRAMME DES DUREES DE FLORAISON (Somme de degrés-jours)

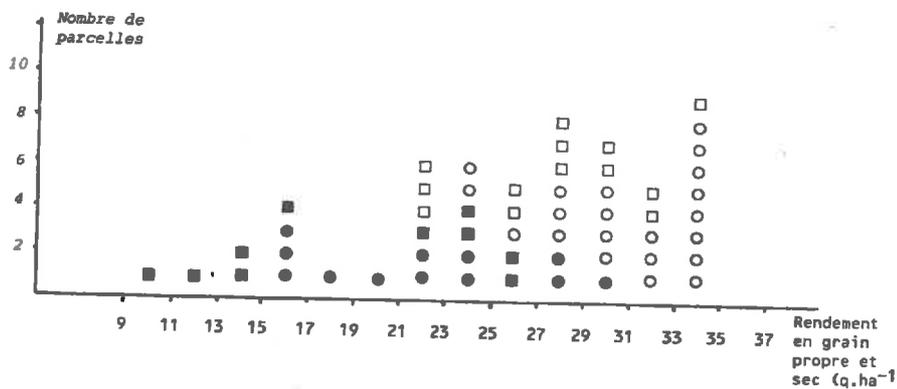


FIGURE 59 - HISTOGRAMME DES RENDEMENTS OBTENUS (grain propre et sec, q/ha)

ment) et de sols (niveaux de réserve utile). Deux années climatiques très différentes (rapports Rayonnement/Température, régimes hydriques). Enfin, une large gamme de techniques culturales, notamment au niveau de la fertilisation azotée.

Ces différentes sources de variabilité se combinant entre elles, il est très probable que l'on dispose d'une large variabilité des  $\{ M \}$ , relatifs à chaque parcelle, condition *sine qua non* d'un test des modèles.

## 2 - Caractéristiques des peuplements étudiés

Nous distinguerons celles constituant nos variables d'entrée (VE) et celles représentant nos variables de sortie (VS).

a - Les variables d'entrée : caractéristiques végétatives et reproductrices à la floraison

Nous aborderons l'examen des nombres de fleurs par mètre carré produits, des indices foliaires au début floraison et enfin des durées de floraison.

La fig. 57 présente la correspondance entre le nombre de fleurs/m<sup>2</sup> et l'indice foliaire du début floraison. Ces deux paramètres varient dans un rapport de 1 à 3, sans que l'on puisse mettre en évidence de corrélation. Du fait de ces caractéristiques, les rapports de taille entre les sources (feuilles) et les puits (fleurs) seront variables. On peut noter par ailleurs la moins grande variabilité des parcelles de la campagne 1983/84, qui apparaissent en moyenne supérieures à celles de 1982/83 tant en ce qui concerne l'indice foliaire que le nombre de fleurs par mètre carré.

Les durées de floraison sont présentées à la fig. 58 : pour les parcelles de la plaine, elles sont comprises entre 350 et 450 degrés-jours lors des deux campagnes, si on excepte une parcelle présentant une floraison exceptionnellement longue en 1983. En revanche, les parcelles du plateau présentent une variabilité interannuelle notable, entre 250 et 375 degrés-jours en 1983, contre 350 à 450 degrés-jours en 1984.

De même que pour  $\{ M \}$ , on constate donc une large variabilité de (VE).

b - Les variables de sortie : les rendements et composantes du rendement réalisés

Les rendements atteints (cf. fig. 59) sont très variables globalement (9 à 35 q/ha) et le restent, même lorsque l'on stratifie la population selon l'année ou la zone géographique, comme en témoigne le tab. 13.

On peut noter que 1984 apparaît meilleur et plus régulier que 1983 quelle que soit la zone géographique. Il semble, par ailleurs, que pour les deux années étudiées, les parcelles de la plaine obtiennent des résultats supérieurs et plus homogènes que celles du plateau.

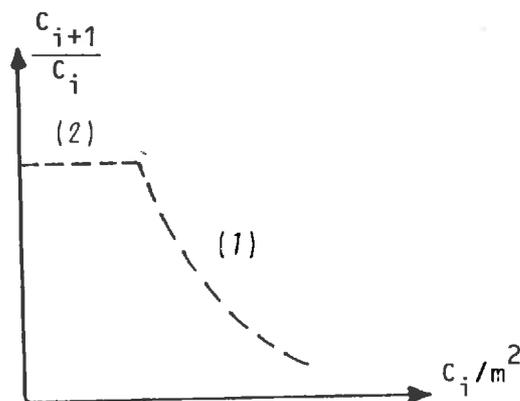
L'analyse des causes de variation d'un paramètre aussi synthétique que le rendement implique qu'on le décompose en facteurs ou **composantes** ayant une signification fonctionnelle par rapport à son élaboration. Ces composantes correspondent (FLEURY, 1980) :

- . au poids de l'organe récolté quand il s'agit de grains,
- . à l'effectif de chacun des degrés de ramification conduisant à la définition du nombre d'organes récoltés.

En d'autres termes, cela revient d'une part à considérer le nombre de grains par mètre carré, qui correspond

à l'effectif des sites d'accumulation, et à expliquer ses variations par celles des composantes se déterminant antérieurement, et d'autre part le poids moyen des grains qui représente le résultat du remplissage de ces sites. La fig. 60 présente la décomposition que l'on utilisera dans le cadre de ce travail.

Comme le fait NAVARRO GARZA (1984) à propos du maïs, nous avons représenté la production individuelle de chaque composante, soit  $(C_{i+1}/C_i)$  en fonction de son effectif par mètre carré ( $C_i/m^2$ ). Nous entendons par production individuelle, soit un poids (poids d'un grain, par exemple), soit un effectif (nombre de grains par silique, nombre de siliques par fleur).



On s'attend, sous réserve que l'élaboration d'une unité de  $C_{i+1}$  par  $C_i$  mobilise une quantité constante d'assimilats, à une relation analogue à celle présentée ci-contre. En (1), on a une production stable de la composante  $C_{i+1}$  quand on l'exprime par mètre carré ce qui traduit une quantité globale d'assimilats disponible pour son élaboration constante : on se situe alors dans une gamme de  $C_i/m^2$  où se manifestent des phénomènes de compétition. En (2), un autre type de limitation intervient, non liée à la quantité de ressources disponibles, mais qui traduit une propriété intrinsèque de l'organe (\*).

Nous avons procédé de cette façon pour les différentes composantes de la fin du cycle.

1 - Poids moyen d'un grain et nombre de grains/m<sup>2</sup> (fig. 61)

Si, pour 1983/84, on observe une tendance à avoir une relation négative entre les deux variables, qui pourrait traduire une limitation quelconque de la quantité d'assimilats nécessaire au remplissage des grains, ce n'est pas du tout le cas en 1982/83. La grande variabilité du poids de 1000 grains constatée ne se structure pas de la manière attendue.

2 - Nombre de grains par silique et nombre de siliques/m<sup>2</sup> (fig. 62)

Pour les deux années, on obtient un nuage dispersé dont l'allure est dans le sens attendu ; mais là encore, on a une très forte variabilité du niveau de  $C_{i+1}/C_i$ , pour une valeur de  $C_i/m^2$ .

(\*) Pour certains types d'organes, il ne semble pas qu'on puisse définir une limite. Ainsi, le nombre de tiges par plante des graminées apparaît quasi-infini sur le plan du potentiel. Les composantes que nous allons étudier ne sont pas dans ce cas.

BASE DU CALCUL	NOMBRE DE PARCELLES	ETENDUE DE LA VARIATION	MOYENNE	ECART-TYPE	COEFFICIENT DE VARIATION
Global	56	9 - 35	25,9	6,5	0,251
1983	22	9 - 31	20,2	5,7	0,282
1984	34	21 - 35	29,6	3,9	0,132
Plaine	33	15 - 35	27,5	6,0	0,218
Plateau	23	9 - 35	23,6	6,7	0,284
Plaine 1983	12	15 - 31	21,6	5,0	0,231
Plateau 1983	10	9 - 27	18,6	6,2	0,333
Plaine 1984	21	23 - 35	30,9	3,4	0,110
Plateau 1984	13	21 - 35	27,5	4,0	0,145

TABLEAU 13 - Moyenne et variabilité des rendements en grain propre et sec (q/ha)

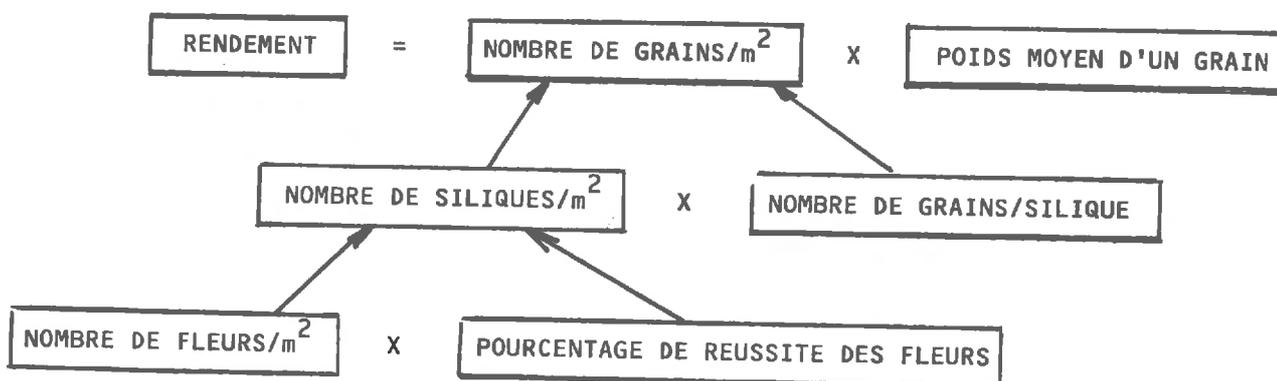


FIGURE 60 - LA DECOMPOSITION DU RENDEMENT EN COMPOSANTES ADOPTEE DANS LE CADRE DE CE TRAVAIL

### 3 - Nombre de siliques par fleur et nombre de fleurs/m<sup>2</sup> (fig. 63)

Aucune relation n'apparaît entre ces deux composantes.

La non-structuration de la variabilité du niveau d'une composante donnée selon celui de la « composante support » exprimée à l'échelle du peuplement peut avoir plusieurs significations :

- L'hypothèse de stabilité de la quantité d'assimilats nécessaire à l'élaboration d'une unité d'une composante est fautive.
- La quantité globale d'assimilats disponibles pour l'élaboration d'une composante donnée varie selon la parcelle. Cela peut provenir du fait que :
  - les conditions et facteurs du milieu sont plus ou moins limitants de la synthèse de ces assimilats par le peuplement végétal ;
  - les peuplements végétaux observés ne sont pas tous capables de synthétiser la même quantité d'assimilats, même s'ils se caractérisent par une population  $C_{i+1}/m^2$  identique.

L'application des modèles précédemment exposés en vue d'interpréter le niveau et la variabilité des composantes va nous permettre d'aller plus loin dans l'analyse des rendements. Nous verrons notamment comment ils permettent de comprendre le mode d'action des facteurs limitant la production d'assimilats.

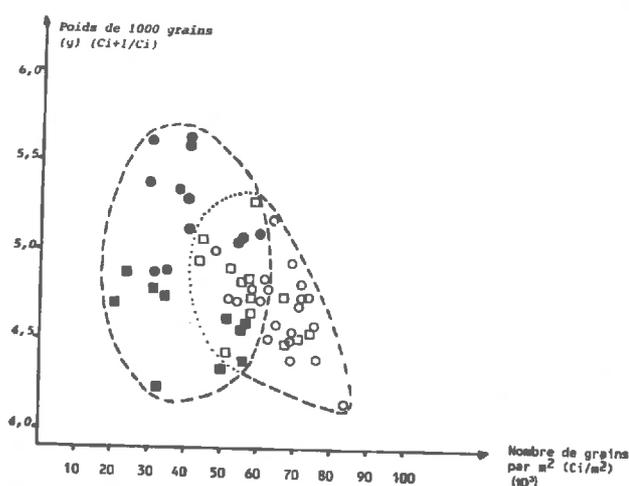


FIGURE 61 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS PRODUITS PAR m<sup>2</sup> ET POIDS DE 1000 GRAINS

## II - UTILISATION DES MODELES DE FONCTIONNEMENT DU PEUPELEMENT

### 1 - Variabilité du taux de réussite des fleurs

Nous commencerons par faire le constat des résultats obtenus lors des deux campagnes, ce qui nous permettra de dégager les parcelles où le modèle « marche » de celles où des écarts importants se manifestent.

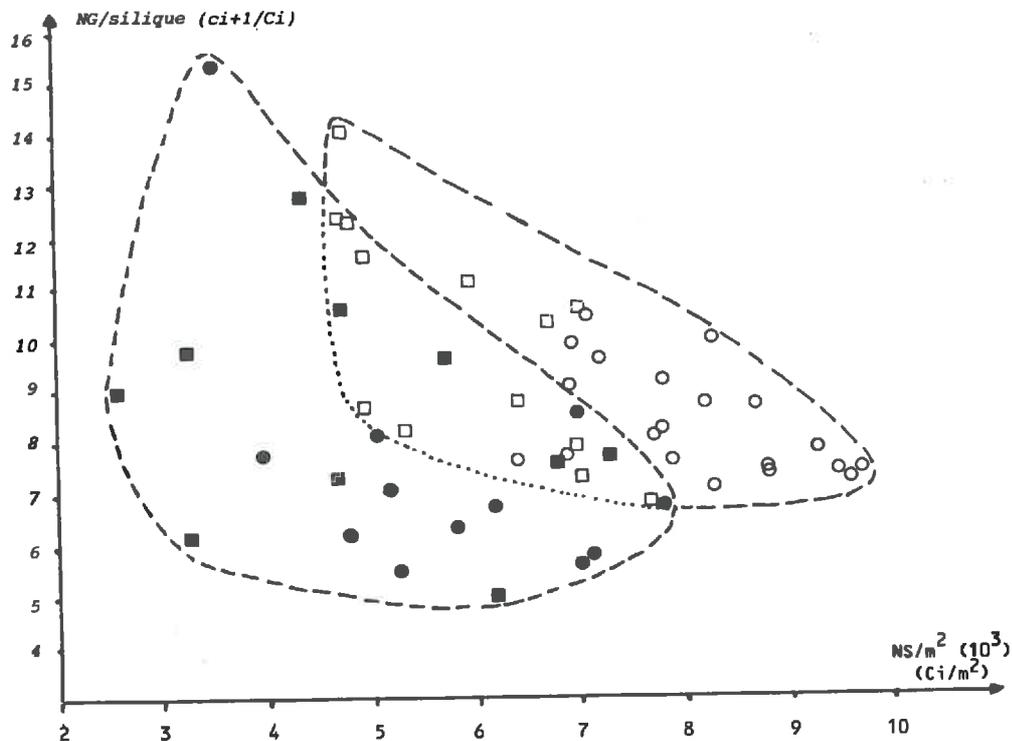


FIGURE 62 - RELATION ENTRE NOMBRE DE SILIQUES PRODUITES PAR  $m^2$  ET NOMBRE DE GRAINS MOYEN PAR SILIQUE

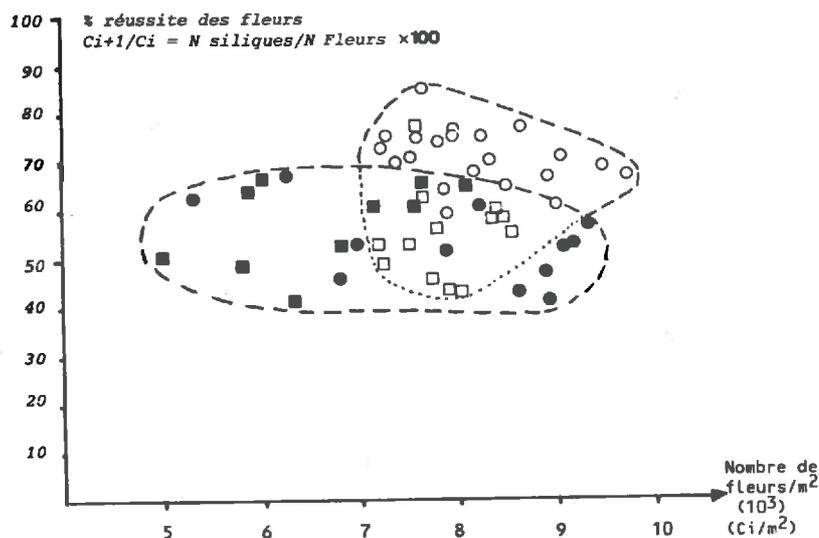


FIGURE 63 - RELATION ENTRE NOMBRE DE FLEURS PRODUITES PAR  $m^2$  ET POURCENTAGE DE REUSSITE DES FLEURS

a - Les relations Taux de réussite des fleurs — Q constatées

#### . CAMPAGNE 1982-83

La fig. 64 représente la localisation de chacune des parcelles dans le plan Pourcentage de réussite des fleurs x Rayonnement intercepté par les feuilles durant la floraison/Nombre de fleurs (Q). Nous y avons aussi fait figurer la tendance, observée en conditions expérimentales, qui fait l'objet de la fig. 47. Nous nous sommes, à ce sujet,

contenté de tracer une courbe approximative et n'avons pas repris l'ajustement linéaire calculé sur la fig. 47. En effet, cet ajustement ne prétend pas donner une norme, compte tenu de l'imprécision concernant la gamme de Q sur laquelle il est calculé, qui retentit considérablement sur la validité des paramètres de l'ajustement (pente et ordonnée à l'origine). Étant donné que nous voulons nous servir de la relation obtenue en conditions expérimentales comme référence, indiquant le taux de réussite « normal » que l'on obtient pour une valeur de Q donnée dans un contexte

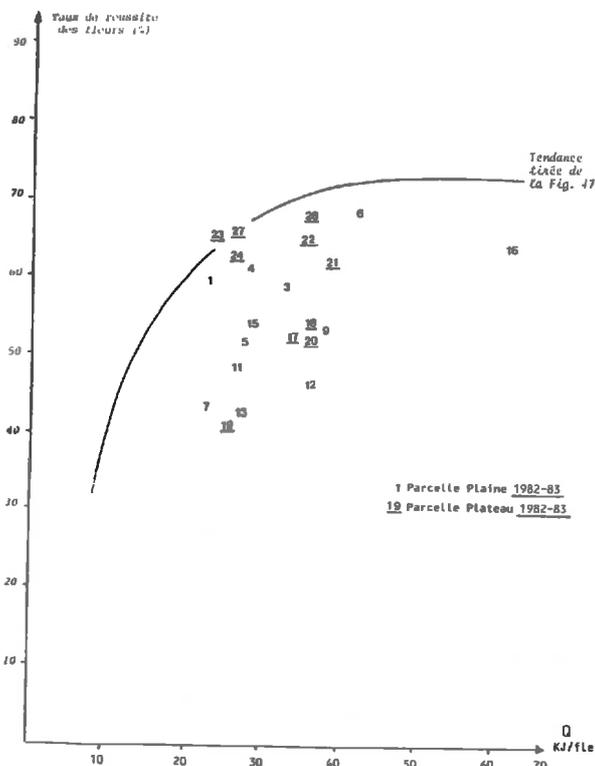


FIGURE 64 - RELATION ENTRE POURCENTAGE DE REUSSITE DES FLEURS ET QUANTITE PAR FLEUR (Q) DE RAYONNEMENT INTERCEPTE PAR LES FEUILLES DURANT LA FLORAISON

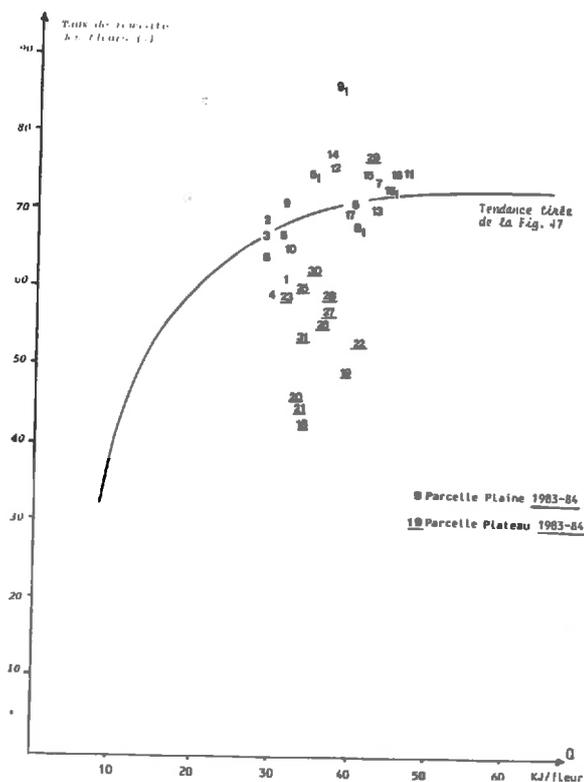


FIGURE 65 - RELATION ENTRE POURCENTAGE DE REUSSITE DES FLEURS ET QUANTITE PAR FLEUR (Q) DE RAYONNEMENT INTERCEPTE PAR LES FEUILLES DURANT LA FLORAISON

non limitatif des performances photosynthétiques du peuplement, il eût été dangereux d'utiliser pour ce faire un ajustement dont le paramètre était sujet à caution.

Deux groupes de parcelles se distinguent :

Celles pour lesquelles le taux de réussite des fleurs observé s'avère « normal », compte tenu de Q. Il s'agit des parcelles présentant un écart à la tendance inférieur à 10 %, compte tenu de la précision concernant le calcul de Q et de la variabilité des points expérimentaux présentée à la fig. 48.

Ces parcelles sont :

- pour la plaine les N° 1, 3, 4, 6, 16 ;
- pour le plateau les N° 21, 22, 23, 24, 27, 28.

Celles qui présentent un taux de réussite des fleurs « anormalement » bas, compte tenu de Q, c'est-à-dire :

- pour la plaine les N° 5, 7, 9, 11, 12, 13, 15 ;
- pour le plateau les N° 17, 18, 19, 20.

#### CAMPAGNE 1983-84

Nous avons procédé de la même façon. La fig. 65 présente la situation de chaque parcelle dans le plan { Pourcentage de réussite - Variable Q }.

On constate de nouveau un certain nombre d'écarts à la relation attendue, qu'on peut résumer de la façon suivante :

- Les parcelles de la plaine présentent un taux de réussite des fleurs proche de ce à quoi on peut s'attendre, compte tenu de Q. La parcelle 9<sub>1</sub> a un avortement exceptionnellement réduit, pour lequel nous n'avons pas d'explication.
- les parcelles du plateau, mise à part la N° 29, montrent des avortements de fleurs excessifs, notamment les parcelles N° 18, 19, 20, 21, 22 et, dans une moindre mesure, 26, 27, 28, 31.

#### b - Analyse des résultats obtenus

Sur les cinquante-six parcelles observées, trente-cinq ont un taux de réussite des fleurs proche de celui attendu, compte tenu des valeurs calculées de Q. Ce sont :

- Pour 1982/83, cinq parcelles de la plaine : N° 1, 3, 4, 6, 16 ;  
six parcelles du plateau : N° 21, 22, 23, 24, 27, 28.
- Pour 1983/84, les vingt-et-une parcelles de la plaine  
quatre parcelles du plateau : N° 23, 25, 29, 30.

Les vingt-et-une autres parcelles présentent des taux de réussite des fleurs anormalement bas.

Nous allons, dans un premier temps, nous pencher sur les trente-cinq parcelles ne présentant pas d'écarts importants au modèle : nous analyserons dans quelle mesure ces parcelles présentent la variabilité importante des conditions qui nous est nécessaire pour pouvoir parler de test.

Dans un second temps, nous verrons comment nous pouvons expliquer les écarts au modèle se manifestant dans les vingt-et-une autres parcelles.

\* Les trente-cinq parcelles où il y a accord avec le modèle

Le croisement Zone géographique-Année climatique permet de définir quatre grandes unités de milieu naturel. On constate que l'on rencontre des parcelles où le modèle « marche » dans chacune de ces unités. Cela constitue un premier point positif quant au test du modèle.

Le tab. 14 présente l'amplitude de variation des valeurs prises par les variables d'entrée (VE) du modèle dans ces trente-cinq parcelles pour chaque unité de milieu naturel.

