

Institut National de la
Recherche Agronomique
INRA France

Université des Sciences
Agronomiques
Bucarest Roumanie

ORSAY

N° D'ORDRE : 4926

**UNIVERSITE DE PARIS-SUD
U.F.R. SCIENTIFIQUE D'ORSAY**

THESE

présentée

pour obtenir

MINISTERE DE L'AGRICULTURE
I.N.R.A. - Site AGROPARC
Unité de Bioclimatologie
Domaine Saint-Paul
84914 AVIGNON CEDEX 9
FRANCE

Le GRADE de DOCTEUR EN SCIENCES
DE L'UNIVERSITE PARIS XI ORSAY
PAR

BIBLIOTHÈQUE

8 OCT. 1997

Mme **Gabriela SONOHAT POPA**

SUJET:

**ANALYSE DES VARIATIONS DE STRUCTURE AERIENNE DE
PEUPELEMENTS DE MAÏS DANS DIFFERENTES CONDITIONS
DE COMPETITION INTRASPECIFIQUE**

Soutenue le 22 septembre 1997 devant la Commission d'examen:

M. Bernard SAUGIER	Professeur, Université Paris-Sud	Président
M. Gilles LEMAIRE	Directeur de Recherches, INRA	Rapporteur
M. Pierre SIBAND	Directeur de Recherches, CIRAD	Rapporteur
M. Maurice DERIEUX	Directeur de Recherches, INRA	Examineur
M. Raymond BONHOMME	Directeur de Recherches, INRA	Directeur de thèse

Institut National de la
Recherche Agronomique
INRA France

Université des Sciences
Agronomiques
Bucarest Roumanie

ORSAY

N° D'ORDRE : 4926

**UNIVERSITE DE PARIS-SUD
U.F.R. SCIENTIFIQUE D'ORSAY**

THESE
présentée
pour obtenir

MINISTERE DE L'AGRICULTURE
I.N.R.A. - Site AGROPARC
Unité de Bioclimatologie
Domaine Saint-Paul
84914 AVIGNON CEDEX 9
FRANCE

BIBLIOTHÈQUE
Bi TH21

Le GRADE de DOCTEUR EN SCIENCES

DE L'UNIVERSITE PARIS XI ORSAY

8 OCT. 1997

PAR

Mme Gabriela SONOHAT POPA

SUJET:

**ANALYSE DES VARIATIONS DE STRUCTURE AERIENNE DE
PEUPELEMENTS DE MAÏS DANS DIFFERENTES CONDITIONS
DE COMPETITION INTRASPECIFIQUE**

Soutenue le 22 septembre 1997 devant la Commission d'examen:

M. Bernard SAUGIER
M. Gilles LEMAIRE
M. Pierre SIBAND
M. Maurice DERIEUX
M. Raymond BONHOMME

Professeur, Université Paris-Sud
Directeur de Recherches, INRA
Directeur de Recherches, CIRAD
Directeur de Recherches, INRA
Directeur de Recherches, INRA

Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Directeur de thèse

Remerciements

Je remercie avec reconnaissance M. Raymond BONHOMME, Directeur de thèse, pour son appui soutenu et son aide efficace tout au long de la réalisation de ce travail.

M. Bernard SAUGIER a suivi le travail et accepté d'être le président du jury de thèse. Egalement, MM Maurice DERIEUX, Gilles LEMAIRE, et Pierre SIBAND, ont accepté de faire partie du jury, et ils sont tous ici sincèrement remerciés pour l'attention et les réflexions très positives qu'ils ont portées à cette thèse.

Je remercie de tout coeur le personnel de la Station de Bioclimatologie INRA Grignon pour l'accueil exquis dont j'ai bénéficié, et je remercie particulièrement M. Michel CHARTIER pour son considérable appui, aussi bien technique que moral.

M. le Professeur Ramiro SOFRONIE - Doyen de ma Faculté, M. le Recteur de l'Université des Sciences Agronomiques de Bucarest, ainsi que tous mes collègues de Bucarest qui ont soutenu et encouragé mon travail sont ici vivement remerciés.

Les financements des séjours en France pour la réalisation de la thèse ont été accordés par la Direction des Relations Internationales de l'INRA, l'Ambassade de France en Roumanie, et le programme européen TEMPUS, et j'en suis reconnaissante.

C'est avec toute mon affection que je remercie mes deux filles, Ruxandra et Maria-Despina, pour leur assistance constante et inconditionnée, aussi bien de près que de loin. Aussi toute ma famille est remerciée pour sa compréhension et son encouragement.

A Orsay, le 22 septembre 1997

PLAN

1. INTRODUCTION	3
2. SITUATION BIBLIOGRAPHIQUE DU SUJET	5
2.1 Relations entre production et densité de plantes	
2.2 Variations des structures de plantes en fonction de leur densité	
2.3 Recherche de relations entre «taille» et densité des plantes	
2.4 Conclusion	
3. MATERIEL ET METHODES	13
3.1 Dispositifs de semis et échantillonnage	
3.2 Observations et mesures non-destructives	
3.3 Mesures destructives	
3.4 Méthodes d'analyse statistique	
4. RESULTATS DES ESSAIS «NELDER» ET DISCUSSION	19
4.1 Modifications de taille du système foliaire	
4.2 Variation de la disposition spatiale des feuilles	
4.3 Variation de la dynamique de mise en place des feuilles	
4.4 Variation des dimensions finales de plantes	
4.5 Variation de la biomasse aérienne	
4.6 Relation entre production de biomasse et importance du système foliaire pour les différentes densités de plantes	
5. COMPARAISON DES ESSAIS «NELDER» AUX ESSAIS CLASSIQUES «EN LIGNE»	61
5.1 Comparaisons des structures aériennes dans les essais «Nelder» et les essais «lignes»	
5.2 Recherche d'une variable pertinente pour caractériser la compétition quelle que soit la disposition des plantes	
6. INTRODUCTION DE L'INFLUENCE DE LA DENSITE DANS UN MODELE DE FONCTIONNEMENT DE CULTURES	73
6.1 Présentation rapide du modèle de Muchow et al. (1990)	
6.2 Modifications introduites dans le modèle de Muchow pour prendre en compte l'influence de la densité de plantes	
6.3 Présentation du modèle «de type Muchow» prenant en compte l'influence de la densité de plantes	
6.4 Test du modèle sur les données de surface foliaire et de biomasse obtenues une autre année	
6.5 Validation qualitative des hypothèses introduites pour la détermination du nombre de grains en fonction de la densité de plantes	
7. CONCLUSION	91
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	95
ANNEXES	I - LIX

