THESE

présentée

A L'UNIVERSITE DE PARIS - SUD

Centre d'ORSAY

pour obtenir le titre de Docteur-Ingénieur

par Charles B A L D Y

Sujet de thèse :

ETUDE DE PEUPLEMENTS DE BLE TENDRE
(Triticum aestivum L. em. THIEL) :
CROISSANCE, REPARTITION DE LA LUMIERE
ET ASSIMILATION NETTE

I - TEXTE

Soutenue le 27 avril 1973 devant la Commission d'Examen composée de :

MM.	LEMEE	Président
	VIERA DA SILVA	Rapporteur
	DEMARLY	Examinateurs
	DE PARCEVAUX	Examinateurs

ORSAY Série : N° d'ordre :

C.N.R.S. :

REMERCIEMENTS .

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur LEMEE, qui a bien voulu accepter la présidence du Jury de cette thèse, malgré ses lourdes charges, et a bien voulu consacrer de longues heures à en discuter le fond et la forme avec moi : je lui suis très reconnaissant, car son enseignement d'Ecologie végétale m'a fait découvrir l'intérêt de cette Science, et m'a orienté utilement .

Monsieur le Professeur VIEIRA DA SILVA m'a également prodigué de précieux conseils, et je lui suis gré d'avoir bien voulu assumer la tâche de rapporter cette thèse .

Je remercie également Monsieur le Professeur DEMARLY, qui m'a donné d'utiles conseils, et a bien voulu participer lui aussi à ce Jury .

Monsieur de PARCEVAUX m'a été d'une aide très précieuse pendant toute la rédaction de ce mémoire : tous les chapitres ont été discutés et revus avec lui, et il y a consacré de longues heures . Ses conseils judicieux sont certainement pour beaucoup dans la présentation finale du texte, et je le remercie de sa participation au Jury .

Je ne saurais oublier que Monsieur GESLIN a dirigé mes premières recherches en Bioclimatologie végétale, et que Monsieur HALLAIRE, Directeur du Département, est à l'origine du choix du sujet ici présenté

Je dois beaucoup à divers chercheurs, en particulier MM. FELIX et COMBRES, qui m'ont apporté une aide inappréciable . Il en va de même de plusieurs techniciens de Bioclimatologie, qui m'ont grandement aidé dans la réalisation de ce travail : Mme LE GLEO, Mlle GUINNEBERT, MM. BOULA, LE BUHAN et BODET en particulier . Le personnel de la Documentation du CNRA m'a apporté aussi une aide constante, et je remercie Mmes NOUHET, qui a dactylographié la plus grande part de ce mémoire, et Mme BAZIRE, qui a fait le lourd travail de duplication et de mise en page .

SOMMAIRE .

Jury proposé :

MM. LEMEE Président

VIEIRA DA SILVA

DELARLY

DE PARCEVAUX

RESUME DE LA THESE DE DOCTEUR - INGENIEUR

présentée par M. Charles M.BALDY
Ingénieur Agricole .

Thèse préparée à la Station Centrale de Bioclimatologie
de l'Institut National de la Recherche Agronomique
78000-Versailles .

Sous la direction de Monsieur le Professeur LEMEE .

SUJET :

ETUDES DE PEUPLEMENTS DE BLE TENDRE
(Triticum aestivum L.em.THELL.) :
CROISSANCE, REPARTITION DE LA LUMIERE
ET ASSIMILATION NETTE

(Contributions à l'étude des relations mutuelles (entre plantes et entre talles) dans des peuplements purs et des associations en lignes alternées de cultivars de Blé tendre (de types hiver ou printemps) dans la région parisienne .

L'étude de la croissance des Blés en peuplements a été abordée par de nombreux chercheurs . Mais les résultats bibliographiques disponibles révèlent certaines lacunes dans les informations concernant l'évolution de chaque élément au sein du peuplement .

Les relations mutuelles existant entre plantes de même espèce botanique, mais génotypiquement différenciées, ne sont guère étudiées que sous l'angle du rendement final en grain, ou pendant les premiers stades de la croissance . Ni l'influence de la coexistance de deux phénotypes (au moins en lignes alternées) sur l'extinction du rayonnement visible, ni l'évolution de l'albedo au dessus de telles cultures n'avait encore été étudiées à notre connaissance .

L'intensité de l'assimilation nette des limbes de Blé en conditions naturelles (sans cuvettes ou chambres susceptibles de modifier ces dernières) n'avait pas été encore étudiée non plus .

Ce mémoire constitue une contribution à l'analyse détaillée de l'évolution des relations mutuelles des différents éléments constituant des peuplements purs et associés de Blés au cours du temps . La connaissance du comportement élémentaire des talles, ou des limbes de feuilles, et l'étude de l'extinction du rayonnement solaire dans chaque type de peuplement permettent de comprendre l'évolution de chaque individu du peuplement au cours de sa vie .

Neuf Blés (4 de type hiver, et 5 de type printemps, dont deux demi-nains) ont été étudiés pendant cinq ans à la Minière, près de Versailles, dans les conditions climatiques de l'Ouest du Bassin parisien . Chaque type de Blé a été associé par paires avec les autres, de façon à étudier la réponse de chaque cultivar à la proximité de chaque autre . Trois Blés ont été étudiés dans chaque série d'essais . L'influence de cette cohabitation sur le tallage, la mortalité des pieds et des talles, la croissance en masse sèche, la floraison et le rendement en grain a été analysée ; on a pu constater qu'à chaque stade du développement, des effets caractéristiques pouvaient être mis en évidence pour chaque cultivar :

Ainsi, le Blé le plus précoce impose son rythme de mortalité des talles dominées au plus tardif . L'importance de la perte de masse sèche subie par le peuplement du fait de cette mortalité durant la montaison a pu être estimée ; elle peut atteindre 30 p.cent pour certains cultivars .

Après la floraison, le caractère irréversible des modifications physiologiques produites par l'ombrage des talles inférieures (ou dominées) a pu être mis en évidence . L'effet a été amplifié grâce à l'association d'un Blé élevé et d'un Blé demi-nain .

La coexistance de deux cultivars phénotypiquement différents modifie considérablement l'extinction du rayonnement d'origine solaire, et on constate que l'évolution d'un peuplement mixte est différente de celle de chacun de ses composants . L'association des Blés Rex et N66 ou N68 a permis d'étudier de façon particulièrement approfondie ce phénomène . L'ombrage croissant dû à la "variété" la plus grande provoque une modification progressive des caractères morphologiques des Blés demi-nains, et de faibles différences de comportement de ces derniers au cours de la montaison se traduisent à la floraison par la disparition soit d'un grand nombre de talles (N68), soit par l'avortement de la plupart des fleurs (N66).

Les Blés dominés ont un rendement presque nul, mais le composant dominant se comporte comme s'il était semé à plus grand écartement ; l'augmentation de rendement qui en résulte ne compense que partiellement la perte due à l'avortement (ou à la mauvaise qualité) des caryopses du composant le plus court, et le résultat agronomique est défavorable dans ce cas extrême .

Il apparait au contraire que la coexistance de deux Blés très semblables (comme Prieur et Moisson, par exemple) ne modifie en rien le rendement par unité de surface de sol, mais améliore le comportement aux maladies du composant le plus sensible, on le reverra plus loin .

On a étudié aussi l'assimilation nette de la feuille culmaire avant et après l'épiaison, et montré que des limbes à port dressé ont une photosynthèse apparente maximale du lever du jour à midi environ, alors que des feuilles à port prostré ne commencent à photosynthétiser activement qu'à partir de 8 ou 9 h. du matin (en juin). La pénétration du rayonnement visible dans le couvert vers midi est meilleure, et favorise le fonctionnement des feuilles inférieures dans le cas de cultivars à port dressé, ce qui peut être particulièrement intéressant dans des régions où l'énergie solaire est limitante .

Les résultats obtenus, appuyés par une large analyse bibliographique, conduisent à diverses conclusions, portant notamment sur les inconvénients attribuables au développement d'un <u>tallage</u> tardif abondant chez les Blés, et sur l'intérêt agronomique réel des "<u>variétés synthétiques</u>": ces dernières pouvent contribuer à régulariser les rendements interannuels, et à réduire notablement les infestations fongiques .

L'intérêt principal des cultivars demi-nains paraît résider autant dans la <u>simultanéité</u> de la croissance des talles (qui permet à l'ensemble des tiges de se trouver à tout instant dans des conditions climatiques identiques), et dans le caractère dressé (et comportant des feuilles de taille relativement réduite) de leur port général, que dans une nanisation excessive . Le stade actuel (60 à 80 cm de hauteur totale) paraît à ne pas dépasser, car l'assimilation nette de feuilles à port dressé est certainement meilleure

quand des entrenoeuds de longueur suffisante assurent leur étagement . L'importance de ces Blés tient aussi à la coexistance de quatre feuilles vertes par talle pendant toute la montaison, et à la longue survie des deuxièmes feuilles après la floraison .

Diverses voies de recherches sont enfin envisagées, dans le domaine de la qualité des caryopses en particulier .

o

o o

I. INTRODUCTION GENERALE .

Depuis bientôt quatre siècles, de très nombreux auteurs se sont intéressés, d'une façon ou d'une autre, à la croissance du Blé (et autres céréales). Les relations existant entre la densité du semis, la croissance et le rendement en grain ont été particulièrement étudiés depuis une cinquantaine d'années ; les variations interannuelles dues aux effets du climat, du sol et de la fertilisation ont également été mises en évidence.

Les déformations induites par les conditions de milieu sur chaque plante, et surtout celles qui sont induites par la cohabitation de génotypes sont moins bien connus, (car la plupart des travaux portent, on le verra, sur l'amélioration de la pureté génétique des cultivars).

Les résultats portant sur l'étude de phénomènes de "compétition" intraspécifique divergent tellement parfois les uns des autres qu'on est conduit à s'interroger à leur sujet : en fait, beaucoup portent sur des cultivars actuellement périmés, ou sont obtenus dans des conditions de culture archaïque ou extensive, ou encore sous des climats marginaux pour le Blé. La plus grande prudence doit donc guider le chercheur, s'il souhaite les extrapoler aux conditions de culture suboptimale et intensive d'Europe occidentale.

Si le rendement final en grain est bien étudié, l'évolution de chaque individu au sein de l'ensemble, et surtout la dynamique des relations mutuelles entre individus pendant leur croissance sont assez mal connues, à l'exception des phases "herbacée" et "de maturation", mais ces dernières sont surtout étudiées sous l'angle plutôt technologique de l'évolution physiologique des caryopses.

Plusieurs mémoires récents traitent de la dynamique de la croissance, des déformations dues à la coexistance de génotypes, et de la répartition de l'énergie dans des peuplements de Blé monogénotypiques. Ces résultats cohérents et scientifiquement bien établis ont montré notamment l'intérêt des "variétés synthétiques", formées de plusieurs génotypes de phénotype voisin, mais différent par leur résistance à un parasite donné, ou par leur qualité technologique (BORLAUG, 1959 ; JENSEN, 1965). Ces techniques, nous le verrons (III° Partie, 2-C), sont destinées surtout à régulariser la production interannuelle.

Parallèlement à ces études de croissance de céréales, des résultats d'un grand intérêt ont été obtenus depuis une quinzaine d'années en ce qui concerne l'énergie photosynthétiquement active, et son extinction dans les peuplements. L'influence que peut avoir sur cette extinction la cohabitation de plusieurs génotypes est néanmoins peu connue. On verra que leur étude permet de mieux comprendre les travaux traitant de la "compétition pour la lumière", et comment on peut chercher à utiliser des associations pour améliorer le rendement de la photosynthèse nette, dans certains cas au moins.

Une méthode d'étude de l'assimilation nette des feuilles sans modifier leur "environnement", a été mise au point par nous sur le Blé. On verra comment relier ces données aux mesures de "productivité" obtenues par prélèvements échelonnés d'échantillons des parties aériennes, couramment utilisées dans la littérature.

Le but du présent travail consiste à analyser les mécanismes commandant l'évolution des relations entre plantes dans un

peuplement, et à chercher des applications destinées à améliorer quantitativement, mais surtout qualitativement la productivité des Blés, et plus généralement des Céréales dites "tempérées".

On envisagera dans les pages qui suivent les conditions climatiques subies par les essais, et les techniques expérimentales utilisées. Puis une étude bibliographique résumée présentera les principaux résultats concernant l'enracinement, la croissance des parties aériennes et leurs relations mutuelles (entre plantes et entre génotypes), et les connaissances acquises à propos de la photosynthèse, des phénomènes respiratoires et des migrations : certains travaux concernant l'orge, quand rien n'existe pour le Blé, car on constate, chaque fois que ces deux Graminées sont comparées, que leurs réactions sont extrêmement voisines.

Cette mise au point n'est destinée qu'à faciliter l'exposition de nos résultats, et à éclairer des domaines que nous n'avons pas abordé, mais qui sont indispensables à l'essai de synthèse final.

L'étude d'associations de Blés en lignes alternées permet de mieux apprécier l'importance de l'assimilation nette de chaque composant du peuplement, son influence sur le rendement et l'évolution des interactions existant entre plantes dans des peuplements. La comparaison de diverses techniques culturales (orientation, écartement des lignes ...) et l'appréciation des effets de bordure conduisent à distinguer l'action de facteurs intrinsèques et extrinsèques.

Nous avons utilisé une technique de semis en lignes alternées de deux cultivars, réalisable sans grande difficulté en grande culture avec les outils modernes, afin d'étudier l'évolution de chaque composant des peuplements pendant toute leur vie dans des conditions aussi aisées que possible. La confrontation de nos résultats et de ceux de la littérature montre, nous le verrons, qu'ils sont en parfait accord. Cette convergence permet de tirer des conclusions plus générales de ces essais. La simultanéité de la parution de la plupart de ces travaux et de l'obtention de nos résultats personnels a assuré l'indépendance des résultats, et a permis de vérifier ceux-ci a-posteriori.

Il était donc nécessaire d'analyser successivement des cas bien différenciés. C'est pourquoi les travaux ont porté successivement sur des cultivars de type-hiver (qui ont permis de connaître l'influence éventuelle de l'endormissement hivernal et de la vernalisation, sur les relations mutuelles entre cultivars, et d'étudier l'influence sur la croissance de l'orientation des lignes de semis), puis ont été poursuivis sur des Blés de type-printemps, dont la morphologie est beaucoup plus variable, et que leur croissance plus rapide pouvait rendre plus sensible à l'association.

Quatre cultivars de type-hiver et cinq de type-printemps (ou alternatif) ont été étudiés successivement, dont deux Blés demi-nains, de phénotype très différent des Blés français. Des différences importantes de comportement ont ainsi pu être mises en évidence.

Le but était d'obtenir des modèles de végétation aussi différenciés que possible, sans avoir à tenir compte des effets secondaires qu'on peut craindre quand on associe deux espèces botaniques différentes, mais aussi de les suivre au cours de toute leur vie, dans des conditions écologiques aussi proches que possible de celles de la grande culture.

Les études d'extinction du rayonnement, d'albédo et d'assimilation nette ont constitué des moyens d'étude des phénomènes, à égalité avec l'analyse de la croissance, et non un but en soi. Un certain nombre de phénomènes nouveaux (ou simplement signalés dans la littérature) ont ainsi pu être mis en évidence, comme par exemple l'irréversibilité des phénomènes d'alimentation du grain en lumière insuffisante après la floraison, et la réversibilité des processus jusqu'à l'anthèse, c'est à dire tant que le réservoir principal de l'assimilation nette est constitué par la tige, et non par l'épi.

Si aucune des techniques utilisées ici n'a un caractère particulièrement original, leur utilisation conjointe n'avait pas été envisagée, à notre connaissance au moins.

Nous avons cherché constamment à définir les domaines restant à explorer à partir d'une analyse bibliographique préalable, puis à confronter a-posteriori nos résultats à ceux de la littérature. Il est évident que tous les aspects de la question n'ont pu être abordés ici : ce mémoire peut être considéré comme une introduction à l'étude des relations mutuelles entre individus pendant leur croissance. Après avoir relevé les domaines encore hypothétiques, on s'efforcera en conclusion de présenter une synthèse des connaissances, et d'envisager quelques applications agronomiques et écologiques à ces recherches.

II° Partie. SITUATION DES ESSAIS ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES .

Chapitre 1. Description des conditions de milieu et des plans d'essais.

A. Conditions de milieu au voisinage des parcelles expérimentales .

La Station expérimentale de LA MINIERE est située sur un plateau à l'ouest de Paris à 9 km au sud de Versailles. Ses coordonnées générales sont les suivantes : 49 °N de latitude, 2 °E de longitude et 160 m d'altitude moyenne. Le sol est formé de limons des plateaux, et a une épaisseur utile de plus de deux mètres. Le plateau est très dégagé, et par conséquent il est très venteux.

Les données normales du climat de Versailles sont les suivantes, pour une période de 40 ans (1928 - 1968) : Tableau 211.01 :

Les données de La Minière sont trop récentes pour que des normales aient pu être calculées. Mais la comparaison des pluies et des températures sur dix ans montre que les données moyennes de Versailles s'appliquent à La Minière. Des différences transitoires peuvent cependant apparaître : orages localisés, différences dans les minimums sous abri ou au sol, gelées de situation et brouillards, en raison des situations topographiques différentes.

Toutes les mesures agroclimatiques sont faites chaque jour sur la pelouse météorologique du Département de Bioclimatologie, à La Minière, à quelques centaines de mètres des parcelles expérimentales. Leur exploitation a permis de suivre l'évolution du Climat des essais de 1967 à 1972.

a. Eléments du Climat .

L'évolution des principaux phénomènes a été résumée pour les années 1968 - 69 et 1971, données à titre d'exemple (Figures 211.01 et 211.02), pour la période de végétation des Blés : de novembre à juillet pour les semis d'hiver, et de mars à août pour les semis de printemps.

D'une année à l'autre, les éléments du climat ont varié passablement. On a résumé au tableau 211.02 le nombre de jours durant lesquels les températures sous abri (1) minimales, et (2) moyennes ont été inférieures à + 1°C . Cette limite a été choisie, parce que l'expérience montre que les températures minimales atteintes au niveau du sol ou des feuilles (températures mesurées en indices actinothermiques) peuvent être au plus égales, mais le plus souvent inférieures de 1 à 5 °C à la température mesurée sous abri.

Décembre a été le mois le plus régulièrement froid les cinq années d'observations. Mais les minimums absolus sont généralement atteints en janvier ou février.

Un risque de gelée au sol existe donc d'octobre à mai ; mais il n'a d'importance économique pour le Blé que jusqu'à fin-avril : une faible gelée au sol (- 0 °9) relevée fin mai (pendant la montaison) en 1971, n'a eu aucun effet sur la floraison. Le printemps 1972 s'est caractérisé par une clémence exceptionnelle : les températures en indices actinothermiques n'ont été négatives que deux nuits en avril.

Si les températures maximales ont (elles aussi) fortement varié d'une année à l'autre, on n'a enregistré de maximums supérieurs à 30 °C (sous abri) que fin juillet 1969. On verra que la récolte ne

pouvait plus être alors influencée ; il n'y en a eu ni en 1970, ni en 1972. En 1971, des températures élevées du 4 au 13 juillet ont causé un échaudage important des blés. Les dégâts constatés en 1972 semblent provenir plutôt de l'insuffisance des températures en juin.

La pluviosité est régulièrement répartie pendant la croissance des Blés ; on n'a pas enregistré de période sans pluie notablement supérieure à dix jours. Si 1971 a été relativement peu pluvieux, des précipitations abondantes en mai ont réduit le déficit constaté fin avril ; mais ce déficit peut avoir joué un rôle dans l'échaudage de juillet.

Des orages assez violents se sont produits à diverses reprises pendant les phases de maturation : fin juin 1968 ; début juillet 1969 ; fin juillet et début août 1970, en particulier, et aussi en juillet 1972. Les cultivars sensibles à la verse physiologique ont été couchés, presque chaque année, et la récolte des essais a été rendue impossible en 1969 par une verse totale.

On a étudié particulièrement l'évolution de la radiation globale en 1970, 1971 et 1972, afin de calculer l'énergie incidente visible réellement utilisable aux différents niveaux des feuilles. Un fort déficit d'insolation par rapport à la normale existe en juin pour toutes les années considérées.

b. Eléments dérivés du climat .

On appelle éléments dérivés ceux qui ne sont pas directement lus ou mesurés, mais nécessitent des calculs, et généralement l'emploi simultané de plusieurs grandeurs directes.

On en a envisagé plusieurs ici, car il est apparu au cours de l'analyse des résultats qu'ils pouvaient expliquer ou éclaircir des phénomènes de croissance.

1. Facteur d'action K : (GESLIN, 1944) : $K = \Sigma t \sqrt{Rg}$

GESLIN a montré que l'utilisation conjointe de la température moyenne (sous forme de somme de température) et du rayonnement global (qu'il a proposé de prendre sous la forme de sa racine carrée, pour tenir compte de l'efficacité décroissante du rayonnement quand celui-ci croît) permet mieux que la simple somme des températures de comparer les croissances des Blés entre elles, d'une année à l'autre. L'utilisation que nous avons fait nous-mêmes de cet indice (BALDY et JONARD, 1969) a permis de vérifier la bonne concordance des stades de croissance d'une année à l'autre pour des valeurs voisines de l'indice K.

La figure 211.03 résume l'évolution moyenne des Blés, pour les différentes années considérées, en fonction de cet indice, et la bonne concordance des phénophases par rapport à l'indice.

2. Un autre facteur dérivé important est constitué par l'Evapotranspiration potentielle calculée, et le déficit théorique qui en est déduit. La formule retenue ici, dite du "Piche corrigé", établie à Versailles, est bien adaptée à la région. (BOUCHET, 1964) .

$ETP = Ea\ f\ (\theta)$, où θ est une expression de la température et E l'évaporation lue sur l'évaporomètre Piche placé sous abri.

Sur la figure 211.04, on a retracé l'évolution mensuelle, d'octobre à septembre, de cette grandeur pour les années 1967 à 1972.

On constate les grandes différences existant pour un mois donné d'une année à l'autre. On peut considérer que le Blé ne peut être semé qu'à partir du moment où l'évapotranspiration potentielle dépasse 2 mm par jour au printemps. Les valeurs les plus faibles d'évapotranspiration sont liées à de basses températures, et généralement à des précipitations abondantes en mars.

Les figures 211.05 a, b et c rapportent le déficit théorique calculé du mois d'avril à la récolte du Blé, et des mesures directes de déficit (par prélèvements de terre). On observe un assez bon accord entre calcul et mesures. Après la floraison, les surfaces chlorophylliennes se réduisent rapidement, et la transpiration du Blé au cours de sa maturation est nettement inférieure à ETP. On a représenté (fig. 211.06) les profils hydriques en 1968, 1969 et 1971 ; le déficit varie beaucoup d'une année à l'autre.

On a enfin comparé (figure 211.07) sur un climogramme l'évolution des évapotranspirations et du facteur K. Les valeurs s'alignent assez bien sur deux droites : ETP = 920 K de mai à octobre, et ETP = 610 K de novembre à avril.

B. Description des blés et des plans d'essais .

Les travaux ont été réalisés de 1967 à 1972 au domaine expérimental de La Minière, sur le "dispositif irrigable" (HALLAIRE et FELIX, 1968) du Service d'Expérimentation du Département d'Amélioration des Plantes de l'INRA grâce à MM. FELIX et RAUZY, qui ont effectué leur mise en place et leur récolte finale (quand elle a été possible) et ont analysé les rendements en grain et en paille, ce qui a permis de les comparer à l'ensemble des résultats obtenus à La Minière.

Les études ont porté pendant deux ans sur des Blés de type hiver, semés à l'automne, et trois ans sur des Blés de type printemps ou alternatifs, semés en mars-avril, afin de couvrir une gamme aussi large que possible de situations expérimentales, et compte tenu de nos possibilités d'étude une année donnée. Des dégâts de verse ont été constatés presque chaque année ; ils ont empêché de récolter les essais en 1969.

Deux blés semi-nains, d'origine mexicaine (fournis par MM. PAQUET et AURIAU, Département d'amélioration des plantes de l'INRA, et par M. MAAMOURI, amélioration des céréales, INRA - Tunis) ont été utilisés en 1971 et 1972. Ils ont permis d'accentuer considérablement les écarts de croissance dans les peuplements associés, on le verra plus loin (IV - Chapitre 2).

a. Caractères des cultivars utilisés .

Les principales caractéristiques des sept blés utilisés inscrits au catalogue officiel des variétés françaises sont données dans le tableau 212.01. Quelques renseignements complémentaires peuvent être donnés encore :

Prieur : Inscription au catalogue : 1966 Obtenteur I.N.R.A.
Géniteurs : (90 x Etoile de Choisy) 342 x Capelle
Variété productive, précoce, résistante au froid, à paille relativement haute. Sensibilité à la verse comparable à celle de Cappelle ; bon comportement en sol moyennement riche.

Moisson : Inscription au catalogue : 1963 Obtenteur Vilmorin
Géniteurs Cappelle x (Hybride 80-3 x Etoile de Choisy)
Bonne résistance au froid et à la verse mécanique, mais très sensible au piétin verse.

Champlein : Inscription au catalogue 1959 Obtenteur Ets Ch. Benoist
Géniteurs : Tadépi x Yga
Variété productive, résistante à la verse mécanique, assez précoce, de type "demi-hiver" à "demi-alternatif". Peut être semé avec succès en arrière-saison, comparable à ce sujet à Cappelle, mais sensible au froid et à la germination des grains sur pied, et mauvaise force boulangère.

Joss : Inscription au catalogue 1966 Obtenteur Cambier
Géniteurs (Lignée 194 Cambier dans Heines VII x Tadépi) x Cappelle
Variété résistante à la verse, très productive, mais très sensible aux rouilles noire et brune, et très résistant à la rouille jaune. Bonne tolérance au piétin-verse. Sensible à la germination sur pied ; force boulangère médiocre.

On peut remarquer la parenté des différents blés utilisés.

Rex : Inscription au catalogue 1962 Obtenteur Vilmorin
Géniteurs : Vilmorin 29 x Thatcher
Zone de culture : Bassin parisien et est de la France. Variété précoce, à paille courte. Rendement d'autant plus élevé qu'elle est semée plus tôt au printemps. Blé de force améliorant.

Atys : Inscription au catalogue 1968 Obtenteur INRA
Géniteurs : Aubers x (Thatcher x Yga)
Variété précoce, productive, résistant à la verse et à la rouille noire Très sensible à l'Oïdium. Blé de force améliorant.

César : Inscription 1968. Obtenteur Ringot
Géniteurs Lignée 293 x Peko
Variété précoce à très précoce, taille moyenne, grande productivité, mais valeur boulangère moyenne.

N66 et N68 sont des blés semi-nains (Origine NORIN 10, blé japonais) sélectionnés au Mexique, mais purifiés en Israël.
Paille courte ; précoces, murissant vite, ils ont une forte sensibilité à l'Oïdium et à Septoria, et paraissent (au moins N 66) avoir une certaine sensibilité à Puccinia glumarum en fin de végétation surtout. Productivité très irrégulière en essais, pouvant être supérieure à celle de Rex, poids de mille grains généralement assez faible.

b. Dispositif d'essai.

Les dispositifs ont varié quelque peu chaque année, pour tenir compte des caractéristiques étudiées.

Plan d'essai de 1967/68.

3 cultivars : (1) Prieur, (2) Moisson, (3) Champlein
association ligne à ligne de Prieur et Moisson (4)
association 3 lignes à 3 lignes de Prieur dans Moisson (5)
et Moisson dans Prieur (6)

2 densités de semis : 200 et 250 grains par m^2, en lignes à 16 cm

2 x 6 répétitions, formant un double carré latin

2 orientations de semis, nord-sud et est-ouest, les deux essais étant situés côte à côte sur le terrain.

Soit au total 144 parcelles élémentaires (figure 212.01 a) semé les 8 et 9 novembre 1967, la levée était totale le 25 novembre.

Des apports d'Azote ont été effectués du semis (30 unités), à la floraison. Une fertilisation en Phosphore (60 unités) et Potasse (60 unités) a été apportée le 10 février. Les exportations totales ont été ainsi plus que couvertes, compte tenu de la fertilité du sol.
La récolte a eu lieu les 25 et 26 juillet 1968.

Les cultures ont crû dans de bonnes conditions générales. A la maturité, Prieur avait environ 10 cm de plus que Moisson. L'évolution de l'allongement des brins-maîtres a été suivie jusqu'au 4 juin (figure 212.02). Prieur et Moisson ont été choisis en raison de leur parenté, qui n'excluait pas des différences assez marquées de comportement.

Plan d'essai de 1968/69 .

Profitant des résultats acquis la première année, l'essai a été modifié : en remplaçant Moisson par Joss, on a cherché à diversifier plus les réponses morphologiques. Joss a été choisi parce que plus productif que Moisson et résistant mieux à la verse physiologique.

3 cultivars : Prieur, Joss, Champlein, et leurs 3 associations binaires ; Prieur/Champlein ; Prieur/Joss ; Champlein/Joss semés ligne à ligne, et semés 3 lignes à 3 lignes, soit 9 traitements. Lignes semées à 16 cm d'écartement, et 270 grains par m^2 .

6 Répétitions en blocs au hasard

2 orientations de semis, comme en 1967/68, soit 108 parcelles élémentaires. Le semis a été effectué le 13 novembre 1968, et la levée était complète le 30 novembre. La fertilisation est analogue à celle de 1967/68.

Un orage violent a provoqué une forte verse du cv. Prieur, et à un moindre degré du cv. Champlein le 30 juin, laissant Joss indemne. Mais, si l'association Prieur-Joss a été efficace (Prieur étant peu versé dans ce cas) de fortes attaques de rouille, et de charbon sur Joss) ont été constatées. Prieur a également souffert de dégâts d'oiseaux. Un autre orage en tornade a renversé et tourbillonné tout l'essai, qu'il a été impossible de récolter.

Plan d'essai de 1970 .

Les différences de rendement constatées, tant en matière sèche totale qu'en grain, pour les cultivars de type hiver étaient très peu différentes. Pour diversifier plus les réponses, des cultivars de type printemps ont été retenues en 1970. L'absence de phase hivernale d'installation rend les génotypes plus sensibles aux conditions climatiques, et la gamme des Blés de printemps est plus variée que celle des Blés d'hiver sur le plan morphologique.

3 cultivars : Rex, César et Atys, et leurs trois associations ligne à ligne : Rex/César ; Rex/Atys ; César/Atys, plus une association trois lignes à trois lignes d'Atys dans Rex (AAA, BBB, AAA), ou l'inverse (BBB, AAA, BBB) selon les répétitions.

7 répétitions, en carré latin.

L'essai a été simplement dédoublé pour avoir les prélèvements échelonnés et les mesures de rayonnement, d'une part, et la récolte finale, d'autre part.

Le semis a été effectué le 15 avril 1970, sur un sol froid et gorgé d'eau, et la levée a été médiocre. (Semis à 300 grains par m^2, en lignes à 16 cm).

Les conditions climatiques du mois de juillet ont provoqué un fort échaudage des grains ; le semis tardif avait entrainé un faible tallage (2 épis par pied en moyenne), et un pourcentage élevé de petits épis sans intérêt. La récolte a été effectuée le 15 août 1970.

Plan d'essai de 1971 .

Les résultats antérieurs ont conduit à doubler l'essai sur Blés français, d'un essai identique, mais comportant des Blés semi-nains, et à étudier l'effet de l'écartement des lignes de semis sur le rendement.

Les plans ont été les suivants, identiques pour les deux essais :

a. 3 cultivars : Rex, César et Atys, et leurs associations binaires, semés à 16 cm d'écartement, plus les trois cultivars semés à 32 cm d'écartement, soit 9 traitements, et 6 répétitions, pour les Blés français.

b. 3 cultivars : Rex, N 66 et N 68, et leurs associations, et semis en lignes à 32 cm, soient 9 traitements et 6 répétitions. Rex a servi de témoin commun aux deux essais. Il a été choisi parce que relativement court de taille.

Les répétitions des deux essais ont été imbriquées sur le terrain de façon à permettre les comparaisons, selon le plan schématique de la fig. 212.01-4.

Le semis a été effectué le 25 mars ; la levée était complète le 3 avril, et les épiaisons se sont échelonnées au 1° juin (N 68) au 15 juin (Rex), et les floraisons du 8 juin (N 68) au 21 juin (Rex).

A partir du 18 juin une forte attaque de pucerons a affecté toutes les variétés, et la rouille s'est développée beaucoup sur N 66 et N 68. Un orage le 19 juin a couché les Blés français, qui se sont redressé ensuite. On a observé près de 60 p. cent de piétin-verse sur César, 30 p. cent sur Atys et moins de 10 p. cent sur Rex en juillet ; les blés semi-nains (fortement rouillés) n'ont pas paru en souffrir en culture pure.

Ces affections ont provoqué une disparition rapide des feuilles vertes, inexistantes sur toutes les "variétés" dès le 10 juillet. Les blés demi-nains étaient au stade de la maturation complète le 19 juillet, mais les contraintes de récolte ont reporté celle-ci à la maturation des cultivars français, le 2 août.

Les conditions climatiques et parasitaires ont considérablement perturbé le rendement en grain des Blés, les organes photosynthétisants ayant disparu trop vite.

Essais 1972 : en 1972, on a étudié sur des parcelles de Blés Rex et N 66 l'évolution de la masse sèche et les caractéristiques d'occupation du sol par les blés, sans plan d'essai, sur des parcelles de 100 m^2 chacune environ.

Les essais ont été analysés classiquement. L'évolution des associations a été suivie en analysant les paires de lignes, comparées aux cultures pures prises comme témoin, et les orientations traitées comme des essais répétés dans l'espace (COCHRAN et COX, 1957). Les récoltes finales, ont été analysées par MM. FELIX et RAUXY selon les normes du service de l'expérimentation de l'INRA, les "facteurs du rendement" étant analysés sur des bottillons représentant une ligne

de un mètre linéaire de chaque répétition : nombre d'épis, nombre moyen de grains par épi, poids de mille grains). Ces résultats ont été comparés à la récolte globale des parcelles expérimentales (bordures ôtées).

Chapitre 2. Techniques expérimentales utilisées .

Les techniques mises au point, et les méthodes utilisées dans cette étude seront brièvement présentées : prélèvements des échantillons de sol et de racines destinées à déterminer le volume de l'enracinement et l'évolution des profils hydriques sous les Blés ; technique d'échantillonnage des parties aériennes, qui a permis de suivre leur croissance et l'évolution des facteurs de rendement, et technique d'étude des surfaces foliaires. Les caractéristiques des pyranomètres servant à mesurer l'extinction du rayonnement solaire dans la végétation, et les techniques de mesure gravimétrique de la photosynthèse apparente, (y compris la chambre d'illumination permettant cette étude en conditions "contrôlées") sont passées en revue aussi.

A. Prélèvements d'échantillons de sol .

L'importance du système racinaire sous le Blé Champlein, et l'évolution de l'eau du sol sous les essais ont pu être étudiées.

Prélèvements de racines : En 1968, deux monolithes de sol de 50 cm chacun (sur la ligne de semis) sur 40 cm (englobant deux lignes de semis) et 40 cm de profondeur ont été prélevés. L'opération a été faite à deux reprises, à mi-montaison (mai) et au début du stade grain-laiteux (15 juin). Six profils à la tarière (jusqu'à deux mètres) ont servi à estimer l'enracinement existant au delà. Les racines ont été triées, par couches de 10 cm d'épaisseur par rinçages successifs sur des tamis ; après avoir mesuré diamètres et longueur moyens d'un échantillon de celles-ci, elles ont été séchées (105 °C pendant 24 h) et pesées en totalité.

Ces études n'ont pu être reprises les années suivantes, des profils ouverts hors essais en 1971 à 40 cm sous le Blé Rex ont fourni une estimation de la répartition de son enracinement. Par ailleurs, les pieds ont été prélevés en 1969, 1970 et 1971 avec une motte comportant au moins les 5 cm supérieurs de sol, ce qui a permis d'étudier l'importance des surfaces d'insertion des racines sur le plateau de tallage.

Les prélèvements d'humidité du sol ont été faits à la tarière. L'étude des échantillons pesés frais puis après sèchage (24 h à 105 °C) a fourni l'évolution de la masse d'eau par masse de sol sec.

$$\frac{PF - PS}{PS} = \frac{P}{PS} \times 100 = H\,\%$$

PF poids frais
PS poids sec
P différence

L'humidité volumique a été calculée : $H_v = H_p/D$

D densité moyenne apparente du sol.

On a suivi ainsi le déficit réel, qu'on a comparé au déficit théorique, calculé (figure 211.05).

B. Techniques d'étude des peuplements .

a. Prélèvements échelonnés des parties aériennes :

Des éléments de ligne de 0,50 m de long ont été récoltés dans tous les traitements et sur au moins quatre répétitions de la fin du tallage à la maturation complète des Blés :

en 1968, 9 prélèvements ont été faits du 10 avril au 10 juillet, avec 4 répétitions dans chaque cas.

en 1969, 8 prélèvements, du 9 avril au 2 juillet : 4 répétitions, et 6 le 2' juin.

A partir de 1970 chaque prélèvement élémentaire était constitué de deux segments de lignes successifs, de 0 m 50 chacun, destinés à analyser la variabilité des peuplements purs par rapport aux associations, avec 6 répétitions chaque fois, 6 prélèvements ont été opérés, du 11 juin au 24 juillet (plus la récolte finale).

en 1971, le même système a été appliqué pour 6 prélèvements, (du 24 mai au 2 août).

en 1972 l'étude a porté sur la répartition des pieds et les variations de la croissance de ligne à ligne dans un peuplement pur ; deux cultivars (Rex et N 66) ont été suivis ; 7 prélèvements ont été faits du 24 mai au 7 août sur Rex.

Jusqu'à la fin-floraison, une répétition au moins a été arrachée, et les autres ont été coupées au ras du sol. On a ainsi déterminé : l'évolution du nombre de pieds, du nombre de talles et de leur répartition de la hauteur totale des plantes, de l'insertion des racines sur les pieds. En fin de végétation, on a coupé les talles à ras de terre : il est très difficile d'arracher les pieds dans le sol durci car les tiges très cassantes provoquent des erreurs d'échantillonnage.

L'allongement des talles récoltées et de talles repérées dans les parcelles a été comparée.

La répartition de la matière sèche de 20 en 20 cm au dessus du sol, et dans presque tous les cas le nombre de talles par parcelles ont été déterminés , ce qui a fourni une évaluation de la masse sèche des talles moyennes. L'évolution des éléments du peuplement de chaque cultivar a été suivie en mesurant et pesant séparément les tiges, feuilles et épis par tranches de 20 cm d'une répétition au moins. Les échantillons prélevés étaient mis immédiatement dans des sacs en matière plastique ; pesés dès l'arrivée au laboratoire, ils étaient passés à l'étuve à 105 °C (24 h) après mesures et comptages, les poids frais et sec des échantillons étaient ainsi connus.

L'échantillonnage des feuilles a permis de calculer leur surface foliaire ; les estimations ont été conduites de trois façons différentes :

a. par planimétrie directe, sur un planimètre à flux d'air (de PARCEVAUX et GREBET, 1970).

b. Par mesure directe du contours des feuilles reporté sur papier, découpé et pesé.

c. Par mesure de la longueur et de la largeur moyenne de séries de feuilles (limbes pris jusqu'à la ligule).

Ces diverses mesures ont conduit à une formule simple de régression, valable pour l'ensemble des cultivars étudiés.(L = longueur, l = largeur moyenne des feuilles) :

Feuilles de jeunesse : 0,83 L x l = 10 p.cent

Feuilles adultes : 0,75 L x l ± 10 p.cent
(feuille de l'épi et deuxième feuille)

La figure 222.01 explicite l'étude fréquentielle des longueurs et largeurs de feuilles d'un niveau donné, et la figure 222.02 donne, à titre d'exemple, la régression (pour plusieurs cultivars) des surfaces planimétrées par rapport au rapport des longueurs par les largeurs.

La surface des tiges et des épis a été estimée en les assimilants à des cylindres. Pour l'indice de surface foliaire, on a pris leur projection plane : L x l ; pour les calculs d'assimilation, on a retenu le demi périmètre des cylindres ($\frac{\pi d L}{2}$) L : longueur en cm; d = diamètre en cm.