On peut constater que les variables d'entrée des parcelles présentant un accord avec le modèle s'étalent sur une large gamme, qui n'apparaît pas très différente

	<u>PLAINE 82/83</u> Accord 4 parcelles/12 Ecart 8/12	<u>PLATEAU 82/83</u> Accord 6/10 Ecart 4/10	<u>PLAINE 83/84</u> Accord 21/21 -	<u>PLATEAU 83/84</u> Accord 4/13 Ecart 9/13
Indice foliaire début floraison	1,6 - 2,3 (1,4 - 2,4)	1,5 - 1,9 (1,0 - 1,7)	1,4 - 3,4 -	1,7 - 2,1 (1,5 - 2,1)
Nombre de fleurs produit/m <sup>2</sup>	5687 - 13 744 (8560 - 13 300)	6845 - 11 234 (4973 - 8736)	9546 - 13 965 -	10 058 - 11 844 (9396 - 12 137)
Surface foliaire de début floraison par fleur produite (cm <sup>2</sup> )	1,2 - 3,5 (1,1 - 2,1)	1,6 - 2,3 (1,4 - 2,0)	1,3 - 2,9 -	1,5 - 2,1 (1,5 - 1,9)
Date de début floraison	25/04 (25/04)	10/05 (05/05 - 10/05)	28/04 - 01/05 -	06/05 - 07/05 (05/05 - 10/05)
Durée de la floraison (d. j.)	375 - 475 (375 - 425)	250 - 375 (300 - 350)	375 - 450 -	375 - 425 (350 - 450)

**TABLEAU 14** - Gamme de variation du niveau des variables d'entrée observées dans les parcelles où il y a accord avec le modèle et dans celles où il y a écart au modèle.

*N.B. Entre parenthèses : La gamme de variation des parcelles présentant un écart au modèle.*

d'ailleurs de celle observée sur les parcelles où des écarts au modèle se manifestent.

Il est donc permis de penser que cette variabilité, conjuguée à celle du milieu, nous autorise à considérer que ces trente-cinq parcelles constituent un test positif de la plausibilité du modèle. Il faut, toutefois, souligner que nous n'avons pas rencontré de situation où la valeur de Q calculée aurait entraîné une diminution « normale » du taux de réussite des fleurs.

**\* Les vingt-et-une parcelles où il y a écart au modèle**

La relation obtenue en situation expérimentale qui nous sert à définir les écarts, l'a été en dehors de tout problème de nutrition hydrique ou minérale. Ce contexte, non limitatif de la croissance, constitue le domaine de validité de la relation.

Nous allons tenter de rendre compte des écarts au modèle observés par ceux qui peuvent exister pour chacune des parcelles entre les conditions et facteurs de croissance qui prévalaient au moment de la floraison et le domaine de validité du modèle que nous venons de rappeler.

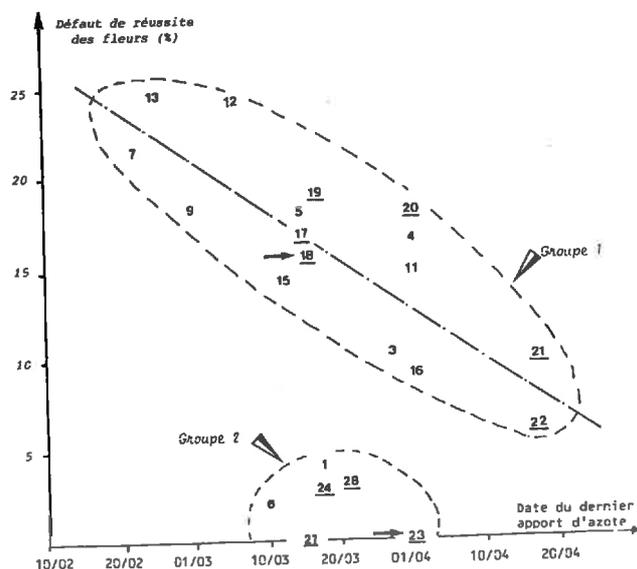
En raison des conditions climatiques très différentes régnant lors des deux campagnes (très humide en 1982/83 ; sec en 1983/84), nous aborderons successivement chaque année.

**CAMPAGNE 1982/83**

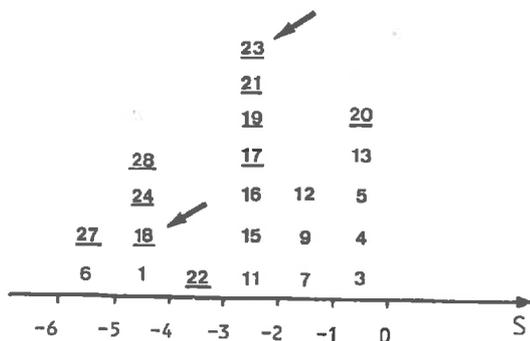
Huit parcelles de la plaine et quatre du plateau présentent de notables défauts de réussite des fleurs. Compte tenu du climat précédemment présenté, il est exclu d'invoquer une quelconque sécheresse qui aurait pu limiter la photosynthèse. Il tombe entre 350 et 420 mm de pluie durant les mois d'avril et mai. On peut se demander, en revanche, si cette quantité excessive d'eau n'est pas susceptible de provoquer une carence en éléments minéraux mobiles comme le soufre ou l'azote, suite à un lessivage en profondeur important. Cette carence pourrait alors diminuer le taux d'assimilation nette du feuillage comme le mention-

nent HERATH et ORMROD (1973). Nous ne disposons pas d'analyses permettant de quantifier les conditions d'alimentation azotée et soufrée. Nous avons donc considéré les modalités techniques de l'apport d'azote et notamment le calendrier, afin de tenter d'expliquer les écarts au modèle observés. La fig. 66 représente la correspondance entre la date du dernier apport d'azote avant la floraison et le défaut de réussite des fleurs, estimé par la distance à la tendance nous servant de référence.

Nous avons mis sur cette figure l'ensemble des parcelles de 1982/83, y compris celles ne manifestant pas un écart au modèle significatif. En effet, toute hypothèse pouvant être émise pour expliquer des écarts constatés doit trouver sa contre-épreuve au niveau des parcelles ne présentant pas d'écarts notables.



**FIGURE 66** - RELATION ENTRE DEFAUT DE REUSSITE DES FLEURS ET DATE DU DERNIER APPORT D'AZOTE (1982/83)



Régression calculée d'après Fig. 65 :

$$D = 36,6 - 0,23 J + 2,82 S$$

$$r^2 = 0,60$$

D = Défaut de réussite

J = Jour du dernier apport d'azote

S = Sensibilité au lessivage

$$S = \log \left( 30 e^{-0,0003(A + MO)^2} \right)$$

$$J = 1 \text{ le } 01/01$$

**FIGURE 67 - HISTOGRAMME DES NOTES DE SENSIBILITE AU LESSIVAGE DES SOLS (1982/83)**

L'ensemble des parcelles se scinde en deux groupes :

- Un premier, où l'on constate une diminution linéaire du défaut de réussite des fleurs quand augmente la tardivité du dernier apport d'azote.
- Un second, correspondant à des dates d'apport groupées dans les deux dernières décades de mars, pour lequel le défaut de réussite de fleurs n'est pas significatif, inférieur à 5 %.

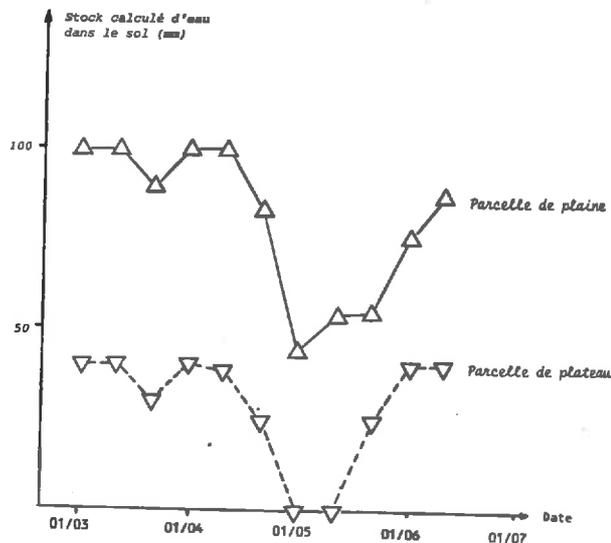
Le premier groupe suggérerait donc bien un problème d'alimentation azotée. Les parcelles pour lesquelles il n'y a pas eu d'apport récent sont celles où l'avortement est particulièrement excessif. Mais le second groupe ne paraît pas se comporter de façon similaire.

L'observation des caractéristiques du sol permet de résoudre cette différence. Nous avons calculé, pour chaque parcelle, l'indice de sensibilité au lessivage (REMY, MARIN-LAFLECHE, 1974), et constaté que cet indice interférait notablement sur la relation entre défaut de réussite des fleurs et date du dernier apport d'azote. Comme on le voit à la fig. 67, toutes les parcelles du Groupe 2, sauf la N° 23, sont caractérisées par de très faibles sensibilités au lessivage, tandis que celles du Groupe 1, sauf la N° 18, présentent des indices supérieurs.

La prise en compte simultanée des deux variables, sensibilité au lessivage et date du dernier apport d'azote, permet de rendre compte de 60 % de la variabilité des écarts au modèle. Ce coefficient passe à 70 % si l'on exclut les parcelles N° 18 et 23.

En 1982/83, les parcelles aux sols les plus filtrants et qui ont reçu un dernier apport d'azote précoce, présentent donc des avortements de fleurs excessifs. Nous invoquons le caractère limitant de la nutrition azotée pendant la floraison pour expliquer cela.

Selon MORGAN et al (1983), une limitation de l'alimentation en azote du peuplement au début de la floraison est susceptible de diminuer la longueur de la floraison. Or, les parcelles qui apparaissent les plus affectées par le manque d'azote (N° 7, 9, 12, 13) ne donnent pas



**FIGURE 68 - EVOLUTION ESTIMEE DU STOCK D'EAU DANS LE SOL EN FONCTION DU TEMPS (1983/84)**

une floraison plus courte que les autres. On peut donc faire l'hypothèse que le manque d'azote s'est fait ressentir essentiellement vers la fin de la floraison et que l'excès d'avortement qu'il a provoqué s'est manifesté en fin de floraison.

Par ailleurs, compte tenu du climat ayant régné et du mécanisme de limitation en azote invoqué (le lessivage), il apparaît logique de considérer que le déficit en azote augmente avec le temps.

Il ressort de cette analyse que les écarts au modèle constatés, suggèrent un défaut dans l'alimentation azotée des parcelles. Ce défaut est d'autant plus fort que :

- le dernier apport d'azote a été précoce,
- les sols sont sensibles au lessivage.

Les parcelles ne présentant pas d'écart significatif sont celles ayant reçu tardivement de l'azote ou celles caractérisées par des sols peu sensibles au lessivage quand le dernier apport d'azote a été plus précoce.

Nous faisons par ailleurs, l'hypothèse, que nous ne pouvons confirmer faute d'observations directes, que ce défaut dans l'alimentation azotée des peuplements s'est manifesté surtout en fin floraison, et que c'est à cette époque qu'il a entraîné une chute « anormale » du taux de réussite des fleurs.

#### CAMPAGNE 1983/84

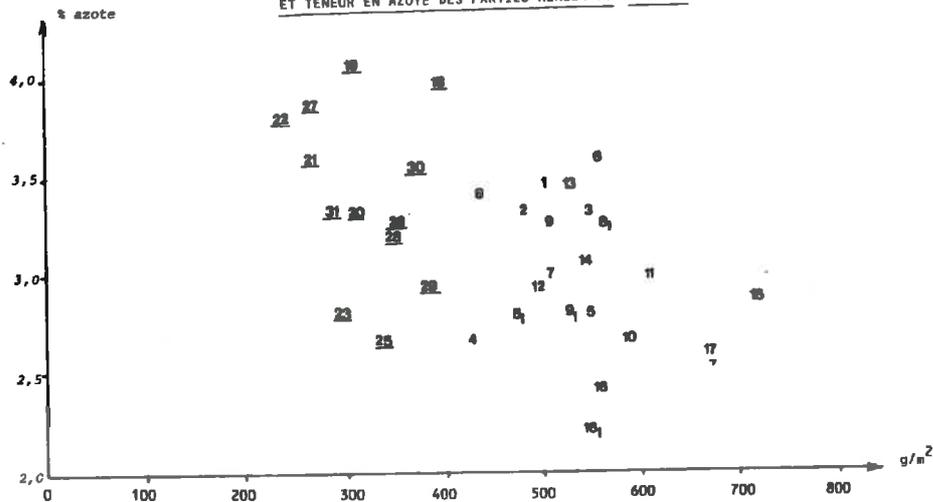
Les défauts de taux de réussite des fleurs ne sont significatifs que dans neuf parcelles du plateau. Toutes les parcelles de la plaine et quatre du plateau ne présentent aucun écart significatif.

Nous avons vu précédemment que les conditions climatiques du mois d'avril 1984 avaient été particulièrement sèches. On peut se demander si ce n'est pas un stress hydrique qui a entraîné sur les parcelles du plateau, à très faible réserve utile, rappelons-le, un excès d'avortement.

La fig. 68 présente l'évolution calculée du niveau de la réserve en eau, pour une parcelle de la plaine (RU = 100 mm) et du plateau (RU = 40 mm). Ce calcul grossier a été fait en supposant que les peuplements évapotranspiraient à l'ETP tant qu'il restait de l'eau en réserve (1). L'ETP a été

(1) Faute de quantification possible, nous n'avons pas fait intervenir le concept de Réserve Facilement Utilisable (RFU)

FIGURE 69 - RELATION ENTRE MATIERE SECHE AERIEUSE PAR m<sup>2</sup> AU DEBUT FLORAISON ET TENEUR EN AZOTE DES PARTIES AERIENNES (1983/84)



calculée par la formule de TURC (BROCHET et GERBIER, 1975). Il n'a pas de prétention démonstrative, mais renforce l'hypothèse d'un stress hydrique important dans les parcelles du plateau durant les dix premiers jours du mois de mai, c'est-à-dire en début floraison.

Cependant, il n'explique pas pourquoi quatre parcelles du plateau ne présentent pas d'écarts au modèle, alors que nous n'avons aucune raison de penser que leur réserve utile est supérieure aux autres. Les difficultés de caractérisation du milieu sur le plateau du Châtillonnais, notamment en ce qui concerne les variables susceptibles d'intervenir sur les conditions d'alimentation hydrique des peuplements sont, sans doute, responsables de ce manque d'explication.

Nous avons, par ailleurs, vérifié que l'azote ne semblait pas jouer comme facteur limitant. En effet, on constate fig. 69 que les peuplements présentant un avortement de fleurs important se caractérisaient par des teneurs en azote, au moment de la floraison, relativement élevées, et des matières sèches par mètre carré faibles. Il semble donc qu'un facteur limitant, autre que l'azote, soit intervenu pour limiter la croissance du couvert végétal, ce qui a entraîné une certaine concentration en azote. Nous pensons que cet autre facteur limitant est l'eau.

Faute de caractérisations plus précises du milieu, nous nous limiterons à émettre l'hypothèse d'un stress hydrique pour expliquer les écarts au modèle. L'examen de l'évolution des stocks dans le sol en fonction du temps nous fait penser, par ailleurs, que ce stress hydrique s'est manifesté principalement en début floraison.

### c - Conclusion

Dans le cadre des trente-cinq parcelles présentant des caractéristiques de milieu et de végétation diversifiées nous avons pu vérifier que les taux de réussite des fleurs observés s'avéraient conformes à ceux que l'on pouvait attendre, compte tenu des valeurs prises par Q.

Pour vingt-et-une parcelles, ce n'était pas le cas. C'est par l'analyse des conditions et facteurs de croissance ayant prévalu dans ces parcelles que nous avons pu rendre compte des écarts au modèle.

Pour la gamme des valeurs de Q rencontrées dans ces cinquante-six parcelles, nous considérons que le modèle proposé est d'une part plausible, et d'autre part opérationnel.

Nous déplorons l'inexistence de situations où le paramètre Q aurait pris des valeurs plus faibles que celles rencontrées.

### 2 - Le nombre de grains par silique

Nous avons vu précédemment que, selon les circonstances, deux variables étaient susceptibles de rendre compte du nombre de grains moyen par silique :

- La variable Q, indicatrice de la quantité d'assimilats reçue en moyenne par une silique durant sa phase d'hétérotrophie ;
- La variable V, indicatrice de la vitesse de fourniture en assimilats à cette silique ( $V = Q/d.j.$ ).

D'après le modèle, on attend des relations linéaires entre ces variables et le nombre de grains moyen par silique. L'absence de paramétrage de ces relations nous interdit de privilégier une des deux variables. Nous verrons à propos des parcelles de l'Observatoire Colza comment nous pourrions établir une hiérarchie entre V et Q.

a - Les relations entre Nombre de grains par silique et Q, ou V, en 1982/83

Les fig. 70 et 71 présentent respectivement les relations obtenues avec Q et avec V. Au vu de ces figures, la relation apparaît meilleure quand on considère la variable V. En effet, une grande partie de l'ajustement entre le nombre de grains et Q provient :

- d'une part de la parcelle 16. Quand on l'ôte, le coefficient de corrélation passe de 0,78 à 0,58 dans le cas de la variable Q, alors qu'il passe seulement de 0,83 à 0,79, dans le cas de V.
- d'autre part des liaisons existant entre Q et V. Nous avons calculé les coefficients de corrélation partielle dans chaque cas de figure.

Le coefficient de corrélation partielle exprime le degré de liaison existant entre deux variables, X<sub>1</sub> et X<sub>2</sub>, indépendamment du fait que ces deux variables sont toutes deux corrélées à une troisième, X<sub>3</sub> (DAGNELIE, 1977).

Le tab. 15 présente ces coefficients pour :

- . X<sub>1</sub> : Nombre de grains moyen par silique
- . X<sub>2</sub> : V
- . X<sub>3</sub> : Q
- . r<sub>x<sub>1</sub>x<sub>2</sub></sub> : Coefficient de corrélation partielle entre X<sub>1</sub> et X<sub>2</sub>, X<sub>3</sub> étant considéré constant.

	Avec la parcelle 16	Sans la parcelle 16
$r_{X_1 X_2}$	0,61 (**)	0,67 (***)
$r_{X_1 X_3}$	0,46 (*)	0,13 (N.S.)

(\*\*\*) : Très hautement significatif ( $\alpha = 0,001$ )  
 (\*\*) : Hautement significatif ( $\alpha = 0,01$ )  
 (\*) : Significatif ( $\alpha = 0,05$ )  
 (N.S.) : Non significativement différent de 0

TABLEAU 15 - Coefficients de corrélation partielle entre nombre de grains par silique et  
 - d'une part V ( $r_{X_1 X_2}$ )  
 - d'autre part Q ( $r_{X_1 X_3}$ )  
 avec ou sans la parcelle 16 (82/83)

La variables V apparaît donc plus pertinente que Q pour rendre compte des variations du nombre de grains moyen par silique. Cela est confirmé lorsqu'on supprime la parcelle N° 16 : il n'y a alors plus de liaison entre Nombre de grains par silique et Q, indépendamment de leurs relations avec V (coefficient de corrélation partielle non significatif).

En 1982/83, il semble donc que c'est davantage le rythme de fournitures en assimilats que la quantité globale offerte qui ait affecté le nombre de grains moyen des siliques.

Les parcelles pour lesquelles nous avons fait l'hypothèse qu'un défaut d'azote a été responsable d'une chute du taux de réussite des fleurs ne sortent pas de la relation linéaire globale.

Or, le domaine de validité du modèle de prédiction du nombre de grains par silique correspond aux situations sans facteurs limitants de la croissance autres que le rayonnement, et où le nombre de fleurs total produit par le peu-

plement constitue un bon indicateur de la taille du puits utilisateur des assimilats photosynthésés par le feuillage.

Il peut donc paraître paradoxal que des parcelles présentant un avortement de fleurs anormal en raison de conditions d'alimentation azotée défavorables, présentent un nombre de grains moyen par silique en accord avec le modèle.

Nous avons fait précédemment l'hypothèse que le manque d'azote était intervenu tradivement vers la fin de la floraison et que le surplus d'avortement constaté était donc un avortement de fin floraison. Ce « calendrier » est représenté schématiquement ci-contre.

De ce fait, l'essentiel des siliques non avortées, présentes à la récolte, réalise le début de leur période d'hétérotrophie, moment où le paramètre V est déterminant, avant que les conditions d'alimentation azotée défavorables ne puissent avoir d'effet dépressif.

Si l'on admet que les siliques « absentes » dans certaines parcelles du fait de l'avortement consécutif aux mauvaises conditions de fin floraison avaient un nombre de grains potentiel non limitant, c'est-à-dire supérieur à celui pouvant être défini par la valeur de V, il est logique que l'ensemble des parcelles — à avortement normal et anormal — s'intègre au sein de la même relation linéaire.

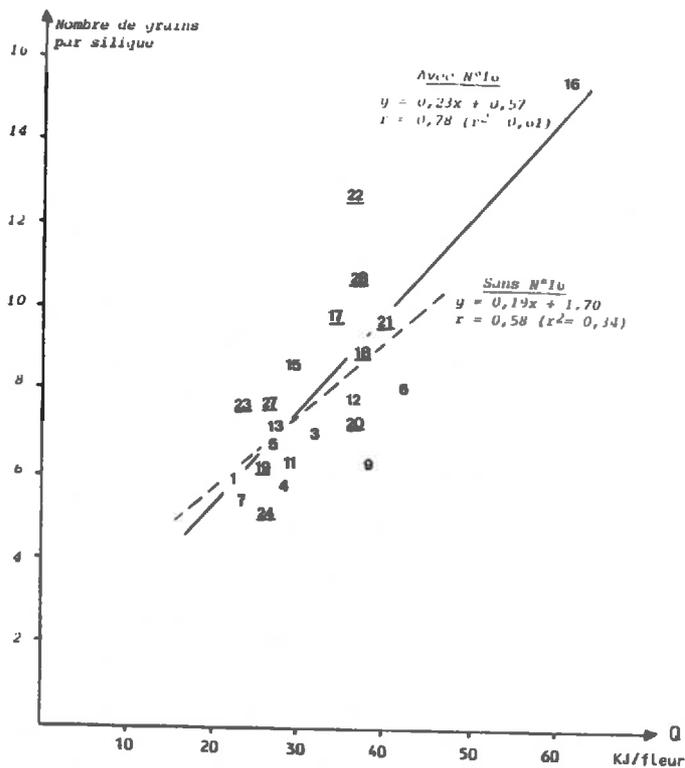
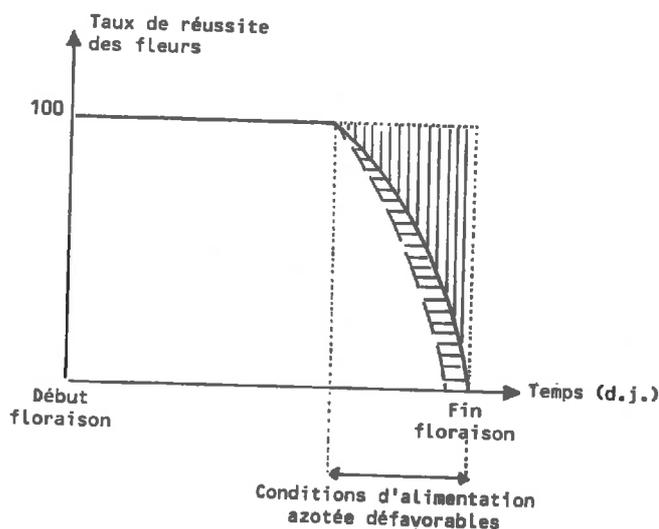


FIGURE 70 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS PAR SILIQUE ET QUANTITE PAR FLEUR DE RAYONNEMENT INTERCEPTÉ PAR LES FEUILLES DURANT LA FLORAISON (Q) (1982/83)



 Avortement "normal"  
 Avortement supplémentaire  
 Evolution "normale"  
 Evolution supposée dans les parcelles à avortement supplémentaire

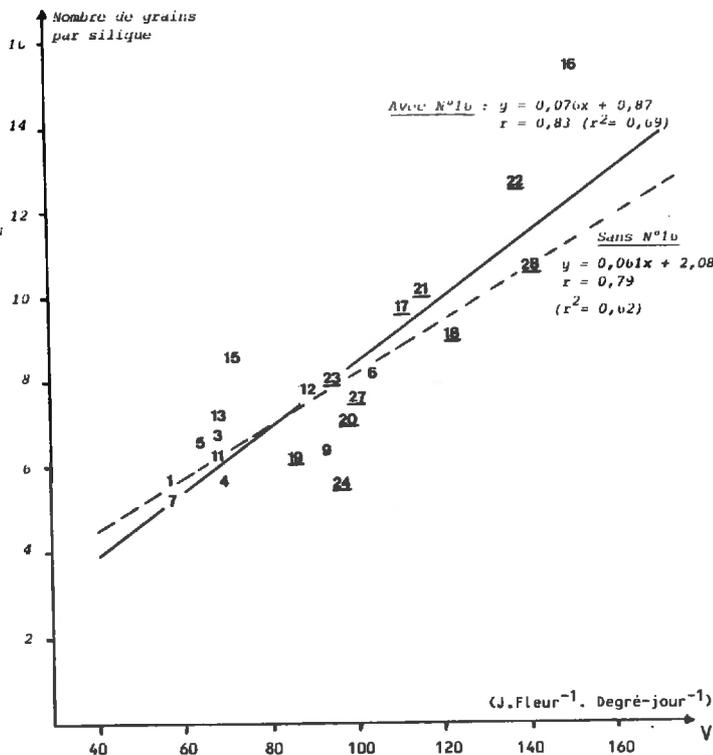


FIGURE 71 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS PAR SILIQUE ET V (1982-1983)

Ce résultat renforce l'hypothèse de conditions d'alimentation azotée déficientes en fin floraison, survenues dans certaines parcelles.

b - Les relations entre Nombre de grains par silique et Q, ou V, en 1983/84

Les fig. 72 et 73 présentent respectivement les relations avec Q et V.