PLAN DES ANNEXES

ANNEXE A <i>Présentation de différents modèles de compétition entre plantes</i>	I
ANNEXE B <i>Présentation du dispositif de semis de type «Nelder»</i>	XI
ANNEXE C <i>Description de la méthode de notation des phases de développement des plantes</i>	XVII
ANNEXE D <i>Présentation du test des modèles pour la forme des limbes foliaires</i>	XIX
ANNEXE E <i>M.E. Otegui, G. Popa, R.Bonhomme: A photothermal quotient improves kernel prediction in maize</i>	XXIII
ANNEXE F <i>Le logiciel ModelMaker - brève présentation</i>	XXV
ANNEXE G <i>Description du modèle de fonctionnement «de type Muchow» sous ModelMaker- contenu des icônes et table des paramètres</i>	XXIX
ANNEXE FIGURES <i>Figures F IV.1 - 13, F V.1 - 4, F VI.1 -3</i>	XXXV
ANNEXE TABLEAUX <i>Tableaux T IV.1 - 5</i>	LV

1. INTRODUCTION

La modification de la densité de plantes est, avec le choix de la date de semis, une des techniques culturales les plus importantes qui conditionne la production d'une culture. Cela est plus particulièrement vrai dans le cas du maïs qui n'a pas pratiquement pas de possibilités de modifier le nombre de tiges productives par rapport au nombre de plantes levées (Barloy, 1983).

Une densité de semis trop faible se traduira, pour cette culture, par une diminution du nombre d'épis par unité de surface, avec de très faibles régulations possibles de ce nombre, dans le cas de génotypes prolifiques, et par un plafonnement du nombre de grains par épi, surtout pour les génotypes précoces cultivés dans nos régions. Une densité de plantes trop forte conduira aussi à un nombre de grains, par unité de surface, réduit, par suite de la stérilité plus ou moins forte de nombreux épis; cette forte densité provoquera également des problèmes accrus de verse compte-tenu de la faible biomasse disponible pour chaque tige.

Le progrès génétique, en matière de maïs précoces, a cependant porté sur une capacité accrue de la culture à être cultivée à des densités plus élevées, tout en réduisant les risques de verse, sans conduire à une sénescence anticipée du système foliaire, et en maintenant une production de grains par plante élevée (Derieux et al., 1987; Tollenaar, 1991).

Malgré le fort développement actuel des modèles de simulation du fonctionnement des cultures, y compris sur maïs, il est curieux de constater que la variable « densité de plantes » n'est pas réellement prise en compte dans ceux-ci. Sans pouvoir être exhaustif, il est intéressant de discuter comment les effets de la densité de plantes sont pris implicitement ou explicitement dans différentes options de modélisation:

- dans les modèles qui « fabriquent » une surface foliaire, et des grains, à partir de fractions de la biomasse produite, la densité de plantes entre en fait dans les coefficients variables de partition de la biomasse (et dans la surface massique), qui doivent être calés sur les données expérimentales (cas, par exemple, de CORNGRO: Tscheschke et Gilley, 1979; Voltz et Rambal, 1987).

- dans le modèle CERES-Maize (Jones et Kiniry, 1986), qui comporte une production de surface foliaire pilotée par la température (pour l'apparition des feuilles) et qui n'est couplée à la production de biomasse que par une masse surfacique minimale des feuilles, la simulation de l'effet de la densité de plantes est assez incohérente, surtout pour les fortes densités (Piper et Weiss, 1990).

- dans beaucoup d'autres modèles, le passage d'une simulation de la surface foliaire par plante à celle de l'indice foliaire de la culture est fait de façon multiplicative par la densité de plantes (par exemple dans Muchow et al., 1990). L'hypothèse implicite est alors que la surface d'une plante n'est pas modifiée par la densité, c'est une hypothèse qui n'est vérifiée que pour de petites variations de densité dans des gammes où celle-ci est faible.

Dans ces démarches de modélisation l'effet d'un facteur, ou d'une technique culturale, doit être évalué successivement sur un certain nombre de processus: phénologie de la culture, dynamique de surface foliaire, production de biomasse, production de grains,... d'abord en conditions de milieu peu limitantes, puis ensuite avec des contraintes hydriques, minérales, phytosanitaires,...

Nous chercherons donc dans ce travail:

- à faire un point bibliographique strictement orienté vers les effets de la densité de plantes,
- à suivre des expérimentations faites, en conditions hydrique et minérale peu limitantes, dans une très grande gamme de variation de la densité de plantes, avec des dispositions de ces plantes analogues quelle que soit la densité (dispositifs de « type Nelder »),
- à analyser dans ces dispositifs les dynamiques de surface foliaire et de biomasse,
- à tester si ces dispositifs conduisent à des résultats comparables à ceux utilisés dans la pratique agricole (semis en lignes),
- à introduire l'ensemble des processus modifiés par la densité de plantes dans un modèle simple de fonctionnement de la culture de maïs dont les réponses seront évaluées au moins qualitativement.

2 . SITUATION BIBLIOGRAPHIQUE DU SUJET

Bien que l'importance agronomique de la manipulation de la densité de plantes soit indiscutable, surtout dans le cas du maïs, il n'existe que relativement peu de travaux utilisables dans un but de compréhension des processus modifiés par les variations de concurrence entre plantes. Nous avons choisi de présenter ces travaux selon trois axes d'analyse:

- relations entre production agronomique et densité de plantes,
- variations de structure de plantes en fonction de leur densité,
- relations « taille des plantes » / densité de plantes.