L'indice de surface foliaire est calculé pour une face du feuillage.

C. Mesures du rayonnement dans les parcelles expérimentales.

Un pyranomètre linéaire original mis au point sous notre direction, a été présenté ailleurs (COMBRES et al., 1970). Comme pour le pyranomètre Eppley, on mesure l'écart de température entre deux surfaces dont l'une, noire, absorbe le rayonnement, et l'autre, blanche le réfléchit. Cette mesure est effectuée à l'aide d'un ensemble de thermocouples connectés en série, dont les jonctions sont placées successivement sous les surfaces blanche et noire. Le principe en a été proposé par MONTEITH (1959), SZEICZ (1964), et de nombreux autres auteurs.

Ces thermocouples sont obtenus par dépôt électrolytique discontinu de cuivre pur sur une résistance de constantan collée sur un isolant. Les peintures blanche et noire sont appliquées sur les thermocouples, et l'élément sensible ainsi constitué est placé dans un tube de verre Pyrex transparent entre 0,3 et 3,0 µm (Figure 223.01)

La température influe peu sur la réponse de l'appareil, et l'appareil paraît peu sensible au rayonnement thermique du verre Pyrex, car la peinture blanche utilisée a une grande absorbance au delà de 5 µm. (COMBRES et al. loc. cit.)

La sensibilité de ces appareils est voisine de 1 mV pour 35 W m^{-2} de rayonnement solaire incident. Chaque pile est étalonnée séparément. Le courant fourni a été enregistré soit à l'aide d'un potentiomètre enregistreur MECI à 12 directions, de sensibilité règlable entre 1 et 100 mV, soit grâce à deux millivoltmètres enregistreurs à six directions.

Tous les dépouillements ont été faits à la min, par intégration des données sur 5 mn en 1970, et sur 30 ou 15 mn (selon les journées) en 1971. Les lectures brutes ont été corrigées par la sensibilité propre de chaque pyranomètre.

Ce pyranomètre a été modifié, conformément aux travaux de Monteith et Szeicz (comm. pers. et à des conseils de Dogniaux (spécialiste du rayonnement à Uccle, Belgique, comm.pers.) pour mesurer la fraction infra-rouge du rayonnement solaire (0,75 à 2,8 µm). Par différence avec le rayonnement global, on connaît ainsi le rayonnement visible :

Un filtre (Kodak - Wratten 88 A) a été intercalé dans le tube de verre Pyrex de quelques piles. Ce montage fonctionne convenablement pour des hauteurs du soleil supérieurs à 10°, sous réserve de réétalonner les piles au moins une fois par an, pour tenir compte du vieillissement du filtre (qui devient de moins en moins opaque au rayonnement visible, notamment).

Trois schémas (figure 223.02) illustrent l'installation des thermopiles dans la végétation. Pour les faibles indices de surface foliaire (LAI inférieurs à 2) au-dessus des piles, la réponse de chacune est enregistrée séparément (a). Dans ce cas, on a doublé la mesure dans une ligne voisine, pour mieux approcher la réponse moyenne au niveau considéré. A des LAI plus importants, deux piles ont été montées en série, pour en augmenter la sensibilité (b). Quand le rayonnement infrarouge a été mesuré, le montage (c) a été employé. L'emploi de deux piles de 30 cm de long a, dans la plupart des cas, permis d'obtenir une réponse satisfaisante à l'échelle de la demi-heure. Les thermopiles ont toujours été installés en position nord-sud, parallèlement aux lignes de semis.

Le montage de paires de pyranomètres sur un même support (figure 223.02 c) permet d'enregistrer les énergies globale et infrarouge d'une même station, avec une bonne précision à l'échelle des 15 minutes d'intégration (pour tenir compte du déplacement apparent du soleil par rapport au feuillage). On enregistre séparément chaque pyranomètre, et on calcule l'énergie visible arrivant à chaque niveau du peuplement à l'aide de la formule suivante, identique à celle de SZEICZ (1969) :

$$\frac{P}{P_o} = \frac{T/T_o - 0,41\ IR/IR_o}{0,59}$$

P = énergie dans le visible (0.4 - 0.75 µm)
IR = - dans l'infra rouge (0.75 - 2.8 µm)
T = énergie totale (0.4 - 3.0 µm)

Les coefficients de transmission des feuilles de Blé sont approximativement les suivants (SZEICZ, 1969) :

$\tau_T = 0,24$; $\tau_V = 0,08$; $\tau_{IR} = 0,38$. (τ = coefficient de transmission).

Un abaque simplifié original (fig. 223.03) permet de calculer, pour une culture de Blé entre le début de la montaison et la fin de la floraison (c'est à dire pendant la période durant laquelle les feuilles sont bien vertes) l'extinction des rayonnements visible et infrarouge par rapport au rayonnement global et au LAI de la culture; inversement, la détermination à l'échelle de temps de la journée de la fraction du rayonnement global incident à chaque niveau dans la végétation donne une assez bonne approximation de l'indice de surface foliaire de la culture.

La technique de mesure dans la végétation adoptée a été la suivante : des pyranomètres linéaires ont été installés à différents niveaux dans la végétation des différents cultivars de blé étudiés, et dans quelques associations caractéristiques, en 1970 et 1971.

Deux à six cas différents (cultivars ou niveaux dans la végétation) ont ainsi pu être comparés un jour donné. Au dessus du couvert, le rayonnement global incident et l'albedo de la végétation ont été enregistrés de façon continue. On verra au chapitre IV-3 le détail de ces mesures.

D. Analyses de l'assimilation nette des feuilles par gravimétrie différentielle.

L'assimilation nette peut être déterminée de diverses façons, soit par méthode gazométrique (CHARTIER, 1970) soit par méthode gravimétrique différentielle, sur segments de feuilles (BALDY, 1971) ou sur feuilles entières attachées à la plante (BALDY, 1973 b).

L'analyse grâce à des segments de feuilles a été décrit par SETLIK, BARTOS et KUBIN (1960). La technique de prélèvement schématisée figure 224.01 assure une bonne précision expérimentale. La différence de masse sèche entre témoins et segments exposés correspond à l'énergie transformée par la photosynthèse et stockée dans la feuille. Elle peut être positive ou négative. Dans ce dernier cas, elle correspond à la respiration de l'organe. Diverses causes d'erreurs ont été mises en évidence dans nos premiers essais, en particulier des difficultés dues à l'élévation de la température des segments placés en conditions naturelles.

Pour tenter d'échapper à ces contraintes, nous avons repris et mis au point une méthode d'étude gravimétrique de la photosynthèse apparente sur les feuilles des plantes en place dérivée de la méthode de la demi-feuille de SACHS (1883). TSYLBUKO (1962) a proposé de bloquer les migrations hors du limbe à l'aide d'un coton imbibé d'alcool iodé enroulé autour du pétiole ou à la base du limbe des feuilles ; les tissus conducteurs de la sève élaborée sont ainsi détruits, sans que les faisceaux conducteurs de la sève brute soient lésés.

Dans le cas du Blé, nous opérons comme il est indiqué en légende de la figure 224.02 . La méthode a été appliquée avec succès sur d'autres plantes aussi, comme le Tabac, le Tournesol et le Maïs (résultat non publiés).

L'échantillon statistique est obtenu comme suit :
Des feuilles témoins (T) sont prélevées avant le début de l'expérience (T_1), puis au moment de chaque prélèvement en cours de journée (T_2, T_3...) en même temps que des feuilles dont on a bloqué en début d'expérience la migration des "photosynthétisats" (E_2, E_3 ...) . On compare les valeurs moyennes des polygones de fréquence des masses sèches avant et après exposition, et aussi entre feuilles "bloquées" et témoins à chaque prélèvement. Les différences constatées correspondent à l'assimilation nette dans les conditions de l'expérience. On mesure également la surface de chaque feuille, ce qui permet d'étudier en fait l'évolution des masses surfaciques. Le calcul est effectué à l'échelle de temps horaire.

La figure 224.03 résume l'ensemble des observations faites en mai et juin 1972 sur le Blé Rex ; les masses surfaciques pour ce cultivar sont toujours voisines de 42,5 ± 2,5 g m^{-2}. La photosynthèse apparente paraît cesser quand la masse surfacique devient inférieure à 25 g m^{-2} : c'est le cas des feuilles âgées peu avant leur jaunissement apparent. Des feuilles attaquées par des larves mineuses ont souvent une masse surfacique inférieure à 30 g m^{-2} ; au contraire des limbes cassés, mais laissant passer la sève, atteignant des masses surfaciques dépassant 60 g m^{-2}, comme les feuilles dont les migrations ont été artificiellement bloquées.

L'écart constaté entre deux groupes de dix feuilles de même physiologique et situées à la même hauteur dans le peuplement est inférieur à 2,5 p. cent, généralement même à 1 p. cent, alors que l'augmentation due au blocage peut atteindre ou dépasser 25 p. cent de la masse sèche des témoins : la précision des résultats avoisine donc 10 p. cent.

Une chambre d'assimilation permettant une illumination constante et une régularisation des conditions thermiques au niveau des feuilles a été construite. Sa première version a été décrite dans un article récent (BALDY et Le BUHAN, 1972). Des modifications ont été apportées à sa construction (BALDY, 1973 b) et la figure 224.04

présente le schéma de ce dernier modèle, qui a été agrandi pour pouvoir étudier des plantes entières de Blé. Elle permet d'apporter aux segments ou aux plantes entières un éclairement énergétique exactement connu et règlable, et en conséquence d'étudier la réponse du Blé à des conditions d'éclairement et de température définis. On verra quelques exemples de son utilisation au chapitre IV-4.

III° PARTIE . DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES CONCERNANT LA CROISSANCE ET L'ASSIMILATION NETTE DE PEUPLEMENTS DE BLE .

Chapitre I . Introduction .

La connaissance du développement des parties souterraines et aériennes des blés, et de leur photosynthèse nette, est nécessaire pour analyser les interactions créées dans les peuplements par l'association de cultivars. C'est pourquoi nous avons effectué récemment deux mises au point bibliographiques, portant respectivement sur l'enracinement (BALDY, 1973 b) et sur les processus de photosynthèse chez les blés (BALDY, 1972, 1973 a).

D'excellents études du système racinaire des Graminées ont été publiées ces dernières années, celles de TROUGHTON (1962) et de BROUWER (1966) par exemple. Un symposium récent a été consacré à l'enracinement (WHITTINGTON Ed., 1968), dont les données ont été complétées depuis par de nombreux travaux, qui ont imposé des choix entre les références, ce qui est forcément arbitraire. Les sources ont été diversifiées en citant autant que possible les travaux publiés en France.

Les connaissances acquises dans les domaines du développement des parties aériennes et des interactions entre plantes et des processus de l'assimilation photosynthétique seront abordés ensuite, pour montrer comment s'insèrent nos propres travaux s'insèrant dans les recherches actuellement poursuivies.

Il a paru préférable de regrouper ces données bibliographiques en un chapitre pour alléger la présentation de nos résultats personnels. Il s'agit donc surtout d'aspects complémentaires à nos recherches, indispensables à leur compréhension. Ils permettent d'étayer l'essai de synthèse qui forme la dernière partie de ce mémoire.

Chapitre 2. Croissance et développement des Blés .

A. Stades de croissance et organogénèse du Blé .

a. Description des stades de croissance des blés .

JONARD, KOLLER et VINCENT (1952) ont décrit trois périodes phénologiques principales pendant la vie du Blé :

- une période végétative, qui va du semis à la fin du tallage ;
- une période reproductrice, de la montaison à la floraison ,
- une période de mâturation, comportant les stades de remplissage du grain, de maturation physiologique et de dessication de celui-ci.

Deux systèmes de notation sont couramment rencontrés dans la littérature. L'un a été proposé par FEEKES (1941) ; il est basé essentiellement sur la morphologie externe du brin-maître. Ses onze stades phénologiques ont été reportés car, s'ils sont fréquemment utilisés dans la littérature anglo-saxonne, leur signification est rarement donnée :

ECHELLE DE FEEKES .

Stades	Caractères phénologiques .
1	Une feuille levée visible
2	Début du tallage
3	Talles formées, feuilles souvent tordues en spirales, plantes apparemment prostrées le plus souvent.
4	Début de l'érection de la pseudo-tige.
5	Erection de la pseudo-tige; Développement de la gaîne foliaire.
6	Apparition du premier noeud.
7	Apparition du deuxième noeud.
8	Apparition de la feuille culmaire roulée. L'épi commence à gonfler.
9	Ligule de la dernière feuille juste visible.
10	La gaîne de la feuille culmaire est développée et gonflée par l'épi.
10.1	Premiers épis visibles } Epiaison
10.5	Epiaison complète. } Epiaison
10.51 à .54	Floraison
10.54	Début de la formation des grains dans l'épi.
11.1 à .4	Maturation (.1 grain laiteux ; .4 maturation commerciale).

JONARD, KOLLER et VINCENT (1952) signalent à juste titre que les notations de ce type, si elles sont aisées à faire, ne coïncident pas avec les stades physiologiques du développement de l'épi. Ils ont décrit ces derniers et relié leur évolution à des repères bioclimatiques pour les ébauches florales du brin-maître. Ces observations sont aisément réalisées à l'oeil nu ou à la loupe binoculaire.

Ces notations négligent volontairement l'évolution des talles des diverses ordres ; à l'échelle du peuplement certains phénomènes importants peuvent ainsi être dissimulés.

STADES MORPHOGENETIQUES DE JONARD, KOLLER et VINCENT.

Stades	caractéristiques	Valeur approchée des notations de FEEKES
A	Fin de la période végétative. Apparition du double sillon sur l'apex, ébauche des futurs épillets, et des premiers entre-noeuds sur le plateau de tallage	3-4
B	Fin de l'initiation florale. Le nombre d'épillets définitif est ébauché. Apparition des ébauches des glumes. Correspond au début de la montée définie par GESLIN (1931)	5-6
C C1 C2	Différenciation des ébauches d'anthères différenciation des sacs polliniques différenciation des stigmates	pas de correspondance
	NB. des travaux très importants sur cette phase ont été publiés notamment par ASPINAIL (1966), FARIS et al. (1969), FRIEND et al. (1963)	
D	Méiose . 10 ou 12 jours avant l'épiaison	9
F	Fécondation, se traduit par la floraison ou anthèse	10.52
M	Phases de maturation	11
M_o	Jaunissement du dernier entrenoeud (maturation physiologique du grain). Correspond au maximum de matière sèche aérienne par unité de surface.	

Ces notations permettent de caractériser aisément la phase à laquelle se trouve le Blé lors d'un prélèvement ou d'une observation.

Malgré les critiques justifiées qui lui ont été adressées, l'échelle de Feekes est largement utilisée.

b. Organogénèse du Blé .

1. Morphogenèse du système racinaire

Les rappels présentés ici seront très sommaires, car nous venons de publier un article bibliographique sur ce sujet (BALDY, 1973 b).

Le système racinaire du Blé possède le double enracinement caractéristique des Graminées :

- Les racines séminales proviennent de six primordiums différenciés dans le caryopse, dont deux ou trois se développent en général (GRIGNAC, 1965). Leur importance relative diminue à mesure que le système coronal se développe, pour ne représenter que moins de 5 p.cent des racines à la floraison. Les racines séminales sont généralement plus développées chez les blés de type printemps que chez ceux de type hiver, en valeur relative au moins (TROUGHTON, 1962).

- Les racines du système coronal, ou nodal, ou adventif, apparaîssent plus tardivement. Elles proviennent de primordiums situés à la base de chaque feuille, et des deux côtés des bourgeons latéraux (PERCIVAL 1921)

On a une corrélation étroite entre le nombre de talles formé et le nombre des racines adventives à la fin de la phase de tallage (stade 5-6 de Feekes) PINTHUS, 1969). Le développement plus rapide des graminées annuelles de printemps explique que leur système racinaire nodal soit moins important que celui des graminées de type hiver (BROUWER, 1966).

Des racines coronales peuvent se développer jusqu'à la floraison à condition d'avoir été initiées avant la montaison, et leur morphologie évolue selon l'âge de leur initiation (PINTHUS, 1969). Les caractéristiques physico-chimiques du sol jouent un rôle important pour leur développement (PERCIVAL, loc.cit.) qui est favorisé par des températures de l'ordre de 10 à 15 °C (TROUGHTON, 1962), par un sol humide en surface (PAVLYCHENKO, 1937) et par une photopériode assez courte (SCHEIBE et ELLERMANN, 1967).

- Des racines latérales, secondaires et tertiaires, se développent sur les racines séminales et nodales. On a schématisé sur la figure 321.01 l'évolution du système racinaire du Blé pendant sa croissance, et représenté (d'après BARLEY, 1970) l'importance relative des différentes racines (fig. 321.02).

Un grand nombre de racines latérales se développent dans les horizons superficiels ; leur diamètre varie assez peu de la base à l'apex ; des radicelles et des poils absorbants, actifs au voisinage de l'apex, se forment en grand nombre sur ces racines latérales. Que les poils absorbants subsistent ou non, leur vie active paraît brève (Mc ELGUNN et HARISSON, 1969).

L'importance relative des racines latérales croît progressivement avec le développement du système racinaire. En pots, on a la répartition suivante par pied (SCOTT-RUSSELL et SANDERSON, 1967) :

4,20 m de racines séminales
3,80 m de racines coronales
48,0 m de racines latérales de tous ordres.

Ces valeurs sont plus faibles que celles de peuplements en pleine terre, qui avoisinent 100 à 300 m par plante (BARLEY, loc.cit.)

L'enracinement automnal d'un Blé de type hiver est formé de racines séminales, des premières coronales et de quelques racines latérales. Il peut atteindre 75 cm de profondeur au début de l'hiver et dépasse un mètre à la fin du tallage. Les racines croissent tant que la température du sol est supérieure à 0 °C.

En conditions standard de culture, il y a corrélation étroite entre le développement à quatorze jours et les caractéristiques de l'enracinement adulte (PINTHUS et ESHEL, 1962 ; TAVCAR et KENDELIC, 1969). PAVLYCHENKO (1937) avait déjà montré la liaison existant entre le développement des racines séminales et le rendement final.

L'organisation générale du système racinaire est d'origine génétique ; sa spécificité a permis de tracer des "Atlas de racines" (KUTSCHERA, 1960 par exemple). On peut donc modifier par voie génétique le type d'enracinement selon les buts recherchés. Ainsi PINTHUS (1967, 1969) a mis en évidence l'héritabilité du caractère "angle d'ouverture" des racines en conditions standard, et la liaison existant avec la résistance à la verse physiologique, et GRIGNAC (1965) a souligné l'influence des caractères morpho-anatomiques, et en particulier du diamètre moyen des racines sur cette résistance.

Le système racinaire actif se renouvelle au printemps, selon ZADONTSEV et al. (1970). De nouvelles racines croissent en surface jusqu'à la floraison si de l'eau est disponible à ce niveau. Mais la masse totale de racines décroît généralement dès la floraison (PINTHUS, 1969).

Le système séminal du Blé joue donc un rôle important au début de la croissance, et il est progressivement supplanté par des racines coronales et latérales. Le développement de chaque système dépend du génotype, mais aussi des conditions de milieu. Des traitements chimiques peuvent modifier le développement des racines, et agir ainsi sur le rendement en grain.

Des "coups de froid" survenant après la phase de tallage des blés de printemps compromettent définitivement leur croissance : l'allongement de la photopériode réduit la durée de chaque phase (KOROVIN et ZHUCHILIN, 1969) et par conséquent le développement des racines coronales en est fortement réduit (STREBEYKO et al., 1963, 1967).

Une grande partie des assimilats photosynthétiques migre vers les racines au début de la végétation (DIMOVA et POPOVA, 1971). A la levée, le développement des racines est directement proportionnel à l'énergie incidente absorbée ; il peut être très rapide si les autres conditions de milieu ne sont pas limitantes. Mais la photopériode intervient dès que le brin-maître atteint le Stade A.

2. Organogénèse des parties aériennes

GESLIN (1944) a montré que la germination du Blé commence dès que la température est supérieure à 0 °C. La somme de température nécessaire à l'apparition de cinquante p. cent des plantules est voisine de 40 °C x jours. On a, entre 0 et 25 °C au moins, la relation :

$$x \cdot y = Cte \quad (x\ °C\ ,\ y\ jours)$$

Plantule et radicule ont le même rythme de croissance.

La loi est la même pour la levée (apparition au-dessus du sol de la moitié des coléoptiles de Blé semé à 5 cm de profondeur . x . y =

122 degrés jours. GRIGNAC (1965) a vérifié ces relations pour les blés durs (Triticum durum Desf.), et d'autres auteurs l'ont généralisée pour des génotypes tendres et durs très variés.

Dans les conditions habituelles de semis des blés de type hiver, température et photopériode décroissant après la levée. Des modifications biochimiques du cytoplasme induisent le phénomène d' "endurcissement". La résistance au froid des racines est d'autant plus grande que la teneur en eau des plantes est plus faible à la fin de l'automne (METCALF et al. 1970). Le risque de gel complet des plantes est aggravé quand une vague de froid survient brusquement (LEFORT et SEBILLOTTE, 1968).

De la levée à la fin du tallage, l'augmentation du poids des parties aériennes est faible (généralement moins de 50 g m^{-2}), et l'indice foliaise à la fin de cette période est généralement inférieur à un. L'évolution des organes aériens du Blé a été schématisée sur la figure 320.01 .

2.1. Développement des feuilles.

Ce phénomène a été remarquablement décrit de l'initiation à la sénescence par WILLIAMS (1960, 1966) comme aussi les relations histologiques existant entre feuilles et épis. Les trois premières feuilles sont initiées dès la germination ; leur phyllochrone dépend de la température moyenne ; il est de 5 à 7 jours en conditions naturelles (BUNTING et DRENNAN, 1965). Au stade A (défini plus haut), toutes les feuilles sont initiées. La teneur en acide ribonucléique de chaque feuille augmente considérablement au début de sa croissance ; la phase de multiplication des cellules est suivie d'une phase de grandissement de celles-ci, qui part de la base des feuilles et cesse au moment où commence la croissance de l'organe suivant (WILLIAMS et RIJVEN, 1965). Un entrenoeud ne grandit qu'à partir du moment où la feuille du même noeud a achevé sa croissance (VINCENT et GOUJON, 1964).

Les conditions climatiques règnant au moment de la morphogenèse d'une feuille peuvent modifier son développement ultérieur (FRIEND et POMEROY, 1970). Ainsi une réduction de l'énergie lumineuse incidente pendant sept jours de 30 000 à 7 000 lux, confère irréversiblement à la feuille culmaire les caractères d'une feuille d'ombre. Les feuilles de Blés sont plus épaisses et moins grandes sous un fort éclairement, plus minces, avec des cellules plus grandes, sous une faible lumière, surtout si celle-ci est riche en infra-rouge (WALPOLE et MORGAN, 1971). GESLIN (1944) avait déjà observé cet effet à l'échelle des plantes, en effectuant des ombrages différentiels. La structure des tissus palissadiques est modifiée elle aussi par les variations d'éclairement (CHONAN, 1965, 1966).

Les feuilles de Blé sont amphistomatiques, et le nombre de stomates par unité de surface est une caractéristique spécifique (FRIEND et POM EROY, 1970 ; KHAN et TSUNODA, 1970 a). De PARCEVAUX (1972) trouve 40 ± 10 stomates par mm^2 sur la face supérieure, et 48 ± 10 sur la face inférieure de divers Blés tendres français.

Cette variabilité est due à plusieurs facteurs : stade morphogénétique de différenciation du limbe (WILSON, 1966) ; conditions de milieu pendant le développement du limbe (TEARE et al., 1971) ; origine génétique du cultivar (ANDELIC et al., 1970).

Certaines variétés présentent un arrangement relativement compact des cellules du parenchyme, de type "panicoïde", qui paraît préférable sur le plan du rendement de la photosynthèse nette. Ces types se rencontreraient particulièrement chez des variétés sauvages

originaires de Bioclimats semi-arides (KHAN et TSUNODA, 1971). La structure des cellules de transfert de la tige et de la gaîne diffèrent aussi selon les cultivars, ce qui peut provoquer des écarts dans l'importance et la vitesse des migrations (O'BRIEN et ZEE, 1971).

La température optimale de grandissement des feuilles dépend étroitement de l'origine écologique : ainsi des Blés d'origine suédoise ont une croissance normale à des températures beaucoup plus basses que des cultivars d'origine méditerranéenne (EVANS et DUNSTONE, 1970 ; KHAN et TSUNODA, 1970 c ; KOLDERUP, 1970 ; PLANCHON, 1971).

Les feuilles âgées, généralement situées à la base des plantes chez les graminées, sont de ce fait ombragées. Exposées en pleine lumière, on constate que leur physiologie a évolué ; elles deviennent notamment incapables d'utiliser de forts rayonnements (BROWN et al., 1966).

La sénescence des feuilles se traduit notamment par une modification du rapport des poids des parois cellulaires (qui augmentent) et du protoplasme (qui diminue), et par une chute de la teneur en acide ribonucléique (WILLIAMS et RIJVEN, 1965), et leur activité photosynthétique nette décroît très rapidement (TREHARNE et al., 1968), et le point de compensation du gaz carbonique croît rapidement (PEARCE, 1967).

L'évolution de la masse sèche de chaque feuille de Blé au cours de sa vie est présentée sur la figure 321.03, d'après STREBEYKO et al. (1961). La surface foliaire maximale est atteinte au Stade D, chez les Blés d'hiver, et au stade F chez les Blés de printemps. Elle est considérable, et reste stable pendant la phase épiaison-floraison, grâce au remplacement progressif des feuilles sénescentes par la feuille culmaire, le dernier entrenoeud et l'épi (Fig. 321.04) .

La masse surfacique d'une feuille, (exprimée en g m^{-2} ici) demeure assez constante tant que la photosynthèse du limbe est normale. Elle présente généralement une fluctuation diurne, qui correspond aux phases d'accumulation, de migration et de respiration prédominantes. Nous avons vérifié que la masse surfacique de Blé (ou de Maïs) cultivées en chambre climatisées, est environ moitié de celle de feuillles provenant de cultures au champ, mais des limbes prélevée sur des talles développées tardivement (à l'ombre des brins principaux), ont des masses surfaciques analogues à celles de Blés cultivés en conditions artificielles, comme l'a trouvé aussi MEIDNER (1970) .

2.2. Développement des talles de Blé .

L'unité de base des graminées, le "phytomère", est constitué, pendant la phase végétative, d'un noeud, d'une feuille fixée à la base de celui-ci, d'un bourgeon latéral et d'un entrenoeud (BUNTING et DRENNAN, 1965).

La phase du tallage est due au développement des bourgeons axillaires sur les premières feuilles développées, puis sur les premières feuilles des talles primaires elles-mêmes. Elle a été étudiée par de nombreux auteurs, parmi lesquels ANSLOW, 1966 ; DUDINSKII et MIKOLENKO, 1970 ; HALL, 1970 ...

Au stade B, on trouvera 6 à 18 talles (AGARWAL et al., 1971 ; GRIGNAC, 1965) dont 4 à 9 se développeront et sont visibles à l'oeil nu. Les deux talles de coléoptile et de la première feuille sont dits primordiales mais la talle du coléoptile a rarement un développement vigoureux.

En conditions contrôlées la vitesse d'apparition des talles est constante, jusqu'à la sénescence des premières feuilles, si aucun

facteur externe ne vient modifier leur rythme de développement (ANSLOW, 1966). Une talle apparaît chaque fois que deux feuilles se sont développées au dessus d'elle (phyllochrone). Cette vitesse d'apparition peut être modifiée par de nombreux facteurs (cf. BALDY, 1973 a). Beaucoup de ces observations avaient déjà été rapportées par GESLIN (1944) et JONARD (1962). WILLIAMS et WILLIAMS (1968) ont étudié l'action combinée de la photopériode et de l'énergie incidente, et montré qu'en jours longs la vitesse de développement des primordiums est proportionnelle à la quantité d'énergie reçue.

La position spatiale du plateau de tallage du Blé et de l'Orge par rapport au sol peut être modifiée par l'intensité de l'éclairement : ainsi le plateau est situé au dessus du sol à faible éclairement (HALL, 1970). Ce phénomène peut jouer un rôle important dans le développement des Blés, car leur sensibilité au froid en est modifiée.

SLATYER (1970) explique bien les mécanismes d'action de déficits hydriques sur la physiologie de la plante. Si celui-ci intervient à la fin du tallage, il peut provoquer la disparition de nombreux bourgeons, ou même de talles déjà développées (RIDLEY et TODD, 1971), et modifie le rythme des mitoses (SLATYER, loc.cit.)

Si ASPINALL (1961, 1964) a constaté qu'il n'y a pas d'arrêt du tallage chez l'Orge, le phénomène varie beaucoup chez les Blés (FRIEND 1965, par exemple). Dans certains cas, on peut avoir développement de talles même après la floraison (CHAUSSAT, 1970). La dominance apicale suffit généralement à bloquer le tallage au début de la montaison : on parle alors d'une "annuelle vraie". La formation des primordiums de feuilles sur une talle cesse dès que l'épi commence à se différencier le stade double ride (A) est atteint. Leur nombre est donc déterminé très tôt (ANSLOW, 1966 ; NICHOLLS et MAY, 1963).

L'allongement d'un entrenoeud ne commence qu'au moment où tout le massif cellulaire de l'entrenoeud suivant est achevé (VINCENT, 1961). Le nombre de cellules composant la feuille correspondante est également déterminé à cet instant. Ce phénomène paraît assez général (cf. SCHOCH, 1970).

Les talles sont donc physiologiquement plus jeunes que les brins-maîtres. On verra plus loin qu'elles se comportent rapidement en organes autotrophes (LUPTON, 1966).

2.3. Initiation de l'épi .

L'histogénèse de l'inflorescence a été remarquablement décrite par BARNARD (1955, 1957), et les très nombreus articles parus depuis à ce sujet n'ont fait que confirmer ses observations (par exemple GRADCHANINOVA, 1970 ; SPIROVA, 1970 ; TUYET-HOA, 1970).

HALSE et WEIR (1970) ont analysé l'action de la vernalisation, de la photopériode, et de la température, sur le développement des épillets. Leurs résultats confirment ceux de JONARD et al. (1952). L'évolution des organes floraux a été suivie par MARCELLOS et SINGLE (1971) selon une méthode tout à fait comparable à celle utilisée par GESLIN (1944) et JONARD (1964). Des semis échelonnés de dix cultivars de Blés de printemps et un d'hiver ont montré que la durée de la période allant du stade A (double ride de l'apex) à l'épiaison est très étroitement liée à la date d'initiation de l'épi : l'analyse combinée de la photopériode et de la température fournit des coefficients de corrélation supérieurs à 0,90.

GRIGNAC (1965) a étudié le stade atteint par les différentes talles d'une plante de Blé dur en fonction du développement du brin-maître, pour six talles distinctes :

Brin maître : stade B : 25 épillets formés
Talle du coléoptile : stade A-B, 16 épillets formés
Talle de la première feuille : stade A - B, 9 épillets formés
Talle de la deuxième feuille : stade A, 2 épillets formés.
Les trois talles des autres feuilles ont un apex non différencié.

Ce décalage important se retrouve à la floraison, (cf. chapitre IV-1). Le nombre d'épillets formés sur le brin-maître dépend de la somme de température entre les stades A et B, et de la durée du jour : un semis tardif peut conduire à une somme de température insuffisante (GRIGNAC, 1965). Seules les talles ayant dépassé le stade A quand le Brin-maître dépasse le stade B peuvent épier chez les Blés durs (GRIGNAC, 1965). Aux densités de semis utilisés (200 à 300 plantes par m^2), l'ombrage des premières talles en montaison inhibe l'évolution ultérieure des talles tardives. Les très fortes densités de semis provoquent aussi un raccourcissement de la phase A - B (EVANS, 1970).

c. Croissance du Blé après le tallage .

1. Répartition des racines dans le profil

D'assez nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la longueur moyenne de racines existant dans chaque unité de volume de sol. Un champ de Blé compte en moyenne 100 à 300 pieds par mètre carré ; chaque pied dispose donc théoriquement d'une surface de 10^{-2} à $3\ 10^{-3}$ m^2. Mais les systèmes racinaires sont fortement imbriqués, et chaque pied explore intensivement 0,2 à 0,3 m^2, sur 20 à 30 cm de profondeur. Des racines peuvent descendre à plus de deux mètres, mais la couche arable est seule explorée intensivement. On peut définir ceci en admettant qu'on a plus de deux centimètres de racine par ml de sol. Dans ces conditions, la probabilité de trouver un élément de racine est aussi importante dans l'interligne que sur la ligne de semis (BARLEY, 1970), au moins quand les conditions de croissance sont suboptimales. (PAVLYCHENKO, 1937) avait trouvé (au Saskatchewan, Canada) 360 m de racines principales par m^2 de sol dans la couche 0 - 10 cm, et 53 km de racines de deuxième et troisième ordres dans cette couche, soit 1 400 kg ha^{-1} , ou 50 cm ml^{-1} .

Nous avons obtenu nous-même 32 cm ml^{-1} sous le Blé d'hiver Champlein dans l'horizon 0 - 10 cm (en perdant certainement des racines de troisième ordre) , 8 cm ml^{-1} entre 10 et 20 cm, 6 cm ml^{-1} de 20 à 30 cm et 2 cm ml^{-1} entre 30 et 40 cm, soit 320 m par pied, et une masse sèche par unité de longueur de racine de $2,6\ 10^{-6}$ kg m^{-1} environ. Des sondages à la tarière ont permis de vérifier que les racines situées à plus de 40 cm de profondeur à La Minière représentent 10 p.cent environ de la masse sèche totale des racines. Ces résultats recoupent ceux de GOEDEWAGEN et SCHUURMAN (1950) qui citaient des valeurs de 2 600 kg ha^{-1} de racines pour les Blés d'hiver et 1 500 kg ha^{-1} pour les Blés de printemps. Leur répartition spatiale à la floraison du Blé a été tracée figure 321.05 .

La répartition horizontale des racines a été peu étudiée, sauf en solution hydroponiques ou en bacs de sable : le Blé Marquis, dans un "rhizotron" explore 30 cm de rayon, tandis que Thatcher n'y arrive pas ; d'autres cultivars parviennent à 60 cm de rayon (HURD, 1968).

2. Croissance des parties aériennes

Les talles herbacées disparaissent sans profit notable pour les talles survivantes : des études à l'aide de ^{14}C montrent qu'après

le début de la montaison, on n'a pratiquement plus de migrations de talle à talle, sauf si les feuilles du brin-maître sont supprimées. Des migrations de faibles quantités de produits azotés des talles dominées vers les dominantes ont cependant été mises en évidence à l'aide de 15_N (THORNE, 1962 ; PAVLOV, 1970 ; DIMOVA et POPOVA, 1971).

La croissance des parties aériennes pendant la montaison est rapide. Le palier souvent observé entre l'épiaison et la floraison sur les courbes de croissance par unité de surface est du à la disparition des talles herbacées infertiles : en peuplement normal, 1 à 6 talles par pied disparaissent, et on a 3 à 5 talles-épis sur les Blés d'hiver et 2 à 4 sur les Blés de printemps actuels. La perte nette de masse sèche est de 10 à 30 p. cent de la production brute ; elle est dissimulée par la croissance très rapide des plantes pendant cette phase : la masse sèche à l'épiaison avoisine 1000 g m^{-2} chez les Blés d'hiver, et 700 g m^{-2} chez les Blés de printemps.

Les grains du brin-maître ont généralement un poids spécifique plus élevé que ceux des talles tardives, mais ceci est peu marqué chez les variétés commerciales dont toutes les talles sont à peu près de même longueur. Les blés à très fort tallage-épi (donnant donc de nombreuses talles fertiles) ont souvent des grains de faible poids spécifique moyen.

A la maturité, la masse sèche totale formée est normalement de 1000 à 2000 g m^{-2} , dont 25 à 50 p. cent de grains : une bonne culture, en France, produit 3 à 7 tonnes de grain, 5 à 9 tonnes de paille, et 1 à 3 tonnes de racines par hectare. 10 à 15 p.cent de la masse sèche maximale (atteinte à la maturation physiologique des grains) est perdue par respiration et disparition d'organes à la maturation commerciale.

L'indice de surface foliaire atteint 3 dès que la culture a 25 cm de haut, pour dépasser souvent 8 à l'épiaison. Il diminue rapidement ensuite, du fait de la disparition des talles herbacées et des feuilles âgées (figure 321.04) . Les tiges et les épis constituent une composante importante de cet indice : calculé en projection plane, leur surface équivalente à la floraison dépasse souvent 1,5 pour les tiges et 0,5 pour les épis. Ces organes sont les derniers à demeurer chlorophylliens ; s'il n'est pas versé, le Blé aura une structure essentiellement érectophile à la maturation, ce qui facilite la pénétration de la lumière vers midi (Van ELDEREN et al., 1972).

3. Evolution de l'équilibre parties aériennes/racines

Le rapport des parties aériennes aux racines évolue constamment au cours de leur vie ; des différences considérables ont pu être mises en évidence entre Blés au stade A d'origine écologique différente. Mais les données de la littérature ne sont pas toujours faciles à interpréter, car les auteurs comparent soit le rapport des parties aériennes aux racines, ou la masse sèche totale et celle des racines, ou même la masse de grain et celle de racines. Quelques résultats sont reportés au tableau 321.03 .

L'ombrage réduit plus la croissance des racines que celle des parties aériennes (PENDLETON et WEIBEL, 1965). Il retarde l'apparition des racines adventives, et réduit leur développement, puisque la date d'initiation florale n'est pas modifiée ; or on a vu que cette initiation inhibe celle des racines.

A la fin du tallage, les masses sèches de parties aériennes et des racines sont analogues ; pendant la montaison, le rapport croît

régulièrement, pour n'être que de 10/1 pour les Blés de printemps et 7/1 pour les Blés d'hiver français à la maturation. Les Blés russes ont un enracinement considérable (et un rapport faible), et les Blés tropicaux un rapport moyen (7 à 10/1), mais une masse sèche totale faible. Pour un climat donné, le rapport parties aériennes / racines paraît être d'autant plus fort que le Blé est plus tardif. A partir de la floraison, la masse de racines tend à diminuer, et la masse des épis croît considérablement. Les conditions de prélèvement enlèvent toute signification à des variations de plus ou moins un point de l'indice.

Pendant la période de végétation active (tallage-épiaison), les masses sèches des feuilles et des racines sont analogues (BROUWER, 1968). Cette observation est illustrée figure 321.06 par des données de STREBEYKO et al. (1963) ; elle est intéressante, car la pesée des feuilles d'un échantillon est plus aisée que celle des racines ...

B. Relations mutuelles entre les plantes d'un même cultivar .

L'étude des relations existant entre les plantes cohabitant dans un peuplement monospécifique, ou entre espèces différentes dans des mélanges, est assez développée. On s'intéressera ici aux interactions existant entre racines et entre parties aériennes d'un même cultivar de Blé, et à leur évolution au cours de leur vie. Ces recherches sont en nombre relativement réduit, et peuvent se ramener aux tendances suivantes :

- les unes portent sur des modèles étudiés en conditions artificielles : des écrans créent les conditions de présence ou d'absence de la "compétition" pour tel ou tel facteur. L'archétype en est constitué par l'étude de DONALD (1951, 1953) sur le triple souterrain.

- d'autres s'efforcent de mettre en évidence les interactions en faisant varier les niveaux alimentaires (eau, éléments fertilisants, lumière ...), comme HARTMANN et ALLARD (1964) par exemple.

De nombreux travaux analysent les effets complexes dus à la "compétition" en faisant varier l'intensité des interactions (densités de semis, présence ou absence d'un compétiteur ...), comme BAKER et LEISLE, 1970. Les résultats présentés dans la 4° partie de ce mémoire sont de ce type.