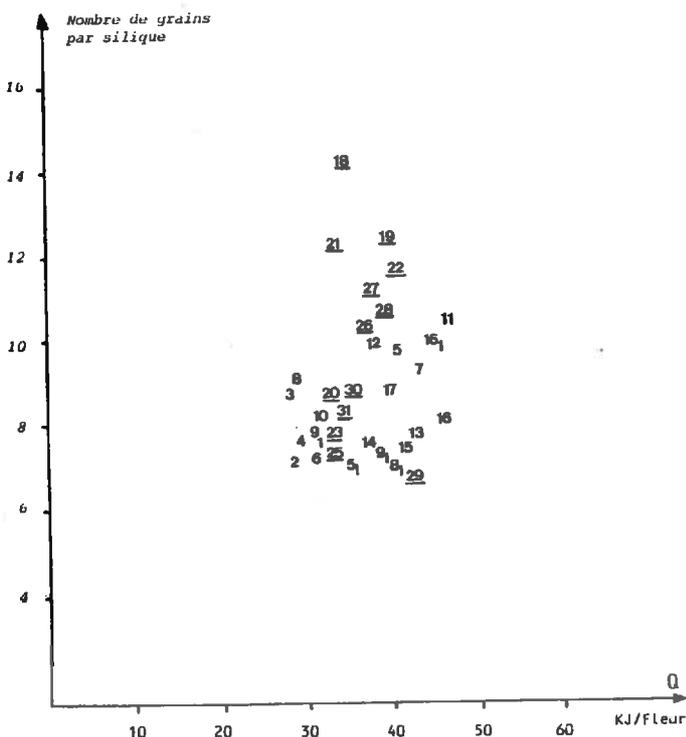
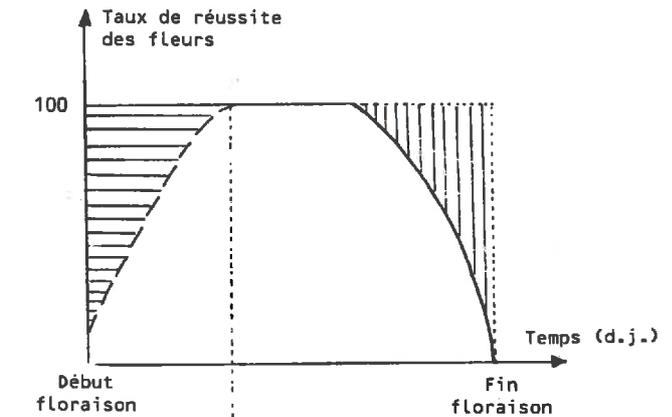


FIGURE 72 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS PAR SILIQUE ET Q (1983-84)

On constate immédiatement que les parcelles qui ont présenté un défaut de réussite des fleurs anormalement bas (l'essentiel des parcelles du plateau) réalisent des nombres de grains moyen par silique supérieurs pour une valeur de Q, ou V, donnée, à celles sans avortement exceptionnel. La situation est donc tout-à-fait différente de celle de 1982/83.

Nous avons fait l'hypothèse que ces excès d'avortement étaient à mettre en relation avec un stress hydrique et que la période où ils se manifestaient correspondait au début de la floraison (représenté schématiquement ci-dessous).



Conditions d'alimentation hydrique défavorables

Avortement "normal"

Avortement supplémentaire

Evolution "normale"

Evolution supposée dans les parcelles à avortement supplémentaire

Conformément à ce que nous avons indiqué dans la deuxième partie en cas d'avortement exceptionnel précoce, nous avons utilisé une estimation différente du puits utilisateur des photosynthétats issus du feuillage afin d'intégrer la disparition précoce d'un certain nombre de puits du fait de leur avortement. A la place du nombre de fleurs total, nous avons considéré le nombre de fleurs fictif (NF') tel qu'il a été défini précédemment. Cette transformation a été effectuée pour les parcelles du plateau présentant un avortement excessif.

Les fig. 74 et 75 présentent les relations obtenues en fonction de Q et de V, suite à ces transformations. On constate alors que l'ensemble des parcelles de 1983/84 s'alignent autour de la relation linéaire attendue.

Cela signifie deux choses :

- La plausibilité de l'hypothèse concernant le caractère précoce des avortements exceptionnels constatés est renforcée.

- La chute du nombre de siliques par mètre carré, consécutive au stress hydrique précoce, a totalement été compensée par l'augmentation du nombre de grains des siliques survivantes. Nous avons ainsi vérifié sur ces parcelles que les nombres de grains par mètre carré, qui auraient été obtenus s'il n'y avait pas eu d'avortement précoce, étaient

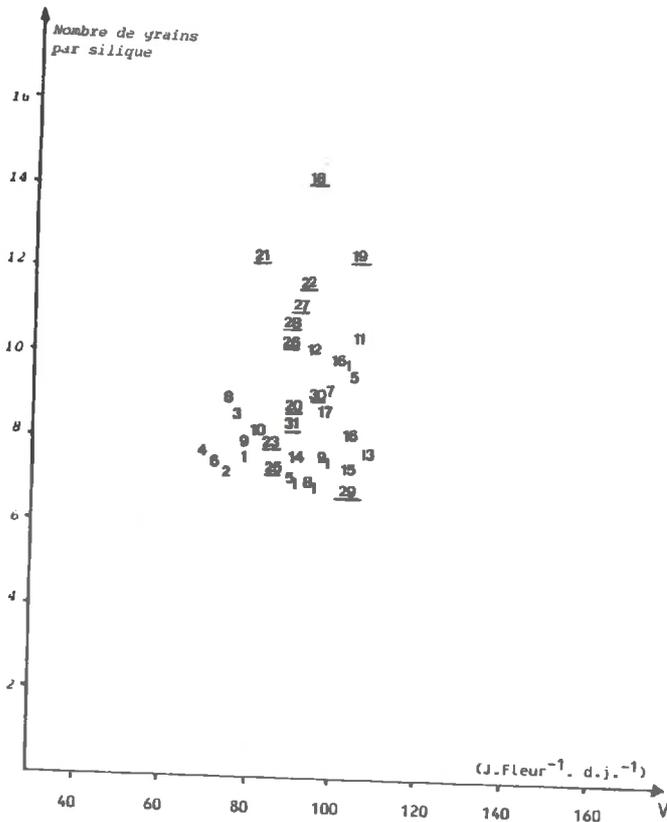


FIGURE 73 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS PAR SILIQUE ET V (1983-84)

tout-à-fait comparables à ceux effectivement réalisés en situations d'avortement.

Si en 1982/83, les avortements exceptionnels constatés dans certaines parcelles n'ont pas été compensés parce que tardifs, il n'en est pas de même en 1983/84.

Nous avons noté qu'en 1982/83, V plus que Q s'était avéré limitant du nombre de grains des siliques. Selon une procédure identique à ce que nous avons fait en 1982/83, nous avons calculé les coefficients de corrélation partielle entre les trois variables qui nous intéressent. Ces coefficients de corrélation sont récapitulés dans le tab. 16, où :

- X<sub>1</sub> est le nombre de grains moyen par silique,
- X<sub>2</sub> est V,
- X<sub>3</sub> est Q.

$r_{X_1 X_2}$	- 0,046 (N.S.)
$r_{X_1 X_3}$	0,343 (*)

Les seuils de signification sont indiqués au Tab. 15

TABLEAU 16 - Coefficients de corrélation partielle entre nombre de grains par silique et  
- d'une part V ( $r_{X_1 X_2}$ )  
- d'autre part Q ( $r_{X_1 X_3}$ )  
(1983/84)

Contrairement à l'année précédente, il semble donc que ce soit essentiellement la variabilité de la quantité globale de photosynthétats, issus de la photosynthèse du feuillage (Q), qui soit limitante du nombre de grains des siliques de 1983/84.

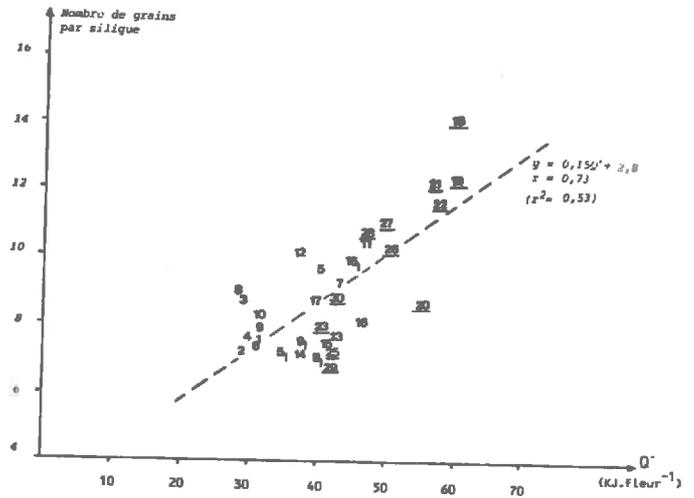


FIGURE 74 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS PAR SILIQUE ET Q' (1983-84)  
AVEC PRISE EN CONSIDERATION DE NF' ET NON NF DANS LE CALCUL  
(cf. Texte)

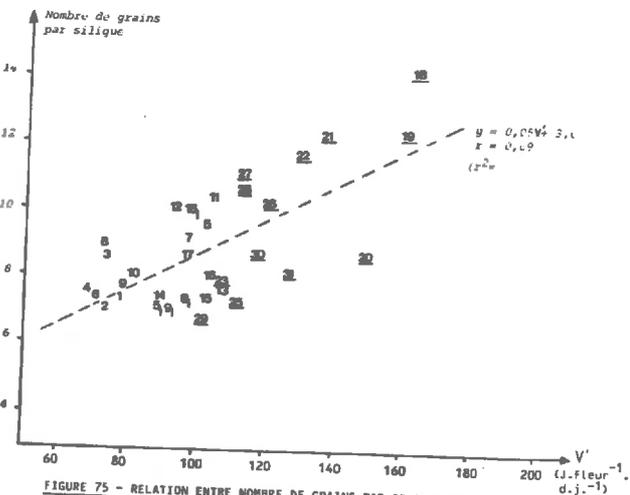


FIGURE 75 - RELATION ENTRE NOMBRE DE GRAINS PAR SILIQUE ET V' (1983-84)  
AVEC PRISE EN CONSIDERATION DE NF' ET NON NF DANS LE CALCUL  
(cf. Texte)

### c - Conclusion

Les paramètres des relations entre Nombre de grains par silique et, d'une part V, d'autre part Q, observées lors des deux campagnes, sont récapitulés dans le tab. 17.

La relative stabilité des paramètres nous permet de proposer un ordre de grandeur des niveaux énergétiques requis pour l'élaboration d'un grain par silique. On trouve alors que, **durant la floraison**, le feuillage doit intercepter de 5 à 7 KJ de rayonnement global par fleur ( $1/\beta$ ) et que cette interception doit se faire avec une vitesse ( $1/\alpha$ ) comprise entre 15 et 20 joules par degré-jour.

L'analyse des coefficients de corrélation partielle a, par ailleurs, permis d'établir une hiérarchie dans les facteurs ayant limité le nombre de grains par silique :

- En 1982/83 : Le principal facteur apparaît être la vitesse d'interception du rayonnement
- En 1983/84 : C'est davantage la quantité globale de rayonnement intercepté qui apparaît limitante.

		1982 - 1983		1983 - 1984
		Avec P 16	Sans P 16	
NG = $\alpha V + c$ (1)	$\alpha$	0,076	0,061	0,050
	c	0,87	2,08	3,60
	$r_G$	0,83 ***	0,79 ***	0,69 ***
	$r_P$	0,61 **	0,67 ***	-0,05 N.S.
NG = $\beta Q + c'$ (2)	$\beta$	0,23	0,19	0,15
	c'	0,57	1,70	2,80
	$r_G$	0,78 ***	0,58 **	0,73 ***
	$r_P$	0,46 *	0,13 N.S.	0,34 *

$r_G$  : Coefficient de corrélation

$r_P$  : Coefficient de corrélation partielle

Les seuils de signification sont indiqués au Tab. 15

**TABLEAU 17 - Paramètres des relations entre nombre de grains par silique (NG) et**

– d'une part V

– d'autre part Q

(1982/83 et 1983/84)

(1) V en J.Fleur<sup>-1</sup>.d.j.<sup>-1</sup>

(2) Q en KJ.Fleur<sup>-1</sup>

	RENDEMENT CALCULÉ - RENDEMENT REEL (q/ha)	
	Moyenne	Ecart-Type
Plaine 1983	0,4	1,2
Plaine 1984	4,6	1,5
Plateau 1983	3,7	1,4
Plateau 1984	5,3	1,4

**TABLEAU 18 - Moyenne et variabilité des écarts entre rendements calculé et réel pour une efficacité de 1,3 g de MS/MJ**

Cette hiérarchie s'avère cohérente avec les caractéristiques climatiques des deux campagnes ; nous avons noté précédemment que le rapport Rayonnement/Température était plus faible en 1982/83 qu'en 1983/84.

### 3 - Le poids de grain produit

#### a - Relation entre rendements réel et calculé par le modèle

Nous avons procédé, pour chaque parcelle, à l'application du modèle présenté précédemment. Nous avons utilisé un ensemble de paramètres communs aux cinquante-six parcelles, notamment une valeur de l'efficacité du rayonnement global intercepté par les siliques, égale à 1,3 g de matière sèche par méga-joule, ce qui correspond à l'efficacité moyenne sur toute la période d'autotrophie obtenue en conditions non limitantes de la croissance, quand on consi-

dère la surface finale des siliques comme indicateur unique de la surface interceptrice de rayonnement.

La fig. 76 présente la correspondance entre les rendements calculés par le modèle et ceux réalisés dans les parcelles. La qualité de l'ajustement linéaire réalisé est bonne ( $r^2 = 0,93$ ), mais on constate que cet ajustement conduit, en moyenne, à une surestimation des rendements. Le tab. 18 présente les écarts moyens entre rendements calculé et réel pour chaque région et chaque année ainsi que leur variabilité.

On note donc une très bonne prévision du rendement par le calcul pour les parcelles de la plaine en 1983, et un biais systématique de 4 à 5 q/ha pour les autres parcelles. Il faut souligner que ces écarts ne sont pas liés au rendement réalisé, mais s'avèrent stables en tendance comme en témoigne la fig. 77.

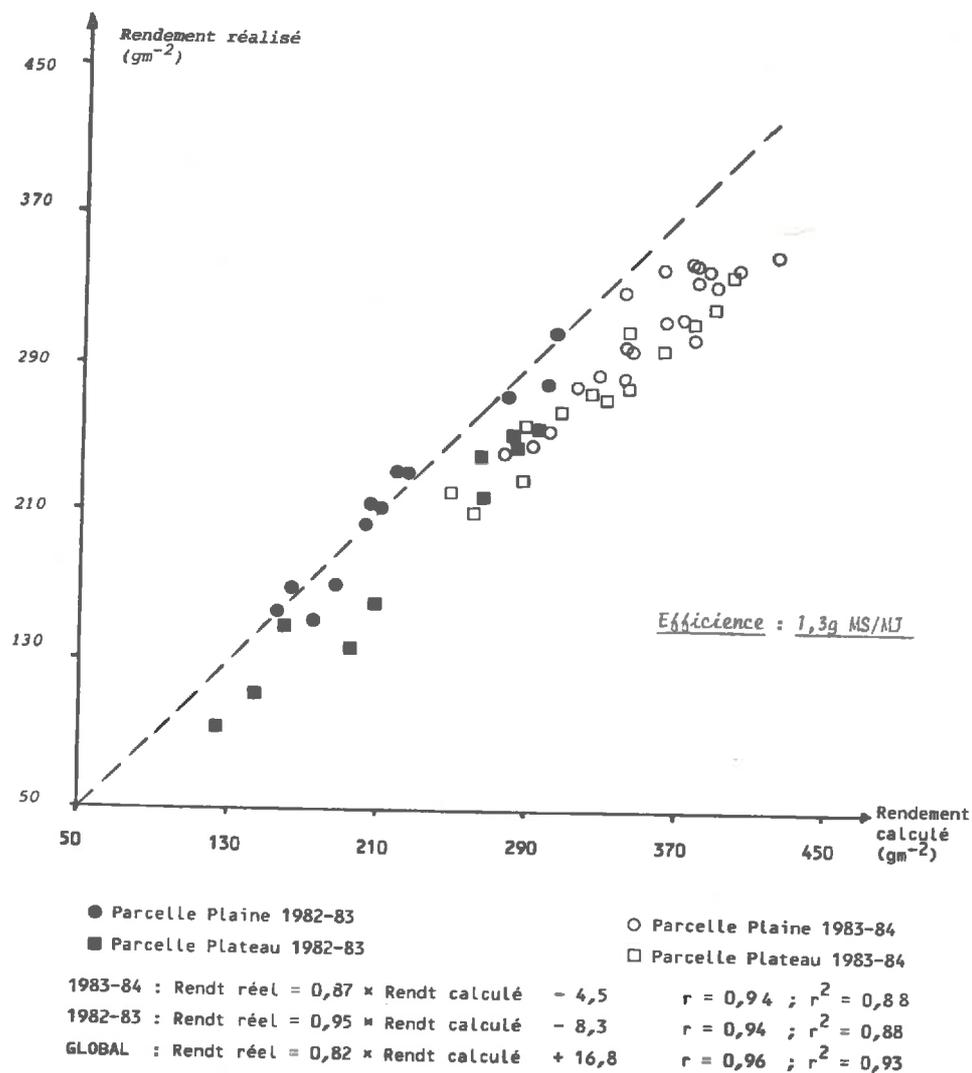


FIGURE 76 - RELATION ENTRE RENDEMENTS CALCULE ET REEL (1982-83 et 1983-84)

b - Interprétation des écarts entre rendements réel et calculé par le modèle.

Nous avons pu vérifier, en situations expérimentales, que des conditions de croissance défavorables (sécheresse) avaient induit une diminution de l'efficacité du rayonnement intercepté (Dispositifs DEF 2 et P 1) dans un rapport du même ordre de grandeur que ETR/ETM.

Pour chaque groupe de parcelles, nous avons recherché le niveau d'efficacité E du rayonnement global qu'il convenait de prendre dans le calcul pour obtenir l'annulation des écarts moyens entre rendements réel et calculé.

Pour cela, nous avons simulé les rendements obtenus en prenant une efficacité égale à 1 gramme de matière sèche par méga-joule de rayonnement global intercepté.

Les écarts entre rendements calculé et réel sont présentés en moyenne pour chaque groupe de parcelles dans le tab. 19.

Cette valeur de l'efficacité conduit à une sous-estimation systématique du rendement.

Appliquant le principe de l'interpolation linéaire, la fig. 78 permet de déterminer les valeurs de l'efficacité annulant les écarts. Ces valeurs sont de l'ordre de 1,3 grammes de matière sèche par méga-joule, pour les parcelles de la plaine en 1983 —valeur qui apparaît caractéristique de l'absence de facteurs limitant la croissance— et de 1,1 gramme de matière sèche par méga-joule pour les autres parcelles, soit une diminution de 15 %.

Le tab. 20 présente le déficit climatique global (P - ETP) calculé sur l'ensemble de la période d'autotrophie,

	RENDEMENT CALCULE - RENDEMENT REEL (q/ha)	
	Moyenne	Ecart-Type
Plaine 1983	- 3,9	1,9
Plaine 1984	- 3,4	1,6
Plateau 1983	- 1,4	1,9
Plateau 1984	- 2,5	1,5

TABLEAU 19 - Moyenne et variabilité des écarts entre rendements calculé et réel pour une efficacité de 1,0 g de MS/MJ

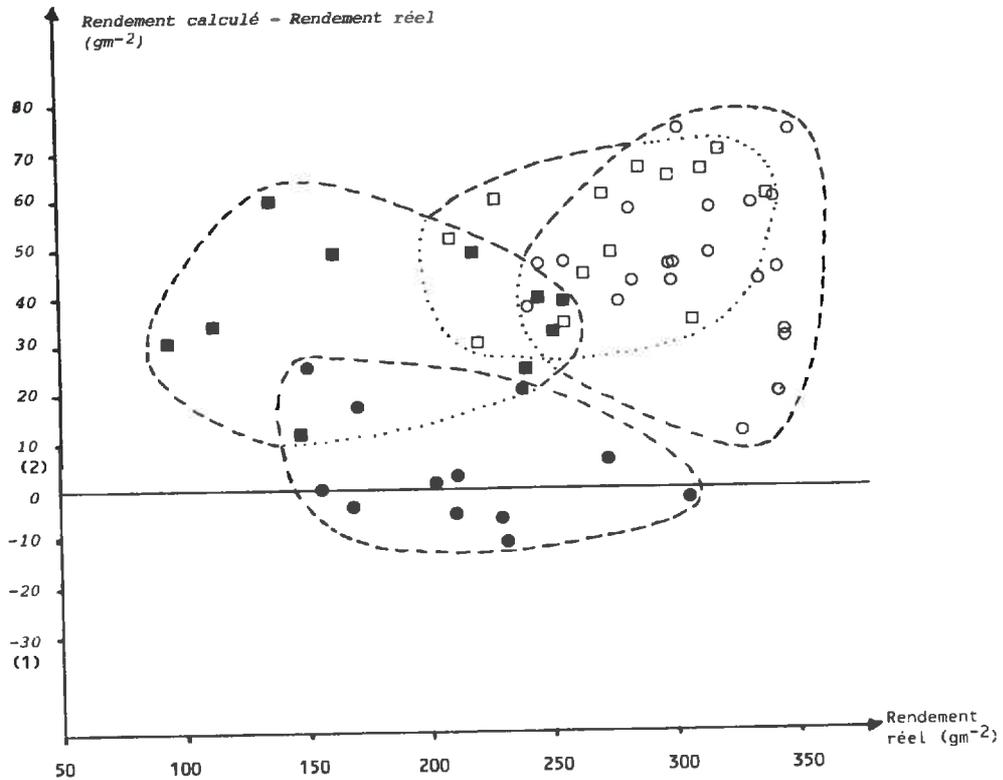
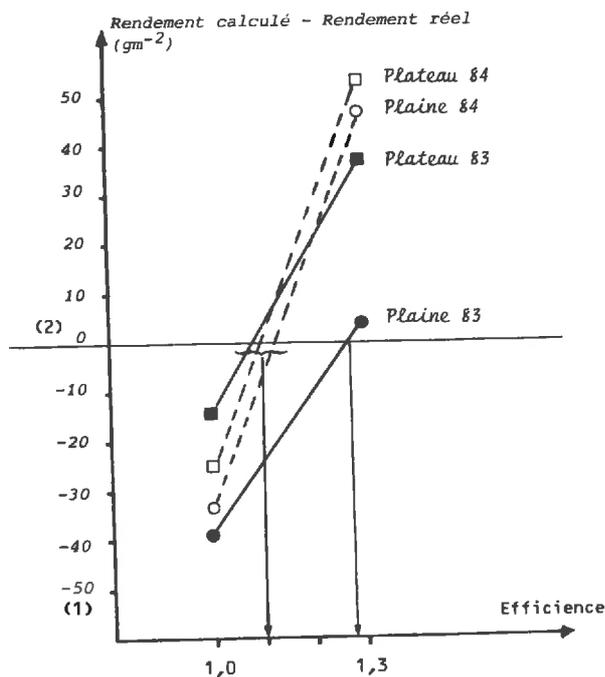


FIGURE 77 - EVOLUTION DES ECARTS DE RENDEMENT DUS AU CALCUL EN FONCTION DU RENDEMENT REEL (1982-83 et 1983-84)

Légende : Voir Fig. 76



(1) Sous-estimation par le calcul  
(2) Surestimation par le calcul

FIGURE 78 - EVOLUTION DES ECARTS MOYENS DE RENDEMENT DUS AU CALCUL EN FONCTION DE LA VALEUR DE L'EFFICACITE DU RAYONNEMENT

une estimation de la quantité d'eau stockée dans le sol au début de cette période, et le déficit hydrique global calculé ayant affecté les parcelles.

Ces déficits hydriques font que, sur la période considérée, les rapports ETR/ETM sont de l'ordre de 1 pour les parcelles de la plaine en 1983, et de 0,3 à 0,4 pour les autres parcelles.