2.1 RELATIONS ENTRE PRODUCTION ET DENSITE DE PLANTES

2.1.1 Production de matière sèche et densité de plantes

L'absorption d'énergie utile à la photosynthèse (PAR) par le couvert végétal est une des composantes majeures de la production de matière sèche de ce couvert (Monteith, 1972). Cette absorption d'énergie est elle-même fonction de la surface foliaire de la culture, souvent caractérisée par son indice foliaire (LAI: surface de feuille par unité de surface de sol), jusqu'à une valeur maximale pour laquelle il y a environ 95% de l'énergie incidente (en PAR) qui est absorbée (Varlet-Grancher et Bonhomme, 1979). La densité de plantes nécessaire pour atteindre cette absorption maximale dépend évidemment de la surface foliaire individuelle d'une plante; ainsi une densité de plantes d'environ 65.000 plantes ha⁻¹ pour le maïs conduit à une absorption d'énergie comparable à celle effectuée par 2.500.000 plantes d'avoine (Gardner et al., 1985).

Beaucoup de plantes d'intérêt agronomique présentent des mécanismes de compensation de l'indice foliaire, et, dans le cas de faibles densités, augmentent celui-ci par tallage (céréales,...), ramification (légumineuses,...) ou modification de la croissance foliaire (tournesol,...). La plante de maïs présente elle de faibles possibilités de régulation de l'indice foliaire, car le tallage est quasi inexistant (ou de très faible importance), ainsi que les ramifications, et les modifications de taille des feuilles restent limitées. En conséquence, pour des densités assez faibles, et surtout pour des génotypes à nombre de feuilles réduit (cas des maïs précoces), le développement foliaire peut être insuffisant pour atteindre une absorption maximale d'énergie (Gosse et al., 1986).

Il existe, dans les publications agronomiques, surtout dans les plus techniques, un grand nombre de résultats expérimentaux cherchant à montrer qu'il existe un optimum de densités de plantes pour la production de biomasse, et/ou de grain. Mais ces résultats sont de peu d'intérêt, et nous ne les présenterons pas ici, car il n'apportent pas d'information explicative sur les mécanismes mis en jeu. De plus leur interprétation est souvent compliquée par le fait que les conditions climatiques sont mal précisées (alors que la connaissance de l'interaction rayonnement x température est primordiale), ainsi que le type de génotype utilisé (précocité), et qu'il existe souvent des traitements complémentaires introduisant des conditions de contrainte hydrique ou minérale (cf § 2.1.3).

Le tableau 2.1 présente des résultats obtenus en conditions non limitantes (Andrade et al., 1996), avec séparation des effets de la densité de plantes sur la quantité d'énergie absorbée et sur l'efficacité de transformation de cette énergie absorbée. Il apparaît que la biomasse produite varie surtout avec l'énergie interceptée (les auteurs citent un R^2 de 0.93), mais qu'il existe aussi une légère augmentation de l'efficacité de transformation avec la densité de plantes.

Tableau 2.1 *Effet de la densité de plantes sur la production de biomasse aérienne totale, le rayonnement utile à la photosynthèse absorbé par la culture (PARint), et l'efficacité de transformation de ce rayonnement absorbé (RUE). Hybride Ax225 cultivé avec irrigation et bonne alimentation minérale, en 1987-1988; d'après Andrade et al., 1996.*

Densité de plantes (m ⁻²)	PARint cumulé (MJ m ⁻²)	Biomasse aérienne accumulée (t ha ⁻¹)	RUE (g MJ ⁻¹)
4.7	726	15.8	2.17
7.0	821	18.5	2.25
8.4	858	19.8	2.31
9.3	858	21.0	2.45

L'accroissement de la densité de plantes permet d'obtenir précocement une meilleure couverture du sol, et d'obtenir ainsi, plus tôt dans le cycle végétatif, un indice foliaire assurant une absorption maximale d'énergie. Mais si la production de matière sèche croît avec la densité de plantes, la relation obtenue tend vers une asymptote car l'apport additionnel de plantes est compensé par le fait que celles-ci ont un poids individuel de plus en plus réduit par la concurrence (figure 2.1).

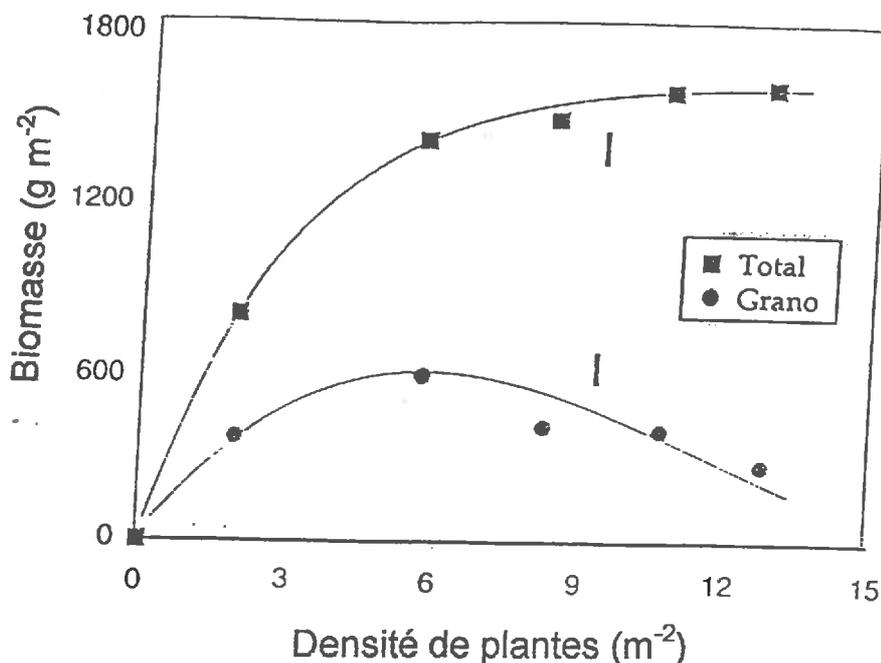


Figure 2.1 Production de biomasse aérienne totale et de rendement de grains en fonction de la densité de plantes - hybride Dekalb 636 semé en novembre en conditions non limitantes d'eau et de nutriments - année 1993/1994, Balcarce. Les trait verticaux indiquent l'erreur standard (d'après Andrade et al., 1996).