La mise au point de BLACK (1965) a bien précisé les facteurs fondamentaux influençant des relations entre individus, tant au niveau des racines qu'à celui des parties aériennes, chez les Graminées fourragères et les Céréales. Les travaux d'un groupe d'Eucarpia sous l'impulsion de JACQUARD (1972) cherchent à ordonner le vocabulaire et à préciser des notions parfois confondues : on a tendance à englober sous le terme de "compétition" les modifications du milieu dues à la présence des plantes, les effets de ces modifications continuelles sur les plantes elles-mêmes, et les interactions éventuelles entre plantes, dues à l'intensité de la pression démographique à chaque instant.

a. Entre racines : le système racinaire des graminées annuelles croît constamment, au moins jusqu'à la floraison (BARLEY, 1970). On peut atteindre et même dépasser 40 cm de racines par ml de sol superficiel. Dans ces conditions, des différences assez minimes dans les vitesses de croissance de chaque racine, ou dans les vitesses d'absorption des ions (JENSEN et NITTLER, 1971) se traduiront au bout de quelques jours par des écarts notables de développement, comme ANDREWS et NEWMAN (1970) l'ont montré sur des peuplements formés d'un cultivar de

Blé : une réduction artificielle du volume d'enracinement d'une plante par rapport à sa voisine diminue significativement son alimentation. La localisation en surface de la fumure azotée peut réduire le développement de l'enracinement profond (TROUGHTON, 1962) .

MAERTENS (1970) a observé de grandes différences de développement et de structure du système racinaire du Blé au tallage, selon le type de sol : le diamètre moyen des racines secondaires passe de 0,3 à 0,2 mm en sol sableux, et les racines tertiaires 0,24 mm à 0,12 mm. La longueur moyenne de chaque racine passe de 1 à 7 quand on passe d'un sol argileux à un sol sableux (MAERTENS, loc. cit.) . Les racines sont donc plus nombreuses, plus fines et plus longues dans un kilogramme de sol sableux, quel que soit leur alimentation. Cette surface d'absorption plus importante peut être favorable, dans la mesure où une réalimentation régulière du sol peut être assurée (irrigation fertilisante par exemple).

La densité apparente du sol influe aussi sur la pénétration des racines de Blé : dans des agrégats artificiellement compactés, l'enracinement ne se développe plus au-delà de 1,8 kg m^{-3}, alors que sa croissance est normale à 1,4 . La taille des pores (inversement proportionnelle à la densité apparente en général) joue un rôle fondamental : les racines ne peuvent développer des manchons de poils absorbants qu'à condition de vivre dans des interstices suffisants (VOORHEES et al., 1971). Ce qui explique l'abondance des poils absorbants dans le sable grossier. Les systèmes de labours (ou de non-culture) peuvent améliorer, au moins temporairement, les conditions de croissance des racines (HENIN et al., 1969).

Si la distance moyenne de parcours d'un ion minéral (de sa source à la racine) augmente, que le sol manque d'eau, ou que les racines aient un faible développement au niveau considéré, l'alimentation pourra devenir insuffisante : ANDREWS et NEWMAN (loc.cit.) ont prouvé que l'absorption d'azote par le Blé demeure normale avec moins d'un centimètre de racine par ml de sol, contre un minimum de 8 cm par ml de sol pour l'ion phosphotique : la vitesse de ce dernier (1 mm s^{-1}) dans le sol est dix fois moindre que celle de l'ion nitrique (1 cm s^{-1}) qui diffuse efficacement dans la solution du sol (BARLEY, 1970).

A fortiori, la présence de deux ou plusieurs génotypes d'exigences dissemblables, ou d'espèces ayant un rythme de développement, ou une résistance à la sécheresse différente accentuera ces effets.

De la germination au début du tallage, le système racinaire croît plus vite que les parties aériennes ; la transpiration des organes aériens est faible, car les feuilles n'ont qu'une surface réduite (L.A.I. inférieur à 0,1 en général) et la demande climatique elle-même est peu importante (cf. chapitre II-A).

Une période critique est parfois observée pendant l'initiation des épis (stades A - B). Si l'eau manque, le Blé réduit tous les éléments de la fertilité : nombre d'épillets et d'ébauches florales par épillet, nombre de talles fertiles ; la durée de la phase de montaison est raccourcie (DAY et INTALAP, 1970).

A la floraison, l'évapotranspiration réelle du Blé atteint 3 mm par jour dans la région parisienne (pour une photopériode de 16 h environ). La vitesse instantanée d'absorption de l'eau par chaque élément de racine sera en moyenne de 5 10^{-6} m s^{-1} . Vers midi, on peut atteindre 8 à 16 mm s^{-1} au niveau du collet, ce qui peut constituer un facteur limitant (BOUCHET et al., 1964 ; HALLAIRE, 1964 ; de PARCEVAUX, 1969 ; TANTON et CROWDY, 1972) .

Si les conditions de milieu ne se modifient pas, dans un sens favorable aux plantes défavorisées d'abord (effet d'homéostasie), l'écart se creusera, et l'individu dominé finira par disparaître plus ou moins complètement.

Des différences entre les optimums de températures peuvent jouer aussi (EAGLES, 1972, par exemple) : l'absorption des ions et la respiration varient avec ce facteur ; deux écotypes mis en présence peuvent réagir très différamment. Cet effet peut avoir un rôle important chez les cultivars polygéniques, dont chaque génotype peut réagir différemment aux conditions particulières de l'année (JENSEN, 1965; HEYNES et SIDDIG, 1965). Ceci est à rapprocher des résultats d'IDRIS et HILTHORPE (1965) concernant la compétition entre Orge et Moutarde.

Plus la densité de semis est forte, et les disponibilités alimentaires du sol faibles, plus la compétition sera importante et précoce.

b. Entre parties aériennes : de la levée au tallage, il n'y a pas de compétition pour la lumière, aux densités normales de semis au moins. Des recouvrements partiels des bases de feuilles peuvent néanmoins se produire. Dans le cas des Blés d'hiver l'énergie incidente est souvent inférieure à 100 w m^{-2} à midi par temps couvert, et à 400 w m^{-2} par temps clair. La journée est courte, les températures sont basses, et l'énergie reçue sera d'autant plus réduite que l'orientation des feuilles (souvent prostrées) par rapport au soleil est moins favorable. Le point de compensation lumineux ne sera atteint que peu d'heures par jour. Les Blés de printemps croissent dans de bien meilleures conditions lumineuses et thermiques, ce qui explique qu'ils parviennent souvent à donner à la floraison une production de masse sèche voisine de celle des cultivars de type hiver.

Dès le début de la montaison, on a ombrage mutuel entre talles et entre plantes, mais il n'y a jamais compétition spatiale : les feuilles et les tiges occupent au maximum 1 p. mille du volume disponible.

La compétition entre plantes d'un même génotype a été étudiée notamment par KIRA et al. (1955, 1956, 1957). Ces auteurs ont mis en évidence une variation systématique de plante à plante des masses sèches et des vitesses de croissance, et on constate des phénomènes de compensation dans le temps qui expliquent l'aspect apparemment homogène de l'ensemble. On verra au chapitre IV-2 quelques résultats personnels en ce domaine.

L'assimilation nette par unité de surface de feuille décroît pendant la montaison. Aux LAI couramment atteints à l'épiaison (6 à 8, dont 4 à 6 pour les feuilles) le rayonnement visible est réduit de plus de 90 p.cent à 30 cm au dessus du sol (figure 432.10). La photosynthèse nette n'est positive à ce niveau que par temps ensoleillé vers midi (FRIEND, 1969 ; DOWNES, 1970 ; HERCHEL, 1970). A l'échelle de temps de la journée, la photosynthèse des couches inférieures de feuilles est bien caractérisée par l'intégrale du rayonnement visible incident à ce niveau (Mc CREE et LOOMIS, 1969 ; INO, 1970).

La disposition spatiale du feuillage joue un rôle important dans l'efficacité du fonctionnement photosynthétique du peuplement : PEARCE (1967), PEARCE et al., (1967) ont montré que la LAI optimal sous 80 000 lux est voisin de 12 pour de jeunes plantes d'Orge à port dressé ; il n'est que de 4,5 pour un feuillage horizontal, obtenu artificiellement en modifiant le port et la densité du peuplement. Cette efficience décroît très vite au delà de l'optimum qui est généralement fixé par temps clair vers midi. Ces conditions ne représentent pas dix pour cent de la phase diurne.

La hauteur des brins dominants après la floraison constitue un facteur essentiel de compétition : un ombrage de 7 p.cent, appliqué aux feuilles culmaires suffit à réduire leur efficacité ; des talles plus courtes de 10 à 15 cm se trouvent dans une telle situation (FRIEND 1965).

Si un composant du peuplement a une plus grande vigueur au départ (taille des graines par exemple), il pourra dominer l'autre souvent (BLACK, 1958, interalia).

c. Effets de bordure, et disposition des plantes dans le peuplement : l'importance des effets de bordure a été clairement mis en évidence dans la région parisienne par FELIX (1966, comm.écrite). Ses conclusions concordent parfaitement avec celles des nombreux auteurs qui ont étudié ce problème : ainsi BROWN et WEIBEL (1957) ont montré que, dans les nombreux essais qu'ils ont dépouillé, le premier rang a généralement un tallage-épi et un rendement plus important, mais un poids de mille grains moyen plus faible, en raison du développement de talles tardives. GOMEZ et DATTA (1971) (dans le cas du Riz) soulignent, comme WATSON et FRENCH (1971) (dans le cas du Blé), que cet effet dépend de la capacité de tallage des génotypes. Cette évolution a été étudiée par des prélèvements échelonnés, et non sur les rendements finaux des Blés.

Nous avons constaté que les plantes situées au voisinage d'un pied manquant compensent généralement 50 à 80 p.cent de la production de masse sèche, mais rarement plus de 20 à 30 p. cent de la production de grain. De nombreuses talles secondaires se développent, mais elles portent peu de grains normaux, car l'éclairement reçu pendant leur croissance est plus faible que celui des lignes de bordure (chapitre IV-2 A-b).

De nombreux travaux portent sur l'influence de la densité de plantation sur le rendement final : MEAD (1968) a proposé une méthodologie intéressante pour l'étude de ce phénomène. Des résultats très comparables ont été obtenus tout récemment par BALLA (1971), FREY (1971) et ZEIDAN (1970), en conditions climatiques variées.

GRADCHANINOVA (1967) a montré comment décroît la masse sèche unitaire moyenne des talles de Blé quand la densité de semis croît, en accord complet avec les résultats complets de HODANOVA (1967) et de PUCKRIDGE et DONALD (1967) : en faisant varier la densité de semis de 10 à 600 plantes par m^2 , ces derniers ont obtenu respectivement de 150 à 700 épis par m^2 avec un rendement pratiquement constant, entre 100 et 400 pieds par m^2. Ils concluent que la production propre de chaque plante dépend étroitement des conditions de milieu auxquelles elle est soumise, et donc de la pression démographique. HODANOVA (loc. cit.) a semé jusqu'à plus de 3000 pieds par m^2 et montré l'importance de l'élimination progressive des pieds dominés, et l'absence de talle-épi à cette densité extrême.

BAKER et LEISLE (1970) ont montré l'intérêt de semis en paquets plutôt qu'en lignes continues, pour les Blés tendres comme pour les Blés durs : la concurrence entre racines peut être ainsi réduite, et la mortalité des pieds moins vigoureux évitée ; mais les études faites à faible densité de semis sont difficiles à extrapoler à des peuplements normaux.

Avec des Blés dont les feuilles ont un port érigé, le rendement par unité de surface est amélioré (dans les conditions de culture extensive du Canada) si la densité de semis est suffisante (125 ha^{-1} environ) : la disposition spatiale du feuillage érigé améliore l'utilisation de l'énergie lumineuse, surtout si les talles de ces Blés sont

courtes et de même longueurs (STOSKOPF, 1967). THORNE et BLACKLOCK (1971) arrivent exactement aux mêmes résultats, mais ajoutent que le poids de mille grains est influencé par la densité de semis.

La croissance de lignes d'Orge sera très différente selon leur écartement. La végétation réagira très différemment si on sème à grand écartement, ou si on supprime plus ou moins tardivement des lignes de semis. Si l'opération est faite avant le stade C2, on aura perte nette de production par unité de surface (GREEN, FINKNER et DUNCAN, 1971). De façon générale, les forts écartements de lignes de Blé (plus de 25 cm) sont plutôt défavorables : on verra au chapitre suivant que le développement des adventices en est considérablement facilité.

d. Les travaux qu'on vient de passer en revue permettent de schématiser comme suit l'évolution des peuplements :

Du semis à la levée, les individus n'interfèrent entre eux que si les graines sont accolées, avec un effet positif : la levée de paquets de graines est généralement plus vigoureuse que celle de graines isolées.

Aux densités courantes de semis (100 à 300 pieds par m^2), les systèmes racinaires entrent en relation peu de jours après la levée. Si une différence quelconque existe entre deux plantes, l'une prendra le pas sur l'autre (profondeur aléatoire de semis, taille et vigueur des graines ...) Des différences génotypiques peuvent agir aussi à cette période : vitesse de croissance du système séminal, vitesse d'absorption des ions, sensibilité plus ou moins grande à la sécheresse, aux conditions particulières du sol ... C'est ainsi que, dans un poquet, une ou plusieurs plantes commencent à dominer les autres.

Si les conditions de milieu ne se modifient pas dans un sens favorable aux plantes jusqu'alors défavorisées, ces dernières disparaîtront ou seront complètement dominées par l'autre élément. De telles modifications sont fréquentes. Elles peuvent être dues notamment à un rythme de croissance différent qui supprimera progressivement la contrainte initiale. La secrètion de facteurs provoquant l'inhibition, ou favorisant la croissance d'une plante, a souvent été mise en avant, mais des expériences probantes, portant sur des phénomènes postérieurs à la germination, n'existent à notre connaissance que pour le Riz (JENNINGS et AQUINO, 1968).

La densité de semis crée une contrainte importante pendant la montaison. Elle agit surtout sur le nombre de talles développées par plante, ce qui explique la stabilité de ce facteur dans une large gamme de densité de semis. Le nombre de talles-épis à la floraison est aussi important que le nombre de pieds pour le rendement final en grain. Mais la composition de ce dernier pourra être affecté par la présence d'un grand nombre de talles tardives. L'ombrage mutuel des organes paraît être le critère principal de régularisation du tallage-épis mais la disposition spatiale des plantes et de leur feuillage, la capacité génétique de tallage du cultivar, et l'alimentation minérale et hydrique de l'ensemble jouent des rôles également importants.

C. Relations mutuelles de peuplements hétérogènes de Céréales. Cultures associées et action des "mauvaises herbes".

Des analyses générales des phénomènes de compétition entre plantes ont été présentées notamment par DONALD (1951, 1958) et SAKAI (1961). Les travaux de JACQUARD (1968, 1972, comm. écrite) cherchent à généraliser un certain nombre de concepts, à éclairer et à préciser un vocabulaire souvent amphibologique en langue française.

Les études de compétition dans des peuplements hétérogènes ont été assez développées ces dernières années ; elles sont orientées dans quatre directions complémentaires, dans le cas des céréales :

Relations mutuelles entre génotypes de même espèce botanique semés en mélange ; association d'espèces de céréales en mélanges ; relations entre une céréale cultivée comme plante de couverture et l'espèce abritée ; enfin action des plantes adventices (mauvaises herbes) sur la culture de Blé.

a. Relations mutuelles dans des mélanges de génotypes de Céréales .

Les mélanges de "variétés" de Blés sont encore répandus dans de nombreux pays, et des publications assez fréquentes s'y intéressent dans les pays de l'Est européen, mais aussi dans de nombreuses régions à agriculture meu "modernisée" (DEMKIN, 1966). Dans des conditions d'agriculture mécanisée, mais relativement extensive, HEYNES et SIDDIG (1965), JENSEN (1965), JENSEN et FEDERER (1965) ont montré que l'utilisation de mélange de lignées génétiquement voisines régularisait le rendement interannuel. Si PETROVA (1970), en Tchécoslovaquie, n'obtient pas une régularité plus grande du rendement en utilisant quatre lignées tirées du Blé Fanal et celui-ci, BASMUSSON (1968) améliore celle d'Orges en utilisant un mélange 1/1 de deux cultivars à condition de renouveler ce mélange chaque année.

FREY et MALDONADO (1967) soulignent qu'un mélange d'Avoines est d'autant plus intéressant (par rapport à ses composants) que les conditions de milieu sont plus défavorables : la compensation interannuelle est obtenue au détriment des pointes annuelles de rendement, mais cet effet n'est obtenu qu'en repartant chaque année d'un mélange de composition identique. Ceci recoupe exactement les recommandations de BORLAUG (1959) destinées à réduire le développement des champignons parasites dans les Blés. Par ailleurs, l'association de cultivars en mélange réduit notablement la verse physiologique du composant le plus sensible à cet accident (GRAFIUS, 1966).

SMITH (1970) améliore de 62 p.cent le rendement de l'Avoine Rodney en la cultivant dans Goodfield : si ce dernier cultivar est dominé la production totale du mélange est supérieure à celle du meilleur constituant pur.

AGRAWAL (1970) a récemment montré que la capacité de tallage-épi plus grande du Blé semi-nain S 227 assure plus de souplesse d'adaptation aux conditions climatiques et à l'environnement que les faibles possibilités de tallage du Blé indien à port élevé H 633. CHAPMAN, ALLARD et ADAMS (1969) ont étudié l'action mutuelle de deux cultivars de Blé tendre (Baart 46 et Ramona) en mélangeant des proportions connues et en semant ceux-ci à quatre densités, malheureusement très faibles, les lignes à grand écartement (30 cm) : tableau 323.1 .

Chaque cultivar a été semé en poquets dans la mélange, pour pouvoir le distinguer. Les plantes de Baart entourées de Ramona (et inversement) produisent 6 p.cent de plus en moyenne qu'entourés par eux-mêmes. Les différences d'une année à l'autre sont dues à la répartition défectueuse des pluies. La différence de rendement due à la densité de semis est très hautement significative les deux années, et si l'effet positif d'association n'est significatif qu'en 1961-62, les mélanges 25/75 et 50/50 ont considérablement régularisé la production. Les poids de mille grains n'ont pas varié significativement. Le mélange 50/50 est supérieur au rendement des deux cultivars purs, en 1962, et à celui de Baart pur, en 1963.

CLAY et ALLARD (1969) observent que des Orges dont les feuilles ont un port dressé ont un comportement dominant dans les mé-

langes, en raison de l'ombrage précoce qu'ils imposent aux cultivars plus prostrés dès le début de la maontaison, et CHOUDHURY (1969) arrive au même résultat sur Riz. Ces conclusions sont à rapprocher de celles de DEMARLY, GUY et CHESNEAUX (1964) et de CHALBI (1967) sur Luzerne, et de celles de NGUYEN-VAN (1969, 1970). Ce dernier a mis en évidence sur des associations de cultivars de Ray-grass que le facteur principal de domination dans le mélange est du à la précocité de la montaison d'un des constituants.

Si un cultivar du mélange a une faible capacité de tallage, il sera régulièrement dominé par l'autre, si ce dernier talle plus, quand les conditions de milieu ne lui sont pas spécialement favorables (résistance à la sècheresse par exemple). Ce phénomène a été prouvé sur Blés (JENSEN et FERDERER, 1964) et récemment sur Orges (EARLY et QUALSET, 1971).

EAGLES (1971, 1972) a remarquablement mis en évidence l'importance respective des phénomènes de compétition entre racines (eau, nutrition minérale) et entre parties aériennes (lumière), sur des écotypes associés de dactyles pelotonné en conditions contrôlées, grâce à une technique qui se rapproche beaucoup de celle décrite par DONALD (1958). La compétition pour la lumière pendant la montaison est importante pour la croissance, mais son origine est liée aux différences d'enracinement de chaque plante, et à l'optimum thermique de croissance des racines (différent selon les cultivars) en début de végétation : la compétition pour la lumière amplifie les phénomènes, mais ne paraît pas les créer.

b. Relations entre espèces différentes de céréales .

La plupart des études portant sur des mélanges de céréales actuellement publiées proviennent d'Europe de l'Est. Ainsi DIMITROV (1966) a étudié l'influence de faibles pourcentages de Blé dur (Triticum durum DESF.) présents dans les cultures de Blés tendres d'hiver, et inversement (1,5 et 10 p.cent dans le mélange), ce qui correspond à des impuretés. Il a montré que dix p. cent de Blé tendre dans le Blé dur suffisent à réduire le rendement, et que le phénomène s'aggrave de génération en génération, car le Blé tendre, plus résistant, envahit progressivement le mélange, mais que 10 p.cent de Blé dur dans le Blé tendre n'ont aucune action.

LENKOV (1969) a étudié l'intérêt éventuel de mélanges de Blé et d'Orge (récoltés en fourrage au stade grain-laiteux). Le Blé court utilisé est destiné à réduire la verse de l'Orge ; il obtient un résultat positif avec $\frac{1}{4}$ de Blé et 3/4 d'Orge. Les résultats de PETROV (1968) sont analogues, mais il recommande 2/3 d'Orge (O.1241) pour 1/3 de Blé (San Pastore) ; les rendements globaux oscillent entre 25 et 50 qx ha^{-1} (Tableau 323.2), mais le mélange régularise la production d'une année à l'autre et diminue la verse.

Dans une étude des variations de production de grain de populations artificielles de génotypes connus d'Orge et de Blé, ALLARD et ADAMS (1969) ont trouvé que la variabilité génotypique à l'intérieur d'une même espèce botanique pouvait être plus grande que la variabilité due à la cohabitation de deux cultivars de céréales convenablement choisis. Leurs conclusions éclairent les résultats de SUNESON (1942, 1949) et de JENSEN (1965), qui mettent en évidence la supériorité de certains mélanges sur leurs constituants purs.

PLHAK et al., (1965) obtiennent aussi des augmentations significatives de production de masse sèche totale de mélanges d'Orge et d'Avoine (80/20 p.cent). Un plus grand nombre de talles se déve

loppent, et chaque talle moyenne a une masse unitaire plus grande. L'inhibition du tallage de l'Avoine par l'Orge existe, mais n'agit que sur des talles tardives, et non sur les talles-épis. Mais les effets varient notablement selon les cultivars utilisés : si on mélange 25 p. cent d'Orges Valticky ou Ekonom à l'Avoine "Jaune-Tchèque"on améliore le rendement, alors que l'inverse se produit avec l'Orge Firlbeck-Union (ULMANN, 1967), en Tchécoslovaquie toujours, STRIEGEL (1971), obtient les mêmes résultats dans des mélanges binaires Orge-Avoine ; par contre dans les mélanges Blé-Orge, cette dernière domine le Blé, qui a le même effet sur l'Avoine dans le mélange Blé-Avoine. SYME et BREMMER (1968), en revanche, n'ont pu obtenir d'amélioration de production avec des mélanges Orge-Avoine, sauf en culture irriguée : l'utilisation de l'Azote disponible est améliorée par le mélange.

c. Utilisation de céréales comme plantes de couverture .

Cette question a été traité dans un article antérieur consacré aux Cultures associées (BALDY, 1964). On rappellera simplement qu'en France, la pratique de semis de Lin, de Luzerne ou de mélanges Graminées-légumineuses prairiales sous Blé ou Avoine est assez courant.

Mc GOWAN (1971) a étudié l'évolution de l'ensemble formé par un Trèfle souterrain dans de l'Orge semée à des doses allant de 16 à 200 kg ha^{-1}, avec plusieurs écartements des lignes de semis. Quand l'état hydrique du sol n'était pas défavorable, et que la production d'Orge était inférieure à 20 qx de grains par hectare le trèfle a produit 3 à 5 qx de graine comme en culture pure : cette technique permet de protéger efficacement des sols sensibles à l'érosion hydrique.

La compétition pour la lumière est importante pour la luzerne semée dans l'Orge, si cette dernière n'est pas ôtée rapidement (PENDLETON, 1957) ; il en va de même, dans des essais luzerne-dactyle, car l'ombrage de la graminée est important (MASSANTINI, 1969 ; WILKINSON et GROSS, 1964).

Quand l'alimentation azotée constitue le facteur limitant principal, l'association légumineuse-céréale peut être bénéfique : ainsi en Inde, l'association Orge - Pois-chiche donne un rendement en graines et pailles supérieur à celui de chaque culture pure :

	Orge		Pois-chiche		Total
	Graines	Pailles	Graines	Pailles	par ha
Pur (t/ha)	2	3	0,7	1,0	3,35 t
Associé (t/ha)	3	4	0,7	1,0	8,7 t

Ces valeurs ont été obtenues par MEHROTRA et ALI (1970). PAPROCKI et MAJKOWSKI (1969), en Pologne, arrivent à des résultats analogues (bien que moins spectaculaires) avec diverses Céréales mélangées à des Pois fourragers.

SANTHIRASEGARAM et BLACK (1967, 1968 a et b) ont étudié particulièrement le développement de mélanges prairiaux et de trèfles sous le Blé. La croissance du trèfle dépend de la quantité d'énergie visible arrivant au sol, mais aussi du déficit hydrique éventuel dans la culture ; le semis en lignes orientées N-S améliore la croissance du trèfle, pour une densité de semis de Blé identique, car la lumière pénètre mieux (vers midi au moins).

L'effet dépressif du manque de lumière paraît jouer le rôle principal dans le manque de vigueur d'Agropyrum desertorum L. semé sous du Blé Chinook dans des conditions semi-arides au Canada, mais l'effet de la sècheresse s'y ajoute. L'ensemble, récolté en fourrage, assure une meilleure régularité de la production de masse sèche la première année, car Agropyrum germe mal sans abri (LAWRENCE, 1970). Par contre, l'utilisation dans les mêmes conditions d'Elymus junceus L. est défavorable, même la deuxième année, car la compétition avec le Blé est très néfaste pour Elymus (LAWRENCE, 1967).

d. Action des "mauvaises herbes" sur des cultures de céréales .

Les agriculteurs se sont toujours préoccupés des pertes de rendement dues à la compétition de plantes adventices avec leurs céréales, et de très nombreuses études ont été publiées à ce sujet. Si des observations plus ou moins qualitatives abondent, les études expérimentales, quantitatives, sont moins nombreuses. Une mise au point intéressante avait été présentée dès 1938 par BLACKMAN et TEMPLEMAN.

Une analyse complète de l'évolution des phénomènes de compétition entre l'Orge et le Persicaire (Polygonum lapathifolium L.) est due à ASPINALLet MILTHORPE (1959), ASPINALL (1960) ; un travail analogue a été entrepris par IDRIS et MILTHORPE (1965) sur l'Orge et la Moutarde (Sinapis arvensis L.), et de très nombreux travaux sont disponibles sur les principales mauvaises herbes des grandes zones céréalières : (par exemple MESSERSMITH (1971) pour les sarrasins sauvages (Fagopyrum spp.) dans le Blé du Nord-Dakota ; WALTER (1971) pour Alopecurus myosuroïdes et Apera spica-venti dans les Blés d'hiver en Allemagne ...).

VRKOC (1972) a prouvé l'effet des précédents culturaux ; certains sélectionnent et favorisent le développement de tel ou tel adventice : des traitements herbicides sélectifs accentuent ce phénomène: la destruction de Sinapis arvensis a provoqué le développement de Saponaria vaccaria au Canada (ALEX, 1970). De GOURNAY (1963) arrive à des conclusions analogues à propos du Vulpin (Alopecurus myosuroides). La date de semis des Blés de printemps modifie considérablement le développement d'Agropyrum repens (WILLIAMS, 1969, 1970). La plus part du temps, l'adventice se développe plus rapidement que la Céréale : c'est le cas d'Avena fatua L. dans le Blé ; si ce dernier peut couvrir rapidement le sol, le développement de l'Avoine est peu important (BOWDEN et FRIESEN, 1967). KOCH et RADEMACHER (1966, 1967) arrivent à des conclusions analogues. Les différents cultivars n'ont pas la même capacité en ce domaine. Ainsi HULSENBERGER (1968) a montré que Felix ombrage mieux le sol que Heines VII (Blés tendres d'hiver). Felix réduit considérablement la population des adventices de ce fait.

Les adventices n'ont d'effet dépressif sur les Céréales qu'à partir d'un seuil d'infestation. Ainsi il faut plusieurs dizaines de pieds par mètre carré pour que la persicaire commence à réduire le tallage de l'orge, et son effet n'est visible qu'en conditions de déficit alimentaire ; mais elle se maintient dans le sol grâce à la maturation rapide de ses graines : cette caractéristique est extrêmement fréquente ches les "mauvaises herbes" (ASPINALL et MILTHORPE, 1959). La compétition au niveau des racines paraît jouer un rôle plus important que celle entre parties aériennes. Dans le cas d'infestations multiples, chaque mauvaise herbe peut occuper un "créneau" de la croissance des Céréales (ERVIÖ, 1972).

Les adventices peuvent parfois jouer un rôle utile : ainsi

GAJIC (1966) a mis en évidence la croissance plus rapide des coléoptiles de Blé en présence d'Agrostemma, les secrétions de cette dernière favorisant le développement à la levée au moins.

Chapitre 3. EVOLUTION DE L'ASSIMILATION NETTE PENDANT LA VIE DES BLES.

A. Causes possibles des différences de photosynthèse entre cultivars.

Les mesures différentielles d'absorption du gaz carbonique et les méthodes gravimétriques différentielles (cf. BALDY, 1971 par exemple) ne permettent de mesurer que la photosynthèse apparente, y compris éventuellement la respiration à l'obscurité. On enregistre la mise en réserve des produits élaborés.

MEIDNER (1970) a montré que la photosynthèse apparente s'annulle à 20 °C et 300 vpm de gaz carbonique pour 500 lux (environ 20 w m^{-2} d'énergie incidente dans le visible). Une feuille isolée placée sur une normale au rayonnement est saturée en lumière visible pour des énergies voisines de 175 w m^{-2} (figure 441.03). Au-delà, la vitesse d'absorption du gaz carbonique n'augmente plus, et décroît même quand on passe à des niveaux d'énergie très importants (supérieurs à 600 w m^{-2} visible) dans le cas du Blé (BALDY et LE BUHAN, 1972 ; DJAVANTCHIR, 1971).

Des modifications de la photosynthèse sont aisément obtenues en atmosphères artificielles, et, de nombreux travaux sont réalisés sur le Blé (et d'autres plantes).

Des artefacts, dûs aux techniques de mesure sont possibles ; des gradients de photosynthèse existent entre la base et l'extrêmité des feuilles (BALDY et LE BUHAN, 1971) ; des photosynthèses apparemment différentes peuvent être dues à une alimentation instantanée insuffisante en gaz carbonique, à une faible turbulence au voisinage des feuilles dans les chambres de mesure, ou à des différences d'âge physiologique des organes comparés.

L'activité photosynthétique du Blé dépend aussi du niveau de son alimentation minérale (NATR, 1972).

Tout déficit minéral provoque une réduction de la photosynthèse apparente, et TAKANO et TSUNODA (1971) pensent que pour l'azote au moins, il s'agit d'un effet indirect sur la nitrate-réductase. WATANABE et YOSHIDA (1970) ont montré que les carences agissent sur la photo-phosphorylation.

Les Blés cultivés ont une teneur en azote plus faible et souffrent plus des carences que les variétés sauvages (KHAN et TSUNODA, 1970 a, b, c ; 1971). Mais chez les Blés cultivés le volume de chaque cellule est plus grand et la photosynthèse par feuille meilleure. Selon les conditions d'alimentation minérale pendant leur développement, les feuilles pourront avoir des réactions xéromorphiques plus ou moins marquées (MARENKOV et al., 1971).

La respiration à l'obscurité est connue depuis près de deux siècles. Elle peut être modifiée en appliquant à des plantules des déficits hydriques croissants (KAUL et CROWLE, 1971). ELLE est augmentée de 20 % à un déficit de 2 bars, mais est diminuée de 50 % à 10 bars.

La respiration, qui est liée à l'activité physiologique du Blé, n'est pas un phénomène passif. KHISAMUTDINOVA et VASIL'EVA (1970) ont montré qu'elle se réduit progressivement pendant la phase d'endurcissement des Blés d'hiver.

Le rapport de la respiration et de la température (exprimée par son Q_{10}) à l'intérieur d'une même espèce botanique peut varier beaucoup, ce qui peut influer beaucoup sur la productivité globale (RAZORIONOV et NILOVSKAYA, 1971). Il paraît assez stable entre cultivars de même origine (SVEC, 1970).

La photorespiration est différente de la respiration à l'obscurité. Les mises au point de GOLDSWORTHY (1970), de JACKSON et VOLK (1970) et la thèse de DOWNTON (1970) explicitent les mécanismes en cause. La photorespiration commence à 2 000 lux environ (4 fois le point de compensation lumineux du Blé) et arrive à saturation à 11 000 lux (moitié de la lumière saturante pour le Blé).

Les inhibiteurs de photosynthèse bloquent la photorespiration et peu ou pas la respiration obscure (JACKSON et VOLK, 1970). Elle est étroitement liée à la photosynthèse instantanée, par action de la glycolate-oxydase (FOCK et KROTKOV, 1969), et devient inférieure à la respiration obscure chez le Blé quand les températures sont supérieures à 35 °C (HOFSTRA et HESKETH, 1969).

Chez certains clônes de Dactylis glomerata L., BULLEY et TREGUNNA (1970), et HILLIARD et WEST (1971) ont trouvé des structures assez semblables à celles présentes dans les plantes possèdant le cycle des acides dicarboxyliques en C_4 (HATCH et SLACK, 1970). Des observations analogues viennent d'être présentées par KHAN et TSUNODA (1971) sur le Blé. Les cellules périvasculaires forment un anneau bien individualisé, sans cependant avoir la morphologie caractéristique du Maïs ; cette structure conduit à une augmentation de 30 % de la photosynthèse apparente (30 mg dm^{-2} h^{-1} de CO_2, au lieu de 20), sans modification du point de compensation , qui reste voisin de 50 vpm. Il peut y avoir aussi une action sur la vitesse de migration des métabolites. Des types de Blés plus productifs? à partir de ce caractère (WILSON, 1970 ; CRISWELL, 1971 ; BLACK, 1971).

L'action de la lumière et du gaz carbonique sur les mouvements des stomates, et leur effet sur la transpiration, sont bien connus (HEATH et RUSSELL, 1954). Très récemment, DJAVANCHIR (1971) a mis en évidence chez le Blé, les relations existant entre transpiration instantanée et résistance stomatique en fonction de l'énergie solaire incidente normale à la feuille considérée.

La respiration à l'obscurité croît d'abord à de faibles déficits hydriques, puis décroît : les résistances internes des feuilles augmentent plus rapidement que celles des autres organes, tant que le limbe n'est pas sénescent. HANSEN (1971) sur la betterave a montré qu'à - 50 bars, la résistance stomatique est de 1 000 s m^{-1} et que la résistance du mésophylle (au sens de GAASTRA, 1959) croît plutôt plus vite. Ces résultats sont en excellent accord avec ceux obtenus par CRUIZIAT (1972) sur Tournesol.

Des fluctuations de l'énergie lumineuse peuvent accroître le rapport Photosynthèse/transpiration, notamment sous ombrage naturel : on a vu que le spectre lumineux est modifié dans ces conditions. La photosynthèse se réduit instantanément quand on passe du soleil à l'ombre, tandis que la transpiration peut demeurer plus élevée, tant que les tomates ne se sont pas fermés (VIRGIN, 1956).

? ..pourraient être développés ...

Chez le Blé, des variations cycliques affectant l'ouverture des stomates, la transpiration et le potentiel hydrique, en conditions contrôlées constantes, ont été mises en évidence par BARRS (1971) : les fluctuations accrues l'après-midi, seraient liées à des modifications des conditions de transit de l'eau des racines vers les feuilles. Les travaux de VINCENT (1971) suggèrent que cet effet est à rapprocher de l'évolution du rapport des états du phytochrome au cours de la journée.

B. Evolution de la photosynthèse des feuilles au cours de leur vie .

La durée de vie de chaque feuille paraît jouer un rôle plus important dans la production du grain que toute autre différence constatée entre cultivars (WELBANK et al., 1966). Ce fait a été confirmé notamment par KHAN et TSUNODA (1970 a), et PLANCHON (1969). Chez les Blés sauvages, la photosynthèse apparente par unité de surface de feuille est excellente, mais la surface des feuilles est faible, et leur durée de vie brève (KHAN et TSUNODA, 1970 a). WALPOLE et MORGAN (1971) ont suivi la photosynthèse de feuilles de leur émergence à leur mort. Le rendement photosynthétique décroît quand l'énergie disponible croît ; la photosynthèse maximale (par unité de surface) est atteinte à l'apparition du limbe, et elle décroît très rapidement avec le grandissement foliaire.

Une étude analogue, in situ, est due à OSMAN et MILTHORPE (1970). Le potentiel photosynthétique varie peu, tant que la feuille est physiologiquement active, et la vitesse des processus de carboxylation diminue, et les résistance internes croissent : la photorespiration a tendance à croître avec l'âge des feuilles.

Un niveau optimal d'alimentation azotée des feuilles augmente leur durée de vie et leur rendement, mais la liaison entre teneur en azote et capacité de photosynthèse est étroite. Ceci se conçoit si on admet avec KULAEVA et KLYACHKO (1967) que les synthèses d'acides aminés commencent directement dans le cycle de Calvin, parallèlement à celles des glucides.

Pendant la phase d'endurcissement automnal, la photosynthèse reste active à des températures peu élevées (BARTA et HODGES, 1970 ; MALOFEEV, 1971), et les sucres s'accumulent dans les chloroplastes (TRUNOVA, 1970).

La reprise printanière est rapide. Elle est directement proportionnelle à la température des feuilles, avec un optimum situé entre 15 et 25° C selon les cultivars (KOLDERUP, 1970 ; PLANCHON, 1971).

NATR (1963) avait déjà montré la supériorité, à température égale, de cultivars nordiques de Blé sur des cv. tchèques. PLANCHON (1971) a prouvé l'existence d'une zone thermique optimale liée à l'origine géographique et à la précocité des Blés étudiés. La température est d'autant moins élevée que la variété est plus précoce.

VINCENT (1971) suggère que l'évolution des formes de phytochrome dans la feuille au cours du temps pourrait se traduire par des différences de photosynthèse apparente. La vitesse de transfert hors des sites chlorophylliens pourrait varier aussi (NEALES et INCOLL, 1968). Il n'est pas possible d'étayer cette théorie, mais elle paraît intéressante à envisager.

On peut enfin avoir inhibition de la photosynthèse dans une feuille apparemment saine si une attaque de parasites (champignons, acariens...) se manifeste sur une autre partie de la plante ; des effets de ce type ont été mis notamment en évidence par LAST (1963) et NATR, (1971).

C. Migrations des produits des feuilles vers les autres organes.

1. Migrations pendant la phase végétative

Les organes de production et d'accumulation sont relativement distincts : les augmentations de masse sèche des feuilles constituent des stockages transitoires : une fois les besoins des organes producteurs satisfaits les produits s'accumulent surtout dans les tiges et les organes en formation.

La dynamique des migrations durant la croissance du Blé commence à être bien connue, grâce surtout aux travaux de WARDLAW et de son équipe.

Pendant la phase de multiplication cellulaire et le début du développement en surface, une feuille est essentiellement alimentée par le reste de la plante (RAWSON et EVANS, 1971). Pendant sa phase de développement rapide, elle inhibe la croissance de l'organe situé immédiatement au dessus d'elle (feuille ou entrenoeud) (VINCENT, 1962 ; WILLIAMS et RIJVEN, 1966).

Les migrations ont lieu de proche en proche, chaque feuille alimentant préférentiellement l'organe le plus voisin (RAWSON et HOFSTRA, 1969). Les produits peuvent migrer des tissus photosynthétisants vers les petits faisceaux conducteurs, puis vers les vaisseaux principaux. Il faut trois heures environ pour que ce passage se fasse (PRISTUPA, 1964). A l'intérieur d'une feuille, les migrations latérales sont moindres que les longitudinales (ASADA et al., 1960). De la feuille à l'épi, plusieurs polymérisations et dépolymérisations successives paraissent se produire, ainsi qu'un stockage transitoire dans la tige (STOY, 1963 ; WARDLAW & PORTER, 1967 ; RAWSON & HOFSTRA, 1969 ; WARDLAW, 1972).

Une fois l'expansion de la feuille achevée, elle devient normalement incapable d'importer des sucres, sauf si des substances de croissance lui sont injectées (WARDLAW, 1968). Certains tissus peuvent produire des substances qui imposent que les migrations aient lieu vers eux seuls (LEOPOLD, 1963 ; HEW et al., 1969).