On retrouve donc un résultat cohérent pour les parcelles de la plaine 1983, mais il semble que notre calcul des déficits hydriques pour les autres parcelles ait majoré le stress ayant réellement régné.

On reconnaît ici les difficultés de caractérisation du milieu, notamment quant aux conditions d'alimentation hydrique, que nous avons signalées précédemment.

	Déficit climatique global (ETP-P)(mm) (1)	Stock d'eau initial approximatif (mm) (2)	Déficit hydrique global (2) - (1)
Plaine 1983	98	100	0
Plateau 1983	115	0	115
Plaine 1984	149	50	100
Plateau 1984	66	0	66

TABLEAU 20 - Déficit climatique et hydrique dans les deux régions lors des deux années

MODELE	PARCELLES EN ACCORD AVEC LE MODELE	PARCELLES EN DESACCORD AVEC LE MODELE	CAUSE DU DESACCORD
Taux de réussite des fleurs	<u>1982/1983</u> PLAINE : 1, 6 PLATEAU : 21, 22, 23, 24, 27, 28  <u>1983/1984</u> PLAINE : Toutes PLATEAU : 23, 25, 29, 30  <u>Soit : 35 parcelles/56</u>	<u>1982/1983</u> Les autres	Alimentation azotée déficiente en fin floraison
		<u>1983/1984</u> Les autres (uniquement sur le plateau)  <u>Soit : 21 parcelles/56</u>	Alimentation hydrique déficiente au début floraison
Nombre de grains par silique	TOUTES LES PARCELLES (moyennant l'intégration dans le modèle de l'avortement précoce dans les parcelles du plateau 1983/84)	-	-
Rendement (calcul avec Efficience = 1,1g MS/MJ)	<u>1982/1983</u> PLAINE : Toutes  <u>Soit : 12 parcelles/56</u>	<u>1982/1983</u> PLATEAU  <u>1983/1984</u> TOUTES <u>Soit : 44 parcelles/56</u> Il faut prendre l'efficience = 1,1 g MS/MJ pour annuler l'écart	Alimentation hydrique déficiente en fin de cycle

TABLEAU 21 - Application des modèles aux différentes parcelles de l'observatoire colza. Les accords et écarts constatés et leur explication

## CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE

*Les modèles élaborés à l'issue des deux premières parties s'avèrent plausibles. Pour chacun d'entre eux, la gamme des situations où ils sont pertinents est large, notamment quant aux caractéristiques des peuplements à la floraison, ce qui rend probable une certaine variabilité du jeu des combinaisons d'hypothèses que nous avons été amené à faire.*

*Nous avons pu vérifier, par ailleurs, que dans les situations où des écarts importants se manifestent, les caractéristiques du milieu laissent supposer des facteurs et conditions limitants de la croissance, que nous avons identifiés.*

*Le tab. 21 récapitule les différentes conclusions que nous avons faites.*

*De ce fait, ces modèles sont utilisables pour le diagnostic. Deux types de diagnostic sont ici à distinguer :*

*• Le diagnostic à la parcelle. Il est possible quand on dispose d'un modèle quantitatif, assorti de son domaine de validité. Ce type de diagnostic a été formulé au niveau :*

- du pourcentage de réussite des fleurs,*
- du rendement, connaissant le nombre de siliques par mètre carré, le nombre de grains par silique et le climat.*

*Il a permis de déceler un certain nombre de parcelles présentant des dysfonctionnements importants, qui ont pu être interprétés comme révélateurs de défauts des conditions de croissance (problèmes d'alimentation azotée en fin floraison*

*en 1982/83), d'alimentation hydrique en début floraison (en 1983/84), d'alimentation hydrique les deux années en fin de cycle, variables selon la région naturelle.*

*En ce qui concerne le nombre de grains moyen par silique, nous nous sommes contentés d'indiquer, pour chaque année, quelle avait été la variable Q ou V, qui avait été globalement limitante. Cela nous a conduit à mettre en évidence l'importance du facteur Rayonnement/Température caractéristique de chaque année climatique sur la détermination du nombre de grains par silique.*

*Au niveau de la parcelle, nous n'avons pas mis en évidence d'effet des facteurs et conditions de croissance limitant ; le modèle à cet égard s'avère particulièrement robuste si l'on intègre dans sa formulation l'occurrence d'avortements précoces. En effet, il semble que des conditions et facteurs limitants durant une période donnée de la croissance, en entraînant un avortement massif des siliques qui effectuent leur hétérotrophie à ce moment, nous prive de la possibilité d'envisager leurs répercussions sur le nombre de grains, la majeure partie des siliques concernées ayant disparu et n'étant donc pas comptabilisées pour le calcul du nombre de grains moyen de la parcelle.*

*A l'échelle du peuplement, il est donc difficile de conclure sur les effets directs sur le nombre de grains (ne passant pas par une diminution du nombre de siliques) de facteurs et conditions de croissance limitants.*

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Au début de ce travail, nous avons choisi d'étudier les mécanismes se déroulant à la fin du cycle de la culture qui, à partir de l'état du peuplement à la floraison, permettaient d'aboutir au rendement. Cet objectif nous a conduit à analyser les lois de variation du taux de réussite des fleurs, du nombre de grains par silique et du poids des grains.

Dans un premier temps, nous avons analysé la croissance et le développement d'une silique au cours de son ontogénie. Nous avons bâti un modèle de fonctionnement prévoyant la succession de deux phases : la première où la croissance de l'organe serait essentiellement due au flux de photosynthétats issus des feuilles de la plante, venant l'alimenter ; la seconde où ce serait la photosynthèse propre de la silique qui assurerait sa croissance.

Les protocoles expérimentaux élaborés en vue de tester ce modèle ont permis de mettre en évidence :

— Une première phase, durant environ 300 degrés-jours et correspondant à la période de croissance en longueur de la silique, pendant laquelle c'est effectivement la photosynthèse du feuillage de la plante qui est le moteur de la croissance et du développement. A la fin de cette phase sont définitivement fixés la longueur et le nombre de grains des siliques. Cette dernière variable apparaît obéir à un double déterminisme :

• Celui de la vitesse d'approvisionnement en photosynthétats au tout début de l'ontogénie de la silique, qui détermine le nombre de grains potentiel,

• Celui de la quantité totale de photosynthétats alloués à la silique durant l'intégralité de sa période d'hétérotrophie qui fixe le degré de réalisation de ce potentiel.

— Une seconde phase, durant environ 600 degrés-jours, où la croissance du fruit résulte de sa propre photosynthèse. Cette phase se divise en deux sous-périodes de 300 degrés-jours chacune :

• La première où les assimilats produits sont affectés prioritairement à la croissance des parois des siliques,

• La seconde, où l'affectation se fait prioritairement au profit des grains.

L'analyse des vitesses de croissance a permis de paramétrer ces lois de fonctionnement : nous avons pu estimer à 1,3 gramme de matière sèche par méga-joule de rayonnement global intercepté, l'efficacité moyenne du rayonnement en conditions de croissance non limitantes (valeur obtenue en considérant la surface finale de la silique comme estimateur de la surface interceptrice du rayonnement durant toute la période d'autotrophie) et à 1,5 mg par 100 degrés-jours et 3,4 mg par 100 degrés-jours, les vitesses

de croissance potentielles respectives d'un grain et d'un centimètre de parois de silique.

Ces résultats nous ont permis de compléter le modèle de fonctionnement hypothétique nous ayant servi de base de travail. Ils ont permis notamment de mettre l'accent sur le paramètre climatique Rayonnement/Température dont l'importance est manifeste sur les mécanismes mettant en cause soit une vitesse de croissance (détermination du nombre de grains potentiel des siliques), soit un état de croissance obtenu à l'issue d'un laps de temps, de durée constante quand on l'exprime en somme de degrés-jours (les 600 degrés-jours de l'autotrophie par exemple).

Dans un deuxième temps, nous avons transposé le modèle de fonctionnement d'une silique à l'échelle de la population des siliques du peuplement végétal. Nous avons dû alors définir des périodes qui soient, pour le peuplement, indicatrices des comportements hétérotrophes et autotrophes de la population des siliques. Ne disposant pas de lois décrivant l'étalement dans le temps de la floraison et sa variabilité, nous nous sommes contentés d'analyser sur quelques cas de figure, de quelle manière nous devions définir ces périodes afin d'aboutir à une représentation pertinente et homogène des deux types de comportements trophiques adoptés par les siliques : nous avons retenu la période de floraison pour l'hétérotrophie, et les 600 degrés-jours commençant à la date de mi-floraison plus 300 degrés-jours pour l'autotrophie.

Sur chacune de ces périodes, nous avons calculé les quantités de rayonnement interceptées soit par les feuilles, soit par les siliques en utilisant des modèles dérivés de la loi de BEER, paramétrés pour le colza. Ce calcul a été accompagné, lors de l'hétérotrophie, d'une estimation de la taille du puits reproducteur utilisant les produits de la photosynthèse foliaire, modulable selon l'occurrence d'avortements de fleurs précoces ou tardifs. Ce problème ne s'est pas posé pour la période d'autotrophie, les siliques étant alors considérées comme des systèmes fermés vis-à-vis de l'alimentation carbonée.

Il faut préciser que les définitions des modalités des changements d'échelle des modèles sont essentiellement de caractère spéculatif et n'ont pas de base expérimentale. Nous avons cependant vérifié par l'étude à l'échelle du peuplement des variations du taux de réussite des organes floraux que les estimations faites pour représenter l'hétérotrophie s'avéraient pertinentes.

Enfin, dans un troisième temps, nous avons utilisé les modèles de fonctionnement pour rendre compte de la variabilité des résultats obtenus dans cinquante-six parcelles de l'observatoire Colza (1982/83 et 1983/84). Cela nous a permis de vérifier la plausibilité des modèles et d'éprouver leur valeur opératoire. Nous devons

cependant préciser que l'on sait mal apprécier si les parcelles où les modèles s'avèrent « marcher » sont suffisamment diversifiées pour que l'on puisse réellement parler de test. Par ailleurs, les causes que nous avons invoquées pour expliquer les écarts au modèle se manifestant dans certaines parcelles restent souvent hypothétiques, faute des caractérisations du milieu et de la végétation très précises.

Ces considérations nous poussent à souligner l'intérêt de poursuivre le test des modèles proposés dans le cadre de situations culturales aussi diverses que possible. Il serait notamment intéressant de vérifier la stabilité des durées de phases dans le cadre de conditions contrastées de croissance. Par ailleurs, nous avons utilisé l'indice foliaire de début floraison comme indicateur de la taille des sources photosynthétiques fonctionnant durant toute la floraison ; la qualité de cet indicateur dépend étroitement de l'évolution de l'indice foliaire durant la floraison. Les facteurs susceptibles de modifier cette évolution devront être identifiés et les modèles testés en situations où ces facteurs varient.

Les résultats que nous venons de rappeler ont été obtenus pour le cultivar JET NEUF. Cette variété, largement dominante au début de l'étude, est en passe d'être de plus en plus remplacée par d'autres —notamment les variétés à basse teneur en glucosinolates. Nous pensons que la nature des mécanismes mis en évidence pour JET NEUF reste la même pour d'autres cultivars. Ceci doit, cependant, être vérifié. Mais il est fort probable que les paramètres que nous avons fait intervenir seront modifiés. Il apparaît donc nécessaire, outre de poursuivre le test des modèles, de procéder à de nouveaux paramétrages pour d'autres variétés.

Les résultats présentés dans ce mémoire sont utilisables à plusieurs fins :

- Tout d'abord, ils permettent de quantifier l'impact sur le rendement de conditions défavorables en fin de cycle, comme un stress hydrique ou des attaques cryptogamiques sur les siliques.
- Ensuite, ils fournissent un **clé de lecture des niveaux de composantes du rendement** réalisés en permettant la compréhension des compensations qui peuvent se manifester au sein du peuplement de façon variable. Ainsi, à titre d'exemple, la fig. 79 présente pour deux valeurs du rayonnement la relation entre rendement et nombre de grains par mètre carré que l'on obtient selon l'efficacité du rayonnement en fin de cycle et selon le nombre de grains par silique.

On constate que dans les situations où les vitesses de croissance par silique sont fortes (produit Efficacité par Rayonnement élevé), ce sont les peuplements dont les siliques ont beaucoup de grains qui donnent les rendements maximaux pour un nombre de grains par mètre carré donné. En revanche, en situations de fin de cycle plus défavorable (produit Efficacité par Rayonnement faible), ce sont les peuplements à « petites siliques » qui donnent les meilleurs résultats. Ces différences de comportements résultent de deux effets antagonistes du nombre de grains par silique.

1 — L'effet négatif du nombre de grains par silique sur la surface interceptrice par grain. C'est cet effet qui prime dans les situations où les vitesses de croissance liées au rayonnement intercepté sont faibles, d'où le caractère positif des siliques ayant peu de grains.

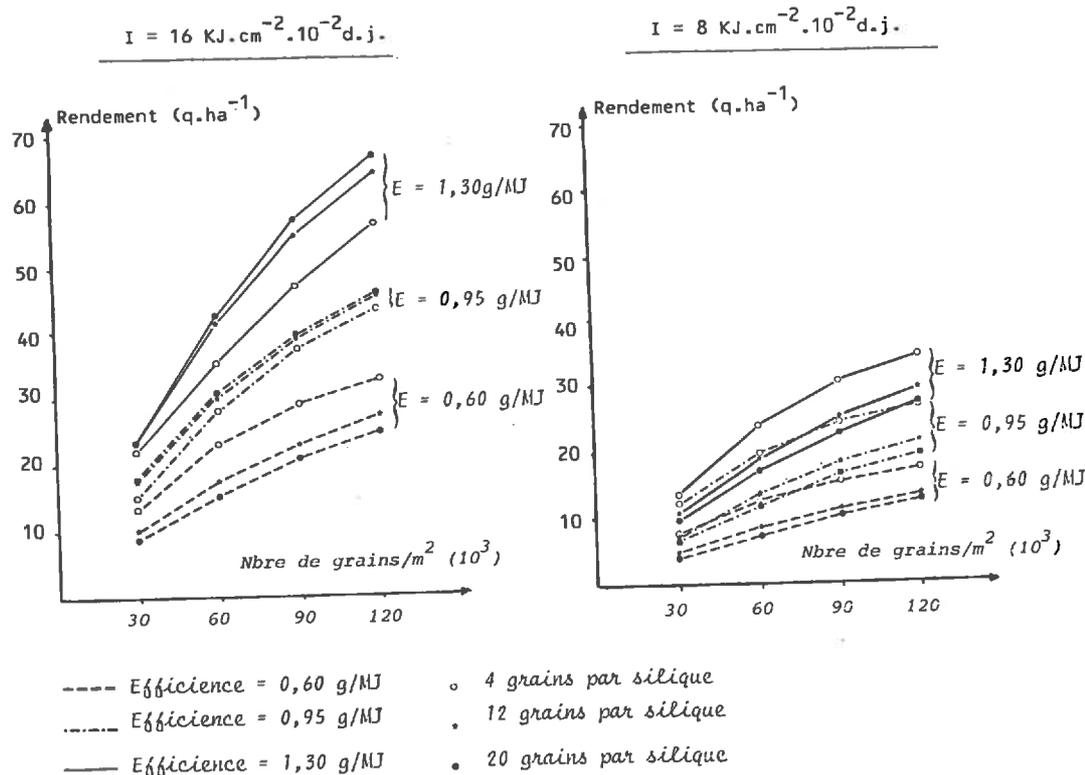


FIGURE 79 — RELATIONS ENTRE RENDEMENT ET NOMBRE DE GRAINS PAR METRE CARRE SELON LA VALEUR DE L'EFFICACITE E ET DU NOMBRE DE GRAINS PAR SILIQUE, POUR DEUX NIVEAUX DU RAYONNEMENT I

2 — **L'effet positif du nombre de grains par silique sur les capacités de stockage d'assimilats dans les grains.** Dans les situations à forte vitesse de croissance des siliques (produit Efficience par Rayonnement fort), il y a très rapidement saturation des possibilités de croissance des grains et accumulation dans les parois des photosynthétats, d'où le caractère négatif des siliques ayant peu de grains.

Compte tenu de ces observations, les répercussions sur le rendement d'un avortement de fleurs exceptionnel seront très différentes selon ses modalités et selon les conditions de fin de cycle.

- **Si cet avortement est tardif** (fin floraison), nous avons vu qu'il n'était pas compensé par le nombre de grains des siliques survivantes. Il entraîne donc une baisse du nombre de grains par mètre carré et, toutes choses égales par ailleurs, une diminution du rendement.
- En revanche, si **l'avortement est précoce** (début floraison), nous avons vu qu'il pouvait être compensé par une augmentation du nombre de grains des siliques. Il peut donc être sans effet sur le nombre de grains par silicarré, mais il impliquera des nombres de grains par silique supérieurs, ce qui s'avèrera bénéfique sur le plan du rendement, si les conditions de fin de cycle sont favorables et, au contraire, néfaste, si ce n'est pas le cas (efficience du rayonnement et (ou) rayonnement faibles).

Cet exemple permet d'illustrer la complexité du jeu des interactions pouvant se manifester entre les composantes de fin de cycle, variable selon les conditions de milieu. Il montre par ailleurs, comment l'existence de modèles de fonctionnement fournit un outil d'interprétation.

- Enfin, ces résultats permettent **d'établir une hiérarchie entre les événements se déroulant précocement** (avant la floraison) et ceux **intervenant tardivement** (après la floraison). Au niveau des parcelles de l'Observatoire Colza, on trouve :

$$R = 0,41 NF + 49,3 (1 - e^{-0,6L}) - 12,4$$

$$r^2 = 0,56$$

R = Rendement en quintaux/hectare  
 NF = Nombre de fleurs en milliers par mètre carré  
 L = Indice foliaire au début floraison.

On a donc sensiblement la moitié de la variance du rendement liée aux variations des modalités du déroulement de la fin du cycle, qui ont fait l'objet de cette thèse et la moitié, liée à la variance des indices foliaires et nombres de fleurs produits.

Dans le contexte des parcelles de l'Observatoire Colza, les variables d'entrée de nos modèles et surtout les indices foliaires s'avèrent très limitants du rendement. Nous avons signalé précédemment qu'ils sont très faibles (tous compris entre 1,0 et 3,4). Cette faiblesse est principalement due à la brièveté de la période Reprise de végétation — Début floraison et au fait que les indices foliaires sont très réduits en sortie d'hiver, suite aux froids ayant régné.

Il apparaît très difficile de lever ce facteur limitant :

- On peut penser à employer des variétés fleurissant plus tardivement, mais cela revient à s'exposer à des risques de déficit hydrique en fin de cycle accrus.
- Il est nécessaire d'adopter des itinéraires techniques favorables à l'expansion printanière des surfaces foliaires.

Cela suppose que les lois de variations des indices foliaires du début floraison et des dates de floraison soient connues.

Cette voie de recherche apparaît donc primordiale pour l'amélioration des rendements des colzas cultivés dans les régions à hiver froid et long. Pour les régions, où ce n'est pas le cas, pour lesquelles les indices foliaires sont très généralement importants au début floraison, il est probable que ce sont davantage les modalités de fonctionnement des peuplements en fin de cycle qui sont déterminantes du rendement. On pense notamment aux problèmes de **sécheresse**. Dans ces conditions, il est probable que des variétés fleurissant plus tôt sont préférables, **même si ces dates précoces font encourir des risques de gel au début de la floraison**. Nous avons vu, en effet, que la destruction précoce de fleurs n'était pas préjudiciable au rendement.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN E.J., MORGAN D.G., 1972** – A quantitative analysis of the effects of nitrogen on the growth, development and yield of oilseed rape  
J. Agr. Sci., Camb., 78, 315-324
- ALLEN E.J., MORGAN D.G., 1975** – A quantitative comparison of the growth, development and yield of different varieties of oilseed rape  
J. Agr. Sci., Camb., 85, 159-174
- ALLEN E.J., MORGAN D.G., RIDGMAN N.J., 1971** – A physiological analysis of the growth of oilseed rape  
J. Agr. Sci., Camb., 77, 339-341
- BAILEY H., 1961** – Manual of cultivated plants  
Mac Millan Eds.
- BALESTRINI S., VARTANIAN N., ROLLIER M., 1983** – Après-effets de la sécheresse chez le colza  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS, 185-192
- BASSLER R., MARTIN B., 1969** – Studies on seed production with fodder kale. 2 – Vernalization behaviour of plants in dependence of their growth height Albrecht. Thaer. Arch., 13 (5), 519-526.
- BENKHIRA F., FERRE F., 1983** – L'hétérogénéité de la vitesse de croissance chez la Betterave sucrière – son utilisation pour la caractérisation du cycle  
Mémoire de DAA, INA-PG 117 pp + Annexes (sous la direction de A. FLEURY)
- BIDWELL R.G.S., 1979** – Plant physiology  
Collier Mac Millan Eds. 2nd edition, 726pp.
- BILSBORROW P.E., NORTON G., 1983** – Yield determinants in oilseed rape  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS, 95-97
- BLANCHET R., MERRIEN A., GELFI N., CAVALIE G., COURTIADÉ B., PUECH J., 1982** – Estimation et évolution comparée de l'assimilation nette de couverts de Maïs (*Zea Mays L.*), Tournesol (*Helianthus annuus L.*) et Soja (*Glycine Max L. Merrill*) au cours de leurs cycles de développement  
Agronomie, 2(2), 149-154
- BOELCKE B., 1979** – Individual pod yield of rape in relation to individual plant development and point of insertion on the plant  
Tagungsgeb., Akad. der Landwirtschaft. der DDR, 175, 335-339
- BOIFFIN J., POUZET A., ROLLIER M., 1980** – Un siècle d'évolution du Colza en France : surface, rendements, maîtrise technique  
Inf. Techn. CETIOM, 70, 11-32
- BOIFFIN J., CANEILL J., MEYNARD J.M., SEBILLOTTE M., 1981** – Elaboration du rendement et fertilisation azotée du Blé d'hiver en Champagne Crayeuse. I – Protocole et méthode d'étude d'un problème technique régional  
Agronomie, 1(7), 749-758
- BONHOMME R., 1976** – Détermination des profils d'indice foliaire et de rayonnement dans un couvert végétal à l'aide de photographies hémisphériques faites in situ  
Ann. Agron., 27(1), 33-59
- BONNEMAIN J.L., 1972** – La plante supérieure, siège d'une circulation complexe.  
Phys. veg., 10 (4), 687 - 729
- BOUREAU E., 1954** – Anatomie végétal (T 1)  
PUF, PARIS, 330 pp.
- BRAR G.S., LENZ F., THIES W., 1978** – Photosynthesis and respiration of two genotypes of rapeseed (*Brassica napus L.*)  
Zeitschrift für Acker-und Pflanzenbau, 147(2), 147-153
- BRAR G.S., THIES W., 1977** – Contribution of leaves, stem, siliques and seeds to dry matter accumulation in ripening seeds of rape seed *Brassica napus L.*  
Zeitschrift Pflanzenphysiol. Bd., 82(5), 1-13
- BRETTE C., LAPIERRE O., SAUVANT D., 1983** – Le comportement des industriels de l'alimentation animale face au tourteau de colza  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS. T 1, 39-46
- BROCHET P., GERBIER N., 1975** – L'évapotranspiration  
Monog. N° 65 de la Météorologie Nationale : 95pp
- BRUNIN B., 1972** – Recherches sur la maladie du colza due à *Leptosphaeria maculans* (DESM) CES. et de NOT. III. Aspects anatomiques de la nécrose du collet  
Ann. Phytopathol., 4(2), 87-96
- BUIS R., BARTHOU H., 1981** – Modélisation du développement végétal : activité méristématique apicale et gradients morphogénétiques de l'axe caulinaire  
Actes du 1er Séminaire de l'Ecole de Biologie Théorique du CNRS, 399-431