Pour une surface foliaire par plante et une densité données, l'absorption d'énergie varie aussi un peu avec la disposition spatiale des plantes (Willey et Heath, 1969). Tout dispositif qui permettra d'absorber plus d'énergie sera *a priori* favorable à une meilleure production de biomasse; c'est le cas, par exemple, des dispositions équidistantes de plantes. Cependant ces dispositifs sont d'un intérêt agronomique réduit car ils s'opposent à une mécanisation indispensable de la culture (opérations de semis, récolte, traitements phytosanitaires,...).

2.1.2 Production de grains et densité de plantes

Pour beaucoup d'espèces cultivées la modification de la densité de plantes n'a qu'une influence réduite sur la production de grains. Par exemple des variations de densité de 1 à 2 pour le tournesol (Robinson et al., 1976), de 1 à 5 pour le soja (Shibles et Weber, 1966), et de 1 à 10 pour le blé (Puckridge et Donald, 1967), ne produisent des variations de productions de grains que de l'ordre de 25%. Dans le cas du maïs, comme le montre la figure 2.1, il existe un optimum de densité de plantes, autour duquel les réductions de production de grains sont importantes.

Si l'on réduit la densité de plantes de maïs, le nombre de grains fixé par épi atteint très vite une valeur maximale (Edmeades et Daynard, 1979; Ruget, 1989). La limitation de la production de grains est donc due, dans ce cas, à l'incapacité de l'épi à différencier suffisamment de structures reproductives. Seule l'utilisation d'hybrides prolifiques (à plus d'un épi par plante) permet de mieux valoriser les densités de plantes faibles (Prior et Russell, 1975). Tollenaar et al. (1992) montrent que l'amélioration génétique des maïs cultivés en Ontario a surtout porté sur l'augmentation de la vitesse d'accumulation de la matière sèche autour de la floraison et sur une tendance à avoir, pour une vitesse d'accumulation donnée, une plus grande prolificité dans les hybrides récents. Des densités de plantes faibles, et donc un nombre de grains par plante réduit, conduisent à une légère augmentation du poids d'un grain, mais cette composante ne peut croître que de façon assez réduite (Fisher et Palmer, 1984).

Dans le cas des fortes densités de plantes, la réduction de la production de grains est due aussi bien à l'augmentation des plantes stériles, qu'à la diminution du nombre de grains par épi et à celle du poids d'un grain. L'importance relative de ces divers phénomènes est très discutée (Daynard et Muldoon, 1983; Tetio-Kagho et Gardner, 1988b; Hashemi-Dezfouli et Herbert, 1992).

Il semble bien que les densités de plantes élevées jouent peu sur le nombre de primordiums, et donc sur le nombre potentiel de grains, mais qu'elles réduisent le développement des fleurs initiées et augmentent donc l'avortement des structures reproductrices (Edmeades et Daynard, 1979; Wilson et Allison, 1978; Hashemi-Dezfouli et Herbert, 1992). La réduction du nombre de grains par épi est donc à relier, dans ces conditions, à la disponibilité en assimilats par plante et donc à une valeur de biomasse minimale par plante (avant et aux environs de la floraison) qui est élevée dans le cas du maïs (Gardner et Gardner, 1983). Même si les fortes densités réduisent un peu de poids d'un grain, cette variation reste beaucoup plus faible que celle du nombre des grains par plante (Hashemi-Dezfouli et Herbert, 1992).

Il existe une variabilité génétique pour la tolérance aux densités de plantes élevées, elle a d'ailleurs été utilisée pour le progrès génétique du maïs aux USA (Russell, 1986).

2.1.3 Interactions entre les effets dus aux contraintes hydrique ou minérale et ceux dus à la densité de plantes

La densité de plantes qui conduit à une production maximale de grains dépend des possibilités d'alimentation hydrique et minérale: l'optimum de densité est plus réduit en conditions de contrainte. En effet lorsque les facteurs du milieu sont limitants aux environs de la floraison, la vitesse de

croissance de la plante est réduite et en conséquence le nombre de grains fixés. L'interaction entre disponibilité en eau et densité optimale de plantes a été montrée par Gardner et Gardner (1983), tandis que Russell (1986) cite une interaction comparable entre apport azoté et densité de plantes.

Ces interactions qui ont souvent été introduites, volontairement ou non, dans nombre d'essais de type agronomique peuvent conduire à des résultats différents; elles rendent donc souvent l'interprétation de ces essais très difficile.

2.2 VARIATIONS DES STRUCTURES DE PLANTES EN FONCTION DE LEUR DENSITE

Il n'existe en fait que très peu de travaux présentant une analyse fine des modifications de structure, au niveau des organes foliaires par exemple, engendrées par la modification des densités de plantes.

Le fait, évident, le plus cité est l'accroissement de l'indice foliaire de la culture avec celui de la densité de plantes. Certains travaux citent des indices foliaires extrêmement élevés ainsi obtenus: Williams et al. (1968) obtiennent, par exemple, des LAI supérieurs à 20 avec leurs génotypes et des densités de 28.3 plantes m⁻². Le fait que le LAI croît proportionnellement moins vite que la densité de plantes (ce qui suppose donc une réduction de la surface foliaire par plante) est assez souvent observé: Tetio-Kagho et Gardner (1988a) indiquent, par exemple, un accroissement du LAI de 1.7 à 4.0 lorsque la densité de plantes passe de 1.7 à 6.3 plantes m⁻². Ces mêmes auteurs observent, qu'à forte densité, il y a une accumulation importante de la surface foliaire autour de la position de l'épi, mais leur analyse s'arrête à cette observation.