Les feuilles des étages inférieurs alimentent surtout l'entrenoeud qui leur correspond et les racines (LUPTON, 1966 ; RAWSON et HOFSTRA, 1969). L'épi a de faibles exigences énergétiques avant l'épiaison ; mais ses besoins en produits élaborés (acides aminés notamment) sont importants (WARDLAW, 1963 ; 1968). Des défoliations pratiquées pendant la montaison provoquent une réduction de la croissance des tiges, sans influence notable sur le développement de la feuille culmaire ou sur la productivité ; (LUCAS et ASANA, 1968). Cependant l'ablation des feuilles dès leur apparition retarde l'épiaison, et ce, d'autant plus que le LAI est plus réduit (DAVIDSON, 1965). Une ablation partielle des feuilles induit une accélération des migrations hors de la partie conservée (WARDLAW, 1968).

Les migrations ne sont pas comparables avant et après la floraison, car le réservoir constitué par l'épi ne devient fonctionnel qu'à l'anthèse, de sorte que la tige représente l'organe d'accumulation pendant la montaison (NEALES et INCOLL, 1968 ; WARDLAW, 1968).

EVANS et al., (1970) ont étudié les vitesses de transfert des assimilats des feuilles vers les tiges chez 22 Blés tétraploïdes et hexaploïdes. Dans une variété botanique, le nombre des faisceaux vasculaire n'est pas fixe, mais Triticum aestivum L. em. Thiell en contient toujours le plus, sans liaison directe, d'ailleurs, avec le nombre d'épillets. Le nombre et les dimensions des faisceaux sont liés aux conditions de milieu au moment de leur différenciation.

A mesure qu'elle vieillit, la feuille s'éloigne de l'apex ; en valeur relative, elle alimente plus les racines (DOODSON et al., 1964). Quand la lumière devient trop réduite, le flux de métabolites diminue plus vers les racines que vers les parties aériennes, ce qui explique le le faible développement des racines de plantes sous ombrage, (WARDLAW, 1968). Un éclairement insuffisant n'affecte le développement de l'apex qu'en dernier lieu (FRIEND et al., 1962). La réduction de l'intensité lumineuse agit sur l'intensité de la photosynthèse, sur les produits formés et sur leur distribution (WARDLAW, 1968).

L'importance des migrations dépend des conditions subies antérieurement par la feuille : après une longue période d'obscurité, il faut plusieurs heures de photosynthèse pour qu'un flux apparaisse hors des feuilles ; les migrations nocturnes sont proportionnelles à la photosynthèse nette la veille. L'action de la durée du jour peut être importante pour le développement des céréales à contre-saison, ou en climats géographiques à jours courts.

2. Migrations après la floraison.

Une grande partie des produits assimilés après la floraison migrent dans l'épi. De nombreuses expériences ont été faites, sur le Blé. Ces migrations dépendent notamment de la saison, de l'éclairement et de la variété.

Des photosynthèses différentes ont été mises en évidence entre cultivars de Blés par ASANA et MAMI dès 1950. Ces auteurs ont souligné le rôle important des tiges dans l'alimentation de l'épi. D'autres facteurs jouent un rôle : par exemple les produits : surface des feuilles x intensité de la photosynthèse ; surface de la feuille culmaire x durée de vie de cette feuille après la floraison. ASANA et MAMI (1955) ont établi aussi qu'une partie importante du rendement est à attribuer à la photsynthèse de l'épi et de ses barbes.

En semis denses, on observe (en valeur relative) des migrations plus importantes des feuilles de la base des tiges vers l'épi, mais par contre une alimentation plus faible des racines (WARDLAW, 1968).

Les contributions des feuilles âgées et des talles herbacés ont été estimées de façon assez différentes, selon les méthodes employées. Il faut souligner avec HOPKINSON (1966) que l'ablation des feuilles âgées provoque une modification dans le comportement physiologique de la plante, car leur production brute, peu importante quantitativement joue un rôle non négligeable dans les régulations de la plante. Elles alimentent peu ou pas l'épi (des études à l'aide d'éléments marqués l'ont montré) mais sont indispensables à la nutrition

des racines et de la base des tiges. Leur disparition prématurée affaiblit ces organes, et aboutit à une redistribution d'une partie des produits de la feuille culmaire : les migrations deviennent basipètes, au lieu de demeurer acropètes (WARDLAW, 1968).

En revanche DAVIDSON (1965), BREMER (1969) et DIMOVA et POPOVA (1971) concluent à l'inutilité des talles herbacées tardives, dont les rendements sont presque nuls. Plusieurs expériences concordantes ont permis de montrer que les produits photosynthétisés par ces organes ne passent pas dans la tige principale, à l'exception de quelques acides aminés.

De nombreux auteurs ont effectué la défoliation partielle ou totale d'une ou plusieurs talles de plants de Blé : ainsi DAVIDSON (1965) a réduit en conditions naturelles le LAI de 12 à 3 et constaté que le nombre de grains par épillet et le poids de chaque grain sont réduits (par rapport au témoin), quand les feuilles sont totalement ôtées, alors que l'abliation longitudinales de demi-limbe ne modifie pas le rendement. Chez le Blé dur, en Inde, RASTOGI et SINGH (1969) ont effectué la défoliation totale des tiges à l'épiaison, et constaté une réduction de 20 % du nombre de grains et de 30 % de leur poids spécifique. Sous les conditions climatiques de Suède, STOY (1966) constate qu'une ablation même partielle des feuilles après l'épiaison réduit le rendement, mais que l'ablation simultanée de quelques épillets rétablit le poids spécifique des grains restants.

Le rôle de la feuille de l'épi (ou feuille culmaire) des céréales a été particulièrement mis en évidence : l'influence de ses dimensions a été étudiée tout récemment par BERDAHL (1971) sur deux populations diallèles d'Orge, plante dont les feuilles culmaires sont de petites dimensions par rapport à celles du Blé : malgré une morphologie générale identique par ailleurs, les plantes à feuilles culmaires relativement grandes ont toujours un rendement en grain supérieur par épi, au moins quand les conditions de milieu ne sont pas limitantes. Par contre, une meilleure pénétration de la lumière dans les populations à petites feuilles aboutit à l'induction d'un plus grand nombre d'épis par unité de surface.

Pendant la période de formation du grain, tout le ^{14}C absorbé par la feuille culmaire a migré au bout de 24 h dans l'épi (CARR et WARDLAW, 1965). Les métabolites quittent rapidement leurs sites de production (KING et al., 1967). Mais ils sont bloqués au niveau du noeud d'insertion de la feuille, avant de pouvoir aller à l'épi. Quand la feuille culmaire devient sénescente, sa contribution cesse rapidement. Les derniers organes chlorophillions (dernier entrenoeud, glumes et barbes) jouent un rôle prédominant dans la finition du grain et influent sur sa qualité (CARR et WARDLAW, 1965). Diverses méthodes ont été utilisées dans l'étude de l'alimentation du grain par épi (ablations, ombrages, éléments marqués), et les résultats paraissent parfois divergeants au premier examen. Bien qu'ils soient cachés par les glumes, la contribution des grains eux-mêmes n'est pas négligeable : EVANS et RAWSON (1970) ont étudié l'évolution des composants de l'épi pendant la phase de remplissage du grain. En conditions artificielles (33 000 lux, 21°C), la photosynthèse réalisée par les grains représente le tiers de celle de l'épi entier, dans le cas de Sonora (Blé barbu) et le cinquième pour Gabo (Blé non barbu).

D. Importance des autres organes photosynthétisants.

Les premiers jours suivant la floraison, la photosynthèse du grain lui-même peut représenter jusqu'à 75 % de celle de l'épi entier.

En fin de végétation, la proportion tombe à 26 % pour Sonora et 15 % pour Gabo. Les pertes par respiration du $^{14}CO_2$ fixé pendant la journée atteignent dans ces conditions 40 % de la photosynthèse apparente.

PLANCHON 1971) signale que certains Blés à épi roux auraient une meilleure efficience photosynthétique. Ce caractère ne se rencontrant plus en France que sur des cultivars anciens (du genre "rouge de Bordeaux"), des études en ce sens mériteraient d'être reprises

Le rôle joué par les barbes de céréales dans la photosynthèse et l'alimentation de l'épi a été souligné par GRUNDBACHER (1963) et par SYBANENKOV (1966). Leur surface développée peut atteindre le tiers de celle de la feuille culmaire, et leur position (port dressé, et voisinage du grain) les rend particulièrement efficaces. Cependant, en travaillant sur des populations en F2 et F3, barbues et non barbues homozygotes, Mc NEAL et al. (1969) ont mis en évidence sur le plan de la qualité la supériorité de lignes non barbues. Ces études seraient à reprendre à partir de matériels génétiques différents avant de conclure.

Quand un déficit hydrique durable apparaît dans la plante, on constate parfois une augmentation de la teneur en sucres du dernier entrenoeud accompagné d'un ralentissement des processus de migration depuis les sites de photosynthèse (WARDLAW, 1967). Si ce déficit se produit dix jours avant la floraison l'effet sur le rendement est maximal, et se traduit surtout par une réduction de la fertilité des épillets (FISHER, 1970). Si ce déficit arrive après la floraison, on observe un jaunissement des feuilles et des épis et une réduction du poids unitaire des grains.

EVANS et RAWSON (1970) ont montré que l'épi accumule environ 130 mg de CO_2 par jour, mais qu'il perd par respiration 43 mg par nuit. L'alimentation de l'épi est assurée par la photosynthèse nette de l'épi lui-même (50 mg), de la feuille culmaire (125 mg) et de la tige (42 mg). On peut en conclure que la production photosynthétique de l'épi et de la feuille culmaire peuvent à eux seuls assurer l'alimentation nette du grain.

En ce qui concerne les sources, LUPTON (1969) arrive à une répartition un peu différente : 65 % du rendement proviendrait de la feuille de l'épi, 25 % de la deuxième feuille, et 10 % de l'épi lui-même, la tige et les feuilles inférieures n'étant pas envisagées par cet auteur. TEARE et PETERSON (1971) trouvent quant à eux que le rendement photosynthétique des épis des Blés barbus peut atteindre 80 % du rendement de la feuille de l'épi et 38 % seulement pour des Blés non barbus, à surfaces chlorophylliennes égales. THORNE (1965) a souligné l'importance des phénomènes respiratoires au niveau de l'épi : la respiration à l'obscurité peut consommer 25 % des produits formés, dans le cas du Blé, et jusqu'à 50 % dans le cas d'Orges. Mais ces relations ne sont exactes qu'aux températures des essais (voisines de l'optimum).

L'essentiel de l'alimentation du grain est assurée par la photosynthèse courante de la plante pendant cette phase, et non par des réserves préexistantes. On constate qu'il y a en fait remplacement des réserves dans la tige, les produits nouveaux prennent la place de produits antérieurement formés, et la quantité de matières de réserves reste stable ou même croît légèrement pendant cette phase (RAWSON et EVANS, 1971). Ces auteurs montrent que les rendements en grain sont associés à une vitesse rapide de remplissage du grain pendant les

premiers jours suivant la floraison. Ceci est à rapprocher des travaux de GESLIN et VERNET (1952), qui avaient montré l'importance de la phase de "palier" de teneur en eau de grain, beaucoup plus tardive.

Chapitre 4. Conclusions.

Le tour d'horizon des pages précédentes sur les phénomènes de croissance, les relations mutuelles entre plantes et les processus liés à la photosynthèse du Blé n'a fait qu'effleurer bon nombre de sujets. De nombreux résultats, présentés par ailleurs (BALDY, 1972,1973 a et b) n'ont pu trouver place ici. Il conduit à plusieurs constatations :

les études portant sur la croissance et le développement du Blé sont très complètes, surtout dans les domaines qu'on pourrait nommer "statistiques" : morphologie et cytologie, biochimie des constituants de la plante à un instant donné. Les connaissances touchant à la dynamique du développement des parties aériennes sont excellentes. La monographie de la question reste à faire pour l'ensemble des céréales tempérées, mais pourrait aisément être rédigée.

En ce qui concerne les parties souterraines, la morphogénèse des racines de Blé est bien décrite, mais leur croissance l'est assez mal. L'influence de l'état physico-chimique et du climat du sol sur le développement, et surtout sur l'activité du système racinaire ne sont encore connues que de façon ponctuelle. Si le rôle du génotype commence à être mis en évidence, l'utilisation de ce potentiel ne fait que débuter, et on ne peut faire la synthèse générale de connaissances encore trop fragmentaires.

La croissance des racines de Blé est continue, mais son ryhme est variable. Les derniers centimètres de racines avant l'apex paraissent être les plus actifs, et l'absorption des éléments nutritifs par les racines adultes est assez stable ; celle-ci disparaissent progressivement et sont remplacées par d'autres : c'est le cas des racines séminales des Blés d'hiver. Les mesures pondérales de racines présentes par horizon ont peu de rapports avec leur activité : une quantité considérable de racines existe en surface, mais une fraction croissante de celles-ci est vieillissante. En profondeur et en périphérie, on a moins de racines, généralement plus jeunes, pas forcément très efficaces.

Pendant le tallage, racines et parties aériennes ont un développement équivalent ; mais la masse sèche des tiges croît plus vite que celle des racines pendant la montaison. Jusqu'à fin-floraison des racines peuvent encore se développer à partir de primordiums initiés avant la différenciation de l'épi de la talle intéressée. Peu après la floraison, la masse sèche totale des racines commence à décroître. On a pu observer une certaine liaison entre les masses sèches des racines et des feuilles de Blé.

L'environnement des racines a un rôle décisif dans leur développement : l'action des températures varie avec le génotype, la phase de végétation, l'histoire de la plante et l'eau disponible à chaque instant dans le sol. Rayonnement solaire et photopériode agissent de façon essentiellement indirecte. L'activité du système racinaire commande de façon décisive le développement de la plante entière.

On connait actuellement le type de réaction physiologique de chaque groupe de Blés à des conditions extérieures déterminées.

Les relations existant entre la dynamique de la croissance des racines, l'absorption différentielle des ions et le développement des parties aériennes restent cependant à préciser le plus souvent. Les travaux de Génétique portant sur l'amélioration de l'enracinement du Blé sont loin d'avoir progressé au même rythme que les connaissances des parties aériennes. Les résultats disponibles laissent penser que des progrès considérables pourront être faits par cette voie pour l'amélioration quantitative et qualitative du Blé.

Chaque tige dans le peuplement se caractérise à la fois par une grande indépendance vis à vis des autres talles du pied, et par une grande dépendance aux conditions de milieu pendant sa croissance, et à la densité de peuplement.

Si les talles interfèrent peu entre elles avant la montaison, car leur alimentation provient surtout de leur propre système racinaire, leur initiation dépend complètement de l'état des organes antérieurement formés. Le développement de chaque talle sera fonction de l'alimentation de ses cellules initiales au moment de leur différenciation, puis, pendant la montaison, de l'ombrage qu'elle subira éventuellement.

Les conséquences seront importantes pour la production de grain si les épis des talles les plus précoces sont perturbés par un évènement quelconque (gel, maladie ...) pendant la montaison; ils ne pourront être remplacés par des talles tardives, car l'initiation des épis sur celles-ci est défectueuse en général. Il est donc inutile de privilégier le développement de telles talles, comme l'a bien montré DONALD (1968).

Les phénomènes de compétition intragénotypique jouent un rôle considérable dans le développement des Blés. Pendant la phase d'installation (levée - fin du tallage), ils aboutissent à éliminer progressivement les individus les moins adaptés aux conditions règnant à ce moment. L'ordre des compétitions peut varier avec les conditions édaphiques et climatiques. La compétition pour les éléments fertilisants a été bien analysée ; celle pour l'eau paraît au moins aussi importante, mais les données expérimentales sont moins nombreuses.

La compétition entre racines paraît plus ou moins supplantée par celle entre talles (pour la lumière), pendant la montaison, mais elle est loin de disparaître, et elle reprend toute son importance pendant la phase de reproduction (floraison-maturation) : la photosynthèse nette et l'intensité des migrations dépendant étroitement de l'alimentation minérale et hydrique de la plante pendant cette période (NATR, 1972).

Quand plusieurs génotypes, et a-fortiori plusieurs espèces botaniques coexistant, si au moins la fréquence de présence de l'une par rapport à l'autre est suffisante, ou si la vigueur de l'une est très supérieure à celle de l'autre, les relations entre individus deviennent plus complexes qu'en peuplement pur, sans cependant changer de nature le plus souvent. En fait, les phénomènes de compétition entre phénotypes différents sont beaucoup plus faciles à observer, et leur effet économique (développement de mauvaises herbes) peut être fâcheux ; mais dans la plupart des cas, on a dominance d'un individu sur l'autre agit comme en peuplement pur.

Les causes de ces dominances sont multiples : développement plus rapide d'un des systèmes racinaires, croissance accélérée des

parties aériennes provoquant un ombrage, meilleure utilisation de la nutrition minérale ou de l'eau par un des constituants du peuplement, faible sensibilité à un accident climatique, ou résistance particulière aux méthodes de lutte chimique mises au point depuis quelques années. Mais on a rarement mis en évidence d'effet antibiotique entre plantes supérieures, (ce qui ne signifie nullement qu'ils ne puissent exister).

Des associations positives peuvent exister (céréales-légumineuses par exemple), surtout si l'énergie lumineuse est forte, l'alimentation en eau favorable, et l'alimentation azotée limitée. Ces effets bénéfiques tendent à disparaître en conditions de culture intensive ; des associations de génotypes complémentaires peuvent cependant assurer une plus grande régularité des récoltes, ou une amélioration de leur qualité, facteur qui prend de plus en plus d'importance.

Les différences de photosynthèse apparente constatées entre cultivars, dans des peuplements comportant des densités normales d'occupation du sol (600 à 1000 talles par mètre carré) peuvent avoir diverses origines :

elles peuvent être de nature intrinsèque, liées au génotype, et porter par exemple sur des optimums thermiques différents de respiration à l'obsurité ou de photorespiration (MEIDNER, 1970), ou sur des vitesses de migration différentes. La sensibilité à la sècheresse, et la précocité des cultivars semblent jouer aussi des rôles importants. Ces facteurs sont génotypiques, on l'a vu, et les différences morphologiques comme l'aspect plus ou moins "panicoïde" des faisceaux vasculaires de certaines variétés botaniques, et leur origine géographique, peuvent agir de concert. D'autres différences sont à attribuer à des conditions climatiques fortuites à tel ou tel stade de différenciation des organes : manque de lumière, sècheresse ... ou à des attaques parasitaires, qui réduisent les feuilles ou les racines.

Elles peuvent aussi être de nature extrinsèque, liées à la vitesse d'évolution de chaque feuille en fonction des conditions de milieu, et peuvent se traduire par des variations aléatoires de durée de vie et de masse surfacique des feuilles. Leur fonctionnement dans le peuplement dépend directement de l'énergie photosynthétiquement active captée par elle, et de l'évolution de cette énergie incidente au cours de la vie des feuilles. D'autres différences de ce type, dues à l'alimentation en eau par exemple, peuvent se produire.

On peut enfin avoir des différences de nature mixte, très variées, comme par exemple la structure des feuilles, qui peut modifier leur alimentation en gaz carbonique, ou le fait que certains cultivars ont la possibilité, dans certaines conditions, de mieux résister que d'autres à des conditions-limites de survie.

Les pages suivantes seront consacrées à l'étude de nos propres résultats expérimentaux.

IVe PARTIE. RESULTATS EXPERIMENTAUX.

Chapitre 1. INTRODUCTION.

Les chapitres précédents s'efforçaient de présenter une synthèse des connaissances concernant la croissance de peuplements purs ou mixtes de Blés, et l'action de quelques facteurs du milieu sur celle-ci. On constate que l'évolution des relations mutuelles entre céréales de même espèce botanique (mais de génotypes différents) au cours de leur vie est encore mal connue. Des résultats d'un grand intérêt sont cependant disponibles pour divers fourrages (CHALBI, 1967, a et b ; JACQUARD, 1968 ; NGUYEN-VAN, 1969 par exemple). Des relations intra-spécifiques ont été mises en évidence par CHAPMAN et al., (1969), et d'autres, dans le cas du Blé. Mais on a plus d'informations sur le rendement final en grains de Mélanges de cultivars que sur le comportement de chaque individu de l'association pendant sa vie, et surtout pendant la phase de maturation.

Beaucoup de travaux, d'un grand intérêt par ailleurs, manquent de précisions sur la pression démographique exercée par le peuplement sur les individus, soit que l'étude ne porte que sur les premiers stades de la phase herbacée, soit qu'elle soit conduite à très faible densité de semis.

Certains auteurs, heureusement (par exemple ASPINALL, 1961 ou WATSON et FRENCH, 1971) ont bien analysé l'évolution des interactions entre plantes (et entre talles) pendant leur vie, et mis en évidence des effets de compensation importants à l'échelle du peuplement (effet d'homéostasie). En conditions naturelles, l'étude de lignes associées de deux cultivars permet seule de les distinguer aisément à chaque instant, et de suivre comparativement l'évolution des éléments du peuplement mixte et de leurs composants en culture pure. Ces constatations ont orienté la présente étude.

L'évolution des cultures pures homogènes de Blés sera envisagée d'abord, afin d'avoir des repères de normalité : on verra successivement l'évolution dans le temps des nombres de pieds et de talles par unité de surface, puis de la répartition spatiale des composants du peuplement (par unité de surface et par organe) et de la surface d'interception du rayonnement par tranche de végétation. On s'intéressera en particulier à l'intérêt que peut avoir pour le rendement en grain commercialisable (et l'effet sur l'accumulation de masse sèche par le peuplement avant la floraison), un tallage herbacé abondant, et on cherchera à analyser la réaction propre de chaque cultivar à ce sujet. On s'efforcera ensuite de distinguer les effets dus à la variabilité des éléments du rendement d'un peuplement (écartement des lignes, pieds manquants ...) des effets systématiques dus à la présence de deux cultivars semés ligne à ligne.

On s'attachera dans le chapitre suivant à étudier l'extinction de l'énergie dans le peuplement, et l'influence du gradient d'énergie photosynthétiquement active sur la vie des différentes parties de la plante, et en particulier des talles tardives. Quelques mesures préliminaires de la photosynthèse apparente par gravimétrie (en conditions contrôlées et au champ) seront enfin présentées : elles permettent de mettre en évidence l'intérêt de chaque stade de feuille pour l'alimentation de la plante et ses conséquences sur la croissance de celle-ci.

Chapitre 2. CROISSANCE DES PARTIES AERIENNES DU BLE .

A. Croissance d'un peuplement pur.

a. Evolution des éléments du peuplement

L'évolution du nombre de pieds et de talles par unité de surface de sol a été suivie grâce à des comptages répétés, effectués chaque année sur l'ensemble des cas considérés. Les mortalité des pieds et des talles ont été distinguées de façon indépendante, ainsi que leur effet sur la structure des peuplements.

La mortalité des pieds a été suivie particulièrement en 1967-68 et 1968-69 sur les cultivars de type hiver. Elle servira à illustrer ce paragraphe. L'évolution de l'ensemble des traitements et cultivars est présentée figure 411.01 .

En 1968, le nombre de pieds a décrû assez lentement et régulièrement de la fin du tallage à la maturation. Pour une densité de semis de 225 ± 50 grains par mètre carré, 205 ± 50 pieds survivaient le 10 avril, et 130 seulement le 10 juillet. A cette date des différences significatives existent entre cultivars. La mortalité a été plus forte dans les peuplements associés qu'en culture pure, pour Moisson notamment. La mortalité était voisine de 10 p.cent à la fin du tallage, et de 33 p.cent en moyenne à la récolte dans les cultures pures, mais a atteint 49 p.cent pour Moisson associé à Prieur.

La même évolution a été constatée en 1969 : on est passé de 275 ± 30 pieds le neuf avril à 175 le 28 mai ; Joss a présenté une mortalité hivernale particulièrement importante atteignant 20 p.cent le 9 avril. La mortalité des cultures associées a régulièrement été plus importante que celle des cultures pures. Nous verrons (chapitre IV-2) ses effets sur la structure du peuplement.

- La mortalité des talles a évolué de façon différente de celle des pieds ; on a reporté figure 411.02 les résultats des années 1968 et 1969. Les autres années ont fourni des résultats en tous points comparables.

En 1969, le nombre de talles a augmenté jusqu'au 7 mai, puis a diminué jusqu'à l'épiaison. Les différentes parcelles étudiées (cultivars purs comme association) se sont plus homogènes à partir du 19 mai : dans plus de 75 p. cent des cas on a 750 ± 125 talles par m^2 fin juin. Le nombre moyen de talles par unité de surface est plus important en 1969 qu'en 1968, ce qui est du aux densités de semis, à des mortalités différentes pendant l'hiver (liées aux conditions climatiques) et aussi au fait que Joss a tallé plus que Moisson. (figure 411.03) .

La mortalité des talles a été beaucoup plus marquée pendant la montaison en 1969 que l'année précédente. On a vu que la densité de semis plus élevée en 1968-69 a été accompagnée d'une mortalité des pieds plus forte. On a représenté (figures 411.04) l'évolution par unité de surface des nombre de pieds et de talle, respectivement (A et B) de Prieur, (C et D) de Champlein, et (E et F) de Joss . La comparaison des cultures pures et associées sera faite au chapitre IV-2.

L'évolution du tallage moyen par pied des divers cultivars étudiés en 1968 et 69 est donnée aux figures 411.05 .

Quelques observations peuvent être formulées à propos de ces données : le tallage par pied plus important début avril en 1969 s'est traduit par une masse sèche plus élevée par unité de surface. Mais la masse sèche par talle était la même. La décroissance du nombre de pieds du cv. Prieur s'accompagne d'une augmentation du nombre de talles, d'où une augmentation temporaire mais importante du tallage apparent moyen : en effet la plupart des pieds qui disparaissent précocement portent rarement plus d'une talle développée.

Le tallage apparent moyen diminue rapidement à partir du quinze mai, et surtout à la floraison (30 mai environ) : les talles les plus tardives (et particulièrement les talles secondaires) n'épient pas, et disparaissent très rapidement à la floraison (faute de lumière pendant leur développement, on le verra plus loin). On a éliminé des comptages les résidus de talles dépourvus de chlorophylle, car ils n'ont plus aucun rôle productif.

En 1972, pour suivre l'évolution de chaque type de talle au cours de la vie des Blés Rex et N 66, nous avons noté et pesé séparément ces talles avortées. Les principaux résultats ont été reportés dans le tableau 411.01. Au cours de la montaison, (jusqu'à la floraison), la mortalité a touché les talles les moins vigoureuses, et quelques pieds apparemment dominés, ou malades. Compte tenu des variations aléatoires dues à la technique de prélèvement (ligne de 0,50 m dont tous les éléments étaient étudiés), on observe que le nombre de talles dominantes a été fixé assez tôt.

Après la floraison, le nombre de talles productives a décru de 20 p. Cent environ ; leur disparition peut être attribuée à diverses causes : attaques parasitaires, tiges dominées qui s'étiolent progressivement, épis qui avortent... Nous avons en effet comptés comme "dominantes" toutes les talles qui, à la fin de la montaison (stade 9 de Feekes), avaient au moins les deux tiers de la taille des brins dominants. On a comparé ces résultats à ceux obtenus en 1971 sur cinq cultivars (tableau 411.02) : les peuplements en lignes espacées de 32 cm sont beaucoup plus stables que ceux à 16 cm, et on observe une forte mortalité de talles de N 66 après l'épiaison (à rapprocher de la forte coulure constatée sur ce cultivar en association, on le verra plus loin).

o
o o

La répartition spatiale des talles dans le peuplement a été suivie sur Rex et N 66 en 1972, et on a reporté aux figures 411.06 A et B les principales observations faites du 25 mai au 7 août. Les hauteurs ont été suivies jusqu'à l'épiaison en mesurant la hauteur totale jusqu'à la pointe de la dernière feuille développée (plus ou moins recourbée chez Rex, mais presque totalement dressée chez N 66). Dès l'apparition de l'épi, les hauteurs ont été prises jusqu'à sa pointe, tout en vérifiant encore que l'allongement des feuilles culmaires avait cessé alors. A la floraison les épis des talles secondaires sont presque toujours dominés par les brins-maîtres, les écarts sont supérieurs à 15 cm. L'ombrage dû aux talles principales commence dès la montaison.

Le 8 juin, tous les épis étaient situés entre 60 et 85 cm, dont près de 40 p.cent entre 75 et 80 cm. Pour éviter de fausser l'échantillon, tous les épis ont été notés même s'ils étaient encore dans la gaîne. Le 19 juin, la répartition des épis dans l'espace varie beaucoup : on note deux maximums qu'on peut attribuer respectivement aux

brins-maîtres (110 cm) et aux talles primaires (90 cm). Plus de 50 p. cent des épis sont situés au-dessus de 100 cm, et aucune talle de moins de 75 cm n'a épié. Le dernier entrenoeud grandit jusqu'au 30 juin ; à cette date près de la moitié des épis est située entre 110 et 120 cm, et 30 p. cent entre 120 et 130 cm. Cet ensemble ombrage fortement les talles inférieures.

Plus de la moitié des épis des brins-maîtres est située entre 110 et 120 cm, et ceux-ci sont donc dominés par des talles plus tardives, dont le dernier entrenoeud s'est allongé plus fortement.

Cette structure se traduit dans le nombre d'épillets fertiles par classe de hauteur. On a étudié spécialement 56 épis de Rex le 26 juin : nombre des épillets fertiles et non fertiles, longueur totale et masse sèche des épis (tableau 411.03). Les 20 p.cent d'épis les plus lourds à cette date correspondent aux brins-maîtres les mieux insolés, et les 43 p.cent médians sont constitués de brin-maîtres dominés (qui ont en moyenne un épillet infertile), de talles principales (2 épillets infertiles) et des plus grandes talles secondaires (3 épillets infertiles). Les classes inférieures représentent les "tardillons" ou des talles accidentellement raccourcies (par disparition précoce de leur feuille culmaire par exemple. Cette distribution se retrouve le 7 août sur Rex (tableau 411.04).

Chez N 66, les écarts de taille sont beaucoup plus réduits ; la situation à la récolte, se retrouve schématisée dans le tableau 411.04 b).

La fertilité par épi est meilleure mais le poids de 1000 grains est moins élevé que Chez Rex qui compte à peine plus d'un grain par épillet fertile, contre environ 1,5 chez N 66 ; le poids total de grain par épi est finalement peu différent d'un cultivar à l'autre.

b. Distribution et évolution de la masse sèche aérienne des peuplements de Blé .

Nous avons vu à propos des méthodes comment les échantillons ont été prélevés et étudiés. L'étude statistique des variations entre échantillons, et de la structure de chacun de ceux-ci, a permis d'établir des courbes de croissance pour chaque cultivar et chaque situation.

o
o o

Seuls les résultats les plus caractéristiques de la croissance de la matière sèche par mètre carré et par talle ont été présentés ici.

L'évolution par unité de surface des masses sèches des Blés est comparée pour les deux années dans le tableau 412.01 . On peut ainsi observer l'évolution différente des croissances par unité de surface pendant le printemps : les masses sèches des cultivars étudiés en 1968 sont demeurées inférieures à celles de 1969 jusqu'à fin mai (on a vu que les nombres de pieds et de talles étaient inférieurs d'un tiers en 1968). A la floraison, les masses sèches deviennent identiques les deux années pour un cultivar donné. On constate fin juin que la phase de maturation de Champlein est nettement plus longue que celles de Prieur, Moisson et Joss ; mais sa durée est la même les deux années. Si le 30 juin le rendement en masse sèche de Champlein

était un peu plus faible que ceux des autres cultivars; il y a identité absolue entre ces derniers : Prieur et Moisson ont donné l'un et l'autre 690 g m^{-2} de grain sec net en 1968. On a vu que la verse a empêché de récolter l'essai en 1969.

Les différences entre années et cultivars sont beaucoup plus marqués avec les Blés de printemps (tableau 412.02). La matière sèche formée est directement proportionnelle à la date de semis et elle dépend des conditions édaphiques et climatiques existant à la levée : ainsi le sol froid et humide en 1970 a provoqué une levée lente et faible. Les blés n'ont pu combler ce handicap pendant la montaison : le semis tardif a entrainé un raccourcissement de la durée de la montaison : les dates de floraison ont moins varié que les dates de semis : 15 avril - 15 juin en 1970 ; 25 mars - 5 juin en 1971 ; et le 15 mars - 10 juin en 1972. La masse sèche totale des parties aériennes a environ doublé de la floraison à la récolte les trois années, (4 t ha^{-1} en 1970, 7 t ha^{-1} en 1971 et 8 t ha^{-1} en 1972). Les rendements en grain net dépendent des conditions de milieu après l'anthèse : ainsi le climat défavorable de juin 1971 s'est traduit par un fort échaudage, qui a réduit le rendement final : on a récolté environ 30 qx ha^{-1} en 1970 en grain tout venant, avec des poids spécifiques de 32 pour Atys, 34 pour Rex et 38 pour César, et 26 à 32 qx ha^{-1} en 1971 (malgré la croissance plus importante) : les poids spécifiques n'ont été que de 20 à 28, sauf pour César, qui a réduit le nombre des talles-épis par mètre carré et non le poids spécifique des grains.

La matière sèche a décru en fin de végétation dans les semis à 32 cm, alors qu'à 16 cm elle augmentait encore : la maturation est plus rapide et plus complète à grand écartement, et ce phénomène est d'autant plus marqué que le cultivar est plus précoce : net chez Rex, N 66 et N 68, il est peu ou pas notable chez César et Atys.

La quantité de matière sèche aérienne totale produite à grand écartement est peu différente de celle produite à faible écartement (- 24 p.cent en masse sèche, contre - 50 p.cent en densité de semis). Il y a compensation à grand écartement, car chaque plante a un grand développement comme le remarquent aussi PUCKRIDGE (1967) et CHAPMAN et al (1969), à condition que les cultivars aient génétiquement cette possibilité : ainsi N 68 est particulièrement déprimé à grand écartement. On verra plus loin plusieurs conséquences de cette adaptabilité génétique à profiter de la place offerte.

L'évolution par talle a été résumée sur les figures 412.01 l'évolution (A) de Prieur en 1968 et 1969 ; (B) de Rex en 1970, 71 et 72, et enfin (C) de cinq cultivars semés à 16 cm en 1971.

En 1968 et 1969, l'évolution de la masse sèche par talle des Blés d'hiver a été absolument identique jusqu'à la floraison (1° juin) ; on constate ensuite une réduction de la croissance des talles en 1969, qu'on peut rapporter à leur grand nombre mais aussi à l'importance de la verse totale début juillet. Le plus grand nombre de talles fertiles s'est traduit par une pression démographique, dont les effets n'apparaissent qu'après la floraison et sont responsables en partie au moins de la verse de 1969 : des orages violents ont été moins nocifs en 1968 qu'en 1969.

L'écart entre les deux densités de semis des Blés de printemps est considérable en 1971 (150 et 300 grains par m^2). Ici encore il faut attendre l'épiaison pour voir apparaître une différence significative entre les masses sèches des talles. Celles-ci sont plus nom-

breuses et plus lourdes à faible densité, sauf chez le Blé semi-nain N 68, qui parait n'avoir aucune possibilité de compensation : à 32 cm, ses parcelles ont été particulièrement envahies de liserons, et le peuplement est resté discontinu pendant toute la durée de sa vie.

La masse unitaire des talles à la maturité est nettement plus élevée chez les Blés d'hiver (2 700 à 3 500 mg) que chez les cultivars de printemps, même quand ceux-ci atteignent des rendements comparables à ceux des blés d'hiver (en 1972, Rex = 2 600 mg ; N 66 = 1 900 mg par talle). A 32 cm d'écartement, César et Atys atteignent des poids comparables à ceux des Blés d'hiver, mais au détriment du rendement par unité de surface.

Les conditions climatiques après la floraison jouent un rôle considérable dans le développement des épis des Blés de printemps. Ils ont gagné en moyenne 700 mg du 20 juin au 20 juillet en 1971, et 1000 mg en 1972. L'action défavorable des conditions climatiques à la levée se fait plus sentir sur la masse unitaire des talles que sur leur nombre : on a 900 mg par talle en 1970, contre 1 200 en 1971, et 1 800 en 1972.

Rappelons que la masse sèche unitaire des talles intègre à chaque prélèvement la disparition progressive des pieds et talles les moins vigoureux. On a en conséquence une augmentation apparente de la masse sèche des talles dominantes. Afin d'éclairer le phénomène, nous avons présenté dans le tableau 412.03 l'évolution des masses sèches des différents groupes de talles en 1972. Les brins-maîtres n'ont pu être distingués des talles principales que jusqu'à la floraison : le temps nous a manqué pour trier ces deux groupes ensuite, mais on a pu voir plus haut, à propos des épis, que les différences s'amenuisent apparemment en fin de végétation.

Ces mesures ont permis de constater que, les brins maîtres des Blés européens (d'hiver comme de printemps) ne portent que trois feuilles vertes fonctionnelles à partir du début de la montaison à densité normale de semis (mais souvent quatre à faible densité). La troisième entre en sénescence quand la première est complètement développée.

Chez N 66 et N 68 au contraire, on trouve constamment quatre feuilles vertes pendant la montaison. Seules les deux dernières feuilles sont pleinement vertes à la floraison chez les blés élevés, contre trois chez les Blés semi-nains, et quinze jours après la floraison d'un talle, seule la feuille culmaire est encore fonctionnelle chez les Blés européens, alors qu'on a encore deux feuilles vertes sur les semi-nains.

On a pu vérifier aussi les observations de WILLIAMS et WILLIAMS (1968), et surtout de RAWSON (1971) : une talle ne se développe qu'à partir du moment où deux feuilles sont développées au-dessus d'elle sur la tige qui la porte, et leur nombre est fixé quand l'apex de la talle commence à différencier l'épi.

Si les deux premières talles sont pratiquement identiques au brin maître pendant la montaison (mais avec un retard de 2 à 8 jours dans les phases) les talles secondaires n'ont généralement qu'une ou deux feuilles vertes, et elles sont très souvent attaquées par des parasites, ce qui entraine leur disparition progressive. La cinquième talle dans le cas du Blé Rex a plus de quinze jours de retard sur le brin maître. A la floraison, ces talles, si elles survivent, n'ont

qu'une feuille verte, et des épis avortés en partie, ou totalement. Généralement plus courtes que les brins principaux, ceux-ci les ombragent et leur masse sèche est très faible. Ces observations valent aussi pour les blés semi-nains, mais la grande régularité des talles fait que trois talles se développent normalement en moyenne en sus du brin maître.

o
o o

La croissance des parties aériennes a été suivie attentivement chaque année, mais l'étude pondérale de répartition de leur masse sèche dans le profil n'a pu être entreprise systématiquement qu'en 1968, 1970 et 1972. On a choisi de présenter l'évolution de Prieur en 1968 (Fig. 412.02) et de Rex en 1972 (Fig. 412.03), deux étapes de la croissance de Rex, César et Atys en 1970, (Fig. 412.04). Les feuilles, les tiges et les épis ont été pesés séparément sauf en fin de végétation, ce qui a permis de constater la prépondérance du poids des tiges dès le début de la montaison, l'absence de feuilles vertes à la base des brins principaux dès l'épiaison (sur 40 cm dans le cas des Blés français) et l'importance croissante de la masse sèche des épis à partir de l'épiaison. On a distingué sur les figures 412.02 et 412.03 la masse sèche à la maturation des grains et des autres pièces de l'épi (rachis, glumes,...).

La comparaison des figures 412.02 et .03 met en évidence la similitude des courbes de croissance des Blés d'hiver et de printemps. Les épis de Rex ne représentent cependant que 35 p.cent environ de la masse sèche totale à la récolte contre plus de 40 p.cent pour Prieur. Cette différence peut provenir de conditions climatiques défavorables subies en 1972 pendant le grossissement des grains puis aussi de causes génétiques, car le nombre d'épillets fertiles par épi est généralement plus faible chez les blés de printemps.

Par contre, les poids spécifiques et les rapports : poids d'épi / poids de grain, soulignent la supériorité des Blés d'hiver français sur les Blés de printemps : rachis et pièces florales de Rex représentent 26 p.cent du poids des épis, contre moins de 20 p.cent chez Prieur. Ces remarques valent pour tous les cultivars et toutes les années d'observation, et posent le problème de régime des migrations des feuilles vers les tiges et les épis après floraison des Blés de printemps : ainsi César réduit les nombres de talles fertiles et de grains par épi, mais assure une bonne alimentation des survivants. Au contraire les Blés semi-nains réduisent surtout le poids spécifique de leurs grains. Une analyse de ces phénomènes, en suivant (à l'aide d'éléments radioactifs) la migration des assimilats sur différents génotypes, pourrait faire progresser l'amélioration des Blés. Ces observations recoupent exactement celles de WATSON et al. (1963).

o
o o

La connaissance de la surface totale d'interception de la lumière est indispensable à l'étude de la photosynthèse à chaque niveau de végétation. Les données sont assez fragmentaires sauf en 1968 et 1972. Plusieurs méthodes de mesure ont été utilisées on l'a vu (IIe partie).