- CALMES J., VIALA G., 1981** – Métabolisme photorespiratoire : développement et fructification du soja  
*Phys. vég.*, 19(4), 503-511
- CETIOM, 1978** – Les cahiers techniques Colza d'hiver  
N° 2 : Préparation du sol et Fertilisation, 20 pp
- CETIOM, 1982** – Rapport d'activité 1981-1982
- CHOMEL N., 1981** – Bilan de carbone et production de colza de printemps  
Mémoire de fin d'études ISARA, 87 pp
- CHONE E., 1979** – La place des oléagineux dans l'exploitation  
*Cultivar*, 119, 33-35
- CHONE E., 1983** – La production du colza en France  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS.  
T 1, 16-22
- CHOUARD P., 1960** – Vernalization and its relations to dormancy  
*Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 11, 191-238
- CHRETIEN J., AUBRY P. (non daté)** – Étude des sols de la commune de MONTMOYEN (Côte d'Or)  
INRA, Station d'Agronomie, DIJON. 29pp. + Tableaux
- CHRETIEN J., 1976** – Carte pédologique de France à 1/100 000. Notice explicative. Public. N° 8, DIJON 0-12  
INRA, Service d'étude des sols et de la carte pédologique de France, 218pp.
- CLARKE J.M., 1977** – Growth relationships and yields of *Brassica napus* L.  
Ph. D Thesis, Univ. of SASKATOON, 158pp.
- CRANE J.C., 1964** – Growth substances in fruit setting and development  
*Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 15, 303-326
- DAGNELIE P., 1977** – Théorie et méthodes statistiques  
Vol. 1, 2. Presses Agronomiques de GEMBLoux, 378 et 457 pp.
- DANIELS R.W., SCARISBRICK D.H., MAHAMUD R.S., 1983** – The influence of chemicals with anti-gibberellin activity on growth development and yield of oilseed rape (*Brassica napus* L.)  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS.  
T 1, 72-77
- DEBEUF R., 1981** – Croissance et développement du Colza d'hiver (*Brassica napus* L.) sous différentes conditions de nutrition azotée. Essai d'interprétation à la lumière des évolutions de l'assimilation nette et du métabolisme azoté (activité nitrate-réductase)  
Mémoire de fin d'études, ENSA, RENNES. 96 pp.
- DEMBINSKI F., 1970** – Sur la réaction du Colza d'hiver aux insuffisances périodiques d'eau au printemps compte tenu de dosages différents d'azote  
*J. internat. sur le Colza*, PARIS, 112-119
- DIEPENBROCK W., 1978** – Nitrogen economy of the rape fruit and its relation to seed yield formation  
*Inst. für Pflanzenb. und Pflanzenz. Chr. Alb. Univ.* : 22ème conf. annuelle
- DIEPENBROCK W., 1981** – Effects of light, temperature and nitrogen treatments upon the fatty acid composition of galactolipids of young and older leaves from winter-rape plants  
*Physiol. Plant.*, 51(1), 1-6
- DURAND R., 1967** – Action de la température et du rayonnement sur la croissance  
*Ann. Physiol. vég.*, 9(1), 5-27
- EGLI D.B., LEGGETT J.E., 1976** – Rate of dry matter accumulation in soybean seeds with varying source-sink ratios  
*Agron. J.*, 68(2), 371-374
- EVANS E.J., GHOSBASHI A.A., 1983** – Effect of leaf removal on the growth of winter oil-seed rape (*Brassica napus* L.)  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS.  
T 1, 104-109
- FINCH-SAVAGE W.E., ELSTON J., 1976** – The death of leaves in crops of field beans  
*Ann. appl. Biol.*, 85, 463-465
- FISHER A., 1975** – Yield potential in a dwarf spring wheat and the effects of shading  
*Crop Sci.*, 15(5), 607-613
- FLEURY A., 1980** – Bases théoriques de l'analyse des composantes du rendement  
*Doc. multicop. INA-PG*
- FLEURY A., 1984** – Les lois de fonctionnement du peuplement végétal  
*Doc. de cours INA-PG 3ème Année*, 17 pp.
- FREYMAN S., CHARNETSKI W.A., CROOKSTON R. K., 1973** – Role of leaves in the formation of seeds in rape  
*Can. J. Plant. Sci.*, 53, 693-694
- GEAY A., VARTANIAN N., VILLANUEVA V., QUEIROZ O., 1983** – Aspects métaboliques de l'adaptation à la sécheresse chez le colza  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS.  
T 1, 175-184
- GIAQUINTA R., 1978** – Source and sink leaf metabolism in relation to phloem translocation  
*Plant. Physiol.*, 61 (3), 380-385
- GOSSE G., ROLLIER M., RODE J.C., CHARTIER M., 1985** – Vers une modélisation de la production chez le Colza de printemps  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS.  
T 1, 116-125
- GRIFFITH G., JOHNSTON T.D., 1961** – The nitrate-nitrogen content of herbage  
III – The mineral nitrate content of rape and kale  
*J. Sci. Food. Agric.*, 12, 348-352
- HERATH H.M.W., ORMROD D.P., 1973** – Temperature and sulfur nutrition effects on the CO<sub>2</sub> assimilation rates of barley peas and rape  
*Plant and Soil*, 35(3), 525-530
- HODGSON A.S., 1978-a** – Rapeseed adaptation in Northern New South Wales.  
I – Phénological responses to vernalization, temperature and photoperiod by annual and bien-

- nual cultivars of *Brassica campestris* L., *Brassica napus* L. and wheat cv. Timgalen  
Aust. J. Agric. Res., 29, 693-710
- HODGSON A.S., 1978-b** – Rapeseed adaptation in Northern New South Wales.  
II – Predicting plant development of *Brassica campestris* L. and *Brassica napus* L. and its implications for planting time, designed to avoid water deficit and frost  
Aust. J. Agric. Res., 29, 711-730
- HOZYO Y., KATO S., KOBAYASHI H., 1972** – Photosynthetic activity of the pods of rape plants (*Brassica napus* L.) and the contribution of the pods to the ripening of rape seeds  
Proceed. of Crop Sci. Soc. of Japan, 41(4), 420-425
- HUMPHRIES F.R., 1966** – Internal control of rate of leaf production in sugar beet  
Physiol. Plant., 19, 827-829
- INANAGA S., KUMURA A., 1974** – Studies on dry matter production of the rape plant (*Brassica napus* L.).  
1 – Changes with growth in rates of photosynthesis and respiration of a rape population  
Proceed. of Crop Sci. Soc. of Japan, 43(2), 261-266
- JAUZEIN Ph., 1979** – Physiologie de la germination des graines de *Sinapis arvensis* L.  
Thèse de 3ème Cycle, Univ. P. et M. CURIE, 161 pp.
- JOLIVET E., 1969** – Physiologie de la tubérisation  
Ann. Physiol. vég., 11(3), 265-301
- KACPERSKA-PALACZ A., DEBSKA Z., JAKUBOWSKA A., 1975** – The phytochrome involvement in the frost hardening process of rape seedlings  
Botan. Gaz., 136(2), 137-140
- KACPERSKA-PALACZ A., ULIASZ M., 1974** – Cold induced changes in peroxidase activities in the winter rape leaves  
Physiol. veg., 12(4), 561-570
- KRUZELA J., 1977** – Root system formation of winter rape at various plant densities  
Rostlinna Vyroba, 23(6), 617-624
- LAURENT D., TURPIN C., 1981** – Contribution à l'étude de la production de fleurs par le Colza d'hiver (*Brassica napus* L.)  
Mémoire de DAA, INA-PG, 71 pp. + Annexes (sous la direction de Ph. LETERME)
- LECHARNY A., JACQUES R., 1974** – Phytochrome et croissance des tiges ; variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de photoréception  
Physiol. vég., 12(4), 721-738
- LEE J.I., KAE B.M., KIM S.K., 1975** – Studies of a technique of the generation shortening for the promotion of breeding efficiency of rape oil improvement.  
1 – Influence of green plant vernalization on the shortening of days to flowering  
Res. Rep. of Off. Rur. Dev., Crop, 17, 69-76
- LEFORT-BUSON M., DATTEE Y., 1982** – Genetic studies of some agronomic characters in winter oil-seed rape (*Brassica napus* L.).  
I – Heterosis  
Agronomie, 2(4), 315-322
- LERIN J., 1982** – Effets de la pollinisation entomophile sur le colza dans une expérience en cage  
Agronomie, 2(3), 249-256
- LESAOUT M., 1982** – Etude en serre des variations de vitesse de croissance et de développement du Colza d'hiver en phase végétative  
Mémoire de DAA, INA-PG, 65 pp. + Annexes (sous la direction de Ph. LETERME)
- LETOUZE R., 1972** – Phytochrome et croissance des bourgeons axillaires chez *Salix babylonica* L.  
C.R. Acad. Sci. PARIS, 275, 2663-2666
- MACIEJEWSKA U., MALESZEWSKI S., KACPERSKA-PALACZ A., 1974** – Effect of cold hardening on the carbon photosynthetic metabolism in rape leaves  
Bull. Acad. Polon. Sci., 22(7/8), 513-517
- MAJOR D.J., 1975** – Stomatal frequency and distribution in rape  
Can. J. Plant. Sci., 55, 1077-1078
- MAJOR D.J., 1977** – Influence of seed size on yield and yield components of rape  
Agron. J., 69(4), 541-543
- MAJOR D.J. BOLE J.B., CHARNETSKI W.A., 1978** – Distribution of photosynthates after  $^{14}\text{CO}_2$  assimilation by stems, leaves and pods of rape plants  
Can. J. Plant. Sci., 58, 783-787
- MARGARA J., 1963** – Devernalisisation des bourgeons axillaires de la tige florifère du colza consécutive à une inhibition par corrélation de longue durée  
C.R. Acad. Sci., PARIS, 257, 743-746
- MARGARA J., 1964** – Maintien des bourgeons de la base de la tige florifère à l'état végétatif in vitro chez *Beta vulgaris* L. et *Brassica napus* L.  
C.R. Acad. Sci., PARIS, 257, 4787-4790
- 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 de Docteur Ingénieur, INA-PG, 274pp
- MEADLEY J.T., MILBOURN G.M., 1971** – The growth of vining peas.  
III – The effect of shading on abscission of flowers and pods  
J. Agric. Sci., Camb., 77, 103-108
- MENDHAM N.J., SHIPWAY P.A., SCOTT R.K., 1981-a** – The effects of delayed sowing and weather on growth, development and yield of winter oil-seed rape (*Brassica napus* L.)  
J. Agric. Sci., Camb. 96, 389-415
- MENDHAM N.J., SHIPWAY P.A., SCOTT R.K., 1981-b** – The effect of seed size, autumn nitrogen and plant population density on the response to delayed sowing in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.)  
J. Agric. Sci., Camb., 96, 417-428

- MESQUIDA J., RENARD M., 1979** – Résultats préliminaires sur la pollinisation du Colza d'hiver mâle stérile et les modalités de production de semences hybrides  
Inf. Techn. CETIOM, 65, 3-14
- MIGINIAC E., 1974** – Quelques aspects morphologiques, physiologiques et biochimiques de la dominance apicale  
Physiol. vég., 12(4), 689-720
- MILLET B., 1970** – Analyse des rythmes de croissance de la fève (*Vicia faba*)  
Thèse de Doctorat, Univ. BESANCON (132 pp. + Planches)
- MILTHORPE F.L., MOORBY J. 1979** – An introduction to crop physiology  
Camb. Univ. Press, 2nd Ed., 244pp
- MINGEAU M., 1974** – Comportement du Colza de printemps à la sécheresse  
Inf. Techn. CETIOM, 36, 1-12
- MINGEAU M., ROBELIN M., 1981** – Résultats concernant le comportement photosynthétique du colza en hiver  
Non publié
- MORGAN D.G., KEILLER D.R., PRYNNE A.O., 1983** – Control of flower and pod development in oil-seed rape (*Brassica napus* L.)  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS. T 1, 110-115
- MORICE J., 1979** – Variétés et sélection  
Cultivar, 119, 41-43
- MOULE G., 1972** – Phytotechnie spéciale  
T. III – Plantes sarclées et diverses  
La Maison Rustique, 252pp.
- NAVARRO-GARZA H., 1984** – L'analyse des composantes du rendement du maïs. Application à l'étude de la variabilité du rendement dans une petite région  
Thèse de Docteur Ingénieur, INA-PG, 238 pp. + Annexes
- NITSCH A., 1974** – Untersuchungen zur Physiologie der Stoffeinlagerung in reifen Rapssamen  
Proceed. 4 Internat. Rapskong., GIESSEN, 109-117
- NUR I.M., 1971** – Different methods for determining leaf area of some oil crops  
J. Agric. Sci., Camb., 77, 19-24
- PATE J.S., SHARKEY P.J., ATKINS C.A., 1977** – Nutrition of a developing legume fruit. Fonctionnal economy in terms of carbon, nitrogen, water  
Plant. Physiol., 59, 506-510
- PECHAN P.M., BASHFORD J.M., MORGAN D.G., 1980** – The use of radiography in studies of pod growth in oil-seed rape (*Brassica napus* L.)  
J. Agric. Sci., Camb., 95, 25-27
- PICARD C., 1968** – Aspects et mécanismes de la vernalisation  
Coll. monog. Bot. et Physiol. vég. MASSON, 126pp.
- PIGEAIRE A., 1984** – Elaboration des composantes du rendement chez le soja de type indéterminé (cv Hodgson et Kingsay)  
Thèse de Docteur Ingénieur, Inst. Nat. Polytech., TOULOUSE, 110 pp. + Annexes
- POUZET A., RAIMBAULT J., ESTRAGNAT A., GOSSE G., 1983** – Analyse de la croissance automnale du Colza d'hiver, variété Jet Neuf : influence de la date de semis, de la densité de semis et de l'apport d'azote à l'automne  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS. T 1, 699-713
- PUECH J., BONNAL J.M., HERNANDEZ M., 1976** – Influence de la concurrence intra-spécifique sur les modalités de la fructification d'un soja (*Glycine max* L. Merrill) à floraison de type indéterminé  
C. R. Acad. Sci., PARIS, 282(2), 919-922
- PUECH J., BONNAL J.M., HERNANDEZ M., 1977** – Observations sur l'importance de l'avortement des organes fructifères du soja (*Glycine max* L. Merrill) placé dans différentes conditions écologiques  
C.R. Acad. Sci., PARIS, 284(2), 2343-2346
- PUECH J., HERNANDEZ M., SALVY J., 1979** – Evolution et adaptation de la fructification du soja (*Glycine max* L. Merrill). Analyse des composantes du rendement  
Inf. Techn. CETIOM, 64, 3-19
- QUINBY J.R., 1973** – The genetic control of flowering and growth in sorghum  
Adv. Agron., 25, 125-162
- RAHMAN L., BECHYNE M., 1972** – Variability in seed weight, oil content and specific gravity as influenced by seed, pod and branch position on the plant of *Brassica carinata*  
Oléagineux, 27(6), 315-319
- REMY J.C., MARIN-LAFLECHE A., 1974** – L'analyse de terre : réalisation d'un programme d'interprétation automatique  
Ann. agron., 25(4), 607-632
- RENARD M., MORICE J., DARROZES G., 1983** – Utilisation des rétrocroisements pour la sélection de variétés de colza à faible teneur en glucosinolates et résistantes à *P. lingam*  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS. T 1, 546-551
- RICHARD J.F., 1969** – La validation des hypothèses in « La Méthode expérimentale en Psychologie »  
Bull. de Psychologie, PARIS, 276 XXII, 9-13, 1968-69, p. 571-576
- RICHARDS F.J., SCHWABE W.W., 1969** – Phyllotaxis : a problem of growth and form. In : « Plant Physiology » : a treatise (vol. VA), 77-116. Steward Ed.
- ROBELIN M., 1969** – Rapports entre augmentation de poids sec et transpiration en conditions de sécheresse  
C.R. Acad. Sci., PARIS, 254, 718-720

- ROBELIN M., TRIBOI A.M., 1983** – Assimilation nette d'une culture de Colza d'hiver au cours du cycle de végétation sous l'influence de l'environnement climatique, de la densité du peuplement et de la fertilisation azotée  
6ème Congrès International sur le Colza, PARIS.  
T 1, 98-103
- ROLLIER M., 1974** – Influence des facteurs climatiques sur le rendement du Colza d'hiver  
Proceed. 4. Internat. Raspkongress, GIESSEN, 141-146
- ROLLIER M., FERRIF J.P., 1969** – Le colza et le soufre  
Oléagineux, 8/9, 1-8
- SCOTT R.K., OGUNREMI E.A., IVINS J.D., MENDHAM N.J., 1973** – The effect of fertilizers and harvest date on growth and yield of oil-seed rape sown in autumn and spring  
J. Agric. Sci., Camb., 81, 287-293
- SEBILLOTTE M., 1970** – Successions culturales, semailles, travail du sol  
Rapport général J. internat. sur le Colza, PARIS.  
7-63
- SEBILLOTTE M., 1974** – Agronomie et agriculture : essai d'analyse des tâches de l'agronome  
Cah. ORSTOM, Série Biol., 34, 3-25
- SEBILLOTTE M., 1978** – Itinéraires techniques et évolution de la pensée agronomique  
C.R. Acad. Agric. Fr., 64, 906-914
- SEBILLOTTE M., 1979** – Cours polycopié d'Agronomie, INA-PG, T. 2
- SEBILLOTTE M., 1980** – An analysis of yield elaboration in wheat  
in : « Wheat, technical monograph », CIBA-GEIGY, 25-32
- SHIPWAY P.A., 1981** – Factors controlling yield of oil-seed rape (*Brassica napus* L.)  
Ph. D Thesis, Univ. NOTTINGHAM, 211 pp.
- SKENE K.G.M., 1975** – Cytokinin production by roots as a factor in the control of plant growth  
In : « The development and function of roots », 365-396. Academic Press
- SVIHRA J., TOTH P.B., 1975** – The growth production process of winter rape (*Brassica napus* L.) in the conditions of Southern Slovakia  
Rostlinna Vyroba, 21(9), 923-928
- SWANSON C.A., HODDINOTT J., 1978** – Effect of light ontogenic stage of sink strength in bear leaves  
Plant Physiol., 62, 454-457
- TANAKA A., FUJITA K., 1979** – Growth, photosynthesis and yield components in relation to grain yield of the field bean  
J. Fac. Agr., HOKKAIDO Univ., 59(2), 145-238
- TARDIEU F., 1984** – Etude au champ de l'enracinement du maïs. Influence de l'état structural sur la répartition des racines. Conséquences sur l'alimentation hydrique  
Thèse de Docteur Ingénieur, INA-PG, 232 pp.  
+ Annexes
- TASEI J.N., 1978** – La floraison du colza et son butinage par les abeilles  
Inf. Techn. CETIOM, 60, 11-20
- TAYO T.O., 1973** – The analysis of the physiological basis of yield in oil - seed rape (*Brassica napus* L.)  
Ph. D Thesis, Univ. CAMBRIDGE, 166 pp.
- TAYO T.O., 1977** – Effect of flower or pod removal on the performance of Soya beans (*Glycine max* L. Merrill)  
J. Agric. Sci., Camb., 89, 229-234
- TAYO T.O., MORGAN D.G., 1975** – A quantitative analysis of the growth, development and the distribution of assimilates in oil-seed rape (*Brassica napus* L.)  
J. Agric. Sci., Camb., 85, 103-110
- THORE H., 1982** – Le point sur l'Observatoire Colza  
Note N° 1 « L'observatoire Colza », SER CETIOM
- THORE H., 1984-a** – Observatoire Colza, Campagne 1982-83  
Doc. CETIOM
- THORE H., 1984-b** – Observatoire Colza. Premiers résultats de la campagne 1983-84.  
Sous-Comité Culture CETIOM, PARIS, novembre 1984
- THORNE J.H., KOLLER H.R., 1974** – Influence of assimilate demand on photosynthesis and carbohydrate level of soybean leaves  
Plant. Physiol: 54, 201-207
- THURLING H., 1974-a** – Morphophysiological determinants of yield in rapeseed (*Brassica campestris* and *Brassica napus* L.)  
I – Growth and morphological characters  
Aust. J. Agric. Res., 25, 697-710
- TITTONEL E.D., DESPLANTES G., GRANGERET I., PINOCHET X., 1982** – Modifications morphologiques d'un bourgeon de colza (*Brassica napus* L.) au cours de la formation des ébauches de fleurs  
Inf. Techn. CETIOM, 79, 15-24
- VAN STEVENINCK R.F.M., 1957** – Factors affecting the abscission of reproductive organs in yellow lupins (*Lupinus luteus* L.)  
I – The effect of different patterns of flower removal  
J. of experim. Botany, 8, 373-381
- VAN STEVENINCK R.F.M., 1958** – Factors affecting the abscission of reproductive organs in yellow lupins (*Lupinus luteus* L.)  
II – The effects of growth substances defoliation and removal of lateral growth  
J. of experim. Botany, 9, 372-383

**VOSKERUSA J., 1970** – Quelques conclusions sur les techniques culturales et la nutrition du Colza d'hiver  
J. internat. sur le Colza, PARIS, 82-83

**VULLIOUD P., 1972** – Influence des techniques de récolte sur le rendement et la qualité du colza  
Rev. Suisse Agric., 4(3), 107-109

**WARREN-WILSON J., 1972** – Control of crop processes  
In : « Crop Processes in Controlled Environments », 7-30. Academic Press

**WILLIAMS R.F., 1975** – The shoot apex and leaf growth  
Cambridge University Press, 256 pp.

**WILLIAMS I.H., INGRID H., 1978** – The pollination requirements of swede rape (*Brassica napus* L.) and of a turnip rape (*Brassica campestris*)  
J. Agric. Sci., Camb., 91, 343-348

**de WIT C.T., van LAAR H.H., van KEULEN H., 1979** – Physiological potential of crop production  
In : « Plant Breeding Perspectives », 47-81  
Sneep, Hendriksen Ed., WAGENINGEN

## ANNEXE I

**CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT DU COLZA D'HIVER  
DU SEMIS A LA FLORAISON :  
ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE**

Le colza appartient à l'importante famille des Brassicacées, qui contient une centaine d'espèces (BAILEY, 1961). C'est une espèce amphidiploïde (*Brassica napus* var. *oleifera*), issue de l'hybridation de *Brassica oleracea* (le chou) avec *Brassica campestris* (la navette) (MOULE, 1972).

### 1 – LA PERIODE AUTOMNALE

Elle débute par la phase de germination-levée et s'achève par l'initiation florale

#### a - LA GERMINATION ET LA LEVEE

Selon ROLLIER (1974), la durée moyenne entre le semis et la levée, exprimée en somme de degrés-jours est de 175 d.j., et est susceptible de varier dans de grandes proportions (coefficient de variation de 27 %), en fonction des conditions de milieu et de situation des graines dans le sol.

Un autre facteur important de variation de cette durée est la plus ou moins grande vitesse de germination des graines selon leurs caractéristiques propres.

Ainsi, taille et vitesse de germination apparaissent corrélées positivement (MAJOR, 1977 ; MENDHAM et al, 1981-b). Un autre critère susceptible d'intervenir est le degré de maturité de la graine ; JAUZEIN (1979), travaillant sur une autre crucifère, la moutarde, constate que les graines les plus mures germent notablement plus vite que les graines moins avancées. Il est probable que cette observation puisse être faite sur colza, bien que nous n'en ayons pas trouvé trace dans la bibliographie.

#### b - La phase Levée – Initiation florale

Durant cette phase, le bourgeon terminal de la plante forme de façon rythmique des primordia foliaires et des ébauches d'entre-nœuds. Simultanément, ou quelque temps après l'initiation du primordium foliaire, apparaît un bourgeon (TITTONEL et al, 1982). Une fois formé, celui-ci fonctionne comme bourgeon terminal. Le rythme d'émission des primordia foliaires constitue le **plastochrone** (BOUREAU, 1954 ; BUIS et BARTHOU, 1981). La variabilité est mal connue chez le colza, contrairement à d'autres espèces comme le chrysanthème (RICHARDS et SCHWABE, 1969), le lin (WILLIAMS, 1975), le pois (BERNARD et NEVILLE, 1978, cités par BUIS et BARTHOU, 1981) ou le soja (BUIS et BARTHOU, 1981). Ces auteurs constatent, soit une accélération de la vitesse de formation des primordia foliaires avec l'âge (chrysanthème, lin), soit un ralentissement (pois), soit une stabilité (soja). A ces évolutions du plastochrone intrinsèques à la plante, s'ajoutent des fluctuations en fonction de la vitesse de croissance en matière sèche (RICHARDS et SCHWABE, 1969 ; WARREN-WILSON, 1972 ; PIGEAIRE, 1984).

Une fois formées, les primordia foliaires grandissent pour finalement former des feuilles efficaces sur le plan

photosynthétique. La cadence d'apparition de ces feuilles constitue le **plastochrone** apparent ou **phyllochrone** (GOODCHILD, 1968, cité par MILLET, 1970).

On connaît peu de choses concernant la variabilité du phyllochrone : il semble qu'il y ait un effet de l'espèce très marqué. Ainsi chez le blé tendre d'hiver, le phyllochrone s'avère très stable, même dans des conditions de croissance très défavorables (MASLE-MEYNARD, 1980) : dans ce cas, le nombre de feuilles de la plante constitue une véritable horloge de temps biologique. Il n'en est pas de même pour d'autres espèces : les phyllochrones du maïs (NAVARRO, 1984 ; TARDIEU, 1984), de la betterave sucrière (HUMPHRIES, 1966 ; BENKHIRA et FERRE, 1983) apparaissent variables en fonction des conditions de croissance. LE SAOUT, travaillant sur du colza d'hiver, arrive à des conclusions identiques.