Une autre variable de structure assez souvent étudiée, compte tenu de la facilité de sa mesure !, est la hauteur de plantes. Il ressort d'un certain nombre de travaux (dont Tetio-Kagho et Gardner, 1988a, et Williams et al., 1968) que cette hauteur commence par croître avec la densité de plantes (étiolement), passe par un maximum, puis décroît. A noter qu'avec l'accroissement de la densité de plantes il se crée une dissymétrie dans la distribution des hauteurs de plantes (Daynard et Muldoon, 1983); celle-ci s'explique par l'accentuation des concurrences entre plantes dominantes et dominées au cours de la croissance. Les interactions entre densité de plantes et alimentation hydrique sont importantes (Alessi et Power, 1976).

Enfin, à notre connaissance, un seul travail porte sur la variation du système racinaire avec la densité de plantes pour le maïs: Williams et al. (1968) montrent que, même dans une très forte gamme de densités (de 2.7 à 28.3 plantes m⁻²), la biomasse racinaire représente toujours une part identique de

la biomasse totale de la plante, soit $5.4 \pm 1.6\%$ juste avant floraison et, respectivement, $6.0 \pm 1.0\%$ et $12.1 \pm 2.6\%$ pour des prélèvements antérieurs.

2.3 RECHERCHE DE RELATIONS ENTRE « TAILLE » ET DENSITE DE PLANTES

Dans les mêmes conditions de milieu extérieur, des plantes placées selon différentes dispositions spatiales se développent différemment. Cela peut être attribué à la compétition, définie par Begon et al. (1986) comme l'interaction entre les individus induite par la nécessité de partager des ressources limitées, menant à une réduction du nombre de survivants, de la croissance et/ou de la reproduction des individus concernés.

Une importante mise au point a été faite pendant les années soixante, par les chercheurs japonais (Hozumi et al., 1956; Kira et al., 1954; Kira et al., 1956; Kira et al., 1953; Koyama et Hira, 1956; Shinozaki et Kira, 1956; Yoda et al., 1963), dans une série de publications "Intraspecific Competition among Higher Plants". Ils ont identifié trois effets majeurs de la compétition intraspécifique:

- la taille moyenne des plantes est réduite (l'effet C-D, compétition - densité),
- la structure par taille et/ou par biomasse des populations est altérée (Koyama et Kira, 1956),
- la probabilité de survie est réduite (le phénomène "self-thinning").

Les similarités de la forme des équations qui décrivent les phénomènes de type C-D et le "self-thinning" conduisent parfois à des confusions entre ces deux types de phénomènes. Cependant, il s'agit de deux situations différentes: les relations C-D se réfèrent à des peuplements à différentes densités à un instant donné, tandis que la loi de "self-thinning" concerne le même peuplement dont la densité varie au cours du temps à cause de la mortalité induite par la compétition (au-delà d'une « boundary line »). Il s'agit, dans les deux cas, de lois établies de façon empirique, même si les fondements théoriques en ont été régulièrement discutés, particulièrement dans le cas du « self-thinning » (Sackville Hamilton et al., 1995, par exemple). Nous ne traiterons que du cas des relations compétition - densité.

Le paramètre le plus facile à manipuler par l'agriculteur étant la densité de semis, cette variable a été souvent considérée comme variable explicative des effets de la compétition intraspécifique, et des relations mathématiques entre le rendement et la densité de semis ont été testées. Une autre variable proposée a été la surface du sol allouée à une plante; pour un couvert à disposition homogène des plantes, cette variable est l'inverse de la densité de semis. Pour aller plus loin, la disposition spatiale des plantes a aussi été considérée, et des paramètres qui rendent compte de celle-ci ont été proposés. Dans leur revue, Willey and Heath (1969), remarquent que

beaucoup d'études sur la compétition intraspécifique ne distinguent pas entre les effets de la densité de semis et ceux de la disposition spatiale des plantes et portent en fait sur des combinaisons des deux (par exemple, en comparant des traitements à différentes densités de semis avec le même écartement entre les rangs).

Pour la prise en compte de la distribution spatiale des plantes voisines à une plante donnée, Firbank et Watkinson (1987) distinguent trois classes de modèles:

- des modèles où le poids de la plante individuelle est relié à l'aire du polygone Voronoi (construit avec tous les éléments de surfaces plus proches de la plante-cible que de toute autre plante): par exemple, Mead (1966), Sutherland et Benjamin (1987),
- des modèles où la taille des plantes est reliée au nombre des plantes voisines dans un cercle de rayon donné (Mack et Harper, 1977),
- des modèles qui relient le nombre et la taille de toutes les plantes voisines, dans une aire donnée, avec les performances de la plante-cible (Wiener, 1982).

Une présentation détaillée des différentes relations C-D, nombreuses, trouvées en bibliographie, est faite dans l'annexe A. Nous signalerons seulement ici qu'il existe:

2.3.1 des modèles qui prennent en compte la densité de plantes

Ils peuvent être:

- de type parabolique, soit par exemple Hudson (1941):

$$y = a + b N + c N^2$$

(où y est le rendement par unité de surface de sol et N la densité de plantes),

- de type exponentiel, dont Duncan (1958):

$$\log Y = \log k + b N \quad \text{soit } y = k N \exp(b N)$$

(où Y est le rendement par unité de surface de sol)

- de type réciproque, dont la relation proposée indépendamment par Shinozaki et Kira (1956), Holliday (1960), et de Wit (1960):

$$Y^{-1} = a + b N$$

2.3.2 des modèles qui prennent en compte la disposition spatiale des plantes:

Cette disposition peut être décrite en utilisant:

- les distances entre plantes, comme par exemple Berry (1967),
- le nombre de voisins et leur distance à la plante-cible: Wiener (1982),
- un paramètre de compétition déterminé expérimentalement (« crowding »: Duncan, 1984),
- les différences d'espace alloué à chaque plante, à l'aide des «polygones de surface minimale» (Mead, 1966),
- un espace de croissance, en dynamique, pour une plante en fonction de la présence et la taille des plantes voisines (Bonan, 1993).