Toutes les valeurs ont été exprimées en indices de surface foliaire (Leaf area index ou LAI des anglo-saxons). La surface des feuilles est donnée une face. La surface d'interception des tiges et des épis est définie par la projection plane de ces organes, considérés comme des cylindres (longueur x diamètre moyen). L'ensemble des résultats disponibles est résumé aux tableaux 412.04 .

Rex a eu en 1972 un développement assez exceptionnel, comparable à celui d'un Blé d'hiver. La surface des feuilles est importante, mais la surface équivalente des tiges et des épis n'est pas négligeable. Après la floraison les feuilles inférieures disparaissent rapidement, et pendant un mois environ le feuillage est constitué par l'étagement (sur 30 centimètres environ) des feuilles culmaires des différentes talles. Tiges et épis sont les seuls organes qui subsistent en juillet, et la structure du peuplement devient essentiellement érectophile. On verra au chapitre IV-3 que cette évolution modifie la pénétration du rayonnement dans le couvert, et favorise l'envahissement des parcelles par les "mauvaises herbes" estivales, en fin de végétation.

En comparant les données de 1968 et de 1972, on constate que les surfaces de feuilles du Blé d'automne et de printemps sont comparables, et que l'absence de mesures de la surface des autres organes conduirait à sous-évaluer considérablement la surface totale d'interception du rayonnement des couverts.

Les LAI totaux de 1970 sont très faibles, et conformes au faible développement de la végétation ; ils ne dépassent pas 2 pour les feuilles le 2 juillet. Ce facteur n'a pu être étudié en 1971, mais la comparaison des masses sèches permet de penser que les surfaces ont été intermédiaires à celles mesurées en 1970 et en 1972.

Parallèlement à l'indice foliaire (1), on a suivi l'évolution de la masse surfacique des feuilles et des tiges, exprimée en g m^{-2}. Ce critère est en effet un des principaux éléments d'analyse de l'activité photosynthétique apparente des organes par la méthode gravimétrique différentielle (cf. chapitre IV-4).

Les masses surfaciques ont été calculées dans tous les cas où masse sèche et surface étaient connues pour des lots de feuilles. En première approximation, elles sont représentatives de l'épaisseur et de la densité apparente des feuilles. La masse surfacique des feuilles d'un niveau donné demeure assez stable tant que celles-ci sont adultes, et décroît très rapidement à leur sénescence. On ne peut dire qui de la sénescence ou de la diminution de la masse surfacique induit l'autre.

Les feuilles situées à la partie inférieure du peuplement ont toujours une masse surfacique plus faible que les feuilles supérieures, qu'il s'agisse de feuilles agées, ou de feuilles de talles tardives. Des mesures ponctuelles ont permis de constater que les feuilles culmaires des talles les plus tardives ne dépassent généralement pas 20 g m^{-2}. A titre d'exemple, les données de 1968 ont été reportées sur le tableau 412.05 .

---

(1) On peut observer que si l'indice foliaire (LAI) est estimé pour une face des feuilles, les échanges gazeux (CO^2, H^2O ...) se font par les deux faces chez le Blé.

Pour tous les blés étudiés, et au lever du jour, la masse surfacique des feuilles avoisine 30 g m^{-2} à la fin du tallage, et celle des feuilles culmaires 40 g m^{-2} à l'épiaison.

La masse surfacique des tiges et des épis est plus difficile à définir, car ces organes changent considérablement de masse sans changer notablement de volume, et chez les graminées les tiges comportent aussi les gaînes qui y sont accolées. Si les surfaces d'interception du rayonnement sont exprimées par la projection plane du cylindre, la surface d'échange, elle, doit être représentée par la surface du périmètre du cylindre (L x l). On obtient ainsi, pour 750 talles par mètre carré, mesurant chacune en moyenne 1 m 10 de haut et 3 mm de diamètre moyen, une surface développée de 7,5 m^2 pour les tiges. Des calculs analogues permettent d'estimer la surface d'échange des épis à plus de 1 m^2, par m^2 de surface au sol. Pour garder des définitions homogènes des surfaces, et tenir compte qu'une face seulement des tiges et des épis intercepte le soleil à chaque instant, on a retenu le demi-périmètre de ces organes, ce qui représente près de 4 m^2 par m^2 de sol.

A partir de ces données, on a calculé la masse surfacique des tiges le 30 juin 1972 sur le Blé Rex : celle-ci était de 250 g m^{-2}, huit fois plus élevée que celle des feuilles, ce qui n'a rien pour surprendre. Selon leur structure, les Blés diffèrent fortement entre eux pour ce caractère, et une étude est à faire dans chaque cas.

L'évolution de la teneur en matière sèche (M. S.) des Blés a été suivie de façon assez discontinue : il n'a pas été toujours possible d'effectuer la double pesée des échantillons en frais, puis en sec, car l'ensemble de ces opérations est long. Mais le phénomène a été suivi complètement en 1971. On a retracé sur la figure 412.05 l'évolution de Rex et de N 66, et indiqué quelques points significatifs provenant d'autres années.

Les pesées des 17 juin et 2 juillet 1970 étaient destinées à analyser l'importance des variations de la teneur en matière sèche entre cultivars, entre niveaux dans la végétation, et entre organes (tableaux 412.06 A et B). Des écarts assez importants existent entre échantillons d'un même organe, et la précision des mesures ne dépasse pas ± 2 p.cent de la teneur en masse sèche à chaque niveau.

César a cependant une teneur régulièrement plus élevée que Rex ou Atys. Les fluctuations enregistrées pour les tiges et les feuilles au dessus de 60 cm sont peu significatives, car les quantités mesurées sont petites, et la faible précision des pesées de poids frais (0,1 g) aboutit à des écarts non significatifs de plus de 4 p. cent. Par contre, la teneur en matière sèche des épis des trois cultivars est remarquablement constante à un niveau donné.

La teneur en matière sèche est en général plus faible à la base des plantes qu'à leur extrémité. Celle des feuilles diffère peu de celle des tiges, mais elle est généralement moindre ; les épis situés à la partie inférieure de la végétation ont une évolution qui peut atteindre 15 jours de retard par rapport aux brins-maîtres. Il aurait été intéressant de distinguer les différentes talles, mais ce tri n'a pu être entrepris.

L'évolution des Blés d'hiver et de printemps est absolument comparable. Tous les Blés étaient mûrs le 7 août 1971, et les cultivars N 66 et N 68 étaient même en surmaturation. Mise à part leur précocité plus grande, leur teneur en matière sèche suit une évolution analogue à celle des autres Blés étudiés.

Tous ces éléments, obtenus sur des peuplements purs, permettent de constater la grande homogénéité des réponses des différents cultivars s'ils ont étudiés au même stade phénologique, et aussi l'influence importante d'un phénomène particulier (saturation du sol à la levée, coup de chaleur pendant la maturation des grains ...) sur l'évolution ultérieure de chaque cultivar. Selon le stade végétatif, un même phénomène peut donner une réponse assez variable des plantes.

Le chapitre suivant traitera de l'importance des déformations subies par une plante, du fait de son environnement, et de leur influence sur l'évolution de la masse sèche et le rendement en grain des peuplements.

B. RELATIONS MUTUELLES ENTRE PLANTES. CAS PARTICULIER DE L'ASSOCIATION EN LIGNES ALTERNEES DE DEUX CULTIVARS DE BLE.

Le chapitre III2 C de ce mémoire a étudié l'importance des déformations subies par chaque plante dans un peuplement homogène, et l'influence des mélanges de cultivars ou d'espèces. On distinguera ici les effets dus à la position de chaque plante dans le peuplement de ceux que la présence dans une même parcelle de deux cultivars semés ligne à ligne peuvent induire.

JACQUARD (1972, comm. écrite) a rédigé une mise au point destinée à définir les concepts utilisés dans les études des effets de groupe dans des peuplements végétaux : "Pour ne pas préjuger du "sens des actions réciproques entre individus de l'ensemble, on parlera "de leurs relations mutuelles. Celles-ci peuvent en effet avoir des "effets antagonistes : on aura compétition si un des individus profite "plus de son voisinage que l'autre, et opposition si les deux indivi-"dus se gènent au point de se déprimer mutuellement. On parlera au "contraire de coopération si l'association offre un avantage à l'un au "moins des partenaires, l'autre n'étant pas influencé, ou l'étant po-"sitivement."

Rappelons qu' "on parlera de compétition quand chacun des "organismes concernés recherche la quantité de tout facteur qui lui "est nécessaire, si la disponibilité instantanée de celui-ci est in-"férieure à la demande combinée des différents organismes ". (DONALD, 1963). La plupart des auteurs (et notamment SAKAI, 1955) ont envisagé essentiellement les effets de compétition interspécifique, ou intergénotypique. Des travaux comme ceux de PUCKRIDGE et DONALD (1967) ont mis en évidence l'identité des phénomènes en peuplements monogénotypique ou untergénotypique, mais que cet effet est souvent masqué par les faibles variations morphologiques entre plantes de même espèce. La situation d'opposition se rencontre normalement à forte densité, chaque élément du peuplement étant limité dans sa croissance par ses voisins ; la coopération peut cependant apparaître même dans ces conditions, à certains stades transitoires de la croissance : ainsi des amas de graines germent et lèvent plus rapidement (toutes autres choses égales par ailleurs) que des semences isolées. Cet effet s'annule dès le stade A du Blé, pour faire place à une situation d'opposition forte entre plantes durant la montaison.

Les travaux entrepris par plusieurs chercheurs sur l'enracinement de peuplements (cf III° partie de ce mémoire, et BALDY, 1973 a) ont montré que l'occupation de l'horizon superficiel du sol est intense et précoce chez le Blé, mais aucune interaction significative entre systèmes racinaires n'a été mise en évidence, aux densités normales de semis (100 à 300 plantes par mètre carré), que deux cultivars cohabitent ou qu'un seul soit présent.

Conformément à une étude antérieure (BALDY, 1964) et aux travaux de divers spécialistes (DONALD, 1963 ; DEMARLY, GUY et CHESNEAUX, 1964 par exemple) nous avons utilisé un dispositif expérimental (cf II° partie de ce mémoire) permettant de suivre l'évolution de chaque composante de l'association pendant toute la durée de sa vie ; pour effectuer ces études dans des conditions aussi proches que possible de celles de la grande culture, les parcelles expérimentales sont relativement grandes, et les associations sont établies en lignes alternées et non en mélanges sur la ligne : les différences morphologiques entre cultivars étant ténues pendant la phase herbacée de la croissance,

il aurait été impossible de les distinguer, (sauf avec une mise en place géométrique et systématique, possible sur quelques mètres carrés, mais impossible sur dix ares). Les effets de bordure et d'orientation des lignes peuvent être importants, mais varient avec le stade végétatif.

On a vu au chapitre précédent comment se développent des Blés en peuplements purs, et l'influence des variations climatiques d'une année à l'autre sur un même cultivar. On s'intéressera aux déformations provoquées par la position d'une plante dans la parcelle ; puis aux modifications éventuelles créées par la cohabitation de deux cultivars, et à l'évolution de ces relations pendant toute la vie des plantes, pour aboutir enfin au rendement en grain du peuplement. La confrontation de nos résultats à ceux de la littérature aboutit à des conclusions qui suggèrent des orientations ultérieures de recherches.

a. Effets dus à la position dans le champ .

Les effets de bordure ont été analysés en 1968 sur nos essais par MM. FELIX et RAUZY , et les résultats principaux sont résumés au tableau 421.01 :

l'énergie solaire incidente paraît avoir constitué le facteur limitant principal car les différences entre lignes sud et nord sont hautement significatives (ppds : ± 20 gm^{-2}) alors qu'aucun écart notable n'existe en semis nord-sud ; cet effet constamment constaté par FELIX l'a conduit à semer tous les essais en lignes orientées approximativement nord-sud. Les effets de l'ombrage seront vus plus loin.

o

o o

L'influence de l'orientation des lignes de semis sur le rendement moyen des parcelles a été étudiée pendant toute la croissance printanière des Blés d'hiver en 1968 et 1969. On a reporté l'évolution moyenne de l'ensemble des cultures en 1969 au tableau 421.02 à titre d'exemple, en exprimant les données par unité de surface et par talle moyenne. L'évolution de la masse sèche est fortement influencée par l'orientation des lignes. Les variations de Bloc à Bloc sont statistiquement du même ordre de grandeur que les écarts dus à l'orientation. Des effets significativement positifs, mais fugaces peuvent être observés pour chaque cultivar, à des stades déterminés de la croissance : ainsi l'écart est notable jusqu'au 7 mai chez Prieur, alors qu'il disparaît dès le 24 avril chez Moisson, plus précoce. Il demeure notable jusqu'au 16 mai pour Champlein, plus tardif.

Cet effet est maximal au stade du grossissement des grains (en juin 1969) l'orientation est-ouest est favorable jusqu'au 15 juin; mais la verse physiologique est plus marquée en semis est-ouest à partir de cette date alors qu'elle ne devient grave qu'à partir du 24 juin en semis nord-sud. Cette verse a empêché de récolter l'essai en juillet.

Les différences de croissance dues à l'orientation paraissent transitoires, et les lignes centrales des parcelles n'ont pas fourni de différence significative de rendement en 1968 :

	Prieur	Moisson	
est-ouest	700	697	g m^{-2} de grain sec commercial
nord-sud	675	673	g m^{-2} - id -

Les vents d'ouest, forts et fréquents sur le plateau de La Minière peuvent expliquer ces effets de l'orientation : la verse du 16 juin a suivi un orage accompagné de forts vents d'ouest ; une partie des parcelles est-ouest (protégées plus ou moins par un essai voisin semé nord-sud) ont moins souffert de ce premier orage que les autres. Deux autres coups de vent fin juin et début juillet ont accentué le phénomène, et les deux orientations ont alors été perturbées.

o

o o

L'influence de l'écartement des lignes de semis a été analysée en 1971 sur cinq blés de printemps très différenciés morphologiquement (cf. II° partie - 1). On a comparé, pour une même dose de semis par mètre linéaire, des lignes de semis écartées de 16 et 32 cm (environ 150 et 300 pieds par m^2 à la levée).

Les principaux résultats ont été résumés au tableau 421.03 . L'écart des poids par talle est net pour Rex (1,600 à 16 cm contre 1,870 g à 32 cm), mais cette augmentation, et celle du nombre de talles par mètre linéaire ne suffisent pas à compenser l'écartement plus grand. Par contre les deux blés semi-nains n'ont modifié en aucune façon la masse sèche unitaire de leurs talles, ils ont un peu plus d'épis par pied ; mais chaque épi compte moins de grains en moyenne. Leur rendement est donc directement proportionnel au nombre de pieds, malgré un tallage-épi accru.

On a comparé au tableau 421.04 l'évolution de la masse sèche par m^2 et mètre linéaire (de mai à août). Jusqu'au stade grain-laiteux (21 juin) les écarts sont considérables, et d'autant plus marqués que les blés semés à grand écartement évoluent plus rapidement ; tout se passe comme si l'alimentation de chaque épi à 32 cm était plus importante qu'à 16 cm entre le 7 juin et le 19 juillet ; l'effet tend à se réduire en fin de végétation. César paraît particulièrement apte à compenser des écarts de densité de semis, alors que Rex, et plus encore les cultivars semi-nains n'y parviennent que très imparfaitement. Pour compléter ces données, on s'est attaché à calculer quelle fraction des parties aériennes représentait l'épi aux deux écartements, tout en indiquant aussi la masse sèche moyenne de chaque épi pour les cinq blés étudiés en 1971. Le tableau 421.05 résume l'ensemble des données :

A grand écartement, la masse sèche moyenne des épis des blés français est nettement plus importante qu'à 16 cm, alors qu'on note l'inverse pour les deux cultivars semi-nains : dont le nombre des petits épis a considérablement augmenté. Mal formés, ils comptent peu de grains par épi. On reverra cette observation à propos des poids de mille grains en association.

o

o o

Les variations aléatoires de ligne à ligne et de pied à pied ont été suivies sur les Blés de printemps de 1970 à 1972, afin de distinguer les variations dues à la croissance irrégulières de deux lignes successives dans une parcelle (mise en évidence déjà par plusieurs auteurs comme par exemple GREEN, FINKNER et DUNCAN, 1971, et WATSON et FRENCH, 1971) de celles qu'on doit attribuer à la coexistance de deux cultivars.

On a vu au chapitre des méthodes (II° partie - 2) qu'on a prélevé systématiquement deux lignes successives dans les parcelles en culture pure, et une ligne de chaque cultivar dans les cultures associées. Chaque ligne a été notée (1) ou (2) et on a étudié les différences éventuelles de productivité, compte tenu que, dans toutes les répétitions pour une date donné, les mêmes lignes étaient prélevées :

1° récolte : lignes 2 et 3 à partir de l'est, à 1 m au sud du bord nord
2° récolte : lignes 5 et 6 - id -
3° récolte : lignes 2 et 3, mais 50 cm plus au sud
4° récolte : lignes 5 et 6 - id -
etc.

On a cherché chaque fois si une différence significative existait, en regroupant les répétitions. Ces effets ont été analysés en 1970 (avec l'aide de M. RAUZY) et en 1971. Les données sont résumées dans le tableau 421.06 .

Des différences significatives apparaissent de la fin de la floraison au début du remplissage des grains ; Rex et Atys y sont plus sensibles que César ; mais l'effet s'atténue notablement en fin de végétation pour Rex et Atys, alors qu'il a tendance à s'amplifier pour César. On peut envisager des différences dans les vitesses d'évolution des surfaces synthétisantes en fin de végétation (analogues à celles qu'on a observées entre les écartements de 16 et 32 cm). Celles-ci ont pu modifier le "finissage" des grains des lignes dominées, ces dernières paraissent mûrir moins vite que les lignes dominantes.

A l'exception de Rex le 24 mai, les écarts entre lignes successives sont toujours plus faibles qu'entre deux segments pris au hasard. Ces différences s'estompent en fin de végétation, ce que confirme les observations culturales : l'échaudage supporté par l'essai dans son ensemble en 1971 a "tamponné" les écarts entre cultivars, et réduit la variabilité aléatoire. Les lignes légèrement dominées ont probablement été relativement favorisées par l'échaudage des lignes dominantes.

Les variations importantes qu'on a pu constater (Rex le 24 mai par exemple) proviennent de la récolte de deux lignes dont le nombre de pied différait beaucoup ; la ligne ayant le plus de pieds a occupé tout le terrain disponible, et provoqué un écart considérable de masse sèche ; ainsi le 7 juin, la ligne (2) de César pesait 63,3 g , et la ligne (3) 42,2 g dans une répétition ; cet écart se traduit dans le tableau (111 ± 10 p.cent). Le nombre de talles est très différent aussi mais la masse sèche par talle est la même pour les deux lignes.

On a repris ces études en 1972 sur les cultivars Rex et N 66. La distribution se fait par touffes, ce qui avait été déjà observé (sans toutefois avoir de notations précises) en 1971. Une touffe sur une ligne correspond généralement à un espace peu peuplé sur les lignes voisines.

L'évolution des principaux caractères est donné au tableau 421.07 : nombre de pieds, de talles principales et de talles secondaires. Les comptages sont indépendants car ils sont effectués sur des segments de ligne arrachés ou coupés à ras du sol, ce qui explique l'irrégularité des données. Le nombre de talles principales varie peu à partir du 31 mai ; il était difficile le 25 mais de distinguer les talles principales. Le nombre de talles de N 66 continue à décroître après la floraison. Les talles qui disparaîssent ne portent jamais d'épis fertiles. Cette élimination est probablement à relier à la densité de semis élevée (plus de 400 grains par mètre carré) : en effet le tallage-épi par pied de N 66 est environ moitié de celui de Rex, ce qui est conforme à nos autres observations et à celles de HODANOVA (1967) et PUCKRIDGE (1968) sous des climats très différents.

Les pieds isolés sur une ligne portent souvent (mais non toujours) des talles plus nombreuses que les pieds en touffe. Ces derniers n'ont souvent qu'une ou deux talles (parfois fertiles). 5 à 10 p. cent des pieds n'ont pas développé d'épi, et ont disparu progressivement.

On va envisager maintenant les variations dues à la coexistance de deux cultivars cultivés ligne à ligne.

b. Effets systématiques dus à l'association ligne à ligne de deux cultivars.

Les essais ont été conduits successivement sur des Blés d'hiver et des Blés de printemps car il a paru intéressant de suivre l'évolution de peuplements mixtes soit après la longue phase herbacée d'installation, qui caractérise la vie hivernale des Blés semés à l'automne, et favorise logiquement leur tallage, soit dans les conditions de croissance rapide des semis de printemps. On a cherché à faire varier aussi les situations naturelles (orientation des lignes ; dimensions finales des plantes ; rythme de croissance de chaque cultivar) pour obtenir des réponses aussi différentes que possible. On étudiera successivement les associations de Blés d'hiver, puis de printemps.

1. Associations de Blés d'hiver .

On a suivi l'évolution de Prieur et Moisson (en 1968), puis de Prieur, Champlein et Joss (en 1969) en associations binaires ; ces cultivars ont été choisis pour leur morphologie et leur vitesse de croissance relativement différentes. Diverses données ont déjà été rapportées dans les tableaux et figures du chapitre précédent (IV-1), pour ne pas les dissocier des résultats obtenus en culture pure.

TROUGHTON (1971) vient de mettre en évidence dans le cas de Lolium perenne l'importance du nombre de talles par unité de surface dans l'expression du rendement en matière sèche, et en particulier du taux relatif de croissance (R.G.R.). L'importance de ce facteur pour le développement du Blé nous était également apparue, et a fait l'objet d'une note (BALDY, 1970), qui montrait comment l'étude d'associations de cultivars permet d'analyser le phénomène. Le tallage évolue de façon très différente, selon qu'on a affaire à un peuplement pur ou associé, et que chaque cultivar induit une modification caractéristique de l'évolution de l'autre (Fig. 411.02 , 411.04 et 411.05) .

L'évolution des nombres de talles par mètre carré a été suivie de préférence à celle des nombres de pieds, car ce facteur du

rendement paraît être le plus stable (PUCKRIDGE et DONALD, 1967, par exemple). Les pieds deviennent d'ailleurs difficiles à compter en fin de végétation, même sur des lignes arrachées, car ils s'imbriquent étroitement les uns dans les autres. Le tallage-épi est d'ailleurs un des facteurs fondamentaux du rendement en grain (JONARD et al., 1952).

L'évolution de chaque cultivar est étroitement liée à sa précocité ; le nombre maximal de talles est atteint dès le 21 avril pour Prieur, alors qu'il faut attendre le 10 mai pour Champlein ; l'importance du tallage est liée à son génotype : Champlein atteint 1600 talles m^{-2}, alors que Prieur ne dépasse pas 1100 aux densités de semis retenues. Mais le nombre définitif de talles est atteint à la floraison ; la disparition de talles herbacées plus ou moins nombreuses conduit à un nombre de talles-épis à peu près identique chez les trois cultivars (700 par m^2).

La forte dispersion des données élémentaires est à noter : les moyennes portent sur 4 répétitions, et même 8 le 28 mai. Le tallage final de Champlein paraît significativement supérieur à celui des deux autres cultivars, en culture pure au moins.

En ce qui concerne les associations de Prieur et Joss, et Champlein et Joss, leurs nombres de talles décroissent plus vite qu'en culture pure : tout se passe comme si le cultivar dominé adoptait le rythme du cultivar dominant le plus précoce : on verra que la compétition pour la lumière ne permet le développement que des talles les plus robustes et hâtives.

On a reporté l'évolution du tallage moyen par pied des Blés en 1968 et 1969 sur les figures 411.05 . Des comptages partiels montrent qu'au-delà du 28 mai, le nombre de pieds et le tallage par pied évoluent peu. Le 10 juillet, Moisson a significativement plus d'épis que Prieur, tant en culture pure qu'en association. Le tallage maximal par pied est atteint avant le 10 mai en culture pure, deux maximums peuvent apparaître en association, en raison de la présence de deux cultivars à physiologie différente. Sur les pieds dominés le brin-maître disparaît généralement le dernier.

Au début de la montaison un grand nombre de talles tardives (talles de 3° ordre en général) se développent. Elles disparaissent normalement avant la floraison, car le manque de lumière empêche le développement de leurs épis. Il y a aussi disparition de brins dont les épis sont ébauchés : talles primaires retardées (le plus souvent avant le stade C 2) ou brins maîtres (surtout jusqu'au stade D). A la floraison ne subsistent que les brins susceptibles (sauf accident) de donner un épi viable.

L'évolution de la masse sèche moyenne par talle au cours de la vie des peuplements, purs et associés, (figures 422.01) a été suivie en 1969 et comparée à celle des composantes de l'association. Quand un élément domine notablement l'autre (Prieur et Champlein par exemple), la moyenne est peu modifiée. La croissance de Champlein, plus tardif, est associée dans Prieur. Par contre Joss surmonte mal l'affaiblissement qu'il subit dans Prieur, alors qu'il n'est pas influencé par Champlein.

Les irrégularités des courbes de croissance sont dues au nombre insuffisant de répétitions (4 à chaque récolte). L'analyse de l'évolution des prélèvements sur chaque répétition permet cependant

d'envisager un ralentissement de la croissance aux dates où des anomalies apparaissent (19 mai par exemple). La figure 422.02 est présente à titre d'exemple l'évolution de Prieur seul et en association. Des différences n'apparaissent qu'en fin de végétation, et l'évolution de Prieur dans Champlein paraît accélérée. Mais ceci doit être dû à la verse physiologique très importante : les parcelles étaient presque complètement couchées hors du dernier prélèvement.

L'évolution par unité de surface a été reportée sur les figures 422.03 . Ainsi Prieur associé à Champlein arrive à 143 p.cent de sa culture pure ce qui est significatif ; comme on vient de le voir les talles moyennes ont des masses assez peu différentes. Ceci est à attribuer à un tallage-épi plus important (qui a pu contribuer à accentuer la verse de Prieur). Les masses sèches des épis-moyens sont comparables en culture pure ou associée pour Prieur. Par contre celles de Champlein n'évoluent guère, ce qui, comparé à son évolution par talle, traduit la mortalité continue des brins les plus dominés dans l'association.

On a comparé figures 422.04) l'évolution des associations avec Prieur en 1968 et 1969. A chaque date de prélèvement, on a admis que la culture pure de chaque cultivar valait cent pour cent, et on a porté positivement ou négativement l'écart dû à l'association. Prieur et Moisson ont crû presque tout le temps en situation d'opposition, avec un minimum au moment de l'épiaison-floraison. Prieur est peu influencé par l'association, mais Moisson est fortement réduit à la récolte. Les effets défavorables sont dû surtout à la situation de semis est-ouest pour Moisson. (Tableau 422.01) . En semis nord-sud Prieur a été plutôt favorisé (sans que l'effet soit significatif), et Moisson n'a pas été modifié par l'association.

La comparaison des semis 3 lignes à 3 lignes (3/3) montre que l'effet dépressif noté sur la ligne médiane de Moisson, (positif en position nord-sud pour Prieur) est plus marqué qu'en association ligne à ligne, sans qu'on puisse l'expliquer. Cet effet est plus marqué en semis Est-ouest. La moyenne de l'association (3/3) est significativement inférieure à celle de l'association (1/1) en position nord-sud. Tous les éléments de la productivité évoluent de façon analogue. L'association réduit le rapport (grain/masse sèche aérienne totale) chez Moisson, sans qu'une amélioration suffisante de Prieur compense le phénomène.

En revenant aux figures 422.04 b et c, on constate que l'évolution de Prieur et Champlein, et de Prieur et Joss est très différente. Prieur, précoce, a fortement dominé Champlein, plus tardif (on l'a vu fig. 422.02) . Les conditions climatiques paraissent avoir eu un effet particulièrement défavorable pour Champlein fin-juin. L'interaction entre Prieur et Joss paraît à peu près nulle. Si Prieur, plus précoce, est favorisé pendant la formation des grains, les effets s'annulent ensuite et, les différences ne sont pas significatives, ce qui recoupe des observations de SUNESON et STEVENS (1953).

La verse a été plus marquée pour le cultivar le plus tardif en association ; mais celle-ci a moins versé en valeur absolue que son composant le plus sensible. Il s'agit là de notations, mais une étude systématique du phénomène serait intéressante. On peut soupçonner que l'ombrage du composant le plus précoce a réduit quelque peu le développement de l'enracinement du plus tardif, et ainsi favorisé la verse (cf. chapitre III-2) .

o

o o

2. Associations de Blés de printemps .

On a vu que ces derniers ont des morphologies plus variables que les Blés d'hiver. Trois cas ont été étudiés : association de Blés élevés entre eux : Rex, César, Atys ; association de deux Blés nains : N 66 et N 68 ; association d'un blé élevé (Rex) à deux Blés nains : N 66 et N 68. On verra l'évolution de la masse sèche par mètre carré et par talle moyenne, et les caractéristiques du rendement en grain par mètre carré, et des poids de mille grains. Les données concernant les Blés de taille comparable (élevée ou naine) ont été regroupées, car les résultats sont analogues.

o

o o

Des études comparatives d'associations de Blés de port comparable (Rex, César et Atys) ont été faites en 1970 (figure 422.05) . Les comparaisons sont exprimées en pourcentages de la moyenne générale de chaque prélèvement. Atys est favorisé par l'association avec César, comme aussi avec Rex. Cependant César a une production plus importante par unité de surface que Rex, en valeur absolue.

La figure 422.06 retrace à titre d'exemple l'évolution de César dans Atys et dans Rex et en culture pure, en 1970.

L'évolution des cultivars a été différente en 1971. Elle est exprimée en pourcentage de la moyenne générale de chaque prélèvement de Rex, César et Atys dans les fig. 422.07 . Les différences entre César et Rex deviennent significatives après la floraison : Rex est fugacement favorisé à la floraison, par sa précocité. Mais César a une paille plus longue (130 cm), et il domine l'autre (110 cm) en fin de végétation. Un orage a provoqué une verse partielle de César le 19 juillet), ce qui l'a retardé en culture pure, mais ne l'a pas influencé en association. En fin de culture Atys paraît défavorisé dans tous les cas pour l'association.

La croissance des masses sèches des cinq cultivars est figurée aux Fig. 422.08 (a) en cultures pures à 16 et 32 cm, (b) en associations de cultivars élevés, (c) en association de cultivars nains entre eux, ou avec Rex. A partir du 21 juin la masse sèche de Rex n'évolue plus dans César, ce qui se traduit dans l'étude des épis le 2 août (tableau 422.02) .

On a distingué les épis "normaux" et "tardifs" présents dans le champ, car leur rendement en grain est à peu près dans le rapport de 1 à 5. Tout s'est passé comme si l'association d'Atys dans Rex avait favorisé le tallage-épi d'Atys et défavorisé celui de Rex : le nombre d'épis normaux n'est pas modifié par rapport au Témoin chez Rex, mais il est fortement accru chez Atys : de même César dans Rex a plus d'épis (normaux et totaux), et Rex est défavorisé par l'association. Seule l'association de César et Atys réduit le nombre total d'épis par parcelle ; ce caractère est inchangé dans les deux autres cas.

La croissance de Rex a pratiquement été annulée à partir de la floraison dans César en 1971, et celle d'Atys dans César a été fortement réduite. Mais les masses sèches formées dans l'association sont comparables à celles des cultivars purs correspondants. Le composant

dominant est comparable à un semis à 32 cm d'écartement ; Rex et Atys ont un rendement intermédiaire, car ils se sont relativement peu influencés. Les caractéristiques de l'association de N 66 avec N 68 sont en tous points comparables à celles des associations de cultivars élevés. Le tableau 422.03 rend compte des rendements en grain en 1970 et 1971 : à 16 cm les rendements de N 68 et N 66 sont très hautement significativement supérieurs à celui de Rex, mais ces cultivars supportent très mal l'écartement de 32 cm : la production est réduite de près de la moitié. Les cultivars semi-nains associés sont significativement supérieurs à Rex, et plutôt supérieurs (non significatif) à leurs constituants. Le service de l'expérimentation n'a malheureusement pas pu récolter ces associations cultivar par cultivar.

Les rendements en grain sont peu différents les deux années. Rex paraît moins productif que César, et les poids de mille grains sont assez faibles. L'association de N 68 et N 66 est plutôt bénéfique: l'attaque de rouille a été moins importante dans ce cas.

On a comparé les poids de mille grains les deux années, la figure 422.09 résume les données obtenues ; César est très supérieur aux autres cultivars. L'association n'a pas modifié significativement le critère en 1971 dans les Blés français ; Rex est défavorisé dans César, qui l'est également dans Rex et Atys ; les associations ont des poids de mille grains plus faibles que les cultures pures plutôt favorable à N 68, l'association est sans effet sur N 66.

Les rendements en grain tout-venant et utile ont enfin été comparée en 1970. César a très peu de petits grains en culture pure. On n'a que les valeurs de grain utile des associations. Enfin Atys a des grains significativement plus petits que ceux de César.

Les résultats obtenus avec des associations d'un cultivar élevé à des cultivars semi-nains sont reportés figure 422.08 c. La croissance des Blés semi-nains est complètement arrêtée dès la floraison de Rex, et leur poids de mille grains est extrêmement faible. Par contre Rex est très favorisé, et son rendement propre dans l'association est au moins égal à celui qu'il a donné à 32 cm d'écartement (220 g m^{-2} environ). Les Blés nains n'ont produit que 5 à 10 grains par épi moyen, d'après un sondage partiel que nous avions fait. Si leur nombre d'épis reste élevé, le déficit porte surtout sur le poids de chaque grain, généralement non commercial (poids spécifiques de l'ordre de 15 ...) ;

c. Conclusions .

Les récoltes échelonnées de lignes des cultivars purs et associés font apparaître plusieurs phénomènes assez fugaces au cours du développement des Blés. L'occupation du sol par les pieds paraît assez indépendante de l'évolution des talles sur les pieds survivants, les mortalités de ces deux composants ayant lieu à des périodes un peu différentes. Les résultats diffèrent avec les cultivars, l'orientation du semis, l'écartement des lignes et les conditions climatiques de l'hiver (dans le cas des Blés d'automne).

L'association modifie assez fortement l'évolution de ces caractères : si un des cultivars est temporairement dominé, la disparition de ses talles les moins vigoureuses suit le rythme du Blé dominant.

Tous les Blés étudiés ici ont initié un assez grand nombre de talles pendant la phase d'installation (stades A - B). Mais le développement de celles-ci dépend assez largement du milieu, pour un cultivar donné : ainsi 25 à 75 p.cent des talles décomptables au début de la montaison disparaissent avant la floraison. Si les deux cultivars semi-nains, et Prieur, conservant la plupart de leurs talles, un quart de celles-ci donnent des épis tardifs, sans intérêt commercial. L'écartement des lignes de semis important (32 cm) permet aux Blés français de développer plus de talles-épi, mais les dernières formées sont sans intérêt ; quant aux Blés semi-nains, ils paraissent avoir atteint un maximum dans les conditions normales ; à demi-densité, ils n'ont pas augmenté notablement leur tallage.

Si donc le tallage-épi est un élément intéressant de rendement, il doit être corrigé par le nombre de grains moyen par épi, et par le poids moyen de mille grains. Ces éléments peuvent varier dans de fortes proportions, et ont tendance à diminuer quand le nombre de talles augmente.

Les masses sèches des parties aériennes des Blés purs et associés ne présentent aucune différence significative pendant les premières phases de leur croissance : les lignes en cultures pures, et associées d'un cultivar donné sont identiques. Des différences apparaissent dès la mi-montaison chez les Blés d'hiver (stade C2 environ) ; il s'agit surtout d'une réduction plus rapide du nombre de talles par mètre carré du cultivar le plus tardif, sans effet important sur les masses sèches des talles restantes ; celles qui disparaissent étaient généralement étiolées par leur situation dominée dans le peuplement.

Les Blés semi-nains ne manifestent une sensibilité notable à l'association qu'à partir de l'épiaison ; pendant les phases de formation de l'épi, leur croissance paraît peu affectée. Les épis à leur apparition sont apparemment normaux, et ont le même nombre d'épillets en cultures pure ou associée. Enfin le nombre de tallage-épi est presque le même en culture pure ou avec Rex, au moins dans le cas de N 68 (dont la montaison est rapide). Mais la fécondation est perturbée en association et 1 à 10 grains par épi se forment, ce qui annulle presque le rendement commercial. Le cultivar N 66, dont la montaison est plus lente, a moins de talles-épi, 40 p.cent non fécondés, disparaissent après la floraison.

La vitesse de montaison est donc un facteur essentiel de résistance à la compétition pour les Blés, quand deux génotypes morphologiquement différents cohabitent. Cette constatation rejoint exactement celle de NGUYEN - VAN (1970).

Après la floraison, la masse sèche du cultivar le plus tardif (cas de Champlein dans Prieur) ou le plus court (N 66 dans Rex) n'évolue pratiquement plus, par unité de surface ; la croissance par talle se poursuit, mais elle est fortement ralentie, et les grains formés sont de très mauvaise qualité. Dans le cas de cultivars tardifs, on peut toutefois constater une compensation (cas d'Atys dans Prieur) quand des organes chlorophylliens subsistent sur le Blé le plus tardif, après déssèchement du plus précoce. Si ce dernier est aussi le plus nain (N 66 dans Rex) la situation est au contraire aggravée : le Blé dominant se comporte exactement comme s'il était seul. Ici encore, la réduction de l'énergie lumineuse au niveau du cultivar tardif ou court (cas de Rex dans César) a du jouer un rôle essentiel.

On s'intéressera dans le chapitre suivant à l'extinction et à l'utilisation de l'énergie d'origine solaire dans les peuplements.

Chapitre 3. DISTRIBUTION DE L'ENERGIE DANS LES PEUPLEMENTS DE BLE .

A. Introduction .

On a vu dans les chapitres précédents l'évolution des parties aériennes et les effets de la pression démographique sur les peuplements.

La quantité d'énergie transformée en matière sèche évolue constamment au cours de la vie du Blé : elle dépend des caractéristiques des récepteurs que constituent les feuilles et les autres organes chlorophylliens, mais aussi de l'énergie incidente disponible à chaque instant, de sa répartition dans la végétation et de la réponse instantanée de chaque élément de plante dans le peuplement à l'ensemble des conditions du milieu (état d'ouverture des stomates, état hydrique des feuilles, température ...) .

La compétition pour la lumière dans un peuplement se traduit par l'ombrage mutuel des plantes ou parties de plantes, qui induit notamment, s'il est important, une réduction du développement des racines des tiges les moins insolées (cf. chapitre III - 1), et un affaiblissement continuel de leur vitesse individuelle de croissance (DIMOVA et POPOVA, 1971). Le niveau d'énergie, et la qualité de la lumière arrivant à chaque organe à chaque instant commandent non seulement sa propre évolution, mais aussi celle des organes non photosynthétisants qui en dépendent (WARDLAW, 1968). L'énergie lumineuse doit être utilisée à l'instant même où elle est reçue ; elle ne peut être "emmagasinée" qu'après utilisation par les pigments photosensibles.

Pour étudier la répartition de l'énergie dans le peuplement, nous avons développé un système de mesures qui intègre les fluctuations aléatoires de l'énergie incidente dues à la disposition du feuillage à chaque niveau du peuplement. On a vu (cf. II - 2.3) la description de l'appareillage et son utilisation au champ. De nombreux travaux, réalisés à l'aide d'appareillages plus ou moins analogues à celui que nous utilisons, sont actuellement publiés ; leurs résultats coïncident en tous points avec les nôtres. On peut citer en particulier BERDAHL et al., (1972), van ELDEREN et al., (1972) OSMAN et MILTHORPE, PUCKRIDGE (1972), STANHILL et al., (1971), SZEICZ (1969) .