Plastochrone et phyllochrone sont exprimés en somme de degrés-jours afin d'intégrer l'effet de variations de températures (DURAND, 1967). En France, on a considéré longtemps que les phénomènes de croissance et de développement ne sont appréciables qu'au-delà de 6° (Rapports d'activité CETIOM). Aujourd'hui, suite à un certain nombre de travaux (HODGSON, 1978-b), il est de plus en plus fréquent de faire la sommation des températures en base 0 (Rapports d'activité CETIOM, 1982).

Le développement que nous venons de décrire se poursuit jusqu'à l'initiation florale du bourgeon terminal. A cette date, le nombre maximum de feuilles de la plante est fixé : certaines d'entre elles sont déjà efficaces photosynthétiquement, les autres restent « en stock » au niveau de l'apex. Ces dernières se déploieront ultérieurement et constitueront une part importante des organes foliaires au printemps.

La croissance en matière sèche, durant la période automnale, présente trois phases (POUZET et al, 1983) : **une première**, durant environ 400 degrés-jours, pendant laquelle la croissance est très faible ; **une deuxième**, où la croissance est active et dépend essentiellement de la quantité de rayonnement intercepté par les plantes : ces auteurs notent une efficacité de l'énergie de l'ordre de 1,8 g de matière sèche produite par mégajoule de rayonnement photosynthétiquement actif capté par les feuilles. Cette efficacité est comparable à celle calculée pour d'autres espèces, telles la luzerne ou la fétuque (GOSSE et al, 1983). Il apparaît donc, d'après ces résultats, que les facteurs de croissance comme l'azote ne jouent sur celle-ci que par le biais d'une modification des surfaces foliaires et non du taux d'assimilation nette.

ROBELIN et TRIBOI (1983) parviennent à une conclusion du même ordre en considérant l'assimilation nette de peuplements de colza au printemps. Ils mentionnent cependant que l'insuffisance du métabolisme azoté abaisse très rapidement, mais de façon temporaire, l'assimilation nette à l'unité de surface foliaire.

On sait mal, si ces deux phases de croissance correspondent à des mécanismes biologiques différents, ou bien à l'extériorisation d'un modèle de croissance de type exponentiel où l'on aurait, au début, une période pendant laquelle la croissance serait très lente, puis une seconde où elle serait très active.

Une troisième phase, enfin, se manifeste à la fin de l'automne, marquée par un ralentissement progressif de la croissance indépendant de l'énergie interceptée, et lié, semble-t-il, à la diminution de la température. MENDHAM et al (1981-a) constatent effectivement ce phénomène et parlent de « dormance », induite par les faibles températures. Cette caractéristique serait typique des cultivars européens, ne se retrouvant ni chez les cultivars de printemps, ni chez ceux d'origine asiatique.

Durant l'automne, deux phénomènes supplémentaires peuvent survenir. Il s'agit, tout d'abord, de l'élongation des premiers entre-nœuds de la tige principale, que l'on rencontre principalement dans les parcelles très denses. En effet, cette élongation est induite par des conditions de compétition intense entre plantes pour la lumière. Ce phénomène paraît régulé par le phytochrome (LETOUZE, 1972 ; LECHARNY et JACQUES, 1974 ; KACPERSKA-PALACZ et al, 1975) et inhibé par les fortes intensités lumineuses. Second processus éventuel : la chute des feuilles. Elle est variable et semble dépendre essentiellement des conditions nutritionnelles : DIEPENBROCK (1981) souligne l'effet négatif de l'azote sur la sénescence des feuilles. Il est probable par ailleurs, comme cela a été montré sur d'autres espèces, que des stress hydriques occasionnent des mortalités précoces de feuilles (FINCH-SAVAGE et ELSTON, 1976).

Parallèlement à la croissance et au développement aériens, s'étend le système racinaire. Selon MENDHAM et al (1976-a), la matière sèche racinaire est de l'ordre du cinquième de la matière sèche aérienne à la fin de l'automne. Ce rapport apparaît relativement stable, même pour une gamme de variation de la densité de peuplement de 50 à 200 pieds/m<sup>2</sup> (KRUZELA, 1977).

Le système racinaire du colza doit être considéré selon deux points de vue.

Tout d'abord le pivot, qui présente de vastes tissus parenchymateux (BRUNIN, 1972) susceptibles d'être le lieu d'accumulation de réserves glucidiques (JOLIVET, 1969). Cette caractéristique est typique des végétaux qui restent à l'état de rosette pendant la vie à basse température (PICARD, 1968).

Ensuite, les racines secondaires d'exploration du milieu : elles sont insérées sur le pivot et vont assurer le prélèvement des substances nécessaires à la plante.

Aux caractéristiques de croissance et de développement, il faut ajouter les caractéristiques chimiques des plantes. Le taux de matière sèche, de sucre (résultats cités par SEBILLOTTE, 1970) : de protéines solubles, ainsi que des modifications des activités des enzymes du groupe des peroxydases (KACPERSKA-PALACZ et ULIASZ, 1974) sont des critères susceptibles d'interférer sur la résistance au froid de l'hiver des plantules, en plus de l'élongation plus ou moins grande des hypocotyles. Il faut ajouter, par ailleurs, la quantité d'azote, sous forme nitrique, présent dans la plante. Le colza est, en effet, une plante capable d'accumuler dans les feuilles de l'azote non métabolisé quand les disponibilités en cet élément sont importantes dans le milieu (GRIFFITH et JOHNSTON, 1961). Cet azote minéral peut être métabolisé ultérieurement à un moment où les fournitures par le milieu sont insuffisantes pour satisfaire les besoins de la plante (Mme BLANC, communication personnelle).

## 2 - L'INITIATION FLORALE ET LA PERIODE HIVERNALE

### a - L'initiation florale

Le passage à l'état reproducteur nécessite l'action des basses températures (CHOUARD, 1960), mais la quantité de froid nécessaire est difficile à préciser. Selon RUDORF et STELZNER (cités par MOULE, 1972), quarante jours de température moyenne, inférieure à 10°C, sont suffisants, mais un certain nombre de travaux montrent que cette norme ne s'applique pas à toutes les situations.

Tout d'abord, il est possible qu'il existe une période juvénile. HODGSON (1978-a) constate que les semences ne se vernalisent pas et MENDHAM et al (1981-a), sur le cultivar VICTOR, précisent que la plante doit avoir au moins douze primordia foliaires pour être inductible. En revanche, LEE et al (1975) parviennent à vernaliser des semences.

Par ailleurs, l'état de croissance des plantules influe sur leur sensibilité au froid. Chez le chou fourrager, le niveau de froid nécessaire à l'induction florale diminue quand la taille de la plante augmente (BASSLER et MARTIN, 1969). PICARD (1978), QUINBY (1973) remarquent que bon nombre d'espèces ne sont vernalisables qu'à l'état feuillé. EVANS et GOBASHI (1983) notent qu'une défoliation des plantes de colza retarde de façon importante leur initiation florale.

Il apparaît donc que les paramètres de l'initiation florale sont mal connus. Les techniques de vernalisation employées par les sélectionneurs restent le fruit de démarches empiriques : RENARD et al (1983) considèrent qu'il faut huit semaines à 4°C pour vernaliser des plantules de colza à 100 %.

La propagation au sein de la plante de l'état reproducteur obéit à des règles inconnues. MARGARA (1963) observe que les bourgeons de la base de la plante restent végétatifs ou avortent. Lors de l'ablation du bourgeon terminal, ils ne deviennent reproducteurs que s'ils reçoivent depuis d'autres parties de la plante un stimulus particulier (MARGARA, 1964).

### b - Le comportement du colza en hiver

Du fait des basses températures, la croissance est très ralentie : on parle d'« arrêt de végétation ».

Cependant, l'assimilation nette du peuplement de colza n'apparaît pas nulle, même pour des températures de l'ordre de 0°C. Il faut donc penser qu'il existe une certaine quantité d'assimilats, dirigée vers les parties souterraines (pivot) et consommée sous forme respiratoire par l'organogénèse. On note d'ailleurs une adaptation du feuillage du colza au froid : l'optimum thermique de la photosynthèse est plus faible en hiver qu'au printemps (ROBELIN et TRIBOI, 1983). Cette adaptation progressive du feuillage confirme les résultats d'INANAGA et KUMURA (1979) qui notent qu'à surface foliaire constante, le taux d'assimilation de CO<sub>2</sub> d'un couvert de colza a tendance à augmenter en hiver.

MINGEAU et ROBELIN (1981) soulignent par ailleurs l'arrière-effet des conditions climatiques sur les performances photosynthétiques des plantes : le taux d'assimilation du CO<sub>2</sub>, pour un environnement et une surface foliaire donnés, diminue quand les journées précédant celle de la mesure sont particulièrement froides. Ces résultats sont à rapprocher de ceux de MACIEJEWSKA et al (1974), qui constatent que l'incorporation de gaz carbonique par des feuilles de colza ayant subi une température de 5° pen-

gant deux semaines, est de 70 % plus faible que celle de feuilles maintenues à une température de 20°C.

Durant l'hiver, en plus des modifications des caractéristiques photosynthétiques des feuilles, se modifie le niveau de surface foliaire. Les basses températures accélèrent la chute des feuilles, précédemment évoquée, qui commence par les feuilles les plus âgées. Les faibles intensités lumineuses de l'hiver, ainsi que le port en rosette des plantes renforcent ce phénomène : les feuilles les plus anciennes, en position basale dans le couvert, reçoivent une faible intensité lumineuse, qui peut s'avérer trop faible pour assurer le fonctionnement de la feuille, le CO<sub>2</sub> perdu par respiration étant élevé du fait de l'âge de l'organe considéré. De plus, BRAR et al (1972) notent sur deux cultivars de printemps, que le point de compensation pour la lumière du colza se situe à des niveaux d'énergie lumineuse assez élevés, de l'ordre de 4000 lux.

### 3 — DE LA REPRISE DE VEGETATION A LA FLORAISON

MENDHAM et al (1981-a) considèrent que le « début du printemps » pour le colza, correspond à la date à partir de laquelle la température moyenne journalière dépasse, de façon stable, 5°C.

Sur le plan de la croissance, la reprise se caractérise par une augmentation importante de la surface foliaire (TAYO, 1973 *inter alia*), qui se prolonge jusqu'au début de la floraison. Ce déploiement de la surface foliaire se fait par l'allongement des primordia foliaires formés à l'automne. Le phyllochrone de ces feuilles est beaucoup plus rapide que celui noté à l'automne (DEBEUF, 1981). Quelque temps après, la tige principale commence à s'allonger, puis un certain nombre de tiges latérales.

Si le plan du développement, les apex du bourgeon terminal et des bourgeons axillaires poursuivent leur organogénèse.

Durant cette période, la croissance est rapide et les besoins en éléments minéraux sont intenses (CETIOM, 1978). Une mention spéciale doit être faite à propos du soufre, pour lequel les besoins sont élevés : il n'est pas rare que des carences temporaires se manifestent au printemps (ROLLIER et FERRIF, 1969), perturbant le fonctionnement photosynthétique des plantes (HERATH et ORMROD, 1973). La matière sèche totale aérienne produite par le peuplement au début de la floraison s'avère un paramètre important pour l'obtention du rendement (VOSKERUSA, 1970), surtout dans le cas de semis tardifs (MENDHAM et al, 1981-a). Elle dépend des conditions printanières de croissance, mais aussi de l'état du peuplement à la reprise de végétation et de la longueur de la période Reprise de végétation — Début floraison. C'est essentiellement le climat de l'hiver qui modifie cette longueur en permettant des reprises plus ou moins précoces (SHIPWAY, 1981), la date du début floraison s'avérant relativement stable (MENDHAM et al, 1981-a).

### 4 — LA FLORAISON

La date de début floraison apparaît relativement stable. Pour une inflorescence donnée, la floraison commence par la fleur la plus vieille, c'est-à-dire la plus basse,

et se poursuit vers l'extrémité. Au sein de la plante, c'est l'inflorescence principale qui fleurit en premier, suivie, de façon régulière, par les ramifications axillaires de rang de plus en plus élevé (TAYO et MORGAN, 1975). La floraison dure de un à deux mois, le maximum de densité de fleurs ouvertes étant atteint en une dizaine de jours (TASEI, 1978). Si le début floraison des différents axes de la plante est relativement étalé, la fin floraison apparaît beaucoup plus brutale : MORGAN et al (1983) notent, sur deux cultivars de printemps (Maris haplona et Zollerngold) que la production de fleurs s'arrête en deux jours. Les déterminismes du début et la fin floraison et donc de la durée de la floraison, sont mal connus.

L'approvisionnement en assimilats (photosynthétats et azote) et en substances de croissance (cytokinines) joue un rôle important (MORGAN et al, 1983). L'apport d'azote ou l'application de cytokinines pendant la floraison l'allongent ; un stress hydrique la raccourcit (DEMBINSKI, 1970-b).

La transformation des fleurs en siliques suppose que la pollinisation et la fécondation s'opèrent en de bonnes conditions. WILLIAMS et INGRID (1978), LERIN (1982) soulignent l'aspect positif, tant sur le plan quantitatif que sur le plan qualitatif, de la visite des fleurs par des insectes pollinisateurs. Cependant MESQUIDA et RENARD (1979) pensent que cette présence n'est pas indispensable aux cultures traditionnelles de colza à fleurs hermaphrodites, le problème étant tout différent dans le cas de la production de semences hybrides F<sub>1</sub>, nécessitant l'utilisation de la stérilité mâle cytoplasmique. En effet, le colza s'auto-pollinise environ à 70 % (LEFORT-BUSON et DATTEE, 1982) et le vent suffit, dans la plupart des cas, à assurer les 30 % de pollinisation croisée. Les résultats divergents quant à l'utilité des insectes proviennent sans doute, comme le dit LERIN (1982), des conditions d'expérimentation : pour tester l'avantage lié à la visite des fleurs par les abeilles, les expérimentateurs installent des cages ayant un effet brise-vent important : de par leur présence, les plantes sont moins agitées, ce qui réduit la probabilité d'une auto-pollinisation ou d'une pollinisation anémophile.

Selon RENARD (communication personnelle), dans des conditions climatiques normales, la production de graines d'un peuplement de colza n'apparaît pas limitée par les phénomènes de pollinisation. En revanche, le froid peut perturber profondément la floraison : TORSELL et JOHANSSON (1983), cités par SEBILLOTTE en 1970, mentionnent la grande sensibilité au froid durant la floraison. De faibles gelées peuvent entraîner la mort des parties sexuelles femelles, notamment le style, ce qui provoque la coulure des fleurs.

Après fécondation, les ovaires évoluent en siliques. Lors de cette transformation, une importante diminution du nombre d'organes se manifeste : c'est l'avortement. Ceci correspond bien à un schéma général dans lequel c'est surtout au niveau du passage de la fleur au fruit que se réalise l'adaptation du potentiel de reproduction (exprimé par le nombre de fleurs) aux conditions du milieu. Ainsi, par exemple, chez le soja (PUECH et al, 1976, 1977 et 1979), ou chez le haricot (TANAKA et FUJITA, 1979), on constate que c'est le nombre de gousses par plante qui réagit le plus à des modifications du milieu

**ANNEXE 2**

**CONDITIONS PEDOCLIMATIQUES DES DIFFERENTS ESSAIS**

**MODALITES PRATIQUES DE L'OMBRAGE  
EN 1981 A GRIGNON**

**1 - CARACTÉRISTIQUES DES SOLS ET TECHNIQUES CULTURALES (Tab. 1)**

ESSAI	P.I.	DEF 1	OMB	DEF 2
Localisation année récolte	Dijon 1980	Grignon 1981	Grignon 1981	Grignon 1982
Caractéristiques des sols				
Argile ( $<2\mu$ )	39		21 - 23	
L.F. (2-20 $\mu$ )	27		20 - 27	
L.G. (20-50 $\mu$ )	26		42 - 46	
%(1) S totaux	2		8 - 12	
M.O.	3,1		2,1 - 2,4	
Calcaire total	2,7		3,0 - 11,0	
pH eau	7,4			
%(1) {	K <sub>2</sub> O 1 échangeable	0,46	0,25	
	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	0,33 (Dyer)	0,30 (Joret-Hébert)	
	MgO	0,21	0,40	
Techniques culturales	Précédent : Escourgeon 15/07- Brulage paille 16/07- Cover-crop + Cultipacker 15/08- Cover-crop 20/08- 173u P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> 290u K <sub>2</sub> O Canadien 25/08- Herse 31/08- Semis pneumat. écart.=0,42m JET NEUF (80 gr. par m <sup>2</sup> ) + Curater 31/08- 48u N 04/09- Désherbage TERRIDOX (3l/ha) 27/02- ISOLEMENT 27/02- 100u N 15/03- 130u N 15/04- EAU+AZOTE fréquents	Précédent : Orge de Printemps 04/08- Cover-crop 25/08- Cover-crop 07/09- 100u P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -100u K <sub>2</sub> O 08/09- Labour + Croskill 10/09- (Vibro+Rotoherse) x 3 Semis : JET NEUF 5kg/ha Ecartement : 0,22m Désherbage : ZULAN 25/02- 90u N 19/03- 90u N 30/03- Insecticide Application de l'ombrage du 27/04 au 28/05	Précédent : Blé d'hiver 21/08- Canadien 25/08- 150u P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> 150u K <sub>2</sub> O 17/09- Vibroculteur + Rotoherse Semis : JET NEUF (4kg/ha) Ecart. : 0,22m Désherbage:ZULAN 05/10- Insecticide 24/02- 120u N 25/03- 120u N 05/04- Insecticide	
Profondeur d'enraciment observé	Plus d'1,5 m	1 m	0,7 m	0,4 m

(1) : % et ‰ de la terre fine sèche

**TABLEAU 1 - Caractéristiques des sols et Itinéraires techniques dans les différents dispositifs.**

**2 – CONDITIONS CLIMATIQUES DECADAIRES DU DEBUT FLORAISON A LA RECOLTE (Tab. 2)**

		DIJON 1980			GRIGNON 1981			GRIGNON 1982		
		P	T	Rajt	P	T	Rajt	P	T	Rajt
Avril	3	2.9	9.5	145	7.7	6.8	161	0.5	9.2	194
Mai	1	16.9	12.2	124	33.1	10.9	99	32.6	7.8	139
	2	9	15.5	224	8.7	11.9	148	23	15.7	214
	3	56.4	15.1	198	41.7	13.9	122	27.9	15.4	219
Juin	1	8.6	18.8	185	6.2	15.8	148	11.8	20.5	234
	2	0	18.5	163	2.8	15.2	212	17	15.2	204
	3	-	-	-	40	12.3	156	30.2	16.2	196
Juillet	1	-	-	-	19.5	17.1	189	1.6	19.2	246
	2	-	-	-	10.2	16.5	168	30	21.2	235

TABLEAU II

P:Précipitations décadaires en mm  
 T:Température moyenne journalière en °C  
 Rajt:Rayonnement global décadaire en MJ/m<sup>2</sup>

Le numéro apres le mois indique la décade

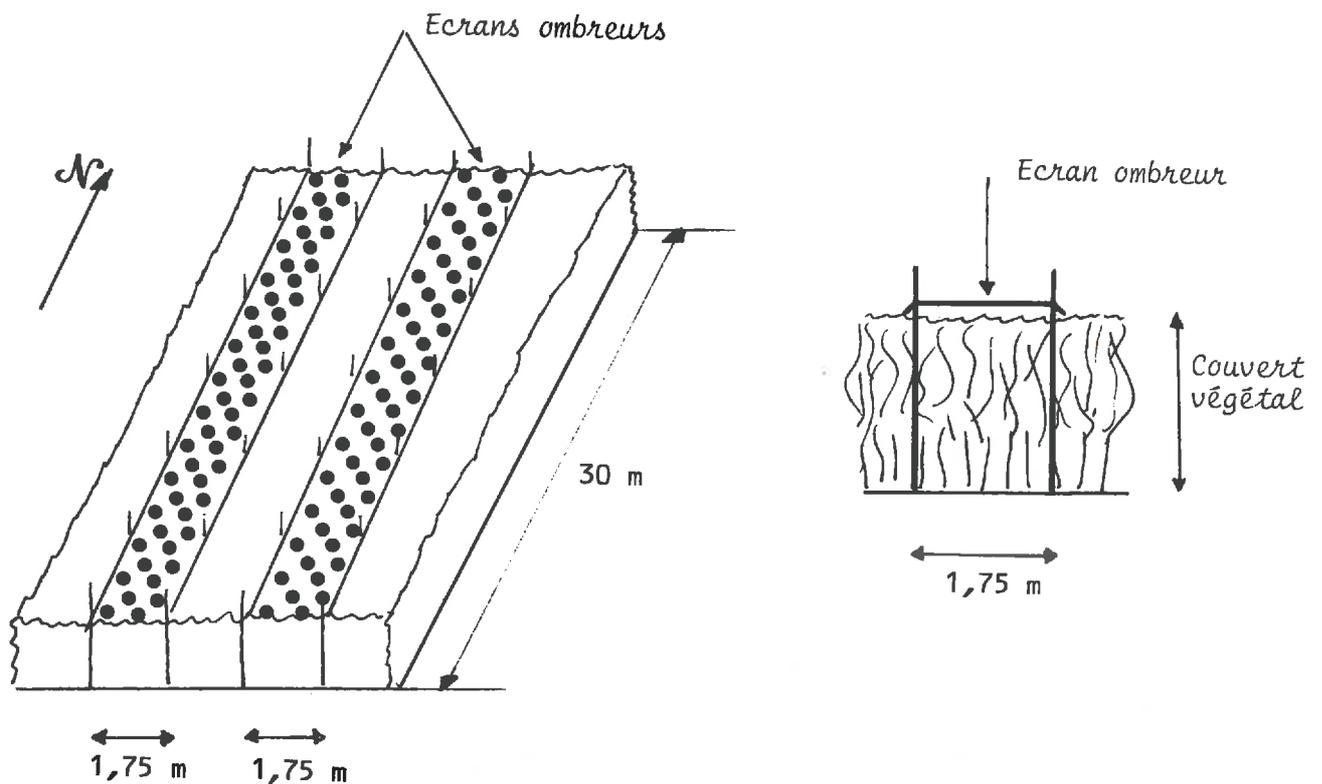
**3 – MODALITES PRATIQUES DE L'APPLICATION DES OMBRAGES**

Nous avons utilisé des écrans en matière plastique, interceptant 50 % du rayonnement incident.

Nous avons installé deux écrans ombreurs sur une surface totale de 105 m<sup>2</sup>. Ils étaient sans cesse maintenus

à environ 20 cm au-dessus de la végétation de façon à limiter l'incidence latérale du rayonnement. Ils étaient orientés nord-sud et nous n'avons pas pris en compte les 2 mètres de peuplements en bout sud de parcelles, susceptibles d'être éclairés à midi.

Les schémas ci-dessous présentent le dispositif.

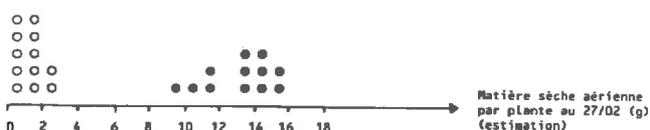
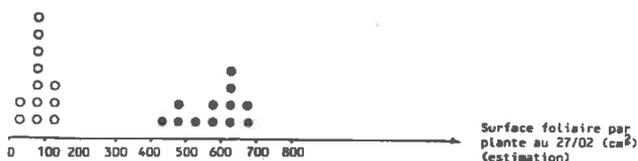
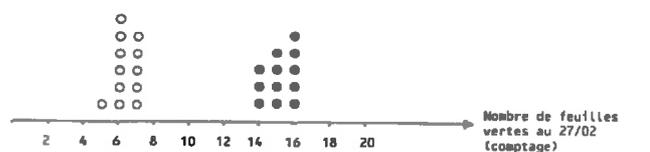


### ANNEXE 3

## CARACTERISTIQUES GLOBALES DES PLANTES ET PEUPELEMENTS UTILISES DANS LES DIFFERENTS ESSAIS

### 1 - PROTOCOLE «PIEDS ISOLES» - DIJON, 1980

a - Caractéristiques des pieds au moment de l'isolement (27/02) (Fig. 1)



- Gros pieds
- Petits pieds

FIGURE 1 - CARACTERISTIQUES DES PIEDS EN SORTIE D'HIVER (Dispositif P 1)

b - Différenciation, par l'azote, des pieds isolés

Deux niveaux d'alimentation azotée ont été appliqués au printemps : soit un témoin sans azote (O N), soit une dose de 227 unités, considérée comme non limitante (+ N) pour les plantes isolées.

Les observations concernant la croissance et le développement des siliques ont donc porté sur quatre catégories de pieds :

- . G<sub>1</sub> O N
- . G<sub>1</sub> + N
- . G<sub>2</sub> O N
- . G<sub>2</sub> + N

Les états des pieds, au début floraison, étaient considérablement différents. La fig. 2 présente les nombres de ramifications d'ordre 1 (directement insérées sur la tige

principale) ayant produit des siliques pour chaque catégorie.