2.4 CONCLUSION

Il ressort de cette situation bibliographique de notre projet de travail que:

- beaucoup de travaux, dans le « domaine agronomique », ou dans celui de la « concurrence entre plantes » portent sur des relations empiriques qui doivent être calibrées en fonction des conditions de milieu, génotypes, stades de croissance,...
- peu de travaux se rapportent à l'analyse fine des effets de la densité de plantes sur la mise en place des organes végétatifs; ce sera donc la partie majeure de notre travail, car c'est le point de départ indispensable de toute construction d'une modélisation dynamique du fonctionnement d'une culture,
- notre travail peut être centré, dans un premier temps, sur l'analyse de la partie aérienne; il ne semble pas y avoir en effet de modification, en biomasse, de l'équilibre souterrain / aérien en fonction de la densité de plantes,
- la qualité de la simulation des effets « densité de plantes » pourra être évaluée par leur influence sur la production de biomasse, à partir d'un schéma « absorption d'énergie par la culture / transformation en biomasse de l'énergie absorbée », et sur la production de grains, en supposant que la fixation du nombre de grains dépend de la biomasse par plante aux environs de la floraison.

3. MATERIEL ET METHODES

3.1 DISPOSITIFS DE SEMIS ET ECHANTILLONNAGE

Toutes les expérimentations ont été réalisées sur les terrains expérimentaux de l'Unité de Recherche en Bioclimatologie INRA à Thiverval - Grignon (48°51'N, 1°58'E, 103 m altitude), en 1994 et 1995; les dates de semis (semis manuel) ont été, respectivement, le 30.05.1994 et le 4.05.1995. Des interventions culturales classiques pour la région ont été mises en œuvre, avec un apport azoté de 250 kg ha⁻¹, et un désherbage chimique complété, quand nécessaire, par un désherbage manuel. Un dispositif d'irrigation goutte à goutte a été utilisé en 1995, comme cela sera précisé ultérieurement.

Le même génotype, DEA (hybride simple, semi-précoce), a toujours été utilisé.

3.1.1 Dispositifs de semis

Deux types de disposition des plantes ont été mis en place: des dispositifs de type « Nelder » et des semis « en lignes » classiques.

Les dispositifs de type Nelder, réalisés selon un modèle proposé par J.A. Nelder (Nelder, 1962), créent un espacement régulier des plantes; ce type de dispositif est illustré par la figure 3.1 et les détails en sont présentés dans l'annexe B. Le polygone correspondant à chaque plante peut être assimilé à un carré, dont le côté varie selon une progression géométrique. Ainsi, dix traitements à des densités variant de 5 et 25 plantes par mètre carré ont été mis en place. Deux rangs à l'extérieur du dispositif et trois rangs à l'intérieur ont été prévus pour éviter les effets de bord. Plusieurs graines ont été semées à chaque position et le nombre de plantes a été ramené à un par position, au stade 3 feuilles visibles environ.

Les semis en lignes ont été réalisés selon trois configurations différentes:

- i. densité théorique des plantes 10 plantes par mètre carré, avec un écartement entre les rangs de 0.80 m, configuration considérée classique pour la culture du maïs,
 - ii. densité théorique des plantes 20 plantes par mètre carré, avec un écartement de 0.80 m entre les rangs,
-

- iii. densité théorique des plantes 20 plantes par mètre carré, à 0.40 m d'écartement entre les rangs.

Deux lignes à configuration classique (10 plantes par mètre carré, à 0.80 m d'écartement entre les rangs) ont subi strictement le même traitement technique que les dispositifs de type Nelder (levée sous voile, irrigation en 1995), afin que cet essai puisse être considéré comme témoin pour les traitements de type Nelder. Les dispositifs de type Nelder ainsi qu'un essai en ligne ont été irrigués en 1995.

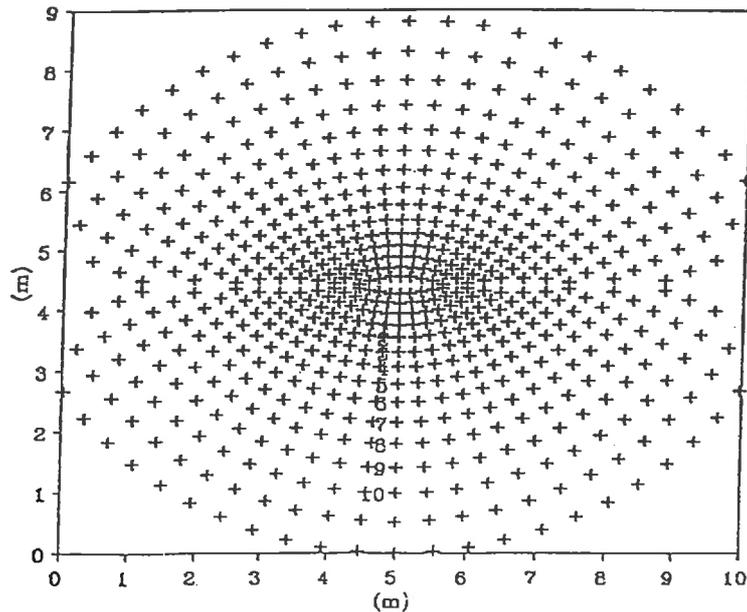


Figure 3.1. Dispositif de semis de type «Nelder»

3.1.2 Echantillonnage

Des suivis non-destructifs ont été effectués sur trois groupes de 5 plantes, soit 15 plantes par essai. Les mesures et observations faites sur ces plantes ont été: des observations périodiques (tous les 2-5 jours) sur l'évolution des stades phénologiques, des mesures des dimensions (longueur, largeur maximale) des feuilles matures, des azimuts des feuilles matures, des distances finales entre les points d'insertion des feuilles, de la hauteur finale de la plante, de la hauteur de la panicule, du diamètre final de la tige à la base, des diamètres d'entre-noeuds. Les sites de mesures pour chaque groupe de 5 plantes ont été choisis en veillant à que les plantes suivies et les plantes voisines soient disposées de façon assez homogène.