Les mesures présentées ici ont été réalisées en 1970 et 1971, sur des peuplements bien différenciés morphologiquement entre eux. Elles ont permis de suivre l'évolution de l'albédo du rayonnement global (0,3 à 3,0 μ m) et de sa fraction infra-rouge (0,75 à 3,0 μ m), ainsi que la répartition quantitative de l'énergie incidente dans le peuplement selon le stade de croissance. Des mesures plus ponctuelles ont donné des indications sur l'importance de la fraction infra-rouge solaire reçue à chaque niveau, et on a pu en déduire la fraction visible résiduelle. Des études comparées de peuplements purs et associés ligne à ligne ont permis de mettre en évidence les déformations des profils de distribution de l'énergie dans le profil dans ces associations, et la confrontation de ces résultats et de ceux présentés au chapitre précédent (IV - 2) permet d'expliquer l'influence de ces modifications sur le rendement en grain.

B. ETUDE DE L'ALBEDO DE PEUPLEMENTS DE BLE .

Rappelons que l'on désigne sous le nom d'albédo la fraction de l'énergie incidente réfléchie par la végétation (réflectance en

anglais). Cette énergie peut être exprimée en valeur absolue, comme le rayonnement solaire, en $w.m^{-2}$, $J\ cm^{-2}$, $cal.cm^{-2}\ mm^{-1}$ ou $L\ mm^{-1}$. (1).

a. Importance de l'albédo .

De nombreuses séries de mesures effectuées à l'aide de pyranomètre ont été publiées depuis quelques années en ce qui concerne le Blé (notamment FUCHS et al., 1971, STANHILL et al., 1971). Elles indiquent toutes que l'albédo des Blés est compris entre 15 et 35 p. cent du rayonnement incident, et que ces variations importantes sont dues au stade végétatif, au cultivar, ou aux conditions générales de milieu (humidité du sol, hauteur du soleil, densité du peuplement...).

Les mesures d'albedo sur sol nu varient dans de plus larges proportions encore (de 6 p.cent pour un sol noir, à plus de 35 p.cent pour un sable blanc). Des mesures effectuées en octobre à Versailles indiquent que l'albedo moyen est voisin de 18 p.cent sur sol nu, quel que soit la couverture du ciel (entre 50 et 500 $w\ m^{-2}$), mais qu'un minimum (15,5 p.cent) s'observe vers midi, et qu'à même hauteur du soleil, l'albedo est plus fort l'après midi que le matin. Les variations observées (fig. 431.01) par temps couvert sont dues en partie aux erreurs expérimentales quand l'albedo a de faibles valeurs absolues (rayonnement incident inférieur à 50 $w\ m^{-2}$ vers midi le 24).

b. Variations de l'albedo au cours de la journée .

L'évolution de l'albedo pour quatre journées au début de juin 1971 (entre 9 et 17 h) est reportée fig. 431.02. Le Blé Rex était au stade 8 - 9 de FEEKES (1941). Des différences notables apparaissent d'un jour à l'autre : le ciel est resté clair les premier et deux juin, avec un ennuagement partiel l'après-midi ; le sppt, le ciel s'est progressivement couvert dès dix heures, et il est resté couvert tout le jour le 8. Par temps clair (vers midi), l'albedo est voisin de 23 p. cent ; il a crû de 24 à 28 p.cent le 7 pendant que le temps se couvrait, pour rester voisin de 28 p.cent le 8, toute la journée : les périodes de temps variable se traduisent par des valeurs intermédiaires de l'albedo.

Les variations de l'albedo après la floraison ont été retracées pour trois belles journées de juillet 1970 et 1971 (fig. 431.03) . En surface, le sol était sec sous les blés.

Un minimum très net (voisin de 16 p.cent) apparaît vers 13 h. en 1970 : les lignes de semis sont nettement individualisées, car le peuplement est peu développé; le soleil parvient au sol à cette heure, car il se situe dans l'axe (nord-sud) des lignes. La réponse différente de l'albedo le matin et le soir peut être partiellement due à la position relative de l'albédomètre (orienté nord-sud, comme les lignes de semis) sur la culture ; les variations observées entre 10 et 16 h. sont probablement dues à des passages de cirrus dans le ciel ; mais elles ne sont pas significatives : la limite de signification est de 1 p. cent environ, pour un rayonnement incident de 700 $w\ m^{-2}$ environ, et de 2 p.cent entre 100 et 200 $w\ m^{-2}$.

---

(1) 1 $Ly\ mn^{-1}$ = 1 $cal.cm^{-2}\ mn^{-1}$ = 4,18 $J\ cm^{-2}\ mn^{-1}$ ou 697 $W\ m^{-2}$.

En 1971, l'albédomètre a été orienté est-ouest, pour éviter autant que possible cet effet, compte tenu des observations de l'année précédente. La végétation, plus abondante, occupe mieux les interlignes ; c'est pourquoi, si un minimum apparaît nettement vers midi (solaire), il ne fait pas apparaître l'effet des lignes de semis : les piles, à cheval sur deux lignes, intègrent la réponse moyenne de l'ensemble. Les valeurs supérieures à 21 p.cent observées vers midi sont dues à de brefs passages nuageux.

c. Variations de l'albedo avec le stade végétatif de la culture .

On a ainsi trois figures caractéristiques, qui vont de la montaison à la maturation du Blé.

La figure 431.04 A se rapporte à la phase de montaison. Par temps clair, entre 12 et 14 h., le rayonnement global est resté voisin de 820 w m^{-2}, et l'albedo approche 23 p.cent (A). Un passage nuageux survenant vers midi (B) diminue l'albedo (18 p.cent), mais le reste de la journée, celui-ci reste voisin de 25 p.cent. On n'a pas représenté les valeurs observées en fin de journées, quand le rayonnement global devient inférieur à 200 w m^{-2}, mais on constate que l'albedo a tendance à augmenter alors, encore que les valeurs obtenues aient peu de signification (l'énergie reçue par l'albedomètre devient exagérément faible).

Entre l'épiaison et la floraison, on constate (figure 431.04 B) que l'albedo présente une remarquable stabilité : 16,5 ± 1,5 p.cent entre 200 et 1 200 w m^{-2} : les points qui s'en écartent sont dus à de brefs passages nuageux.

La figure 431.04 C résume l'évolution du phénomène à la fin de juillet, et on constate que, par temps clair, l'albedo passe de 18 à 25 p.cent quand l'énergie incidente passe de 800 à 200 w m^{-2} environ.

d. Effet du cultivar sur l'albedo .

On a comparé le 12 juillet la réponse des quatre principaux cultivars étudiés (Rex, César, Atys et N 68). Deux courbes, correspondant aux données extrêmes constatées, ont été reportées figure 431.05 . La réponse de l'albedo dépend très nettement de la variété considérée ; et cet écart se maintient tout le jour. Atys a un albedo toujours plus élevé que Rex, et les deux autres cultivars (non représentés ici dans un souci de clarté du graphique) ont des positions intermédiaires. Notons que Rex et Atys étaient approximativement au même stade végétatif, et que l'albedo croît nettement (en valeur relative) quand l'énergie incidente diminue (en valeur absolue), qu'il s'agisse de la position apparente du soleil, ou de passages nuageux.

e. Fraction infra-rouge du rayonnement réfléchi .

Quelques enregistrements de la fraction infra-rouge de l'albedo ont été faits en 1971, de la montaison au stade grain-laiteux du Blé.

Le temps était nuageux le 8 juin, avec quelques passages ensoleillés. Rex était au début de l'épiaison, et l'albedo "global" a été de 22 ± 2 p.cent du rayonnement incident en moyenne . 20 p. cent de l'énergie était constituée d'infra-rouge, et 2 p.cent de visible. Le global incident a varié de 300 à 1 170 w m^{-2}, et l'albedo a été de 125 w m^{-2}, dont 21 w m^{-2} visible (40 w m^{-2} au maximum dans la journée).

Le Blé était au stade grain-laiteux le 12 juillet 1971 ; le temps s'est couvert en fin de journée, et les mesures ont été faites sur Atus (figure 431.05), dont l'albedo global a été de 21,5 ± 1 p. cent en moyenne (20 p.cent entre 11 et 15 h, par temps clair, et 25 p. cent après 15 h 30). La fraction infra-rouge de l'albedo a représenté 87 p.cent de l'albedo global en moyenne : le visible réfléchi n'a donc représenté que 2,5 p.cent du rayonnement global incident (alors que les mesures présentées figure 431.06 montrent qu'il représente 47 p.cent environ du rayonnement global incident). Moins de 18 w m^{-2} ont donc été réfléchis en moyenne au cours de la journée dans le visible.

Pour compléter ces données, obtenues sur des Blés en végétation, on a vu que des mesures sur sol nu ont été entreprises en octobre. Le temps était très couvert le 24 (170 w m^{-2} en moyenne), et le 25 le temps était clair (300 à 600 w m^{-2}) . Dans les deux cas l'albedo global moyen était de 18 p.cent, mais ses variations ont été très différentes au cours de la journée (fig. 2). On a trouvé que 81 p.cent de l'albedo mesuré le 24 était constitué d'infra-rouge, (et 75 à 88 p. cent le 25 (seul représenté en (3) sur la figure). Par temps clair, l'albedo global passe de 15 à 19 p.cent, et 3 à 5 p.cent de l'énergie est constituée de visible sur ces sols nus chatain foncé humides, et dans les conditions de mesure.

On constate donc que le sol a des propriétés réfléchissantes relativement peu différentes de celles du Blé, dans ce cas particulier.

f. En conclusion, on peut présenter quelques observations générales concernant l'albedo :

Quand le couvert végétal est à peu près continu, la fraction réfléchie par un Blé en pleine croissance est de l'ordre de 20 p.cent, mais elle devient inférieure à 17 p.cent vers midi, si le soleil arrive au sol, et cette chute de l'albedo est d'autant plus marquée que le couvert est plus discontinu ; des lignes orientées nord-sud facilitent cette pénétration ; mais l'albedo dépasse 30 p.cent en début et en fin de journée, quand le rayonnement diffus devient prédominant. Quand tout organe vert a disparu du Blé, on observe une réduction sensible de l'albedo. Ce résultat s'oppose assez nettement à ceux de FUCHS et al., (1971), mais les conditions de sol, de climat et les cultivars différents peuvent être en cause.

La plus grande partie de l'albedo est constitué d'infra-rouge (80 à 90 p.cent). En première approximation, tout le rayonnement visible est absorbé par la culture, à l'exception du vert-jaune. STANHILL et al., (1971) arrivent aux mêmes conclusions.

Quand l'énergie incidente est constituée pour l'essentiel de diffus, on constate que l'albedo augmente en valeur relative, au moins tant que la végétation est bien verte, et l'albedo est relativement enrichi en infra-rouge. Par temps clair, et pour des hauteurs apparentes du soleil supérieures à 30° en tous cas, l'absorption du rayonnement par la végétation est plus importante : le diffus ne représente guère que 20 p.cent du global dans ces conditions.

On va voir maintenant comment cette énergie incidente est absorbée dans la végétation, et son action sur la production des différents organes chlorophylliens du Blé.

C. ETUDE DE L'EXTINCTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE DANS DES PEUPLEMENTS DE BLE .

L'évolution de l'énergie incidente dans la végétation, aux niveaux correspondant à ceux des prélèvements de masse sèche effectués à intervalles de temps réguliers, a été suivie en 1970 et 1971 pour une vingtaine de journées caractéristiques chaque année.

Des différences notables, dues aux densités de semis, aux cultivars et à la hauteur apparente du soleil ont été mises en évidence. On a comparé ces données à celles obtenues au chapitre précédent par analyse de la croissance ou par étude de la photosynthèse apparente (chapitre suivant), pour calculer le rendement énergétique de chaque organe au cours de sa vie.

a. Différences dues aux cultivars et à leur port .

Pour suivre : l'évolution des phénomènes, on a représenté les résultats les plus caractéristiques des deux années.

L'énergie arrivant à dix centimètres au dessus du sol a été mesurée dans les cinq cultivars suivis en 1971, et dans plusieurs associations de ceux-ci au premier tiers de la montaison (1° et 2 juin). Les Blés français avaient 30 cm de haut environ, et les Blés demi-nains 20 cm. La figure 432.01 rapporte les résultats du 2 juin : des mesures comparatives ont été faites en utilisant Rex comme témoin commun les deux journées, et on a pu constater que les résultats de celles-ci coïncidaient exactement. Alors que le développement des trois Blés français était visuellement (et pondéralement)analogue, on constate que l'énergie résiduelle dans Atys est double (500 J cm^{-2} pour le jour) de celle arrivant au même niveau dans Rex et César, en semis à 16 cm. Selon la position de chaque pyranomètre (1), ou (2), dans la culture, on observe des écarts de l'énergie incidente qui atteignent 20 p.cent. Dans l'association (non figurée ici) des deux Blés Rex et Atys, on constate que chaque pyranomètre traduit approximativement le cultivar au voisinage immédiat duquel il se trouve. Les pics énergétiques sont généralement bien marqués vers midi, sauf dans Rex, dont le port prostré couvre mieux les interlignes. Il est particulièrement net dans Atys (vers midi), et surtout est de plus longue durée : dans Rex semé à 32 cm, le pic de midi est très net, mais de courte durée, et l'énergie résiduelle est identique dans ce peuplement de Rex à celle enregistrée dans Atys semé à 16 cm. L'association de N 66 et N 68 est tout à fait analogue à la parcelle d'Atys (à 16 cm), car ces cultivars ont tous un port dressé, et les demi-nains n'ont encore qu'un développement limité.

Il découle de ces résultats que l'énergie arrivant à 10 cm au dessus du sol est analogue à l'albedo du couvert ; mais la fraction visible est encore de 9 p.cent du rayonnement incident (alors qu'elle n'est que de moins de 5 p.cent dans l'albedo, comme on l'a vu sur la figure 6). En fait, l'absorption d'énergie remontante par la face inférieure des feuilles est peu importante en valeur absolue, quand on la compare au visible descendant mesuré au même niveau.

Les données du 7 juillet 1970, obtenues sur Rex, César et Atys seulement (et leur associations) peuvent être comparées à celles qui précèdent. Ici encore, Rex intercepte plus d'énergie que les deux autres cultivars, qui se comportent de façon analogue. L'énergie réfléchie par l'albedo est ici encore comparable à celle qui atteint le

sol. Tout le feuillage était situé à cette date entre 50 et 80 cm, pour une hauteur totale des Blés de 1 m. On constate que les associations de Rex et Atys, et de César et Atys, sont plus ouvertes que chacune de leurs cultures pures : les discontinuités créées par les associations se sont traduites (dans les conditions de milieu de 1970) par une meilleure pénétration de la lumière dans le peuplement (fig. 432.02) .

b . Influences de la hauteur du soleil et du type de temps sur l'extinction de la lumière dans les peuplements .

L'énergie solaire globale passe évidemment par un maximum vers midi par temps clair, et sa pénétration dans le couvert est également maximale à cette heure. La répartition du rayonnement dans la culture par temps clair dépend d'abord de la hauteur du soleil (fig. 432.03 par exemple). Le soleil, bas sur l'horizon le matin et le soir, n'apporte qu'une faible énergie sur une surface horizontale, et l'essentiel du rayonnement est constitué de diffus. Si on considère la répartition du rayonnement dans le temps, tout se passe alors comme si la surface foliaire apparente devenait plus importante : les "rayons" du soleil pénètrent peu ou pas dans la culture (semée nord-sud, rappelons-le), comme on l'a schématisé sur la figure 432.04 .

L'énergie arrivant à un niveau donné dans la végétation peut s'exprimer par :

$$E = \frac{I}{I_0} e^{-kS} + \frac{D}{D_0} e^{-kS}$$

dans laquelle E est l'énergie résiduelle au niveau considéré, I le rayonnement solaire (I = R sin i, avec sin i hauteur apparente du soleil, et R rayonnement direct incident solaire) et D le rayonnement diffus (voisin, par temps clair à midi, de 0,2 I, en été). S est la surface apparente du feuillage au dessus du niveau de mesure (exprimée en LAI) et k le coefficient d'extinction caractéristique.

Matin et soir, le premier terme (I) devient petit devant le second (D) ; la réduction de l'énergie résiduelle est donc moins rapide qu'on n'aurait pu le déduire de la seule mesure du rapport des rayonnements incidents I/I_0 ; mais cette énergie est faible. La thèse de NORMAN (NORMAN et al., 1971) analyse bien ce phénomène.

Les figures 432.05 présentent l'évolution de l'énergie dans le peuplement en valeur absolue et en pourcentage du rayonnement incident dans Rex (a et b) et dans l'association Rex-N 66 (c) le 22 juin 1971. Les deux dernières feuilles des blés étaient encore vertes (situées pour Rex entre 50 et 80 cm, et pour N 66 entre 30 et 50 cm), et les LAI totaux étaient voisins de 6. L'énergie mesurée dans Rex à 60 cm correspond donc approximativement à celle arrivant à la base des épis et l'énergie arrivant à 40 cm dans l'association correspond à celle arrivant à la base des épis de N 66.

Le temps couvert s'est dégagé temporairement vers 16 h (fig. .05 a) ; on constate qu'en culture pure, la fraction interceptée à 60 cm, diminue nettement pendant ce passage de soleil, alors qu'à 10 et 30 cm, aucune différence notable n'apparaît, car le soleil est déjà trop bas sur l'horizon, et l'énergie (en valeur absolue) reste insuffisante pour assurer une photosynthèse notable à ces niveaux. On a constaté pour d'autres journées (non figurées ici) de la même période, que par temps clair, l'énergie solaire directe n'arrive à aucun

moment à 10 cm dans Rex, et que son niveau ne peut permettre une photosynthèse positive que peu de temps par jour clair (1 à 2 heures).

Il ne reste pratiquement plus de feuilles vertes en fin de végétation, le 22 juillet (figure 432.06) ; le dernier entrenoeud reste seul vert ; les feuilles sèches n'ont plus de rôle photosynthétique, mais interceptent mécaniquement la lumière. Une grande partie de l'énergie arrive au sol vers midi, et la végétation adventice se développe activement (notamment des liserons).

9. Extinction du rayonnement dans une culture pure, et comparaison avec une association de deux Blés de taille très différente .

A l'épiaison, (figure 432.07) l'extinction est plus rapide dans N 66, qui possède plus de mille talles par mètre carré, malgré ses feuilles culmaires relativement petites (25 x 2 cm) et dressées ; elle est comparable à César, dont le développement particulièrement important et les grandes feuilles retombantes interceptent bien la lumière. Notons que, sur les figures 07 A (épiaison) et B (floraison), la hauteur totale des cultivars joue un rôle important dans l'allure des droites. Rex et Atys, plus courts que César, ont un développement moins important que ce dernier, et (dans le cas d'Atys) un port dressé (mais moins de talles que N 66). Les niveaux de références choisis (50 cm pour les trois blés français à la floraison, et 30 cm pour N 66) correspondent approximativement à la base de la zone feuillée à la date de la mesure : à l'épiaison, Rex et Atys avaient encore des organes verts à 30 cm, mais ils ont disparu en moins d'une semaine. L'ensemble constitué par les feuilles culmaires, le dernier entrenoeud et l'épi a un LAI voisin de 3 au dessus de 50 cm pour César, et de 2 pour Rex et Atys ; au dessus de 30 cm, le LAI de N 66 est supérieur à 4. Notons enfin qu'à la floraison de Rex (fig. 13 B), Atys n'était encore qu'à l'épiaison, et que des feuilles culmaires de ce cultivar n'étaient pas encore déroulées.

L'extinction est moins rapide par temps couvert, (figure 432.05) en valeur relative. Mais l'énergie visible devient rapidement insuffisante pour assurer un fonctionnement efficace de l'appareil photosynthétique.

Les variations spatiales de l'énergie à chaque niveau du peuplement ont été figurées schématiquement sur les figures 223.03 , qui rapportent la valeur moyenne de l'énergie reçue aux divers points de mesure les 22 et 23 juin 1971 dans l'association Rex - N 66 . 75 p. cent du rayonnement incident est reçu au niveau des épis de N 66 par temps clair, et 85 p.cent par temps couvert. Par temps clair, l'énergie visible reçue au niveau des épis N 66 représente 60 à 70 p.cent du visible incident, selon la position des mesures ; on atteint 100 p. cent vers midi, mais moins de 50 p.cent avant 9 h et après 17 h.

A l'échelle de la journée les 2 et 3 juillet 1971, par très beau temps (figure 432.06 b), 43 p.cent seulement de l'énergie globale est disponible au niveau des épis de N 66, ce qui représente 450 J cm^{-2} pour l'ensemble de la journée : on conçoit que leur croissance soit alors pratiquement arrêtée. Les écarts d'éclairement s'estompent en fin de végétation (quand toutes les feuilles sont sèches), mais le développement des cultivars (ou des talles) dominés est définitivement perturbé alors.

d. Energie photosynthétiquement active disponible à chaque niveau de la végétation .

Deux méthodes ont été utilisées simultanément pour déterminer la quantité d'énergie photosynthétiquement active (PhA R) dans les peuplements de Blé : des mesures directes de l'extinction des énergies globales et infra-rouge à plusieurs niveaux (qui donnent la fraction visible par différence), et le calcul à partir d'un abaque que nous avons réalisé (figure 223.02), en utilisant les coefficients d'extinction caractéristiques de chaque classe d'énergie.

Ces corrélations entre rayonnements global et infra-rouge ne sont applicables en toute rigueur qu'en phase de végétation active. Ce n'est plus le cas des Blés murissants, formés de pailles et d'épis. Par ailleurs, les mesures différentielles (global - infra-rouge) ne peuvent être valables qu'à condition d'intégrer la même énergie incidente, ce qui est réalisable avec notre appareillage ; c'est pourquoi la plupart des corrélations obtenues dans la littérature à l'aide de pyranomètres de petites dimensions sont peu satisfaisantes. Pour tenir compte de ces difficultés, les calculs n'ont été faits qu'en juin et juillet, pour des journées à temps régulier, en intégrant sur 30 minutes les données de trois pyranomètres linéaires (deux en global, un en infra-rouge), comme indiqué figure 432.07 c .

Les données concernant l'énergie résiduelle visible, infra-rouge et globale à 10 cm dans le Blé Atys les 1° et 2 juin 1971 sont reportées figure 432.08 . Le rayonnement visible total, mesuré entre 10 et 17 h, ne dépasse pas 160 J cm^{-2} . Avant 11 h, et après 15 h 30, la valeur instantanée de l'énergie visible reste inférieure à 50 w m^{-2}, et la photosynthèse apparente doit être nulle (MEIDNER, 1970). Les organes situés à moins de 10 cm le premier juin ne pouvaient plus avoir un fonctionnement que 4 à 5 h par jour au plus, par temps clair. La composition du rayonnement global vers midi à 10 cm est peu différente de celle mesurée au dessus de la végétation (cf. VARLET-GRANCHER et BONHOMME, 1971). Mais le PhA R diminue très vite, dès que le rayonnement solaire direct n'atteint plus la base de la végétation.

L'extinction de l'énergie visible au début du stade grain-laiteux a été reportée figure 432.06 c . Elle est à comparer à celle du rayonnement global figurée Fig. 432.06 a . La feuille culmaire des Blés était encore fonctionnelle, et la deuxième feuille souvent sénescente. L'énergie disponible à 30 cm (LAI = 4) est comparable à celle mesurée le premier juin à 10 cm (fig. 17) . Aucune feuille ne survit à moins de 50 cm du sol. Les données de SZEICZ (1969), transcrites figure 432.09 (par temps clair (a), et par temps couvert (b) début juillet en Angleterre) confirment exactement nos propres observations : à un LAI supérieur à 5, l'énergie est constamment insuffisante pour assurer la photosynthèse, et les feuilles disparaissent.

Par temps clair (figure 432.03), l'énergie globale est réduite de 70 p.cent dès que le LAI dépasse 2 . Par temps couvert (fig. 432.05) l'énergie incidente dépasse rarement 400 w m^{-2} , et sa fraction visible est inférieure au point de compensation lumineux au-delà d'un LAI de 2 ou 3 au plus. Ce dernier cas représente plus de 75 p. cent du temps, si on ajoute aux jours de temps couvert les matins et soirs de temps clair. Cet indice foliaire correspond environ à l'ensemble des organes développés au dessus du dernier noeud du Blé après l'épiaison, aux conditions normales de semis.

8. Rendement photosynthétique journalier de peuplements de Blé :

Connaissant la croissance en masse sèche par unité de surface de sol, et l'énergie incidente journalière, il est possible d'estimer le rendement photosynthétique net des peuplements à partir de la montaison. En négligeant les racines après cette date, on ne fait pas une grosse erreur, car 80 p.cent de celles-ci sont développées déjà (cf. BALDY, 1973 b). On peut estimer à 30 ou 40 g m^{-2} la quantité de racines formées pendant la montaison, contre 400 à 600 g m^{-2} au moins de parties aériennes (exprimée en masses sèches). L'erreur est du même ordre que celles dues à l'échantillonnage (et on connait son sens).

Les prélèvements effectués chaque année, de 1968 à 1972, permettent de calculer l'évolution du rendement photosynthétique net selon la méthode indiquée précédemment (BALDY et JONARD, 1969). L'étude a porté sur 9 blés d'hiver et de printemps, bien différenciés morphologiquement, et leurs associations binaires. On donne au tableau 432.01 les résultats de 1971 à titre d'exemple. Tous les calculs sont faits pour 1 m^2 de sol, en centièmes de pourcent, en corrigeant éventuellement les données de masse sèche brute par le nombre de talles, quand une erreur systématique apparaît dans les comptages.

L'énergie incidente paraît encore mal utilisée au début de la montaison : le peuplement recouvre encore imparfaitement le sol, et l'erreur faite en négligeant les racines (de l'ordre de 0,33 p.cent de Rg) n'est pas négligeable. Les températures sont souvent aussi peu favorables : des gelées sont possibles au sol jusqu'aux premiers jours de mai, et la photosynthèse nette n'est optimale qu'au dessus de 15°C. Le seuil varie avec les cultivars (cf. III-3), mais il n'a pas été possible de l'étudier ici. On constate cependant qu'une période de temps froid du 13 au 19 mai 1971 a été plus défavorable à Joss qu'aux autres cultivars.

Par temps constamment couvert (moins de 500 J cm^{-2} $jour^{-1}$) la photosynthèse apparente peut être nulle à l'échelle de temps de la journée ; le bilan sera même négatif, si on tient compte de la respiration nocturne (cf. III-3).

Pendant la montaison, les cultivars de printemps n'ont une photosynthèse importante qu'à partir du moment où leur indice de surface foliaire (LAI) est suffisant, et des Blés tardifs à port dressé comme Atys sont relativement défavorisé par rapport à d'autres comme César ou Rex. Mais le rythme interne de croissance des variétés ne dépend certainement pas que de ce phénomène.

La fraction du rayonnement solaire global transformé en matière sèche par les processus photosynthétique ne dépasse pas 4,9 p. cent dans nos essais (en 1968, à la fin de la montaison de Champlein). On a pu observer que, pour une période de 10 jours, l'alternance de très belles journées (2500 J cm^{-2}) et de jours très couverts (600 J cm^{-2}) conduit à un rendement photosynthétique moyen très inférieur à une période de journées médiocres (1500 à 1800 J cm^{-2}), alors que le rayonnement moyen de la période considérée est approximativement le même : le rendement apparent du Blé diminue plutôt les belles journées, et aucune photosynthèse nette n'est décelable les jours très couverts.

Dans les calculs de la masse sèche formée, il faudrait tenir compte de pertes dues à la respiration obscure, ce qui permettrait de connaître le rendement diurne de la photosynthèse. Ce calcul est dif-

ficile à faire actuellement, car on connait peu ou pas l'évolution de la respiration nocturne en fonction des conditions climatiques. On sait seulement que des différences notables existent entre cultivars (STOY, 1965 par exemple). La masse sèche formée sur une période de dix jours ne dépasse guère 45 g m^{-2} par jour (en mai ou juin).

D. CONCLUSIONS

Des différences notables d'albedo ont été mises en évidence pour un grand nombre de cultivars d'espèces diverses dans la littérature, mais on savait peu de choses des différences éventuelles de répartition de l'énergie visible et infra-rouge : comme l'albedo varie dans de fortes proportions, en valeur absolue comme en composition, selon la nature du sol, l'heure des mesures, et l'état physiologique de la végétation, il est difficile (dans l'état actuel des connaissances) d'utiliser les mesures de réflectivité globale dans des travaux d'amélioration génétique des céréales. Des modifications de l'état hydrique de la végétation peuvent se traduire par un changement notable des propriétés optiques de celle-ci (STANHILL et al., 1971). Des résultats récents (FERGUSON et al., 1972) permettent d'espérer des progrès intéressants en ce sens, car des modifications de couleur du feuillage entrainent des différences importantes de sa température, et en conséquence de son activité photosynthétique nette.

Dans le présent travail, on a montré que le port naturel des Blés modifie significativement leur albedo : il est plus élevé quand le feuillage est érigé, et la pénétration du rayonnement dans la culture peut en être amélioré. Mais une étude systématique, portant sur une gamme importante de cultivars, pendant toute la durée de leur vie, permettrait seule de tirer des conclusions générales.

En fin de végétation, nos résultats de mesure de l'albedo diffèrent notablement de ceux de FUCHS et al., (1971). Les conditions de sol et de milieu sont différentes, et le développement des mauvaises herbes estivales est certainement plus notable à Versailles qu'en Israël.

Tous les résultats disponibles recoupent les nôtres : la fraction de l'albedo visible est très faible pendant toute la période de végétation active, et celle-ci utilise donc presque toute l'énergie visible incidente (figures 431.05 ou 432.08 par exemple).

Toute augmentation de l'albedo sera intéressante en climat chaud, car elle diminue l'énergie que les plantes ont à transformer en vapeur d'eau par transpiration ; il n'en ira pas forcément de même en climat frais, car on sait que la photosynthèse nette n'est optimale qu'au dessus d'un certain seuil de température, variable avec les cultivars et les espèces (STOY, 1965 ; PLANCHON, 1971).

L'extinction du rayonnement visible est rapide dans la végétation (figure 432.09). Il faut que l'énergie globale incidente dépasse 700 w m^{-2} pour que des feuilles situées au délà d'un LAI de 3 ou 4 puissent manifester une photosynthèse nette positive à l'échelle de temps de la journée. Par beau temps, cette intensité n'est dépassée que 3 à 5 heures par jour à Versailles. Si l'extinction du rayonnement paraît moins rapide par temps couvert, la faible énergie incidente

supprime toute photosynthèse notable au delà de LAI 2 ou 3. Ceci explique que, dans les nombreuses expériences de défoliation rapportées dans la littérature, la suppression de 30 à 50 p.cent des feuilles ait un effet limité sur le rendement (au moins quand celle-ci a été effectuée après l'anthèse).

Cette extinction entraîne la disparition progressive des talles dominées (par "compétition" pour la lumière), et le mauvais développement des épis des talles les plus courtes, on l'a vu au chapitre précédent. L'ombrage continuel des brins les plus courts par les plus longs se traduit aussi par une réduction du rapport des masses sèches (Racines / Parties aériennes), qui peut passer de 1/6 (cas normal de Blés d'hiver) à 1/20 seulement (III° partie, 2-A).

Ce phénomène doit aboutir à une sélection naturelle défavorable, qui élimine progressivement du peuplement les types les plus courts de la population. Cet effet paraît défavorable, si on en juge par la vogue actuelle des Blés courts ou demi-nains.

L'énergie incidente est donc utilisée essentiellement par les organes supérieurs des Blés, et en particulier par les épis. Les feuilles situées entre LAI 2 et LAI 5 joueront un rôle d'autant plus important que le climat sera plus lumineux, et l'évapotranspiration plus forte. Leur photosynthèse nette pourra être importante pour le développement des plantes quand les conditions microclimatiques au niveau des organes supérieurs deviendront défavorables (vers midi notamment) ; mais ceci sera d'autant plus vrai que le port du blé sera plus érigé.

La connaissance de l'extinction de l'énergie dans le couvert, et de l'albedo de celui-ci, constitue un élément important dans l'estimation de la productivité exprimée en masse sèche totale. Mais la transformation des produits de la photosynthèse au niveau des épis est très complexe, et la seule étude de la production photosynthétique brute ne peut suffire à expliquer les différences qualitatives entre cultivars, comme l'a bien fait remarquer STOY (1965).

On verra au chapitre suivant comment on peut étudier l'assimilation nette des limbes de Blé en conditions naturelles, et l'intérêt qu'il y a à suivre l'évolution de chaque feuille au cours de sa vie dans un peuplement.

Chapitre 4. PHOTOSYNTHESE APPARENTE DES BLES : RESULTATS OBTENUS PAR GRAVIMETRIE DIFFERENTIELLE .

A. Position du problème .

On a mis en évidence, dans les pages qui précèdent, des différences assez notables dans le développement des cultivars ; ni les erreurs dues aux prélèvements échelonnés, ni l'étude de l'extinction du rayonnement dans les couverts ne suffisent à les expliquer.

Dans des conditions générales de semis identiques, certains cultivars évoluent plus vite que d'autres, et leur montaison est plus précoce. Si la masse sèche par plante du cultivar le plus précoce est parfois plus faible que celle de la plus tardive, le phénomène n'est cependant pas général : il dépend des conditions climatiques de l'année (et notamment des conditions de milieu pendant la phase d'installation herbacée des plantes). La masse sèche par talle développée

doit dépasser une valeur minimale "critique" (de l'ordre de 50 à 100 mg) pour que le développement normal des pièces florales des épis ait lieu.

Pendant la montaison, la réponse photosynthétique de plusieurs cultivars placés en conditions identiques peut être assez variable, on l'a vu (cf. III° partie, chapitre 3). L'action des températures sur la photosynthèse apparente commence à être bien connue (KHAN et TSUNODA, 1971, ou PLANCHON, 1971). L'activité des feuilles dépend de leur alimentation minérale instantanée (et en particulier de l'équilibre ionique des solutions : cf, NATR, 1972). Mais l'alimentation en eau au niveau des sites de photosynthèse (de PARCEVAUX, 1972 ; CRUIZIAT, 1972) règle également le fonctionnement de ceux-ci.

Comme la caractérisation de la photosynthèse nette est entreprise le plus souvent en conditions "contrôlées", sur des fragments de plantes, les données ainsi obtenues sont en fait assez difficiles à appliquer en conditions naturelles : la température constante et élevée des chambres d'assimilation diffère généralement de celle des organes dans le champ. Des enceintes de grandes dimensions, comme celle mis au point par ROBELIN (comm.pers.) à Clermont-Ferrand permettent de suivre un ensemble de plantes dans des conditions de milieu très voisines de celles qu'on pourrait observer en plein champ. Mais l'enceinte close risque malgré tout de modifier certains paramètres climatiques et surtout le matériel nécessaire rend difficile la généralisation de telles études.

Il était donc indispensable, de mettre en évidence l'activité de chaque niveau de feuillage en plein champ. On a vu (II° partie, chapitre 2) les techniques successivement mises au point, sur segments d'abord, puis sur plantes entières : L'emploi de segments de feuille en plein air, dans ou au voisinage de la végétation à étudier, est en effet d'un maniement peu pratique : mais il est d'un usage commode en chambre d'assimilation. Nous avons repris la méthode de la demi-feuille de SACHS (1883), modifiée d'après des indications de TSYLBUKO (1962) : elle peut être utilisée au champ, quel que soit le type de temps, et sans modification notable du milieu. Ces premiers résultats seront exposés dans les pages suivantes.

B. Etudes conduites en conditions "contrôlées".

1. Relations existant entre l'énergie incidente, la durée d'exposition et la température de l'air de la chambre d'assimilation.

Cette étude a été entreprise en exposant des groupes successifs de segments de feuilles homologues prélevées comme on l'a vu dans la II° partie de ce mémoire, sur trois cultivars de Blé tendre de printemps, Rex, César et Atys. La figure 441.01 résume ces résultats : chaque groupe a été soumis à un éclairement énergétique constant pendant 4, 6 ou 8 heures, selon la technique exposée notamment par NATR (1967). Elle traduit aussi la décroissance du rendement quand l'énergie incidente, ou la durée d'exposition des segments, augmentent. Les températures dans la chambre ont malheureusement varié comme l'énergie incidente ; le rendement photosynthétique décroît à peu près de la même façon à 100 et à 350 $w.m^{-2}$ (visible) quand on passe de 4 à 8 heures d'exposition.

Des résultats analogues sont mentionnés par plusieurs auteurs : ainsi PLANCHON (1971) après STOY (1965) a montré que l'optimum

thermique, varie avec les cultivars de Blé. Tout récemment AUSTIN (1972) a observé que l'accumulation des sucres dans des disques de feuilles de Betterave sucrière est maximale entre 5 et 10 °C ; sa valeur est constante entre 15 et 25 °C, mais inférieure de 30 % à celle observée à 5 °C). Il suggère que la différence est utilisée par la respiration.

Une fermeture partielle des stomates quand les segments sont exposés plusieurs heures à un fort éclairement (plus de 250 $w.m^{-2}$ dans le visible) peut être envisagée, mais n'a pu être mise en évidence par observation directe au microscope équipé d'un éclairage en lumière incidente (Ultropak LEITZ).

Pour illustrer ce phénomène, on a porté fig. 441.02 l'évolution de la production photosynthétique horaire par unité de surface de feuille de cultivar César. Les feuilles de l'épi ont été prélevées au champ à l'épiaison, selon la technique exposée plus haut. Placées d'abord 18 heures à l'obscurité à 18 °C on a prélevé ensuite des séries de segments homologues : l'échantillon (a) a été placé 30 minutes à 200 w m^{-2}, puis on a allumé les 4 lampes (800 w m^{-2}) ; (b) directement à 800 w m^{-2}. Les différences ne sont significatives (4 échantillons dans chaque cas) qu'à la 5° heure ; mais la température d'enceinte a augmenté de 26 à 29 °C entre la 4° et la 5° heure pour redescendre à 28 °C la 6° heure (on a augmenté le débit de l'humidificateur d'air). Le fléchissement du rendement de la série (b) commence dès la 3° heure.

La figure 441.03 retrace l'évolution de la productivité horaire de trois Blés de printemps en fonction de l'énergie incidente et de la température. Cultivée au champ, leurs feuilles ont été prélevées le matin puis gardées à l'ombre (moins de cent lux). L'exposition dans la chambre a été faite en plusieurs fois, pour des questions de place. Elle a duré 6 heures pour 100, 200 et 400 w m^{-2}, 4 heures pour 600 w m^{-2} et 3 heures pour 800 w m^{-2}. Chaque manipulation a été répétée au moins une fois, et on a éliminé les segments fortuitement désséchés.

Des différences apparaissent entre cultivars, mais la température d'exposition est à considérer sur tout : les points notés (1) sur le graphique ont été obtenus à 22 °C, les autres aux températures indiquées en abscisses. César répond bien aux faibles éclairements. Atys, par contre, souffre du manque de lumière jusqu'à 200 w m^{-2}, ce qui a pu être confirmé par l'étude des courbes de croissance de ce cultivar associé à César et à Rex (chapitre IV-2). Enfin, l'alimentation en eau a pu être limitante aux plus forts éclairements.

L'importance des interactions entre température et éclairement est donc certainement très grande ; des mesures ultérieures permettront sans doute de préciser ces phénomènes.

2. Evolution de la photosynthèse au cours de la vie des limbes .

L'évolution de la photosynthèse apparente des feuilles de Rex au cours de leur vie a été représentée fig. 441.04 . On a obtenu la même évolution à l'épiaison pour la feuille culmaire de trois cultivars français et un CV. semi-nain "mexicain". Le maximum (2,5 à 3,0 g m^{-2} h^{-1}, pour une énergie incidente de 400 w m^{-2}), est décalé de quelques jours sur les différentes talles. Le rendement moyen pendant la vie active des feuilles est de 1,5 à 2,0 g m^{-2} h^{-1} dans ces conditions expérimentales. Les faibles valeurs observées sur les limbes encore enroulés sont à rapprocher de l'étude de SCHOCH et SANTOS CANDELARIO (comm. écrits) qui montre le caractère "parasitaire" des très jeunes feuilles de *Vigna sinensis*.