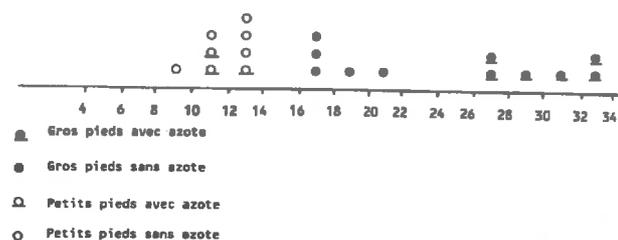


FIGURE 2 - NOMBRE DE RAMIFICATIONS PRODUCTIVES PAR PIED (Dispositif P 1)

### 2 - PROTOCOLE «DEFI 1» - GRIGNON, 1981

a - Caractéristiques à la récolte des pieds témoins et des pieds défoliés aux différentes dates (tab. 3)

b - Surface foliaire enlevée aux différentes dates de défoliation (moyenne par pied, en cm<sup>2</sup>).

D 1 (15/04) : 490 cm<sup>2</sup>

D 2 (07/07) : 730 cm<sup>2</sup>

D 3 (26/05) : 530 cm<sup>2</sup>

### 3 - PROTOCOLE «DEF 2» - GRIGNON, 1982

Caractéristiques de croissance moyenne des pieds témoins et défoliés (fig. 3).

### 4 - PROTOCOLE « OMBRAGE » - GRIGNON, 1981

Croissance du peuplement en fonction du temps et densité de peuplements (fig. 4 et 5)

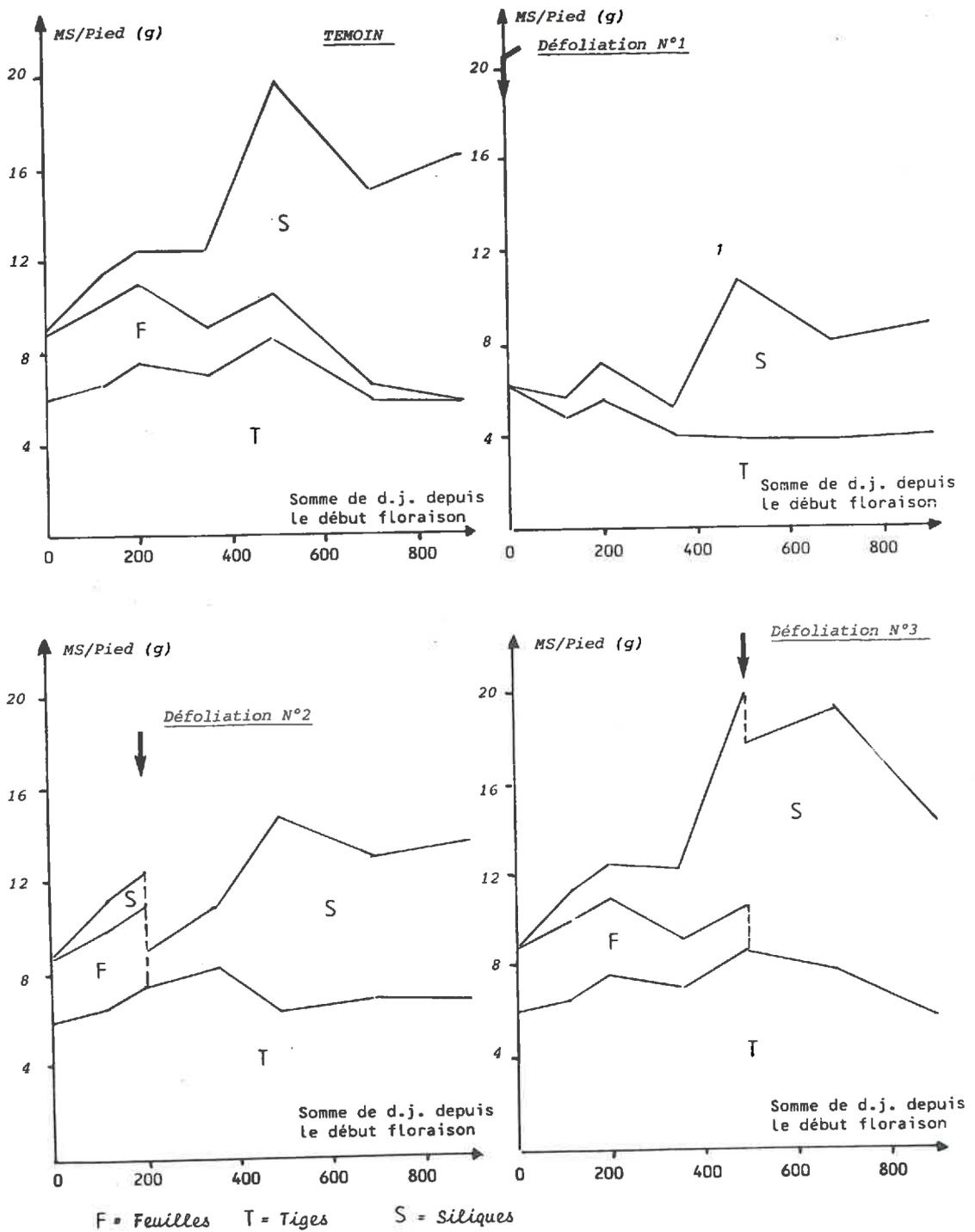


FIGURE 3 - CARACTERISTIQUES DE CROISSANCE MOYENNE DES PIEDS (Dispositif DEF 2)

	TÉMOIN			D1 15/04			D2 07/05			D3 26/05		
	N	S	CV	N	S	CV	N	S	CV	N	S	CV
(1) Nombre ROI prod./pied	6.4	1.1	0.18	4.3	0.9	0.21	5	0.8	0.15	5.8	1.8	0.3
(2) Nombre fleurs/pied	236	51	0.22	160.3	54.9	0.34	218.9	36.2	0.17	230.3	84.5	0.35
(3) Nombre SILIQ./pied	139	37	0.26	70.1	11.5	0.16	104.6	22	0.21	136	64.5	0.47
(4) MS VEG/pied	18.2	4.4	0.24	10	1.4	0.14	15.4	3.2	0.21	18.4	6.8	0.37
(5) MS GRAIN/pied	6.2	2.2	0.36	2.6	0.6	0.23	3.7	0.9	0.24	6	2.3	0.37
(6) MS TOT/pied	24.4	6.2	0.26	12.5	1.9	0.16	19.1	3.9	0.2	24.4	8.8	0.36
(7) Nombre de GRAINS/pied	1312	483	0.37	465	97	0.21	720	164	0.23	1328	527	0.4
(8) Hauteur totale	126	9.3	0.07	118	9.7	0.08	130	7.5	0.06	136	8.7	0.06
(9) MSIL/NF	0.59	0.06	0.11	0.47	0.12	0.25	0.48	0.06	0.12	0.55	0.08	0.14
(10) NG/SIL	9.4	2.6	0.27	6.7	1.16	0.17	6.9	1.02	0.15	10.3	2.8	0.27
(11) P 1000g	4.79	0.4	0.08	5.49	0.52	0.09	5.13	0.48	0.09	4.58	0.42	0.09
(12) H.J.	0.251	0.046	0.18	0.202	0.023	0.11	0.193	0.028	0.14	0.246	0.04	0.17

- (1) : Nombre de ramifications d'ordre I par pied  
(2) : Nombre de fleurs par pied  
(3) : Nombre de siliques par pied  
(4) : Matière sèche végétative par pied (g)  
(5) : Matière sèche de grain par pied (g)  
(6) : Matière sèche totale par pied (g)

- (7) : Nombre de grains par pied  
(8) : Hauteur finale (cm)  
(9) : Nombre de siliques par fleur  
(10) : Nombre de grains moyen par silique  
(11) : Poids de 1000 grains (g)  
(12) : Indice de récolte

- N : Rouenne par pied  
S : Ecart-type  
CV : Coefficient de variation

D1, D2, D3 : Dates des défoliations

TABLEAU III

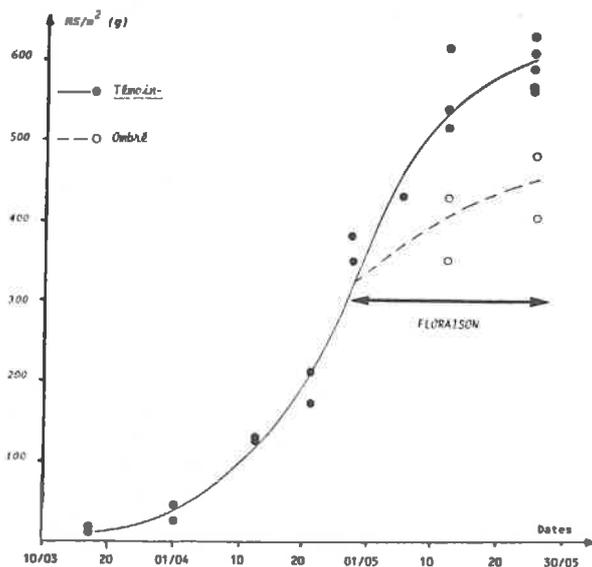


FIGURE 4 - CROISSANCE EN MATIÈRE SÈCHE EN FONCTION DU TEMPS (Dispositif OMB)

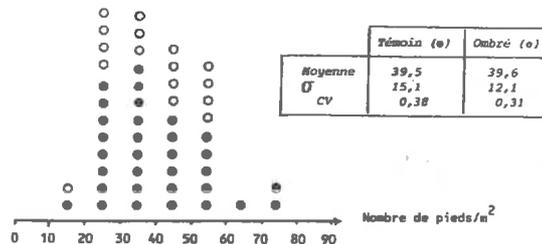


FIGURE 5 - DENSITES DE PEULEMENTS (Dispositif OMB)

## ANNEXE 4

### TECHNIQUES DE MESURE ET D'OBSERVATION

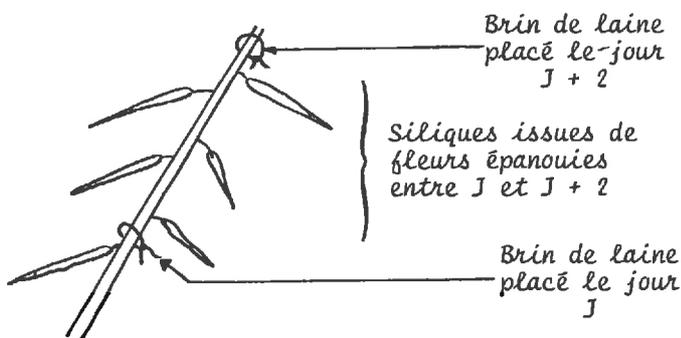
#### A – CONCERNANT LA VEGETATION

#### B – CONCERNANT LES CONDITIONS CLIMATIQUES

#### A – OBSERVATIONS ET MESURES RELATIVES A LA VEGETATION

##### 1 – DATES D'ANTHESE

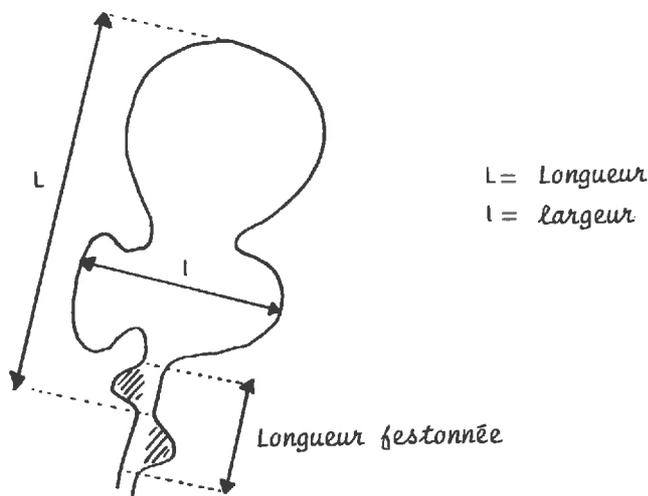
Pour déterminer la date d'anthèse des fleurs mères des siliques étudiées, nous avons utilisé la régularité de propagation de la floraison au long d'une tige : celle-ci progresse du bas de la tige vers le haut. Tous les deux ou trois jours, nous avons placé des brins de laine de couleur variée au niveau de la dernière fleur fleurie. Connaissant la correspondance entre couleur et date, il était possible de dater à un ou deux jours près, l'anthèse de la fleur mère de toute silique située entre deux brins de laine.



##### 2 – SURFACES INTERCEPTRICES DU RAYONNEMENT

###### Mesures au niveau de l'organe

Les surfaces de feuilles ont été estimées à partir de leurs dimensions : longueur et largeur. Deux cas se sont présentés selon la morphologie des feuilles.

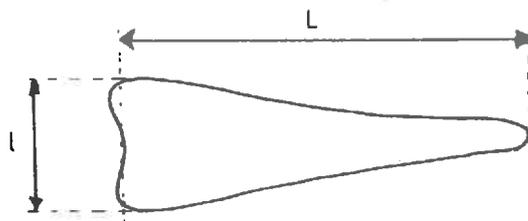


**Pour les feuilles découpées :** la longueur est mesurée depuis l'extrémité jusqu'à la base du limbe. Celle-ci est plus ou moins difficile à définir du fait des festons de limbe insérés sur le pétiole (en hachuré sur le schéma ci-contre). Nous avons alors considéré comme limite la demi-longueur de pétiole portant ces festons.

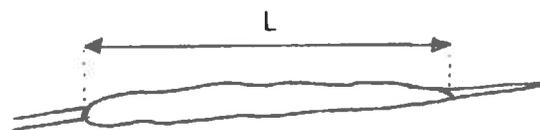
La largeur mesurée correspond à la largeur maximale de limbe.

Après mesure, un certain nombre de feuilles ont été planimétrées pour mesurer leur surface. La corrélation entre cette surface et le produit Longueur x Largeur (fig. 6) nous a servi pour estimer la surface de feuilles non détruites.

**Pour les feuilles lancéolées,** de forme triangulaire, nous avons procédé aux mesures comme indiqué sur le schéma ci-contre et, profitant de la forme triangulaire, nous avons calculé la surface par le demi-produit de la longueur par la largeur.

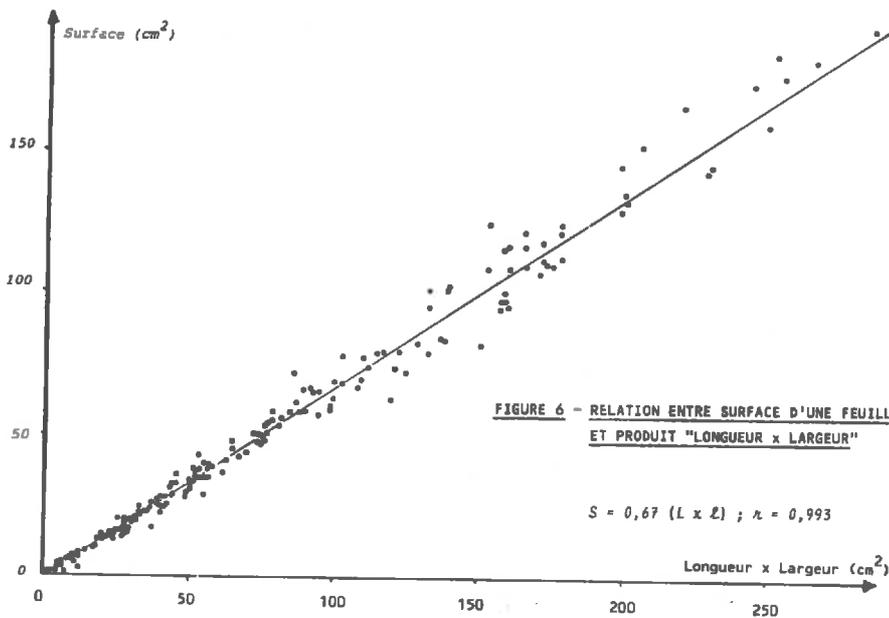


La surface projetée des siliques a été estimée par la mesure de la longueur et une corrélation établie entre cette longueur et la surface mesurée par planimétrie (fig. 7).



###### Mesures au niveau de la plante isolée (Protocole P I)

La surface foliaire des pieds isolés n'a pas été mesurée, mais estimée de façon ordonnée par la surface des feuilles de la tige principale. Nous avons fait l'hypothèse, sans la vérifier, que la surface foliaire totale des pieds se classait de la même façon que la surface totale des feuilles de la tige principale. Cette dernière surface a été estimée par sommation des surfaces de chacune des feuilles appréciée à partir de leur produit Longueur par largeur et d'un coefficient correspondant à la proportion de surface verte.



**Mesures au niveau de l'unité de surface de peuplement**

Deux techniques ont été utilisées :

a - Technique par pesée (Protocole OMBRAGE) (NUR, 1971)

Après prélèvement de la placette (généralement 0,56 m<sup>2</sup>), les limbes de feuilles sont séparés et pesés.

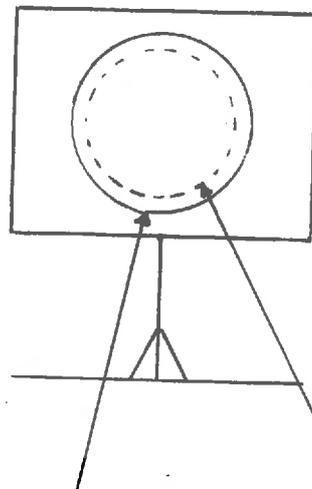
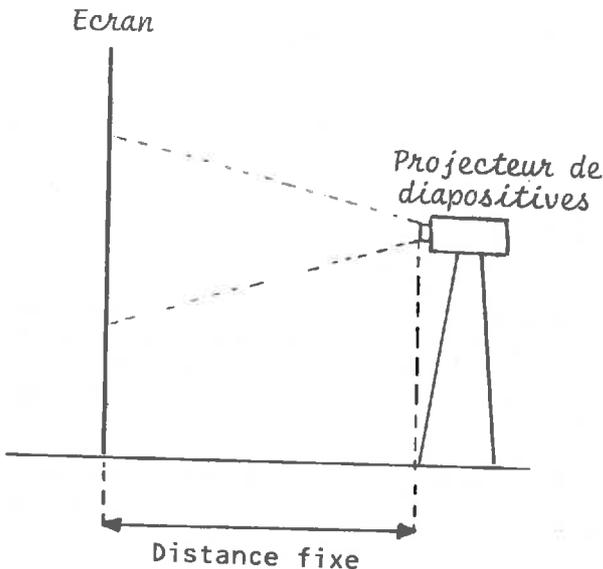
100 à 200 disques de 18 mm de diamètre sont prélevés de façon aléatoire dans ces limbes, ce qui permet d'estimer la surface massique moyenne (cm<sup>2</sup> de surface de limbe par gramme de matière sèche de limbe). La combinaison des valeurs de matière sèche totale de limbe et de surface massique moyenne permet de calculer la surface foliaire totale de la placette.

b - Utilisation des photos hémisphériques faites in situ (BONHOMME, 1976)

Les résultats de l'application de cette méthode ont été confrontés à ceux obtenus par la technique des pesées.

La correspondance est présentée dans la fig. 8.

L'interprétation des photos a été faite selon la méthode décrite ci-dessous.



Limite externe de la photo

Cercle correspondant à une hauteur de visée de 35°

Le cercle correspondant à une hauteur de visée de 35° a été découpé en 400 secteurs.

La porosité du couvert (en %) pour une hauteur de visée de 35° a été estimée par le nombre de secteurs où le ciel était visible, divisé par 4.

**3 - CRITERES DE CROISSANCE**

• **Matières sèches** : Elles ont été déterminées par pesée après étuvage à 105°, pendant 24 heures.

• **Longueur des siliques**. La longueur mesurée correspond à la partie contenant les grains : le « bec » de la silique n'a pas été pris en compte.

**B - MESURES CONCERNANT LA METEOROLOGIE. (tab. 4)**

Deux méthodes d'évaluation du rayonnement global ont été utilisées.

• **Mesure directe** : Nous avons utilisé les données obtenues à la Minière, qui d'après GOSSE (communication personnelle) apparaissent valables pour le site de GRIGNON.

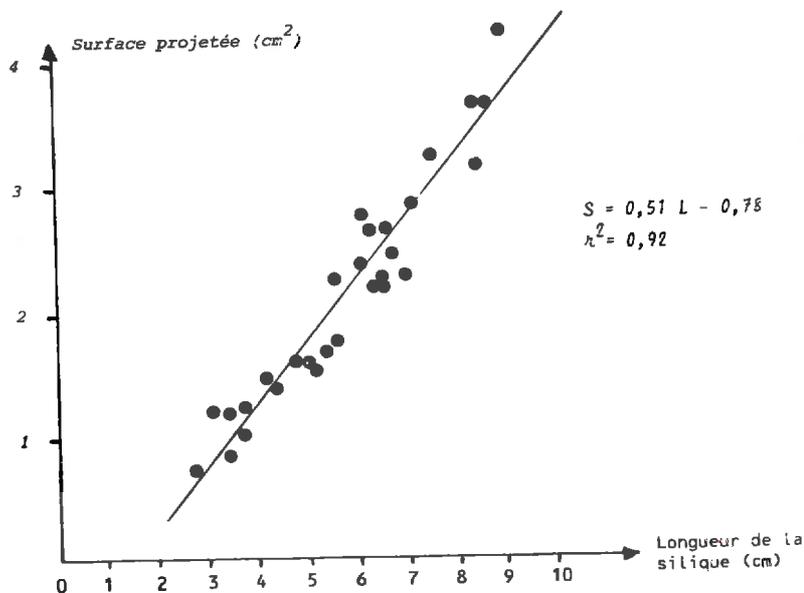
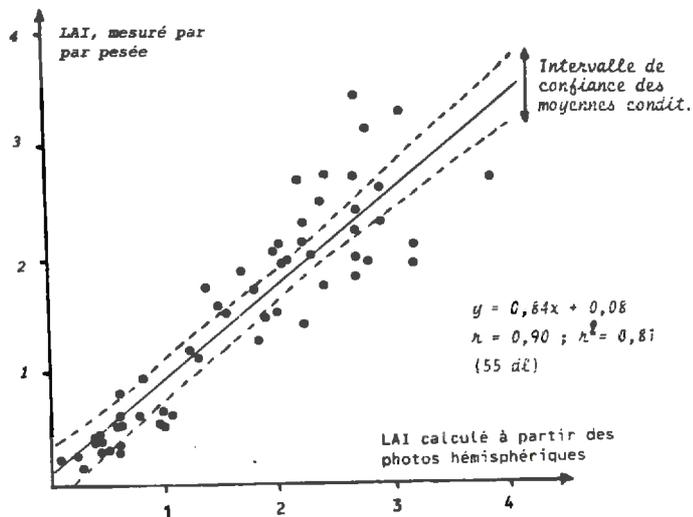
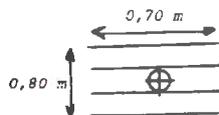


FIGURE 7 - RELATION ENTRE LONGUEUR ET SURFACE PROJETEE DES SILIQUES



1 point : 1 placette de 0,56 m<sup>2</sup>

1 photo/placette, placée au centre



2 photos ont été prises au niveau de chaque placette suivie de façon non destructive afin de diminuer l'imprécision de la mesure

FIGURE 8 - CORRESPONDANCE ENTRE INDICES FOLIAIRES OBTENUS PAR PESEE ET PAR CALCUL A PARTIR DES PHOTOS HEMISPHERIQUES

. Evaluation par le calcul : Nous avons utilisé la formule de TURC :

$$I_g = I_{gA} (0,18 + 0,62 h/H), \text{ où } \cdot$$

- $I_{gA}$  = Rayonnement global en dehors de l'atmosphère variable selon la latitude et la date
- $H$  = Durée astronomique du jour, variable selon la latitude et la date
- $h$  = Durée d'insolation réelle.

Nous avons corrigé la valeur du rayonnement global ainsi déterminée en la multipliant par 1,3, conformément à la relation obtenue entre rayonnements globaux calculés et mesurés sur des mêmes journées présentée dans la fig. 9.

Dans le cadre du protocole « ombrage », nous avons divisé par 2 le niveau du rayonnement global et avons considéré que le régime des températures n'était pas perturbé par l'écran (FISCHER, 1975).