Pour les mesures et observations destructives (forme des feuilles, biomasse, prise des photos nécessaire à l'application de la méthode des silhouettes), des plantes et/ou des feuilles ont été récoltées sur les essais, en imposant toujours la condition d'homogénéité de la distribution spatiale des plantes sur le site de récolte.

3.1.3 Estimation de la densité réelle de plantes

La densité réelle des plantes a été estimée comme l'inverse de la surface disponible pour chaque plante. Cette surface a été calculée à partir des mesures de distances entre la plante-cible et les quatre plantes les plus proches, deux sur la ligne et deux sur les lignes voisines (les dispositifs Nelder ont été considérés localement comme des dispositifs en ligne). Le calcul de la surface disponible pour une plante a été fait individuellement, pour chaque plante, et la moyenne pour chaque essai ensuite calculée; les résultats sont indiqués dans le tableau 3.1.

Tableau 3.1 Valeurs théoriques et calculées (moyennes par essai) des densités de semis des différents essais
(N: essais « Nelder», L: essais «dignes»)

Traitement	Densité de semis théorique (plantes m ⁻²)	Densité de semis calculée (1994) (plantes m ⁻²)	Densité de semis calculée (1995) (plantes m ⁻²)
N1	5.0	5.1	5.6
N2	6.0	6.2	6.4
N3	7.1	7.2	7.3
N4	8.5	7.9	8.8
N5	10.2	10.2	9.7
N6	12.2	12.5	11.9
N7	14.6	13.8	15.1
N8	17.5	17.4	17.2
N9	20.9	20.3	22.1
N10	25.0	22.6	23.2
L1	10.0	10.3	9.6
L2	10.0	10.5	9.4
L3	20.0	15.9	17.7
L4	20.0	19.0	17.6

3.2 OBSERVATIONS ET MESURES NON-DESTRUCTIVES

3.2.1 Observations concernant les phases phénologiques

Les notations du nombre de feuilles visibles, du nombre de feuilles matures (complètement déployées), et du nombre des feuilles sèches, ont été faites, tous les 2 à 5 jours; des précisions sur les méthodes de notation et de traitement des données sont présentées dans l'annexe C. A partir de ces notations, les dates d'apparition de la pointe, d'apparition de la ligule, et de dessèchement, ont été calculées pour chaque feuille. La durée de croissance des feuilles a pu être calculée par différence entre la date d'apparition de la ligule et celle d'apparition de la pointe. Des notations sur l'apparition des soies ont permis l'évaluation de la date où 50% des plantes ont atteint cette phase.

3.2.2 Mesure des grandeurs concernant les feuilles

La longueur du limbe foliaire (L_M) et sa largeur maximale (l_M) ont été mesurées, pour chaque feuille, après l'apparition de sa ligule. A partir de ces mesures, la surface de chaque feuille a été calculée en utilisant la relation de Montgomery:

$$S = k L_M l_M,$$

avec un coefficient k estimé au cours d'une expérimentation en 1994.

La surface foliaire totale de chaque plante a été calculée comme la somme des surfaces des feuilles complètement déployées, et l'indice foliaire LAI a été évalué en multipliant la surface foliaire d'une plante par la densité de plantes. Ainsi, l'évolution de ces grandeurs en fonction du numéro de la dernière feuille complètement déployée a pu être suivi, ce numéro de la dernière feuille complètement déployée pouvant être considéré comme définissant une échelle de "temps biologique" pour le développement de la culture.

En 1994, les azimuts de toutes les feuilles ont été mesurés sur toutes les plantes suivies. La mesure a été faite environ 2-5 jours après l'apparition de la ligule de la feuille. L'appareil de mesure était un rapporteur circulaire avec une aiguille mobile, qui était orientée dans la direction de la nervure de feuille, près de son insertion sur la tige. La direction «0» du rapporteur a été maintenue fixe (le long des rangs des traitements en lignes). Douze classes de direction azimutales ont été considérées, centrées sur les valeurs 0, 30, 60, ..., 330 degrés.

3.2.3 Mesure des grandeurs concernant la tige

A la fin de la phase de croissance, les hauteurs des points d'insertion des feuilles ont été mesurées, sur toutes les plantes suivies, à partir de la feuille numéro 6. La hauteur finale de la plante, ainsi que la longueur de la panicule à partir de sa première ramification, ont été mesurées.

Le diamètre du premier entre-noeud à partir du sol (en dessous de la feuille de rang 6) sera considéré comme le diamètre à la base de la tige. Cette grandeur a été estimée en calculant la moyenne géométrique des dimensions transversales maximale et minimale de la tige au niveau de la mesure. Les mesures ont été faites sur toutes les plantes suivies, les deux années d'expérimentation.

En 1995, la mesure des diamètres a été faite aussi sur tous les autres entre-noeuds des tiges. A partir de ces données et des longueurs mesurées des entre-noeuds, les volumes de ceux-ci ont pu être calculés.

3.3 MESURES DESTRUCTIVES

3.3.1 Mesures de biomasse

Pour le suivi de la dynamique de la biomasse, des plantes entières (partie aérienne seule) ont été récoltées à différentes dates et séchées à l'étuve (72 heures à 80° C). L'échantillonnage a été fait comme suit:

- en 1994, 3 plantes par essai (autres que les plantes suivies pour des mesures non-destructives) ont été récoltées à trois dates: 35, 48 et 70 jours après semis. Cinq catégories d'organes ont été envisagées: feuilles matures, feuilles en croissance, feuilles sèches, tige, et autres organes (panicule, épis,...).

- en 1995, 3 plantes par essai ont été récoltées à quatre dates: 27, 48, 58, et 74 jours après semis, selon les mêmes catégories d'organes. Le jour 84 après semis (soit à la floraison), les plantes suivies en champ en mesures non-destructives ont été récoltées et des mesures de biomasse faites, pour chaque étage foliaire: limbe (voile et nervure), tige.

3.3.2 Test des modèles d'estimation de la surface des feuilles

Une expérimentation spécifique a été faite en 1994 pour évaluer les coefficients des modèles donnant la forme des feuilles et la relation entre la surface de la feuille et ses dimensions linéaires, ainsi que l'éventuelle influence de la densité de semis sur ces coefficients.