Quand les feuilles vieillissent, la capacité d'accumulation de chaque cellule parait se réduire ; le rapport cytoplasme / parois décroît (cf. III-3) et les mesures de photosynthèse apparentes par accumulation dans les tissus en sont plus influencées que les mesures instantanées d'absorption du CO^2 ; si les feuilles ont encore une photosynthèse instantanée normale, la vitesse de migration hors des sites de production diminue. WARDLAW (1968) a montré que la présence de l'épi est nécessaire pour provoquer les migrations ; les études sur feuilles coupées doivent donc être biaisées. L'état sanitaire des feuilles âgées peut agir aussi, les dégâts d'insectes et de champignons étant très fréquents.

3. Photosynthèse des feuilles attachées à leur tige après la floraison .

On s'est efforcé d'éliminer cet artefact en travaillant sur des feuilles attachées à la plante.

On a schématisé fig. 441.05 la réponse dans la chambre d'assimilation de chaque feuille d'une plante entière, racinée de Blé semi-nain (cultivé en serre) après la floraison. Il s'agit de la moyenne de six répétitions sur six plantes au même stade. La 2° feuille de la 3° talle était sénescente et n'a pu être étudiée (3 T 3). La photosynthèse horaire des quatre feuilles de l'Epi est importante (plus de 2 g m^{-2} h^{-1}), et coïncide exactement avec les résultats présentés précédemment. Les feuilles inférieures ont une photosynthèse apparente plus faible (0,5 à 1,5 g m^{-2} h^{-1}). Les plantes ont photosynthétisé 6 heures après avoir été laissées à l'obscurité à 18 °C pendant 12 à 15 heures. Elles ont reçu 600 w m^{-2} au sommet, 400 environ à la base, à 22 °C. On a prélevé un demi-limbe de chaque feuille avant et après photosynthèse, en bloquant les migrations à l'iode, comme on l'a vu précédemment.

Des segments de plantes identiques, exposés dans les mêmes conditions, ont eu un fonctionnement très irrégulier, comparable à celui qui est signalé au paragraphe précédent, ce qui permet de confirmer le rôle indispensable de l'épi après la floraison.

C. Mesures de la photosynthèse apparente sur feuilles sur place, en conditions "naturelles" .

Les résultats précédents ont permis de préciser le fonctionnement apparent de limbes en conditions contrôlées. Mais les conditions climatiques varient constamment au cours de la journée au champ, et la température de l'air y est notablement plus basse que dans la chambre d'assimilation. Des mesures en plain air permettent seules d'intégrer l'ensemble de ces variations.

1. La répartition de l'activité photosynthétique le long des limbes, a été étudié sur feuilles de Blé au champ avec les migrations bloquées à l'alcool iodé. La fig. 442.01 schématise celle-ci pour des segments de 5 cm prélevés le long des limbes le 31 mai avant et après photosynthèse ; il s'agit de la moyenne de dix feuilles. Mais l'écart absolu entre échantillons individuels n'a pas dépassé 10 p.cent (± 2,5 g m^{-2}).

On a mis en évidence (fig. 442.02) sur des feuilles "témoins" prélevées le 13 juin à 10 h.30 par temps clair la répartition des masses surfaciques pour deux cultivars : Rex à feuilles à port retombant et N 66 à port dressé. Les pointes des feuilles de N 66 sont

exposées au rayonnement tôt le matin, ce qui explique leurs masses surfaciques élevées. DJAVANTCHIR (1970), cherchant à relier la résistance stomatique des feuilles de blé et l'énergie incidente avait déjà observé l'importance des positions respectives des feuilles et du soleil sur l'activité de celles-ci.

L'accumulation des assimilats dans la feuille dépend directement de l'énergie incidente à chaque instant. On a schématisé (fig. 4[illegible].03) la répartition des feuilles et des énergies au cours d'une journée à la floraison : MEIDNER (1970) a montré que 20 w m^{-2} d'énergie visible sont au moins nécessaires pour que la photosynthèse soit supérieure à la respiration.

2. Evolution de la photosynthèse apparente du Blé Rex au cours de quatre journées caractéristiques de Mai et Juin 1972 à Versailles.

Malgré les mauvaises conditions climatiques à Versailles en 1972 quatre journées de mesure ont pu être retenues, mais le rayonnement global et les températures étaient peu satisfaisantes. Le tableau 442.01 résume l'ensemble des observations faites ces quatre jours, et on étudie ci-dessous comment on peut les relier entre elles.

a. Le 9 mai, par temps très couvert on a bloqué les migrations dans la 4° feuille ; la 5° feuille commençait à apparaître et les plantes au stade montaison avaient 30 cm de haut. L'évolution des masses surfaciques est présentée tab. 442.01. Elle correspond à un rendement énergétique de 2,4 % par rapport au rayonnement solaire incident, ou encore à 25 gm^{-2} de masse sèche pendant la journée.

b. La journée du premier juin était moins couverte, mais froide. L'étude a porté sur la feuille culmaire (7° feuille, partiellement en cornet, et dressée) et la 6° feuille, (adulte à port retombant). La montée de l'épi dans la graine n'avait pas commencé. Le rendement par joule intercepté par la feuille culmaire est le même que le 9 mai, mais a été obtenu en moins d'heures. On peut estimer l'accumulation de la masse sèche de l'ensemble de la culture à 50 g m^{-2} des lever ou coucher du soleil.

c. La journée du 5 juin était particulièrement pluvieuse. L'évolution du rayonnement incident au dessus de la végétation et à la base de la feuille de l'épi est donnée fig. 442.04 A. On a regroupé les feuilles culmaires en trois classes (fig. 442.04 B), liées à leur position dans le peuplement. Tous les limbes prélevés avaient un aspect identique, mais certains étaient situés plus bas dans la végétation que d'autres : jour après jour moins éclairés, leur masse surfacique est significativement plus faible. L'analyse de la photosynthèse pendant cette journée est instructive : les feuilles ombragées (3) n'ont jamais reçu assez d'énergie pour avoir une production significative ; les feuilles moyennes (2) ont respiré plus qu'elles ne photosynthétisaient de 6 à 11 h, mais ont été productives de 11 à 17 h. Il en a été de même pour les feuilles "dominantes" (1) mais les "témoins" ont augmenté faiblement tout le jour.

d. On a retracé les mesures faites le 16 juin fig. 442.05, A et B : évolution des masses surfaciques (A), et (B) rayonnement incident (a) au dessus du couvert, et (b) à la base de la feuille culmaire. Toutes les feuilles prélevées avaient la même masse surfacique à 6 h. du matin : 42,8 ± 2,4 g m^{-2}. Le temps couvert jusqu'à 11 h. s'est dégagé ensuite.

On peut calculer les gains et les pertes au cours de la journée en considérant les différences des masses sèches des feuilles "bloquées" et "témoins" : les feuilles "dominées" ont perdu 4,6 g m^{-2} (dont 1,8 pour la respiration et 2,8 pour les migrations) de 6 à 11 h. Les feuilles "dominantes" ont gagné 40 g m^{-2} , dont 1,5 attribuables aux migrations. De 11 à 15 h.15, les photosynthèses des feuilles dominées et dominantes ont été identiques : 6,5 g m^{-2} , car le soleil pénètrait bien dans le couvert. Mais la pluie est réapparue ensuite, et à 17 h. les feuilles dominées ont reperdu 4,0 g m^{-2} (dont 2,0 par migrations) ; les dominantes ont respiré l'équivalent de leur production.

Il n'a malheureusement pas été possible d'effectuer des mesures semblables par beau temps : le blocage doit être effectué dès l'aube, et plusieurs journées possibles ont été perdues, car la météorologie était pessimiste. On peut cependant souligner la sensibilité de la méthode qui permet des mesures quel que soit le temps, et l'analyse de la photosynthèse de chaque niveau de feuilles, à condition de prélever celles-ci sur des talles physiologiquement analogues.

D. Conclusion.

Les méthodes permettent d'apprécier avec une assez bonne précision la photosynthèse apparente des limbes à l'échelle de temps de l'heure. La concordance de ces résultats et de ceux de la littérature (PLANCHON, 1971 ; NATR, 1967, 1969, par exemple) est excellente, et les résultats obtenus en chambre d'assimilation et au champ sont comparables.

Il faut bien souligner que les études de l'assimilation nette des feuilles en utilisant leur potentiel d'accumulation des produits dans les limbes (gravimétrie), ou en mesurant leurs échanges instantanés (gazométrie, cf. CHARTIER, 1970) sont fondamentalement différentes, les mesures instantanées pouvant être entreprises quel que soit l'état des sites de réserves.

La méthode consistant à bloquer les migrations à l'aide d'alcool iodé ne paraît pas modifier le métabolisme des feuilles, à l'échelle de 24 heures au moins. On peut ainsi étudier le comportement de chaque étage de végétation du peuplement sans modifier son environnement, ce qui est très important sur le plan écologique.

Si la méthode présente l'inconvénient d'être destructive, elle ne nécessite que quelques feuilles (20 à 80 tout au plus pour une journée de mesures et par niveau) ; à l'échelle d'une parcelle de quelques dizaines de mètres carrés, l'effet sur le rendement final sera nul.

Quelques essais préliminaires permettent de penser que la respiration à l'obscurité des feuilles peut être aussi étudiée.

Des calculs de production journalière de l'ensemble des feuilles peuvent être ainsi envisagés, mais les résultats présentés ici sont encore trop partiels pour les entreprendre. Les essais préliminaires montrent cependant que les ordres de grandeurs de la croissance mesurée par prélèvements échelonnés des parties aériennes totales, ou par blocage des migrations, sont très cohérentes. Il doit être possible de passer ainsi de l'étude ponctuelle à l'étude d'ensemble des phénomènes de croissance, et en particulier de déterminer les portions réellement actives à chaque phase de la vie de la plante.

V°. PARTIE

CONCLUSIONS GENERALES ET ESSAI DE SYNTHESE

Les pages précédentes permettent d'aboutir aux constatations suivantes :

L'étude, essentiellement bibliographique, de l'enracinement du Blé montre que la morphogénèse des racines est assez bien connue, mais que l'évolution des relations mutuelles entre ces organes à chaque instant de leur existance est encore à étudier pour l'essentiel .

L'utilisation de traceurs isotopiques radioactifs devrait permettre de définir les zones d'absorption, et faciliter la localisation des produits métabolisés dans la plante . Le volume de sol exploré par chaque système racinaire d'un peuplement pourrait ainsi être suivi pendant toute l'existance de celui-ci .

Nos travaux se rapportent essentiellement aux parties aériennes du Blé ; mais les prélèvements effectués les deux premières années dans les Blés d'hiver ne comportent pas la récolte systématique de deux segments de ligne, ce qui nous prive d'informations sur les variations existant entre lignes dans ces cultivars en peuplement pur , et les résultats de la littérature sont généralement moins représentatifs encore . Cette constatation nous a rendu très prudent dans l'interprétation des données bibliographiques, car il apparait que beaucoup de "précisions" paraissent illusoires à l'examen . Cette constatation nous a conduit à multiplier les prélèvements à partir de 1970, dans les Blés de printemps .

o
o o

Ces remarques conduisent à envisager une méthodologie pratique de prélèvement dans des peuplements de céréales :

Le marquage préalable d'un assez grand nombre de segments de lignes, et de plusieurs dizaines de pieds d'apparence identique serait à faire en début de montaison, afin d'effectuer ensuite des prélèvements échelonnés . Ceux-ci permettraient de décrire exactement le comportement des talles des divers ordres dans le peuplement (éventuellement pour plusieurs densités de semis), et leur évolution : en effet, des mensurations répétées sur des pieds "témoins" modifient notablement leur comportement ; ils deviennent difficiles à comparer à des brins non perturbés .

L'évolution de chaque type de talles existant sur les pieds a été suivie sur les Blés Rex et N66 en 1972 . Il n'existe guère dans la bibliographie d'indications que sur les brins maîtres des pieds . L'ensemble de ces informations fournit un corpus de données assez cohérent cependant .

L'étude de la photosynthèse nette de chaque organe est nécessaire si on veut suivre la dynamique de la croissance en masse sèche des Blés avant l'épiaison, car elle fournit une bonne caractérisation de celle-ci . Après la floraison, l'évolution de la masse sèche de l'épi est liée surtout à l'activité de la feuille culmaire, et on a une bonne corrélation entre ces deux phénomènes. Mais cette connaissance, purement quantitative, de l'évolution de la quantité de matière sèche du grain, n'apporte pratiquement aucune lumière sur l'évolution qualitative des produits dans le caryopse ; ce facteur varie considérablement d'un cultivar à l'autre pour des conditions identiques de milieu . Des analyses chimiques permettent seules (ou associées à des traceurs radioactifs) de suivre cette évolution . Il ne pouvait être question d'aborder ici un tel sujet; des contacts pris avec d'autres disciplines ont permis de constater que le problème préoccupe des chercheurs, mais n'est guère abordé actuellement dans une optique écologique au moins : la littérature fournit un grand nombre d'informations concernant l'évolution physiologique du grain et de ses composants, mais on sait peu de choses de la dynamique des migrations vers l'épi et de l'évolution des produits de la photosynthèse dans le cas des talles dominées .

On manque encore d'informations sur les rôles exacts des organes chlorophylliens de l'épi, et les données bibliographiques sont fort confuses . Si les éléments présentés dans la III° Partie de ce mémoire permettent de proposer des explications, il faut rappeller que cette synthèse a conduit à écarter quelques résultats contradictoires, et que plusieurs conclusions sont encore du domaine de l'hypothèse . Il paraît toutefois certain que l'épi commande la production photosynthétique des autres organes du brin considéré après l'anthèse (sans que tous les mécanismes en cause soient connus), et que l'activité propre des pièces florales (glumes, glumelles, caryopse) a un rôle fondamental dans la qualité des grains, en ce qui concerne les protéines particulièrement .

L'étude des épis inférieurs (ou des épis d'un composant court dans une association) reste donc à entreprendre ; elle est très souhaitable, si on désire orienter rationnellement la création de cultivars joignant à une haute productivité une haute qualité et une grande résistance aux aleas climatiques et parasitaires .

On a mis en évidence l'importance cumulative de faibles écarts qualitatifs d'éclairement : le phénomène est certain après l'anthèse, et paraît très probable pendant la montaison (c'est à dire la différenciation de l'épi). Des études remarquables ont été publiées à ce sujet en Australie ; mais toutes leurs conclusions ne peuvent être transposées directement aux conditions climatiques du Bassin parisien, car elles ont été obtenues en climat pseudo-méditerranéen .

Tous les résultats disponibles s'accordent à souligner l'importance de l'équilibre entre les zones Bleu et Rouge du spectre visible pour assurer le développement normal de l'épi . Leur absorption par les feuilles dominantes agit aussi sur le développement des talles les plus tardives (ou les plus courtes), et ce phénomène paraît être très général dans le domaine végétal .

La connaissance des relations mutuelles des plantes d'un peuplement de Blé a fait des progrès considérables depuis une quinzaine d'années, et on commence à être à même de décrire l'évolution de chaque organe (aérien, et même souterrain) à chaque instant de sa vie pour plusieurs Graminées annuelles . Les résultats obtenus pour une Céréale particulière (dans le groupe des Blés, Orges, Seigles et Avoines au moins) se recoupent étroitement et il est possible de généraliser des observations faites sur une espèce particulière à l'ensemble, en ce qui concerne la morphogénèse, le développement des organes aériens et des racines, et d'assez nombreux processus physiologiques .

Les déformations des paramètres de croissance dues aux relations mutuelles entre cultivars ne peuvent généralement être mises en évidence qu'assez tardivement . La compétition pour la lumière entre individus semble jouer un rôle essentiel à cet égard. La précocité plus ou moins grande de la montaison d'un cultivar, ou de certaines talles, constitue le principal caractère d'agressivité à ce stade, comme l'a montré NGUYEN-VAN (1970) sur des graminées fourragères .

Des différences de comportement existent entre cultivars en ce qui concerne l'efficience énergétique en conditions climatiques définies . Mais cette étude est difficile à entreprendre en utilisant des "variétés commerciales", car les efforts des sélectionneurs (dans le cas des Blés français) ont tendu vers l'obtention de phénotypes comparables, mais offrant peu de plasticité à l'intérieur d'un cultivar donné. Certains Blés d'Europe de l'Est pourraient mieux répondre à des études de comportement, mais divers défauts morphologiques (pailles trop longues, faible niveau de productivité, par exemple) les rendent difficiles à introduire dans des essais . Des résultats intéressants sont obtenus à partir des matériels "mexicains", car BORLAUG et son équipe ont eu le souci de diversifier la réponse d'une "variété" à un parasite donné, afin d'en limiter les dégâts (BORLAUG, 1959) .

L'extinction de l'énergie solaire dans les peuplements varie notablement selon les cultivars étudiés . Nos essais permettent d'indiquer qu'il suffit d'en registrer l'énergie (visible et infra-rouge, si possible) à trois niveaux (10 cm au dessus du sol, base des feuilles culmaires, et rayonnement au dessus du feuillage) pour en déduire la répartition de celles-ci à tous les niveaux . Des mesures différentielles dans le bleu et le rouge seraient à entreprendre (à l'aide de cellules photoélectriques équipées de filtres spéciaux, à bande passante étroite) pour analyser l'évolution de ces bandes dans le couvert (CHARTIER, comm.pers.).

o

o o

Les pages suivantes s'efforceront de présenter synthétiquement les résultats acquis concernant l'évolution des relations mutuelles entre plantes de Blé au sein d'un peuplement :

On observe pendant la phase végétative des effets qui évoluent avec l'âge des plantes . A la germination, l'accumulation d'un grand nombre de caryopses en poquets est généralement positive .

Elle s'avère généralement défavorable dès que les premières feuilles se développent, car la pression démographique se fait sentir, et provoque une sélection des sujets . Celle-ci peut être attribuée à la concurrence pour l'eau et la nutrition : certaines"plantules" dominent leurs voisines, soit parce qu'elles sont situées dans un microhabitat plus favorable, soit parceque leur potentiel génétique les favorise . L'effet peut être dû à des grains plus gros, à des racines séminales dont la croissance est plus rapide, ou dont l'absorption des éléments nutritifs est plus forte, à une température donnée, que celles des plantes voisines ... . Si le nombre de jeunes plantes par poquet est important, les feuilles situées au milieu de la touffe peuvent s'étioler faute de lumière : ce phénomène est exceptionnel avec les semis mécaniques modernes .

Dans le cas de Céréales d'automne, le potentiel de résistance au froid, et les mécanismes de vernalisation, peuvent induire des différences importantes de croissance printanière ultérieure . Certains génômes de "variétés synthétiques" peuvent être mieux adaptés que d'autres aux conditions de milieu règnant une année déterminée : l'intérêt de Blés russes de type Bezostaya parait résider (en partie au moins) dans cette particularité .

Le stade de développement atteint par chaque type de talle, ou la micro-situation de chaque plante dans le champ, influencent aussi la réponse de chaque individu à une agression climatique donnée . Le brin maître peut disparaître pendant l'hiver ; il est alors remplacé par une des talles survivantes ; mais un retard notable de l'évolution de la plante se maintient pendant tout le cycle alors . (cf.HALL, 1970, ou METCALF,et al.,1970, par exemple).

Pendant cette phase, la plupart des relations existant entre individus se situe au niveau des racines . Des différences dans la croissance de ces dernières peuvent favoriser une plante par rapport à ses voisines ; la vitesse de formation de racines adventives constitue un important critère de dominance dans le peuplement, puisqu'au printemps ces racines constituent l'essentiel de l'appareil souterrain du Blé ; la vitesse d'absorption des éléments nutritifs et de l'eau à basse température peuvent jouer aussi un rôle important . Il est regrettable qu'aussi peu d'efforts soient apparemment faits actuellement dans cette direction (cf.PINTHUS, 1969) .

La dissémination des plantes sur le sol, et leur faible indice foliaire font que, sauf exception, les individus ne s'ombragent pas mutuellement de façon notable pendant l'hiver, au moins jusqu'à la fin de la "phase prostrée" (stade 5 de Feekes, B de Jonard, environ).

Ces remarques valent aussi pour les Blés de printemps, à ceci près que leur phase végétative est très raccourcie (30 à 45 jours, contre 120 à 150 pour les Blés d'hiver). Le développement très rapide de leurs organes les rend plus sensibles aux conditions de milieu que les Blés d'hiver : tel a été le cas dans nos essais de 1970, comparés à ceux de 1971 . La morphogénèse très rapide limite les possibilités de "rattrapage" .

Ni dans nos expériences, ni dans la littérature, n'apparaissent de véritables effets dépressifs spécifiques dus à la cohabitation de cultivars, entre le semis et la fin du tallage . Les rares auteurs qui ont suivi l'évolution de l'enracinement de cultivars de Blé en peuplements constatent que le développement de chaque système racinaire est réduit et déformé par la pression démographique . Les racines explorent le sol plus profondément, et se développent relativement moins en surface que sous des plantes isolées . La masse de racines par plante est réduite, mais celle-ci est évidemment plus importante par unité de volume de sol . Le développement des parties aériennes n'est influencé qu'à des densités de semis tout à fait anormales (HODANOVA, 1967).

o
o o

Pendant la phase reproductrice, les relations entre systèmes racinaires se développent; des plantes situées à plus de 30 cm de distance peuvent entrer en compétition pour l'eau et la nutrition minérale . L'étude de monolithes de sol montre que les racines d'une plante donnée atteignent en moyenne la deuxième ligne de semis de part et d'autre de la leur, et 15 à 30 cm sur leur ligne (5 à 10 pieds de part et d'autre sont donc concernés) .

Dès que le stade de "redressement apparent" des plantes est atteint, les organes aériens situés le plus près du sol commencent à être ombragés par ceux qui se développent au dessus . La compétition pour la lumière commence alors . Elle s'exerce d'abord, pour chaque plante, au niveau de chaque talle, ce que n'a pas souligné assez, peut-être, la littérature traitant de la compétition chez les Graminées .

Elle s'exerce naturellement aussi entre plantes ; les pieds dont l'enracinement est faiblement développé avant la montaison sont rapidement dominés pendant celle-ci : il y a une liaison étroite entre l'alimentation de la plante par ses racines et son développement aérien . Dès que la feuille supérieure d'une talle se trouve ombragée par ses voisines plus qu'elle ne les ombrage, sa photosynthèse nette est normalement réduite : en conditions identiques, des feuilles homologues ont une assimilation nette tout à fait comparable . Des conditions climatiques défavorables aux feuilles sommitales (rayonnement solaire important accompagné d'une sècheresse édaphique modérée, par exemple) peuvent cependant favoriser le fonctionnement des feuilles inférieures du couvert .

L'association de deux cultivars accentue souvent ce phénomène, car les rythmes de croissance en hauteur à un instant donné peuvent différer passablement, comme aussi les quantités d'eau et d'éléments nutritifs absorbés . En ce qui concerne les éléments du rendement, plus les différentes talles d'un pied auront une croissance analogue, moins elles se différencieront les unes par rapport aux autres . C'est le cas des Blés demi-nains étudiés ici, mais aussi de Blés d'hiver comme Joss .

De nombreux auteurs ont mis en évidence l'allongement exponentiel des entrenoeuds successifs d'une talle ; ceci incite à rechercher des génotypes ayant un grand nombre de noeuds, séparés par des entrenoeuds aussi courts que possible à la base, et dont un grand nombre de feuilles (4 ou même 5) demeurent vivantes en même

temps . Ce but est partiellement atteint chez les Blés demi-nains dérivés de Norin 10 : ils ont 3-4 feuilles actives pendant leur montaison, contre 2-3 chez la plupart des Blés français (en semis normalement denses). Leurs feuilles, relativement petites et à port dressé en général, paraissent améliorer le fonctionnement photosynthétique de l'ensemble, et sont supérieures à cet égard aux limbes à port retombant fréquents chez beaucoup de "variétés" françaises .

o
o o

L'élimination des pieds en surnombre dans le peuplement est forte de la levée à la fin du"tallage"; elle se poursuit encore pendant la montaison ; l'affaiblissement initial dû à la compétition entre racines se traduit par un retard relatif de croissance, puis par un étiolement des plantes qui aboutit à leur disparition plus ou moins précoce . Certains pieds parviennent à fleurir, mais ils sont souvent attaqués par des parasites et disparaissent à leur tour . De façon générale, cependant, les épis des tallés fécondées arrivent presque toujours à maturité, sauf accidents climatique ou parasitaire .

Parallèlement à cette élimination, une autre se produit sur chaque pied : toute talle qui n'a pas atteint le stade A quand le Brin-maître atteint le Stade B est condamnée . Complètement dominée le plus souvent (en ce qui concerne la lumière) elle s'étiole et disparaît . Il en va de même de toute talle accidentellement privée de son apex . Un examen attentif d'un échantillon à la floraison montre qu'on a que 30 à 80 p.cent des pieds qui portent leur brin-maître (selon les conditions de milieu antérieures), et que ceux-ci sont souvent remplacés par les premières talles (de la première feuille le plus souvent, rarement du coléoptile). L'élimination des talles tardives devient très importante à partir du stade C2 : 80 p.cent du rayonnement visible sont absorbés au-dessus de celles-ci.

Dans l'association, l'élimination est beaucoup plus forte quand un des cultivars est plus tardif, ou plus court que l'autre. Peu importante au début de la montaison, elle s'accélère jusqu'à l'épiaison . Cet effet a été particulièrement notable dans les Blés d'hiver que nous avons étudié .

o
o o

A partir de la floraison, les pieds survivants sont relativement homogènes, et les brins portent tous des épis . On constate cependant que les cultivars en association accentuent leurs écarts initiaux , et que les différentes talles d'un pied restent différenciés par leur âge physiologique . Nous pensons avoir montré dans les expériences ici rapportées que cet effet est essentiellement dû à la répartition de l'énergie dans le peuplement : les épis ombragent assez fortement les feuilles culmaires (surtout le matin et le soir, mais relativement moins par temps couvert) . Celles-ci ont une surface développée (LAI) de 2 m^2 environ (par m^2 de sol). Elles interceptent au moins 50 p.cent de l'énergie mesurée en rayonnement global, et 70 à 80 p.cent du visible . Par temps couvert, l'énergie résiduelle au dessous de ces feuilles ne permet aucune photosynthèse nette notable à l'échelle de temps de la journée ; il en va de même par beau temps pendant les 2 ou 3 premières et dernières heures du jour .

Si des épis sont placés dans ces conditions, leur développement en souffrira beaucoup évidemment, comme l'Association de Rex avec N66 ou N68 l'a montré . Mais le même phénomène se produit pour 10 à 20 p.cent des épis de Blés comme Cappelle ou Rex en cultures pures . Ces effets d'ombrage peuvent être plus ou moins précoces et leur action sur le développement des épis tardifs dépendra du stade du développement auquel ils commencent à se faire sentir . Ils sont souvent confondus dans la littérature avec d'autres phénomènes défavorables .

Quand l'ombrage intervient dès le stade C2 la plupart des fleurs de l'épi n'évoluent pas ; s'il survient peu avant l'anthèse, il entraine souvent un manque de fécondation des épillets inférieurs . Quand il se produit après l'anthèse, il entraine un développement irrégulier des grains, qui s'accompagne souvent de mauvaises qualités technologiques des caryopses .

Ces phénomènes ressemblent beaucoup à ceux qu'on observe en cas de sècheresse édaphique prolongée ; mais dans ce dernier cas tous les épis ou presque sont affectés, alors que la compétition pour la lumière n'agit que sur les épis dominés . Il peut être intéressant à ce propos de signaler que les sacs d'isolement placés sur les épis fécondés artificiellement dans des travaux de génétique devraient être supprimés aussi rapidement que possible, si on souhaite porter un jugement quelconque sur la qualité des caryopses: l'ombrage prolongé (plus de 50 p.cent en général) leur est très défavorable .

Si en association le cultivar le plus élevé à la floraison est beaucoup plus précoce que l'autre, ce dernier peut avoir une croissance assez longue pour que la maturation de ses épis se produise après la disparition des feuilles du plus précoce . Dans le cas inverse (N66 et Rex) le Blé nain est plus précoce, et son rendement est quasi nul. Des compensations, dues à des floraisons décalées, se rencontraient couramment dans les vieilles populations de Blés, dont la maturation pouvait s'étaler sur un mois ; elle a totalement disparu dans les cultivars modernes, car les efforts des sélectionneurs ont d'abord porté sur de facteur, qui empêchait toute mécanisation de la récolte .

o

o o

Bien qu'encore trop fragmentaires, les résultats obtenus ici, ou qui ont été fournis par la littérature, permettent de tracer un tableau assez net de l'évolution des phénomènes de compétition entre plantes dans un peuplement . L'utilisation de couples de cultivars associés, convenablement choisis, facilite considérablement l'analyse de phénomènes qui existent aussi dans des peuplement purs, mais peuvent être dissimulés par l'homogénéité apparente de ces derniers . L'étude conjointe de la répartition de la lumière et de la photosynthèse nette à plusieurs niveaux dans le peuplement, pendant toute la durée de son existance, apporte des éléments d'explication aux réactions constatées : elle permet de distinguer les raisons des réactions des différentes tailles des pieds aux conditions locales de milieu, et fournit un moyen commode d'étude du fonctionnement de chaque groupe d'épis dans le peuplement après la floraison .

Mais ce type d'études serait à compléter en utilisant de façon systématique des éléments marqués (radioactifs) : il serait ainsi possible d'entreprendre des études de dynamique de l'enracinement, et d'alimentation des épis des différentes talles par leurs feuilles culmaires et leurs derniers entrenoeud, notamment .

Ces études mettent en lumière le rôle plus que discutable que peut jouer un abondant tallage herbacé tardif : si dans le passé leur pullulation permettait de lutter assez efficacement contre les mauvaises herbes, ce rôle est nul avec les herbicides actuels. On sait que le développement des racines coronales n'implique nullement le développement, , mais seulement l'initiation de bourgeons de talles, et qu'on obtient un enracinement satisfaisant (comportant 12 à 20 racines coronales) avec 3 ou 4 talles développées seulement . A cet égard, les Blés demi-nains représentent un élément génétiquement intéressant, du fait de la limitation précoce du développement de ces talles tardives,qui ne dépassent pas généralement le stade A . Mais leur faible développement initial les rend très sensibles aux pullulations de mauvaises herbes quand les conditions culturales sont mauvaises .

L'intérêt de "variétés synthétiques" est confirmé par nos essais : si les rendements ne sont pas améliorés , ils peuvent être régularisés, dans la mesure où les génotypes utilisés dans le mélange ont des phénotypes et un rythme phénologique comparables : nos essais ont au contraire cherché à rapprocher des génotypes aussi différents que possible, mais les résultats obtenus sur les Blés d'hiver, en particulier, permettent de conclure en ce sens . Les attaques parasitaires ont été moins importantes dans l'ensemble dans les parcelles associées sur le cultivar le plus sensible, que dans les témoins purs , ce qui confirme les propositions de BORLAUG (1959) en ce domaine .

L'importance de la mortalité des pieds affaiblis ou dominés pendant la montaison, et jusqu'au stade remplissage des grains, est un autre phénomène important, et souvent sous estimé . Cette élimination progressive conduit à la disparition des éléments les plus courts du peuplement, et en conséquence à un allongement relatif et progressif des cultivars, car le caractere "brins plus courts" dans un cultivar paraît généralement d'origine génotypique .

On peut encore observer que la présence de nombreuses talles courtes et faibles (ou d'un cultivar à port très court) dans un peuplement constitue une remarquable source d'infection : elles forment un réservoir permanent de "maladies de faiblesse", qui peuvent avoir une incidence notable sur le développement des brins principaux. Ce phénomène semble encore assez méconnu, et mériterait un examen approfondi .

o

o o

Souhaitons en conclusion que ce travail puisse contribuer à la connaissance des relations mutuelles entre plantes dans des peuplements de Blé, et plus généralement de céréales . Il conduit à envisager divers développements, et peut faciliter des travaux de création de cultivars polygéniques intéressants dans certaines conditions écologiques au moins .

OOOOOOO

. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .

AGARWAL J.P. et al.,1971 . Relative performance of the individual tillers in the per-plant yield of Wheat.Indian J.Agron. 16: 371-373 .

AGRAWAL R.P. 1970 . The effect of planting patterns and population densities on growth and yield of Maïze and Wheat .(Résumé de Thèse). Diss.Abstr.Internat. Sér.B 31 : 2417 .

ALEX J.F. 1970 . Competition of Saponaria vaccaria and Sinapis arvensis in Wheat . Canad.J.Plant Sci. 50 : 379-388 .

ALLARD R.W. et ADAMS J. 1969 . Intergenotypic competition and population structure in Barley and Wheat . Amer.Natur. 103:621-646.

ANDELIC M. et al., 1970 . Number and size of stomata in different Wheat genotypes . Contemp.agric. 18 : 55-58 .

ANDREWS R.E. et NEWMAN E.I. 1970 . Root density and competition for nutrients . Oecol.plant. 5: 319-334 .

ANSLOW R.C. 1966 . The rate of appearance of leaves on tillers of the Gramineae . Herb.Abstr. 36 : 149-155 .

ASADA K. et al., 1960 . Translocation of photosynthetic products assimilated by the top leaf to the ear of Rice and Wheat plants . Mem.Res.Inst.Food Sci.Kyoto Univ. 22 :1-11 .

ASANA R.D. et MANI V.S. 1950 . Studies in physiological analysis of yield . I. Varietal differences in photosynthesis in the leaf, stem and ear of Wheat.Physiol.plant. 3 : 22-39 .

— id — 1955 . II. Further observations on varietal differences in photosynthesis in the leaf, stem and ear of Wheat . Physiol.plant. 8 : 8-19 .

ASANA R.D. et WILLIAMS R.F. 1965 . The effect of temperature stress on grain development in Wheat .Austral.J. agric.Res. 16 :1-13.

ASPINALL D. et MILTHORPE F.L. 1959 . An analysis of competition between Barley and White Persicaria . I. The effects on growth . Ann.appl.Biol. 47 : 156-172 .

ASPINALL D. 1960 II. Factors determining the course of competition . Ann.appl.Biol. 48 : 637-654 .

ASPINALL D. 1961 . The control of tillering in the Barley plant (I). Austr.J.biol.Sci. 14 : 493-505 .

ASPINALL D. 1966 . Effects of daylength and light intensity on growth of Barley . IV. Genetically controlled variation in response to photoperiod . Austr.J.biol.Sci. 19 :517-534.

ASPINALL D. et al.,1964. The effect of soil moisture stress on the growth of Barley . I. Vegetative development and grain yield . Austr.J.agric.Res. 15 : 729-745 .

BAKER R.J. et LEISLE D. 1970 . Comparison of hill and row plots in common and durum Wheats . Crop Sci. 10 : 581-583.

BALDY Ch. 1964 . Cultures associées et productivité de l'eau . in :" L'eau et la production végétale" INRA Ed.303-348.

-id- 1971 . Analyse de la photosynthèse du maïs dans les conditions naturelles par une méthode gravimétrique . OEcol.Plant. 6 : 101-114 .

-id- 1972-1973 a . Sur l'énergie active en photosynthèse . Son utilisation par des Graminées au cours de leur développement . Cas particulier de peuplements de Blé . Ann.Agron. 23 (6) et 24 (1) sous presse

- id- 1973 b. Progrès récents concernant l'étude du système racinaire du Blé . Ann.agron. 24 (2) sous presse .

- id- 1973 c. Contribution à l'étude de la photosynthèse apparente du Blé : application de méthodes gravimétriques en conditions naturelles . OEcol.plant. 8 (2) sous presse.

-id- et JONARD P. 1969 . Contribution à l'étude durendement photosynthétique du Blé . C.R.Acad.Sci. Sér.D 268 : 1296-1299.

-id- et LEBUHAN J.P. 1971. Répartition de la photosynthèse nette dans les feuilles de Tabac . Photosynthetica 5 :421-423.

-id- et -id- 1972. Utilisation d'une chambre d'illumination dans les études de photosynthèse apparente par gravimétrie . Physiol.végét. 10 : 171-180.

BALLA L. 1971 . Study of Wheat varieties grown with different spacing. Acta agron.Acad.Sci.Hungar. 20 : 411-415.

BARLEY K.P. 1970 . The configuration of the root system in relation to nutrient uptake . Adv.Agron. 22 : 159-201 .

BARNARD C. 1955 . Histogenesis of the inflorescence and flower of Triticum aestivum L. Austral.J.Bot. 3 : 1-20 .

- id- 1957 . Floral histogenesis in the monocotyledons . I. The Graminaceae . Austral.J.Bot. 5 : 1-20 .

BARRS H.D. 1971 . Cyclic variations in stomatal aperture, transpiration and leaf water potential under constant environmental conditions . Annu.Rev.Plant Physiol. 22 : 223-236.

BARTA A .L. et HODGES H.F. 1970 Characterization of photosynthesis in cold hardening winter Wheat . Crop Sci. 10 : 535-538.

BERDAHL J.D. 1971 . The effect of leaf area on grain yield, photosynthesis and light penetration in Barley . Diss.Abstr.intern. Sér.B 31 : 5757-5758 . PhD Thesis Univ.Minnesota 47 pp.1970.

BERDAHL J.D., RASMUSSON D.C. et MOSS D.N. 1972 . Effect of leaf area on photosynthesis rate, light penetration and grain yield in Barley . Crop Sci. 12 : 177-180 .

BLACK C.C. 1971 . Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. in :"Adv. in Ecological Research" 7 : 87-114 J.B.Cragg Ed. Acad.Press, London .

BLACK J.N. 1958 . Competition between plants of different seed sizes in swards of subterranean clover, with special reference to the leaf area and light microclimate. Austr.J.Agric.Res. 9 : 299-318.

-id- 1965 . Competition within grass and cereal communities. in :"Growth of Cereal and Grasses". Proc. 12 th Easter School agric.Sci.Nottingham 167-178 .

BLACKMAN G.E. et TEMPLEMAN W.G. 1938 . The nature of the competition between cereal crops and annual weeds . J.agric.Sci. 28:247-271.

BORLAUG N.E. 1959 . The use of multilineal or composite varieties to control airborne epidemic deseases of self pollinated crop plants . Proc.first intern.Wheat Genetics Symp. 12-27 .

BOUCHET R.J. et al. 1964 . Amélioration du rendement des végétaux par abaissement de l'évapotranspiration potentielle . in: "L'eau et la production végétale" INRA Ed. 151-233 .

BOWDEN B.A. et FRIESEN G. 1967 . Competition of wild oats in Wheat and Flax . Weed Res. 7 : 349-359 .

BREMER P.M. 1969 . Growth and yield of three varieties of Wheat, with particular reference to the influence of unproductive tillers . J.agric.Sci.Cambridge 72 : 281-287 .

BROUWER R. 1965/1966 . Root growth of grasses and cereals . in : "Growth of Cereals and Grasses" . Proc.12th Easter School agric.Sci.Univ.Nottingham 153-166 .

- id- 1968 . Beziehung zwischen Spross- und Würzelwachstum . Angew.Bot. 41 :244-254 .

BROWN K.W. et al. 1966 . Shading inverted pyranometers and measurements of radiation reflected from an alfalfa crop . Water Ress.Res. 6 : 1782-1786 .

BROWN C.M. et WEIBEL R.O. 1957 . Border effects in winter Wheats and spring Oats tests . Agron.J. 49 : 382-384 .

BULLEY N.R. et TREGUNNA E.B. 1970 Photosynthesis and photorespiration rates at the CO_2 compensation point .Canad.J.Bot. 48 : 1271-1276 .

BUNTING A.H. et DREMAN D.S.H. 1966 . Some aspects of the morphology and physiology of cereals in the vegetation phase . in: Growth of cereals and grasses . Proc.12th Easter School agric. Sci.Univ.Nottingham .

CARR D.J. et WARDLAW I.F. 1965 . The supply of photosynthetic assimilates to grain from flag leaf and ear in Wheat . Austral. J.Biol.Sci. 18 : 711-719 .

CHAPMAN S.R., ALLARD R.W. et ADAMS J. 1969 . Effect of planting rate and genotypic frequency on Yield and Seed size in mixture of two Wheat varieties . Crop Sci. 9 : 575-576 .

CHARTIER Ph. et CHARTIER M. 1971 . Design of an air-conditioned assimilation chamber for detached leaves . Photosynthetica 5:74-75.

CHALBI N. 19 7 . a. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la luzerne .
b. Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la luzerne .
Ann.Amélior.Plantes 17 : 67-82 ; 119-158 .

CHAUSSAT R. 1970 . Ramification de l'épi de Blé sous l'effet de l'alimentation minérale et de traitements photopériodiques . C.R. Acad.Sci. Sér.D 270 : 86-89 .