	Dijon	Grignon 81	Grignon 82
Précipitations	Station météo de Dijon	Station météo de Grignon	
Températures	Thermographe sous abri dans le champ d'essai	Station météo de Grignon	
Insolation	Station météo de Dijon	Station météo de Grignon	
Rayonnement global	Calcul à partir de l'insolation	Calcul à partir de l'insolation	Station météo de La Minière
E.T.P.			Station météo de La Minière (voir annexe 5)

TABLEAU IV - Collecte des données climatiques dans les différents dispositifs

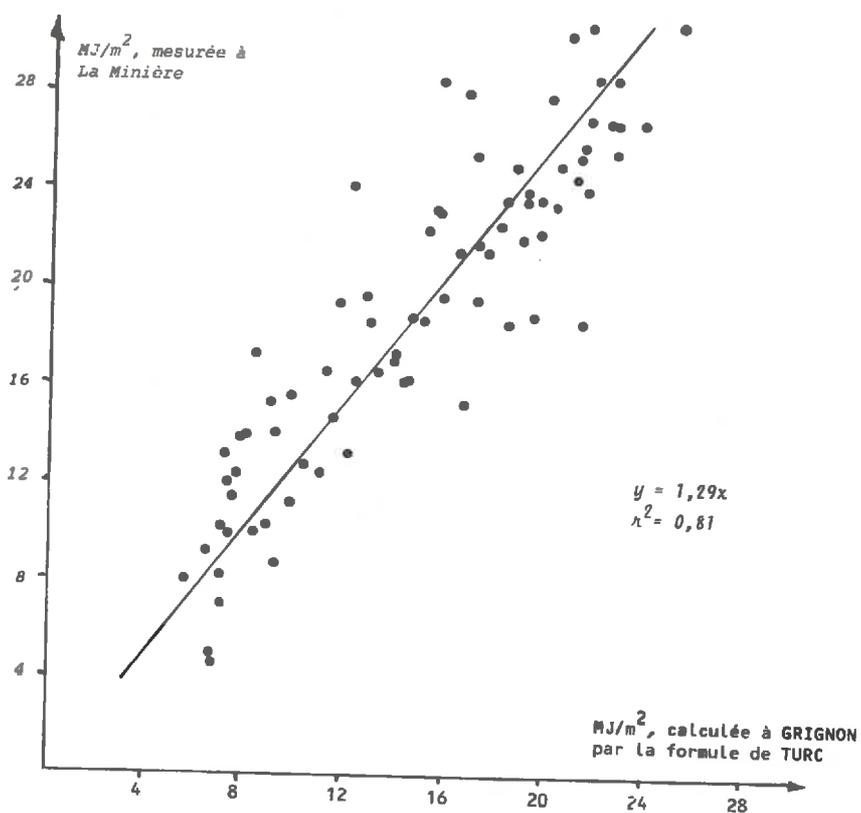


FIGURE 9 - RELATION ENTRE RAYONNEMENTS GLOBAUX CALCULES PAR LA FORMULE DE TURC ET MESURE DIRECTEMENT

ANNEXE 5

ESTIMATION DES BILANS HYDRIQUES  
A GRIGNON EN 1982

PERIODE	Tm	Td	T	1+f(T)	En	a	ETPi	Pi	Ri	EIRi	ETR/ETP
29/03 au 04/04	7.9	2.6	5.3	2.15	2.6	0.4	15.7	13.6	98	15.7	1.00
05/04 au 11/04	9.3	5.6	7.4	2.27	3.4	-	21.6	4.3	81	21.6	1.00
12/04 au 18/04	7.4	-1	3.2	1.99	5.9	-	32.9	0.0	48	32.9	1.00
19/04 au 25/04	9.7	2.3	6.0	2.17	5.2	-	31.6	0.0	16	31.6	1.00
26/04 au 02/05	9.2	3.5	6.3	2.19	3.9	-	23.9	0.5	0	16.5	0.69
03/05 au 09/05	7.6	4.3	6.0	2.17	2.7	-	16.4	31.3	15	16.4	1.00
10/05 au 16/05	14.7	7.9	11.3	2.60	5.8	0.41	43.3	0.6	0	15.6	0.36
17/05 au 23/05	14.8	12.2	13.5	2.81	1.8	-	14.5	43.8	29	14.5	1.00
24/05 au 30/05	15.5	10.4	12.9	2.74	4.4	-	34.6	2.8	0	32.1	0.93
31/05 au 06/06	20.0	15.5	17.8	3.29	3.4	0.38	29.8	15.5	0	15.5	0.52
07/06 au 13/06	18.4	13.4	15.9	3.07	3.0	-	24.5	15.2	0	15.2	0.62
14/06 au 20/06	15.3	11.4	13.4	2.80	3.6	-	26.8	2.1	0	2.1	0.08
21/06 au 27/06	16.8	12.9	14.9	2.97	3.3	-	26.1	27.2	1	26.1	1.00
28/06 au 04/07	16.7	12.5	14.6	2.93	4.1	0.34	28.6	4.5	0	5.5	0.19
05/07 au 11/07	20.3	14.4	17.3	3.23	4.6	-	35.4	0.1	0	0.1	0.00

Tm : Température moyenne hebdomadaire

Td : Température moyenne hebdomadaire au point de rosée

T : (Tm+Td)/2

Ep : Evaporation mesurée par évaporimètre PICHE (moyenne par jour en mm)

ETPi: E.T.P. hebdomadaire en mm calculée par la formule de BONCHE

$$ETP = aE_p(1+f(T))$$

Pi : Total des précipitations hebdomadaires (mm)

Ri : Niveau de la réserve en eau du sol (mm)

ETRi: E.T.R. estimée durant la période (mm)

TABLEAU V

Les bilans hydriques ont été calculés en utilisant :

- l'ETP BOUCHET, calculée grâce aux données météorologiques de la Minière (BROCHET et GERBIER, 1975) ;
- les pluies mesurées à GRIGNON ;
- un niveau de la réserve utile de 100 mm, obtenu par une profondeur d'enracinement de 0,40 m, conformément à ce que nous avons pu observer.

L'équation du bilan hydrique est :

$$R_i = R_{i-1} + P_i - k_i ETP_i$$

où :

$R_i$  = Niveau de la réserve à l'issue de la période « i »

$R_{i-1}$  = Niveau de la réserve à l'issue de la période « i-1 »

$0 < R_i < RU$

$P_i$  = Total des précipitations durant la période « i »

$ETP_i$  = Total des ETP durant la période « i »

$k_i$  = Coefficient cultural =  $ETM_i/ETP_i$ . Nous avons pris  $k_i = 1$

Pendant la période « i » ( $ETR_i$ ), l'évapotranspiration réelle du couvert est considérée égale à la valeur inférieure de :

- $ETP_i$
- $R_{i-1} + P_i$

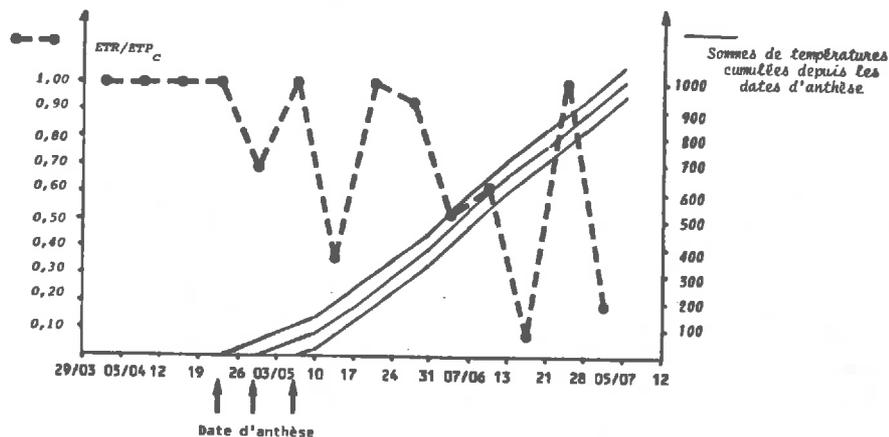
Le tab. 5 récapitule les calculs.

La confrontation des courbes de la fig. 10 permet de dresser le tab. 6, indiquant l'évolution du rapport moyen ETR/ETP avec l'âge de chaque génération de siliques.

AGE DE LA SILIQUE (d.)	G1	G2	G3
0-100	0.80	0.86	0.64
100-200	0.76	0.45	0.83
200-300	0.73	0.99	0.95
300-400	0.96	0.93	0.68
400-500	0.73	0.52	0.59
500-600	0.54	0.58	0.62
600-700	0.62	0.44	0.88
700-800	0.17	0.34	0.85
800-900	0.69	0.87	0.46

TABLEAU VI

FIGURE 10 - EVOLUTIONS, AVEC LE TEMPS, DU RAPPORT ETR/ETP ET DE L'AGE DE CHAQUE GENERATION DE SILIQUES (d.j.)

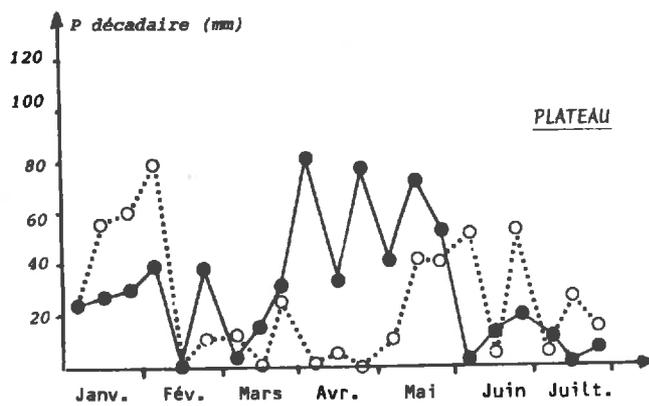
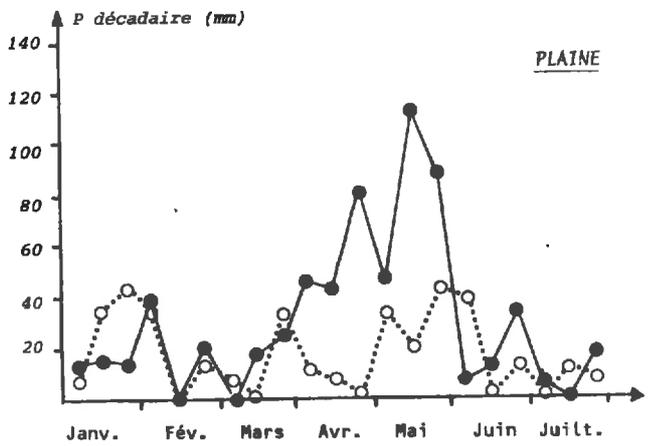


ANNEXE 6

LES PARCELLES DE L'OBSERVATOIRE "COLZA"

CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES DES DEUX CAMPAGNES  
POUR LES DEUX REGIONS

PLAINE DE DIJON &  
PLATEAU DU CHATILLONNAIS



●—● 1983  
○····○ 1984

FIGURE 11 - PRECIPITATIONS DECADEIRES

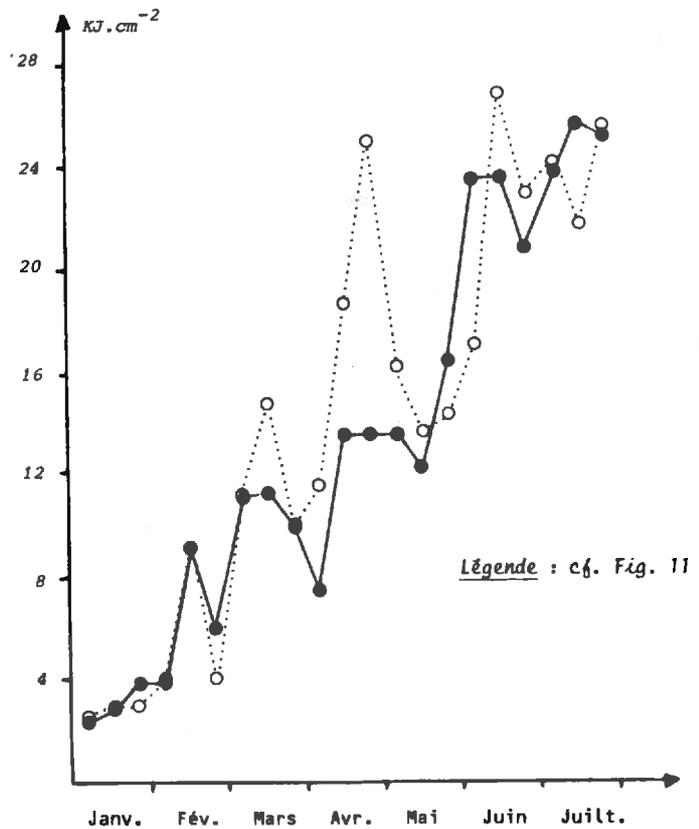


FIGURE 12 - RAYONNEMENTS GLOBAUX DECADEIRES

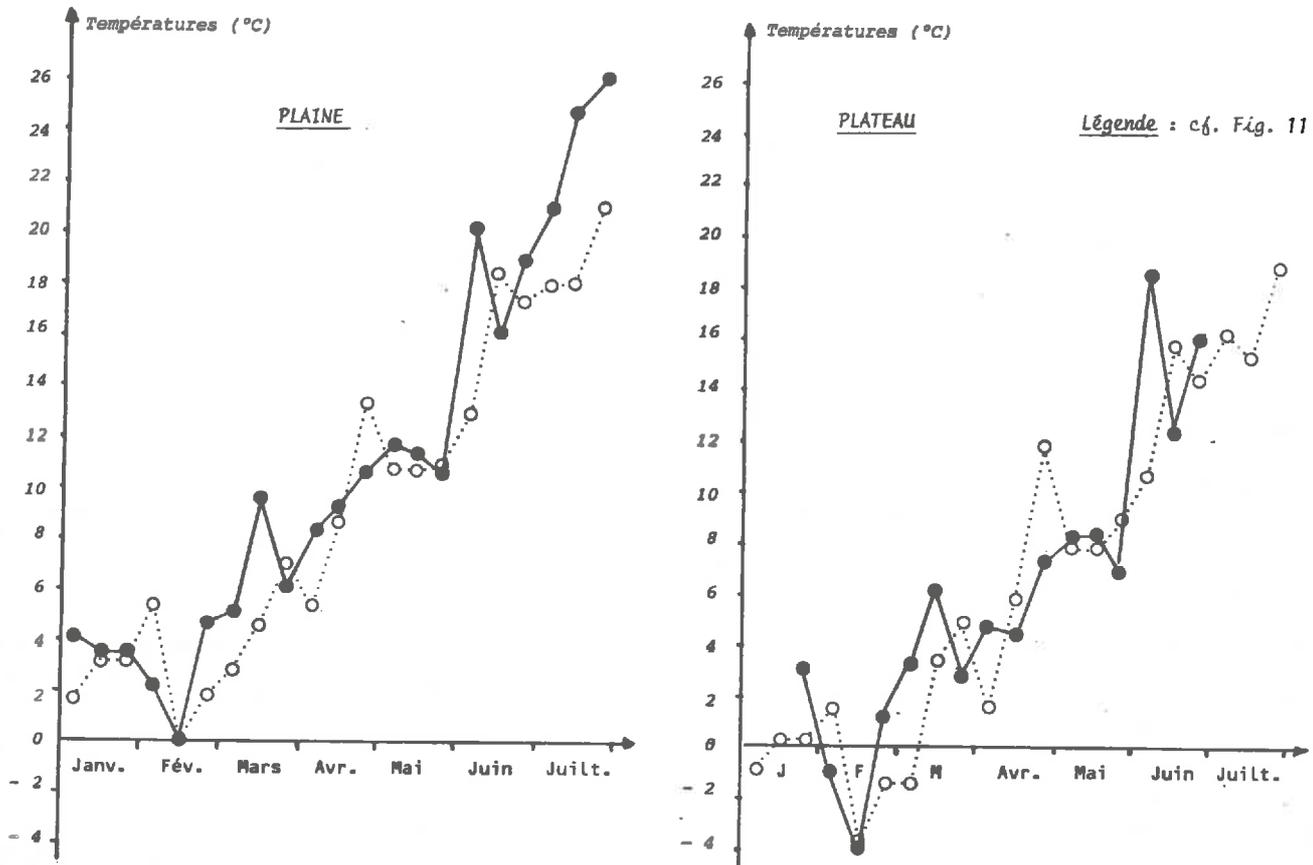


FIGURE 13 - TEMPERATURES MOYENNES DECADAIRES

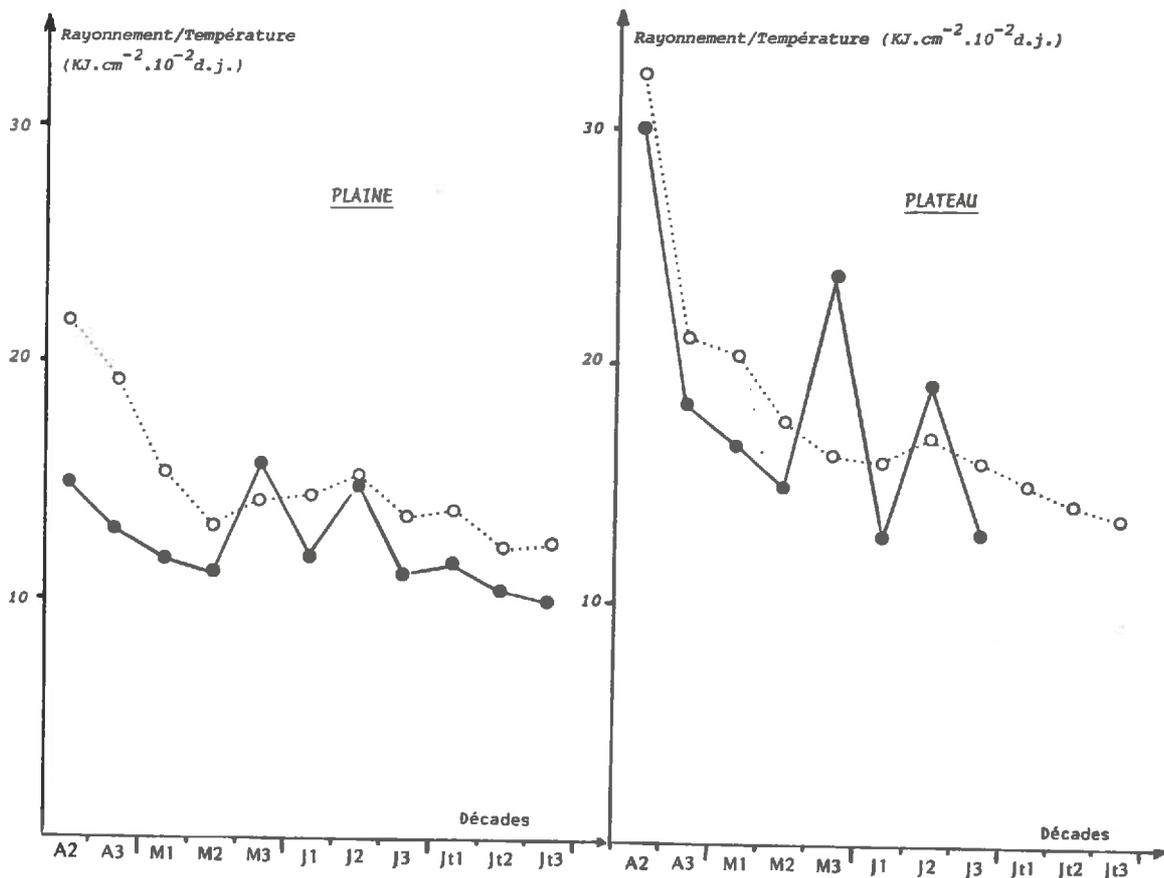


FIGURE 14 - RAPPORTS RAYONNEMENT/TEMPERATURE

## ANNEXE 7

### LES MESURES EFFECTUEES DANS LES PARCELLES DE L'OBSERVATOIRE COLZA

#### 1 – PRINCIPES D'ECHANTILLONNAGE

Dans chaque parcelle est définie une zone à sol homogène (2000 mètres carrés en 1982/83, 600 en 1983/84). Au sein de cette station sont prélevées les placettes destinées à l'estimation des variables considérées. Une placette est constituée de trois mètres linéaires contigus.

##### *a - Mesure des indices foliaires*

- 1982-83 : Ils sont effectuées à partir de 6 photos hémisphériques, faites dans la parcelle. La technique de ces photos est étalonnée par rapport aux résultats obtenus par la méthode des pesées et mesures de masse surfacique
- 1983-84 : Elles sont effectuées par pesées des limbes et détermination des masses surfaciques au niveau de chacune des 6 placettes.

##### *b - Composantes du rendement*

#### . RENDEMENT

Il correspond au rendement obtenu par récolte à la moissonneuse-batteuse (pleine coupe sur 25 à 30 mètres de long).

#### . COMPOSANTES DU RENDEMENT

Elles sont estimées à partir de comptages et pesées sur 6 plantes prises au hasard dans chaque placette prélevée à la récolte.

#### 2 – RESULTATS OBTENUS

Le tab. 7 récapitule, pour les deux campagnes, les niveaux moyens des variables mesurées dans chacune des parcelles.

ANNEE	ZONE	N° de parcelle	RENDt (g/m2)	P1000g (en g)	Nombre de siliq./m2	Nombre de fleurs/m2	Nombre de grains/sil.	LAT début floraison	Date début floraison	Date fin floraison		
82/83	PLAINE	1	211	5.14	7080	13420	5.8	1.6	25/04	01/06		
		3	273	5.05	7840	13744	6.9	2.3	-	06/06		
		4	212	5.31	7004	11451	5.7	1.7	-	01/06		
		5	231	5.63	6161	12786	6.7	1.9	-	-		
		6	230	5.60	5044	7563	8.1	1.7	-	-		
		7	156	5.39	5265	12280	5.5	1.4	-	-		
		9	169	5.62	4816	9022	6.2	1.9	-	-		
		11	171	4.89	5580	10782	6.3	1.5	-	-		
		12	151	4.88	3950	8560	7.8	1.6	-	-		
		13	203	5.34	5329	12870	7.1	2.0	-	-		
		15	306	5.10	6968	13300	8.6	2.4	-	-		
		16	279	5.07	3570	5687	15.4	2.0	-	-		
		PLATEAU	17	136	4.24	3264	6610	9.8	1.3	10/05	06/06	
			18	112	4.88	2550	4973	9.0	1.0	-	-	
			19	94	4.72	3240	7695	6.2	1.1	-	-	
			20	161	4.73	4648	8736	7.3	1.7	5/05	-	
	21		251	4.57	5700	9348	9.6	1.9	10/05	10/06		
	22		256	4.58	4370	6845	12.8	1.5	-	6/06		
	23		245	4.38	7316	11234	7.7	1.8	-	-		
	24		148	4.79	6192	10191	5.0	1.6	-	-		
	27		240	4.61	8798	10296	7.6	1.7	-	-		
	28		218	4.35	4698	6977	10.6	1.6	-	-		
	83/84		PLAINE	1	284	4.73	7888	12988	7.6	2.5	30/04	05/06
				2	342	4.94	9595	13965	7.2	2.5	-	-
		3		332	4.39	8664	12882	8.7	2.1	-	-	
		4		242	5.01	6402	10767	7.6	1.4	01/05	09/06	
		5		315	4.54	7200	10000	9.6	2.7	-	05/06	
		5.1		278	4.77	8265	10962	7.1	2.4	-	-	
6		346		4.81	9728	14516	7.4	2.7	-	09/06		
7		341		4.74	7788	10560	9.2	2.5	30/04	-		
8		300		4.84	6890	10812	9.0	1.5	-	05/06		
8.1		255		4.72	7701	11373	7.0	2.8	01/05	09/06		
9		345		4.73	9312	13192	7.8	2.6	30/04	05/06		
9.1		299		4.58	8832	10432	7.4	2.6	01/05	-		
10		283		4.51	7772	11993	8.1	2.3	-	-		
11		342		4.58	7194	9636	10.4	2.4	30/04	09/06		
12		349		4.16	8316	11011	10.1	2.5	-	05/06		
13		246		4.73	6837	9752	7.6	2.6	-	-		
14		314		4.54	9483	12267	7.3	2.6	28/04	-		
15		329	5.17	8568	11492	7.4	3.4	29/04	-			
16		298	4.79	7654	10234	8.1	2.7	30/04	09/06			
16.1		303	4.40	6954	9546	9.9	2.1	-	-			
17		336	4.70	8184	11704	8.7	2.7	28/04	05/06			
PLATEAU		18	320	4.75	4736	11072	14.2	2.1	09/05	15/06		
		19	308	5.29	4690	9520	12.4	1.7	07/05	-		
		20	210	4.94	4884	10508	8.7	1.8	09/05	-		
		21	277	4.75	4758	10858	12.3	1.6	08/05	18/06		
		22	271	4.66	4959	9396	11.7	1.5	10/05	20/06		
		23	264	4.83	6956	11844	7.9	1.7	06/05	15/06		
		25	227	4.45	7004	11764	7.3	1.9	07/05	-		
		26	312	4.51	6731	12137	10.3	2.0	08/05	18/06		
		27	298	4.48	5967	10608	11.1	1.6	10/05	20/06		
		28	339	4.56	6935	11826	10.7	1.9	08/05	18/06		
	29	255	4.90	7708	10058	6.8	2.1	06/05	15/06			
	30	274	4.83	6417	10323	8.8	2.0	-	12/06			
	31	220	5.05	5292	9996	8.2	1.7	05/05	-			

TABLEAU VII