CHONAN N. 1965-1966 . Studies of the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops .
I. The mesophyll structure of Wheat leaves at different levels of the shoot . Tohoku J.agric.Res. 16 :1-12 ;
II. Effects of shading on the mesophyll structure of the Wheat leaves (J.an) Proc.Crop Sci.Soc.Jap. 35 :78-82 .

CHOUDHURY M.A. 1969 . Studies on the morphological characteristics wich may influence mutual shading and utilization of sunlight by Rice plants . Résumé de thèse in Diss.Abstracts. Sér.B :29 : 448 .

CLAY R.E. et ALLARD R.W. 1969 . A comparison of the performances of homogeneous and heterogeneous Barley populations . Crop Sci. 9 : 407-412 .

COCHRAN W.G. et COX G. 1957 . Experimental designs . Wiley & Sons 611p.

COMBRES J.C.,BONHOMME R.,BALDY C.,GOILLOT C. et PARCEVAUX S.de 1970. Un pyranomètre linéaire destiné à la mesure du rayonnement sous couvert végétal . in :" Techniques d'étude des facteurs physiques de la Biosphère" INRA Ed. 59-70.

CRISWELL J.G. 1971. Physiological basis for variation of net photosynthesis in Oats leaves as affected by genotypes and sink-sources ratios . Résumé de thèse in Diss.Abstr.Internat. Sér.B 31 : 5116 .

CRUIZIAT P. 1972 . Contribution à l'étude des réserves en eau de la plante . Thèse 3e Cycle Biophysique Univ.Paris VI 82 pp.

DAVIDSON J.L. 1965 . Some effects of leaf area control on the yield of wheat . Austr l.J.agric.Res. 16 : 721-731.

DAY A.S. et INTALAP S. 1970 . Some effects of soil moisture stress on the growth of Wheat.Agron.J. 62 : 27-29 .

DEMARLY Y.,GUY P. et CHESNEAUX M.T. 1964 . Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes .Ann.amélior.Plantes 14 : 131-155 .

DEMKIN P.P. 1966 . /Importance économique de l'étude des mélanges variétaux de Blés tendres et durs / (en russe) Dokl.TSKhA 122 : 107-109 .

DIMITROV D.G. 1966 . / Etude des relations mutuelles entre Blés tendre et dur en culture mélangée /(Bulgare) Rastenicv.Nauki 3 : 43-53 .

DINOVA R. et POPOVA D. 1971. Using ^{14}C in the investigation of tiller and mainstem interrelationsships in Oats and Barley . Dokl.Akad.Sel'skokh.Nauk.Bolg. 4 : 317-322 .

DJAVAN CHIR A . 1971. Mise au point d'une chambre de transpiration et son application à l'étude de la régulation stomatique . Thèse Dr-Ing. Univ.Paris-Sud (Ronéotypée) 52 pp.

DONALD C.M. 1951-1954 . Competition among pasture plants . Austral.J.agric.Res. 2 : 355-375 ; 5 : 585-597 .

-id- 1958 . The interaction of competition for light and for nutrients . Austral.J.agric.Res. 8 : 421-435 .

-id- 1963 . Competition among crop and pasture plants . Adv. Agron. 15 : 1-118 .

-id- 1968 . The design of a Wheat ideotype . Third Intern. Wheat Genet.Symp.Canberra 377-387 .

DOODSON J.K. et al., 1964 . The distribution patterns of 14C assimilated by the third leaf of Wheat . J.Exper.Bot. 15:96-103 .

DOWNES R.W. 1970 . Effect of light intensity and leaf temperature on photosynthesis and transpiration of Wheat and Sorghum. Austral.J.Biol.Sci. 23 : 775-782 .

DOWNTON W.J.S. 1970 . Some interrelations of photosynthesis and photorespiration among species . Résumé de thèse in Diss. Abstr.Internat. Sér.B 31 : 79 .

DUDINSKII Ya.A. et NIKOLENKO T.A. 1970 Origin and development of stem and leaf articulations in Cereals . Dokl.Bot.Sci. 193/195 : 120-121 .

EAGLES C.F. 1972 . Competition for light and nutrients between natural populations of Dactylis glomerata L. J.appl.Ecol.9:141-151.

-id- et WILLIAMS D.H. 1971 . Competition between natural populations of Dactylis glomerata L. J.agric.Sci.Cambridge 77 : 187-193 .

EARLY H.L. et QUALSET C.O. 1971 . Complementary competition in cultivated Barley . Euphytica 20 : 400-409 .

ERVIO L.R. 1972 . Growth of weeds in cereal populations . J.agric.Soc.Finland 44 : 19-28 .

EVANS L.T. 1970 . The effect of light on plant growth, development and yield . In Colloque UNESCO Uppsala : Réponse des plantes aux facteurs du Climat . sous presse .

EVANS L.T. et DUNSTONE R.L. 1970 . Some physiological aspects of evolution in Wheat . Austral.J.biol.Sci. 23 :725-741.

EVANS L.T. et al., 1970 . The Phloem of the Wheat stem in relation to requirements for assimilates by the ear . Austral.J. biol.Sci. 23 : 743-752 .

EVANS L.T. et RAWSON H.M. 1970 . Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in Wheat . Austral.J.biol.Sci. 23 :245-254

FARIS D.G. et al.,1969 . Effect of photoperiod and temperature on seedling development of Olli and Vantage Barleys . Canad.J.Plant Sci. 49 : 139-147 .

FEEKES 1941 . Cité par KELLER C. et BAGGIOLINI M. 1954 . Les stades repères dans la végétation du Blé . Rev.Romande Agric. Vitic.Arboric. 10 : 17-20 .

FELIX L. 1966 . Compte rendu interne, Département d'amélioration des plantes de l'INRA .

FERGUSON H., COOPER C.S., BROWN J.H. et ESLICK R.F. 1972 . Effect of leaf color, chlorophyll concentration and temperature on photosynthesis Rate of isogenic Barley lines . Agron.J. 64 : 671-673 .

FERY R.L. 1971 . Crop response to population pressure . Résumé de thèse in Dissert.Abstr.internat. Sér.B 31 : 4429-4430 .

FISCHER R.A. 1970 . The effect of water stress at various stages of development on yield processes in Wheat . In Colloque UNESCO UPPSALA : Réponse des plantes aux facteurs du Climat.Sous presse.

FOCK H. et KROTKOV G. 1969 . Relation between photorespiration and glycolate oxidase activity in Sunflower and Red kidney Bean leaves . Canad.J.Bot. 47 : 237-240 .

FREY K.J. et MALDONADO U. 1967 . Relative productivityof homogeneous and heterogeneous Oats cultivars in optimum and suboptimum environments Crop Sci. 7 : 532-535 .

FRIEND D.J.C. 1969 . Net assimilation rate of Wheat as affected by light and temperature . Canad.J.Bot. 47 :1781-1787.

FRIEND D.J.C. 1965 . Ear length and spikelet number of Wheat grown at different temperature and light intensities . Canad.J. Bot. 43 : 345-353 .

FRIEND D.J.C. et POMEROY M.E. 1970 . Changes in cell size and number associated with the effects of light intensity and temperature on the leaf morphology of Wheat . Canad.J. Bot. 48 : 85-89 .

FRIEND D.J.C. et al.,1963 . The effect of light intensity and temperature on floral initiation and inflorescence development of Marquis Wheat . Canad.J.Bot. 41 : 1663-1674 .

FRIEND D.J.C., NELSON V.A. et FISHER J.E. 1962 . The rate of dry weight accumulation in Marquis wheat, as affected by temperature and light intensity . Canad.J.Bot. 40 : 939-955.

FUCHS H. et al.,1971 . Diurnal variations of the visible and near infra-red reflectance of a Wheat crop . IsraëlJ.Crop Sci. (sous presse).

GAASTRA P. 1959 . Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and respiration in detached leaves of Soybean . Plant Physiol. 41 : 422-427.

GAJIC D. 1966 . The stimulation of Wheat and the inhibition of Corn-cockle in mixed population as a result of the allantoin effect from the corn-cockle seed . 5th. Yougosl.Symp.Res. Wheat : 625-638 .

GESLIN H. 1944 . Etude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat . Contribution à l'étude du climat du Blé . Thèse Doctorat d'Etat. Université de Paris 116 pp.

GESLIN H. et VERNET A . 1952 . Maturation duBlé et climat.Ann.INRA Sér.B 253-256 .

GOLDSWORTHY A. 1970 . Photorespiration . Bot.Rev. 36 : 321-340 .

GOMEZ K.A. et DATTA S.K. de 1971 . Border effects in rice experimental plots . Unplanted borders . Exper.Agric. 7:87-92.

GOURNAY X. de 1963 . La lutte contre le vulpin des champs (Alopecurus myosuroides Huds.) dans les cultures de Blé d'hiver . Ann.Physiol.végét. 5 : 229- 247 .

GRADCHANINOVA O.D. 1970 . / Aspect structural spécifique des glumes de différentes espèces de Triticum / (en russe) Bot.Zh. 55 : 1823-1829 .

GRADCHANINOVA O.D. 1967 . / Quelques variations morphologiques et anatomiques des organes végétatifs du Blé selon la densité de peuplement/ (en russe) . Sbor.Tr.Aspir.Molod.Nauk. Sotrun 8 : 41-46 .

GRAFIUS J.E. 1966 . Rate of change of lodging resistance, yield and test weight in varietal mixtures of Oats . Crop Sci. 6:379-370.

GREEN J.T., FINKNER V.C. et DUNCAN W.G. 1971 . Effect of seasonal timing of competition on grain yield components of Winter Barley . Agron. J. 63 : 469-472 .

GRIGNAC P. 1965 . Contribution à l'étude de Triticum durum Desf. Thèse de Doctorat d'état . Univ.Toulouse. INRA 152 pp.

GRUNDBACHER F.J. 1963 . The physiological function of the ear awn . Bot.Rev. 29 : 366-381 .

GOEDEWAAGEN M.A.J. et SCHUURMAN J.J. 1950 . Les racines des plantes cultivées et des prairies, source de matière organique dans le sol . C.R. 4è Congrès Intern.Sci.Sol Amsterdam Vol. II 28-31 .

HALL W.E. 1970 . Crown and tiller formation in Wheat and Barley . (Résumé de thèse) Diss.Abstr.Internat. Sér.B 31 : 992 .

HALLAIRE M. 1964 . Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement . in : "L'eau et la production végétale" INRA Ed. 27-62 .

HALLAIRE M. et FELIX L. 1968 . Présentation du dispositif expérimental irrigable de La Minière . C.R. Acad.Agric.France 54:511-514.

HALSE N.J. et WEIR R.N. 1970 . Effects of vernalisation, photoperiod and temperature on phenological development and spikelet number of australian Wheats . Austral.J.agric.Res.21:383-393.

HANSEN G.K. 1971 . Photosynthesis, transpiration and diffusion resistance in relation to water potential in leaves during water stress .Acta Agric.Scandin. 21 : 163-171.

HARTMANN R.W. et ALLARD R.W. 1964 . Effect of nutrient and soil moisture levels on competition ability in Barley .Crop Sci. 4 : 424-426 .

HATCH M.D. et SLACK C.R. 1970. Photosynthetic CO2 fixation pathways. Annu.Rev.Plant Physiol. 21 : 141-162 .

HEATH O.V.S. et RUSSELL . 1954 . Studies in stomata behavior . VI. An investigation of the light response of Wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll . J. exper.Bot. 5 : 1-15 & 269-292 .

HENIN S. et al. 1969 . Le profil cultural. Masson & Cie 332 pp.

HERCHEL P. 1970. The intensity of Barley photosynthesis under defined conditions . Res.Project Bab . Prog.Rep. 1. 105-109 .

HEW C.S. et al., 1969 . Determination of the rate of CO2 evolution by green leaves in light . Plant physiol. 44 :662-670.

HEYNES E.G. et SIDDIG M.A. 1965 . Intracultivaral variation in hard winter Wheat . Agron. J. 57 : 621-624 .

HILLIARD J.H. et WEST S.H. 1971 . The association of chloroplast peripheral reticulum with low photorespiration rates in photorespiring plant species . Planta 99 : 352-356 .

HODANOVA D. 1967 . Development and structure of foliage in Wheat stands of different densities . Biol.Plant. 9 : 424-438 .

HOFSTRA G. et HESKETH J.D. 1969 . The effect of temperature on stomatal aperture in different species . Canad.J.Bot.47:1307-1310

HULSENBERGER C. 1968 . / Light-ecological experiments in the competition of two winter Wheat varieties /(all.anglais) Z.Acker-ü.Pflanzenbau 127 : 114-124 .

HURD E.A. 1968 . Growth of roots of seven varieties of spring Wheat at high and low moisture levels . Agron.J. 60 : 201-205.

IDRIS H. et MILTHORPE F.L. 1965 . Light and nutrient supplies in the competition between Barley and Charlock .OEcol.plant.1:143-164.

INO Y. 1970 . The effect of fluctuating light on photosynthesis . in :"Photosynthesis and utilization of solar energy" Level III experiments . Tokyo 68-69 .

JACKSON W.A. et VOLK R.J. 1970. Photorespiration. Annu.Rev.Plant. Physiol. 21 : 385-432 .

JACQUARD P. 1968 . Etude des relations sociales dans les peuplements végétaux : cas particulier de quelques graminées et légumineuses pluriannuelles . Thèse Doctorat d'Etat.Univ. Montpellier 173 pp.

JACQUARD P. 1972 . Effets de groupe dans les peuplements végétaux fourragers : bilan des travaux et directions de travail. (Polygraphié) C.E.P.E. Montpellier 48 pp.

JENNINGS P.R. et AQUINO R.C. 1968 . Studies on competition in rice. III. The mechanism of competition among phenotypes . Evolution 22 : 529-542 .

JENSEN N.F. 1965 . Multiline superiority in cereals. Crop Sci.5:566-568.

JENSEN N.F. et NITTLER L.W. 1971. Varietal differences among Barley seedlings grown with various nutrient solutions . Agron. J. 63 : 714-717 .

JENSEN N.F. et FEDERER W.T. 1965 . Competing ability in Wheat . Crop Sci. 5 :449-452 .

-id- et -id- 1964. Adjacent row competition in Wheat. Crop Sci. 4 : 641-645 .

JONARD P. 1964 . Etude comparative de la croissance de deux variétés de Blé tendre .Ann.Amélior.Plantes 14 :101-129.

JONARD P. 1962 . Evolution de la matière sèche de la plante de Blé tendre au cours de la période de formation du grain . Eucarpia, 3è Congrès Assoc.Europ.Amélior.Plantes 61-64 .

JONARD P., KOLLER J. et VINCENT A . 1952 . Evolution de la tige et de l'épi chez la variété de Blé V 27 au cours de la période de reproduction . Ann.Amélior.Plantes 2 :31-54 .

KAUL R. et CROWLE W.L. 1971 . Relations between water status, leaf temperature, stomatal aperture, and productivity of some Wheat varieties .Z.Pflanzenzücht. 65 : 233-243 .

KHAN M.A. et TSUNODA S. 1970 a. Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characteristics among cultivated Wheat species and its wild relatives . Jap.J.Breed.20:133-140

-id- et -id- 1970 b. Leaf photosynthesis and transpiration under different levels of air flow rate and light intensity in cultivated Wheat species and its wild relatives . Jap.J.Breeding. 20 : 305-314 .

-id- et -id- 1970 c. Differences in leaf photosynthesis and leaf transpiration rates among six commercial Wheat varieties of West Pakistan . Jap.J. Breedng 20 :344-350.

-id- et -id- 1970 d. Growth analysis of cultivated Wheat species and their wild relatives with special reference to dry matter distribution among different plant organs and to leaf area expansion . Tohoku J.agric.Res. 21:47-59.

-id- et -id- 1970 e. Classification of wild and cultivated Wheats strains based on their leaf structure . Tohoku J.agric.res. 21 : 118-125 .

-id- et -id- 1971 . Comparative leaf anatomy of cultivated Wheats and wild relatives with reference to their leaf photosynthesis rates . Jap.J.Breedg. 21: 143-150.

KHISAMUTDINOVA V.I. et VASIL'EVA I.M. 1970 . Changes in respiration energetics of winter Wheat tillering nodes during hardening . Sov.Plant Physiol. 17 : 746-750 .

KING R.W. et al., 1967 . Effect of assimilate utilization of photosynthetic rate in Wheat . Planta 77 : 261 .

KIRA T. et al., 1953 à 1957 . Intraspecific competition among higher plants . J.Polytechn.Osaka : I D4 : 1-16 ; II D5: 1-17 ; III : D7 : 1-14 ; IX : D8 : 161-178 .

KOCH W. et RADEMACHER B. 1966-1967 . Untersuchungen zur Konkurrenzwirkung von Kulturpflanzen ü.Unkräutern aufeinander .
I. Absolute und relative Entwicklung von Getreide und einigen Unkrautarten .
II. Schadwirkung von Samenunkräutern auf Getreide .
Weed Research 6 : 243-253 ; 7:22-28 .

KOLDERUP F. 1970 . Effect of temperature and daylength on seed setting in some varieties of common spring Wheat . Meld.Norges Landsrukshogsk. 49: 10 pp.

KOROVIN A.I. et KHUCHILIN L.I. 1969 . / The development and productivity of spring Wheat after the cooling of soil at the zones of the tillering node and root tips/ (en russe). Selskokh. Biol. 4 : 236-240 .

KULAEVA O.N. et KLYACHKO N.L. 1967 . Action of puromycin on protein synthesis in leaves of different ages . Dokl.Bot.Sci. 174/175 105-108 .

KUTSCHERA L. 1960 Würzelatlas . DLG Verlag GMBH 574 pp.

LAST F.T. 1963 . Metabolism of Barley inoculated with Erosiphe graminis Merat . Ann.Bot. 27 : 685-691 .

LAWRENCE T. 1970 . Effect of a Wheat companion crop on the seed and dry matter yield of Crested-wheatgrass .Canad.J.Plant Sci. 50 : 81-86 .

-id- 1967 . Effect of a Wheat companion crop on the seed yield of Russian wild ryegrass . Canad.J.Plant Sci. 47:585-592 .

LEFORT G. et SEBILLOTTE M. 1968 . Action du sol sur une culture de Blé d'hiver en fonction du micro-relief et de la fertilisation . Ann.Agron. 19 : 685-697 .

LENKOV L. 1969 . /Rapports réciproques entre l'Orge et le Blé en semis mixte/ (en russe) Dokl.Akad.Selskokh.Nauk Bolg. 2 :99-104 .

LEOPOLD A.C. 1963 . Kinins and the regulation of leaf senescence . in :"Régulateurs naturels de la croissance" Coll.CNRS 123 : 705-718 .

LUCAS D. et ASANA R.D. 1968 . Effect of defoliation on the growth and yield of Wheat . Physiol.Plant. 21 : 1217-1223 .

LUPTON F.G.H. 1966 . Translocation of photosynthetic assimilates in Wheat . Ann.appl.Biol. 57 : 355-364 .

McCREE K.J. et LOOMIS R.S. 1969 . Photosynthesis in fluctuating light Ecology 50 : 422-428 .

McELGUNN J.D. et HARRISSON T. 1970 . Formation, elongation and longevity of Barley root hairs . Agron.J. 61 :79-81 .

McGOWAN A.A. 1971 . The growth of subterranean clover established with Barley (Résumé de thèse) Diss.Abstr.Internat. Sér.B 31 : 7036-7037 .

MCNEAL F.H. et al. 1969 . A gronomic and quality characteristics of awned and awnlessed populations of spring Wheat . Crop Sci. 9 : 333-335 .

MAERTENS Cl. 1970 . Influence des conditions de milieu sur l'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les systèmes radiculaires de quelques graminées cultivées . Thèse Doctorat d'Etat Univ.Toulouse 161 pp.

MALOFEEV V.M. et al.,1971. / Activité photosynthétique des pousses de Blé d'automne pendant l'automne/ (en russe) Dokl. TSKhA 162 : 226-231 .

MARCELLOS H. et SINGLE W.V. 1971 . Quantitative response of Wheat to photoperiod and temperature in the field . Austral.J. agric.Res. 22 : 343-357 .

MARENKOV A .Y. et al.,1971 . / Effet de la nutrition minérale sur la modification des propriétés xéromorphiques des feuilles de Blé d'hiver / (en russe) Fiziol.Rasten. 18:135-141.

MASSANTINI F. 1969 . / Compétition pour la lumière et les éléments nutritifs dans une prairie mixte : luzerne-dactyle /(italien). Univ.Stud.Pisa Publ.173 130-142 .

MEAD D.R. 1963 . Measurement of competition between individual plants in a population . J.Ecol. 56 : 35-45 .

MEHROTRA O.N. et ALI Sh.A. 1970 . Studies on mixed cropping of Barley and Gram . Indian J.Agron. 15 : 277-280 .

MEIDNER H. 1970 . Light compensation points and photorespiration . Nature 228 : 1349 .

MESSERSMITH C.G. 1971 . Wild Buckwheat competition in Wheat .(Résumé de Thèse) Dissert.Abstr.internat. Sér.B 31 : 4453 .

METCALF E.L. et al.,1970 . Relationships between crown moisture content and killing temperature for three Wheat and three Barley cultivars . Crop Sci. 10 : 362-365 .

MONTEITH J.L. 1959 . Solarimeter for field use.J.Sci.Instr. 36:341-346.

NATR L. 1972 . Influence of mineral nutrients on photosynthesis of higher plants . Photosynthetica 6 : 80-99.

-d- 1971. The effect of fusicoccin on gas exchange of detached Barley leaves . Photosynthetica 5 : 195-199 .

-id- 1967 . Time course of photosynthesis, and maximum figures for the accumulation of assimilates in Barley leaf segments. Photosynthetica 3 : 120-126 .

-id- 1963 ./Différences variétales dans la photosynthèse du Blé d'hiver/ (tchèque) Rostl.Vyr. 10 : 5-10 .

NEALES T.F. et INCOLL L.D. 1968 . The control of leaf photosynthetic rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis . Bot.Rev. 34 : 107-125 .

NGUYEN VAN J. 1969 . Structure, sensibitité et modalités d'action des caractères d'agressivité . Ann.Amélior.Plantes 19:391-403.

-id- 1970. Etude d'un caractère d'agessivité chez les graminées : la précocité de la montaison . Ann.Amélior.Plantes 20 : 345-361 .

NICHOLLS P.B. et MAY L.H. 1963 . Studies on the growth of the Barley apex . I. Interrelationships between primordium formation, apex length and spikelet development .Austral.J. Biol.Sci. 16 : 561-571.

NORMAN J.M., MILLER E.E. et TANNER C.B. 1971 . Light intensity and sunfleck size distribution in plant canopies . Agron.J. 63: 743-748 .

OSMAN A .M. et MILTHORPE F.L. 1971 . Photosynthesis of Wheat leaves in relation to age, illuminance and nutrient supply . Photosynthetica 5 : 55-70 .

PAPROCKI S. et MAJKOVSKI K. 1969 . / Growing of pea alone and in mixture with cereals and White mustard/ (Polonais) Zesz.Nauk. wyszs.Szk.Roln.Olsztyn 25 : 1001-1015 .

PARCEVAUX S.de 1969 . Importance du couvert végétal dans ses relations hydriques avec l'environnement . Fourrages (38) 20-30 .

PARCEVAUX S. de et GREBET Ph. 1970 . Utilisation d'un appareil à aspiration pour la mesure de la surface foliaire . In " Techniques d'étude des facteurs physiques de la Biosphère" INRA Ed. 507-511 .

PAVLOV P.1970 . Interdependance between the individual tillers of Wheat. Dokl.Akad.Selskokh.Nauk Bolg. 3 : 137-143 .

PAVLYCHENKO T.K. 1937 . Quantitative study of the entire root system of weed and crop plants under field conditions . Ecology 18 : 62-79 .

PEARCE R.B. 1967 . Photosynthesis in plant communities and individual leaves as influenced by leaf angle, leaf area index and leaf age . (Résumé de thèse) Diss.Abstr. Sér.B 27:3759.

PEARCE R.B. et al.,1967 . Net photosynthesis of Barley seedlings as influenced by leaf area index . Crop Sci. 7 :545-546 .

PENDLETON J.W. 1957 . Fall seed alfalfa with winter Wheat ? Agron.J. 49 : 567-568 .

PERCIVAL J. 1921 . The Wheat plant . A monograph. Duckworth & Co London.

PETROV G. 1968 ./On mixed crops of Barley and Wheat/. Rastenicv Nauki 5 : 23-32 .

PETROVA A. 1970 ./ Recherche de mélanges synthétiques de lignées dans une variété de Blé d'hiver/(tchèque) Genet.Slecht.6:131-136.

PINTHUS M.J. 1969 . Tillering and coronal root formation in some common and durum Wheat varieties . Crop Sci. 9 : 267-272 .

-id- 1967 . Spread of the root system as indicator for evaluating lodging resistance of Wheat . Crop Sci. 7 : 107-111 .

PINTHUS M.J. et ESHEL Y. 1962 . Observations on the development of root systems of so e Wheat varieties .Israel J.Agric.Res.12:13-20.

PLANCHON C. 1968 . Activité photosynthétique de la dernière feuille et rendement en grain chez le Blé tendre. C.R.Acad.Sci. Sér.D 265 : 123-125 .

-id- 1969 . Activité photosynthétique et rendement chez le Blé tendre . 5e Congrès Eucarpia, Milan. Genet.Agr. 23:485-490.

PLANCHON C, 1971 . Relation entre l'assimilation chlorophyllienne nette la teneur en chlorophylle a et la température chez le Blé tendre . C.R.Acad.Sci. Sér.D 272 : 68-71 .

PLHAK F. et al., 1965 . /Influence mutuelle de l'Orge et de l'Avoine semés en mélange/(Tchèque) Rostl.vyr. 11 :657-668 .

PRISTUPA N.A. 1964 . Redistribution of radioactive assimilates in leaf tissues of cereals . Soviet plant physiology .11:38-42 .

PUCKRIDGE D.W. 1972 . Photosynthesis of Wheat under field conditions. V. The effect of solar elevation on the distribution of photosynthetic activity within the crop canopy . Austral.J. agric.Res. 23 : 397-404 .

- id - 1967 . Competition for light and its effects on leaf and spikelet development of Wheat plants . Austral.J.agric.Res. 19 : 191-201 .

-id- et DONALD C.M. 1967 . Competition among Wheat plants sown at a wide range of densities . Austral.J.agric.Res. 18 : 193-211 .

RASMUSSON D.C. 1968 . Yield and suitability of Yield of Barley populations . Crop Sci. 8 : 600-602 .

RASTOGI V.K. et SINGH S.P. 1969 . A note oneffect of defoliation on seed yield in durum Wheat . Indian J.Agron. 14: 241-242.

RAWSON H.M. et EVANS L.T. 1971 . The contribution of stem reserves to grain development in a range of Wheat cultivars of different heights . Austral.J.agric.Res. 22 : 851-863 .

RAWSON H.M. et HOFSTRA G. 1969 . Translocation and remobilisation of ^{14}C assimilates at different stages by each leaf of the Wheat plant . Austral.J.biol.Sci. 22 :321-331 .

RAZORIONOV T.A. et NILOVSKAYA N.T. 1971. /Dark respiration of some vegetable plants related to their taxonomy and age /(russe) Fiziol.Rast. 18 : 501-506 .

RIDLEY E.J. et TODD G.W. 1971 . Anatomical changes in the shoot tip of Wheat after exposure to drought stress. Crop Sci.11:471-474.

SACHS J. von 1883 . Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsfähigkeit der Blätter . Arb.Bot.Inst.Würzburg 3 :1-33 .

SAKAI K.I. 1961 . Competitive ability in plants : its inheritance and some related problems.Symp.Soc.Exper.Biol. 15:245-263 .

SANTHIRASEGARAM K. et BLACK J.N. 1967/1968 .
I. Competition between Wheat and undersown pasture in the year of sowing and the effect of undersowing on the yield of pasture in the following year . J.brit.Grassl.Soc.22:239-244.
II. The distribution of leaf area and light intensity within Wheat crops differing in row direction, row spacing and rate of sowing : A contribution to the study of undersowing pasture with cereals. J.brit.Grassl.Soc. 23 : . 1-12.
III. The relationships between light beneath Wheat crops and growth of undersown clover .J.Brit.Grassl.Soc.23:234-239

SCHEIBE A. et ELLERMANN H. 1967 ./Sur l'influence de la lumière et de la température sur le tallage des céréales de printemps/(allemand). Z.Acker-u.Pflanzenbau . 126 :197-228 .

SCHOCH P.G. 1969 . Dynamique de la croissance des feuilles du piment . Thèse 3e Cycle Université Marseille-Luminy . Polygraphiée. INRA-CRASE-Avignon . 23 pp.

SCHOCH P.G. et SANTOS-CANDELARIO L. 1970 . Croissance des feuilles de Vigna sinensis . Bilan individuel de la productivité foliaire lors des phases diurne et nocturne . OEcol.Plant. sous presse.

SCOTT-RUSSELL R. et SANDERSON J. 1967 . Nutrient uptake by different parts of the intact roots of plants . J.experim.Bot.18:491-508.

SETLIK I.,BARTOS J. et KUBIN S. 1960. Photosynthesis in leaf discs as a measure of photosynthetic capacity in crop plants , Biol.Plant. 2 : 292-307 .

SLATYER R.O. 1970 . The effect of internal water status on plant growth development and yield . In "Colloque UNESCO UPPSALA : réponse des plantes aux facteurs du climat . sous presse .

SMITH O.D. 1970 . Intergenotypic competition among five varieties of spring Oats. (Résumé de thèse) Diss.Abstr.Internat. Sér.B 31 : 1018-1019 .

SPIROVA M. 1970 . /On the flowering of several Wheat species/. (Bulgare) Genet.Selekcija 3 : 259-269 .

STOSKOPF N.C. 1967 . Yield performance of upright leaved selections of Winter Wheat in narrow-row spacing .Canad.J.Plant.Sci. 47 : 597-601.

STOY V. 1966 . Photosynthetic production after ear emergence as yield limiting factor in the culture of Cereals. Acta Agr. Scandinav. Suppl.16:170-182 .

-id- 1965 . Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring Wheat in relation to Yield . Physiol.Plant. Suppl.IV . 125 pp.

-id- 1963 . The translocation of ^{14}C-labelled photosynthetic products from the leaf to the ear of Wheat . Physiol.Plant. 16 : 851-866 .

STREBEYKO P. et al., 1967 . /The rate of growth of spring Wheat as related to its yields/(polonais) Hodowla Rosl.Aklim.Nasien. 11 : 625-636 .

-id- 1963 . Dynamics of growth and development in spring Wheat . Physiol.Plant 16 : 359-367 .

-id- 1961 . /Mesures de la croissance des céréales dans les conditions naturelles/(polonais). Pom.Wzpostu.Zbor.War.Polow. Rocs.Nauk.Rolnicz. Sér.D 90 : 1-20 .

STRIEGL M. 1971 . /On the cultivation of interspecific mixtures of spring cereals/ (tchèque) Rostl.Vyr. 17 : 827-837 .

SUNESON C. 1949 . Survival of four Barley varieties in a mixture . Agron.J. 41 : 459-461.

SUNESON C.A. et STEVENS H. 1953 . Studies with bulked hybrid populations of Barley . U.S.Dept.Agric. Tech.Bull. 1067 .14 pp.

-id- et WIEBE G.A. 1942 . Survival of Barley and Wheat varieties in mixtures . J.amer.Soc.Agron. 34 : 1052-1056 .

SVEC L.V. 1970 . Respiratory activity and chemical composition of winter Barley seedlings grown in controlled and field environment . (Résumé de thèse) Diss.Abstr.Internat. Sér.B 31 : 1658 .

SYBANENKOV K.Zh. 1966 . /Comparative data on the rate of photosynthesis and transpiration of different organs in awned and awnless forms of Wheat/ (russe) Bot.Zh. 51 :1628-1632 .

SYME J.R. et BREMER P.M. 1968 . Growth and yield of pure and mixed crops of Oats and Barley . J. appl.Ecol. 5 : 659-674 .

SZEICZ G. 1964 . Tube solarimeter to measure radiation among plants. J.appl.Ecol. 1 : 169-174 .

-id- 1969 . Radiation transmission and foliage area profiles in crops . Mimeographed . Rothampsted.Expt.Sta. 37 p.

TAKANO Y. et TSUNODA S. 1971 . Curvilinear regression of the leaf photosynthesis rate on leaf nitrogen content among strains of Oryza species . Jap.J.Breedg 21 : 69-76 .

TANTON T.W. et CROWDY S.H. 1972 . Water pathways in Higher plants . II. Water pathways in roots . III. The transpiration stream within leaves . J.experim.Bot. 23 : 600-624 .

TAVCAR A. et KENDELIC V. 1969 . Development of roots in 14-day-old Wheat plants in relation to some useful characters of the adult plants . Contemp.Agric. 17 : 52-58 (11-12).

TEARE I.D. et PETERSON G.J. 1971 . Surface area of chlorophyll-containing tissue on the inflorescence of Triticum aestivum L. Crop Sci. 11 : 627-628 .

TEARE I.D. et al., 1971 . Size and frequency of stomata in cultivars of Triticum aestivum L. and other Triticum species. Crop Sci. 11 : 496-498 .

THORNE G.N. 1965 . Photosynthesis of ears and flag leaves of Wheat and Barley . Ann.Bot. 29 : 317-329 .

THORNE G.N. 1962 . Survival of tillers and distribution of dry matter between ear and shoot of Barley varieties . Ann.Bot. (London) 26 : 37-54 .

THORNE G.N. et BLACKLOCK J.C. 1971 . Effect of plant density and nitrogen fertilizer on growth and yield of short varieties of Wheat derived from Norin-10 . Ann.Appl.Biol. 68 : 93-111.

TREHARNE K.J. et al.,1968 . Growth responde of Orchardgrass to different light and temperature environments .Crop Sci. 8:441-445.

TROUGHTON A. 1971. The relationships between the relative growth rates of the Shoot system, number of tillers and mean tiller size in Lolium perenne . Ann appl.Biol. 68 : 193-202 .

-id- 1962. The roots of temperate cereals (Wheat,Barley,Oats and Rye). Commw.Bur.Pastures and Field crops,Hurley 91 pp.

TRUNOVA A. 1970 . Sugar accumulation in chloroplasts of Winter Wheat plants during hardening . Soviet plant Physiol. 17:751-754.

TUYET-HOA T.T. 1970 . Remarques sur la lemme du Triticum aestivum L. Bull.Soc.Bot.France 117 : 37-48 .

TSYLBUKO V.S. 1962 ./Diurnal variation of the content of assimilation products in the leaves of long day and short day plants/. Fiziol.Rast. 9 : 567-574 . (en russe)

ULMANN L. 1966 . / Etude des rapports interspécifiques des céréales cultivées dans les cultures en mélange/.(tchèque) Rostl. Vyr. 13 : 61-68 .

VAN ELDEREN E., VAN HOVEN S.P.J.H. et KROEZE G.H. 1972 . Short wave radiation in a Wheat crop during the harvest period . J.agric.Engng.Res. 17 : 94-98 .

VARLET-GRANCHER Cl. et BONHOMME R. 1971 . Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de Maïs : III. Composition spectrale de la lumière dans la culture . Ann.Agron. 22 : 515-525 .

VINCENT A . 1971 . Régulation du métabolisme par le système phytochrome-ascorbique . in : Congrès EUCARPIA . Dijon-1970. Section Céréales : 11-81 .

VINCENT A . et GOUJON C. 1964 . Résistance au froid chez le Blé . Association entre vernalisation et résistance par endurcissement . Ann.Amélior.Plantes 14 : 39-56 .

VIRGIN H.I. 1956 . Light-induced stomata movements in Wheat leaves recorded as transpiration . Experiments with Corona-hygrometer . Physiol.plant. 9 : 280-303 .

VOORHEES W.B. et al.,1971 . Some effects of aggregate structure heterogeneity on root growth . Soil Sci.Amer.Proc. 35 : 638-643 .

VRKOC F. 1972 . /Effet de quelques facteurs sur l'infestation par les mauvaises herbes de cultures d'Orges de printemps /(tchèque) Rostl.Vyr. 18 : 209-218 .

WALPOLE P.R. et MORGAN D.G. 1971 . Acceleration of senescence induced in Wheat by light . Nature 230 : 190-192 .

WALTER J. 1971 . / Influence de la concurrence de mauvaises herbes (Alopecurus myosuroides, et Apera spica-venti) et de l'utilisation d'herbicides (dérivés d'urée et de triazine) sur le Blé d'automne, et dissémination de ces deux mauvaises herbes en République Fédérale d'Allemagne/(Allemand) Thèse, Université Hohenheim . 75 pp.

WARDLAW I.F. 1972 . Temperature and the translocation of photosynthate through the leaf of Lolium temulentum .Planta 104:18-34.

-id- 1968 . The control and patterns of movement of carbohydrates in plants . Bot.Rev. 34 : 79-105 .

-id- 1967 . The effect of water-stress on translocation in relation to photosynthesis and growth . I. Effect during grain development in Wheat . Austr.J.Biol.Sci. 20:25-36.

-id- 1963 . Translocation of photosynthetic assimilates . CSIRO Plant Industry Ann.Rep. 1963/1964 : 100 .

-id- et PORTER H.K. 1967 . The redistribution of stem sugars in Wheat during grain development . Austral.J.biol.Sci. 20 : 309-318 .

WATANABE H. et YOSHIDA S. 1970 . Effects of nitrogen, phosphorus and potassium on photophosphorylation in Rice in relation to the photosynthetic rate of single leaves . Soil Sci.Plant Nutrit. 16 : 163-166 .

WATSON D.J. et al.,1963 . Analysis of growth and yield of winter and spring Wheats . Ann.Bot. 27 : 1-22 .

WATSON D.J. et FRENCH S.A.W. 1971 . Interference between rows and between plants within rows of a Wheat crop, and its effects on growth and yield of differently spaced rows . J.appl.Ecol. 8 : 421-445 .

WELBANK P.J. et al. 1966 . Dependance of yields of Wheat varieties on their leaf area duration . Ann.Bot. 30 :291-299 .

WHITTINGTON W.J. (Ed.) 1968 . Root growth . Proc. 15th Easter School agric.Sci.Nottingham . Butterworth London 1969 450 pp.

WILKINSON S.R. et GROSS C.F. 1964 . Competition for light, soil moisture and nutrients during ladino clover establishment in orchard-grass-sod . Agron.J. 56 : 389-392 .

WILLIAMS E.D. 1969 . Effects of time of sowing of spring Wheat and defoliation of Agropyron repens on competition between them. Weed Res. 9 : 241-250 .

-id- 1970 . Studies on the growth of seedlings of Agropyron repens and Agrostis gigantea . Weed Res. 10 : 321-330 .

-id- 1970 . Effects of decreasing the light intensity on the growth of Agropyron repens in the field .Weed Res.10:360-366.

WILLIAMS R.F. 1960 . The physiology of growth in the Wheat plant . I. Seedling growth and the patterns of growth at the shoot apex . Austral.J.biol.Sci. 13 : 401-428 .

-id- & RIJVEN A .H.G.C.1965 . II. The dynamic of leaf growth . Austral.J.biol.Sci. 18 : 721-743 .

-id- 1966 . III. Growth of the primary shoot and inflorescence . Austral.J.biol.Sci. 19 : 949-966 .

-id- & WILLIAMS C.N. 1968 . IV . Effects of daylength and light-energy level . Austral.J.biol.Sci. 21 : 835-854 .

WILSON D. 1970 . Starch and apparent rate of photosynthesis of leaves of Lolium perenne grown at different temperatures . Planta 91 : 274-278 .

WILSON G.L. 1966 . Studies on the expansion of the leaf surface . V. Cell division and expansion in a developing leaf as influenced by light and upper leaves . J.exper.Bot.17:440-451.

X. 1971 . Bulletin des variétés:céréales. INRA-SEI Bulletin 47 .

ZADONTSEV A.I. et al. 1970 . Ontogenic changes in the formation of the root system of Winter Wheat. Sov.Plant.Physiol.17:87-90.

ZEIDAN E.M. 1970. /Etudes sur la croissance, le développement et le rendement du Blé, de l'orge et de l'avoine/(allemand)Thèse Institut Agronomique de Bonn . 129 pp.