Pour ces tests, la mesure de référence de la surface de chaque feuille a été faite au planimètre (LI - 3100, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA).

3.3.3 Estimation de la distribution des inclinaison des feuilles - méthode des silhouettes

Immédiatement après récolte, les plantes ont été prises en photo devant une mire graduée. Les photos ont ensuite été numérisées et la méthode des silhouettes (Bonhomme et Varlet-Grancher, 1978; Prévot et Brunet, 1993) a été utilisée pour estimer la distribution des angles d'inclinaison des éléments foliaires, pour les traitements N3, N6 et N9 (en 1994), sur des échantillons de trois plantes par traitement. Les surfaces des éléments foliaires ont été calculées en utilisant les relations établies précédemment (§ 3.2.2).

3.4 METHODES D'ANALYSE STATISTIQUE

L'analyse statistique des données a été faite avec le logiciel SAS (SAS, 1988), aussi bien pour les régressions (procédure REG) que pour les analyses de variance (procédure GLM, avec comparaison des moyennes par le test de Student-Newmann-Keuls).

4 . RESULTATS DES ESSAIS « NELDER » ET DISCUSSION

4.1 MODIFICATIONS DE TAILLE DU SYSTEME FOLIAIRE

4.1.1 Variation des longueurs foliaires

Les résultats de l'expérimentation 1994 sont présentés en détail dans le tableau 4.1; ceux de 1995 sont analogues (tableau T.IV.1 en annexe), mais la variabilité plus importante entre plantes, due sans doute à l'irrigation, rend les résultats moins nets.

Tableau 4.1 Analyse de variance des longueurs maximales des feuilles de maïs de différents rangs (No feuille) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1994. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):

- la valeur moyenne des longueurs (en cm),
- l'écart - type des longueurs (entre parenthèses),
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique ⇒	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
No feuille ↓										
1	7.15 (0.59) a	6.73 (0.70) a	6.84 (0.45) a	6.84 (0.51) a	7.13 (0.52) a	7.09 (0.68) a	6.68 (0.43) a	6.90 (0.67) a	6.60 (0.63) a	6.71 (0.60) a
2	14.38 (0.78) a	14.46 (0.83) a	14.57 (0.91) a	14.29 (1.08) a	14.43 (0.69) a	14.41 (1.01) a	14.02 (1.08) a	14.21 (0.91) a	13.51 (1.45) a	14.41 (1.53) a
3	23.43 (1.50) a	22.48 (1.35) a	23.29 (1.60) a	22.13 (2.07) a	21.76 (1.54) a	22.91 (1.97) a	22.57 (1.27) a	22.16 (1.83) a	22.27 (2.35) a	22.00 (1.79) a
4	31.90 (2.15) a	31.45 (1.87) ab	31.54 (1.74) ab	30.45 (2.62) ab	29.59 (2.67) ab	30.33 (2.87) ab	29.61 (2.13) ab	29.12 (1.55) b	29.52 (2.63) ab	29.36 (2.38) ab
5	40.98 (2.66) a	40.11 (2.61) a	40.46 (2.16) a	38.98 (2.41) a	38.36 (2.12) a	39.38 (2.83) a	38.27 (2.03) a	38.12 (2.17) a	39.05 (2.77) a	39.18 (2.77) a
6	54.01 (2.90) a	53.66 (2.72) a	54.11 (2.69) a	52.81 (1.98) a	54.03 (2.50) a	52.76 (2.08) a	52.63 (3.01) a	52.71 (3.17) a	53.29 (2.91) a	52.39 (2.06) a

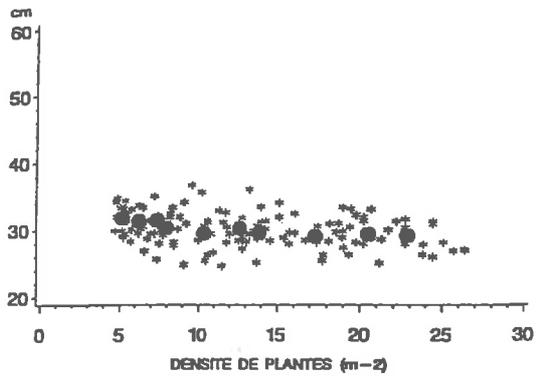
Tableau 4.1 suite

Densité théorique ⇒	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
No feuille ↓										
7	66.16 (3.42) a	65.37 (2.36) a	66.63 (3.70) a	64.78 (3.25) a	66.03 (3.82) a	65.31 (3.26) a	64.87 (2.55) a	65.65 (2.54) a	67.47 (3.06) a	65.99 (1.95) a
8	76.46 (3.48) a	76.44 (3.24) a	77.29 (3.65) a	75.60 (4.35) a	77.17 (3.66) a	76.53 (3.14) a	77.41 (5.24) a	78.43 (2.65) a	79.98 (3.12) a	77.88 (4.00) a
9	83.76 (4.00) a	83.37 (3.08) a	85.31 (2.91) a	83.42 (3.48) a	85.17 (3.77) a	84.85 (3.65) a	84.31 (5.33) a	85.67 (2.72) a	85.43 (3.53) a	86.59 (3.28) a
10	87.70 (2.46) a	86.73 (2.30) a	86.87 (2.26) a	86.29 (2.90) a	88.42 (3.75) a	86.81 (2.60) a	86.98 (3.04) a	87.43 (2.48) a	85.57 (2.51) a	87.83 (3.93) a
11	85.44 (2.47) a	84.68 (2.16) a	84.89 (1.96) a	85.32 (2.04) a	85.60 (3.28) a	84.39 (2.53) a	83.68 (3.09) ab	84.29 (2.87) a	81.45 (3.27) a	82.82 (2.96) ab
12	84.36 (3.22) a	84.09 (2.10) a	82.65 (3.29) ab	82.22 (2.93) ab	82.41 (3.87) ab	79.64 (3.62) bc	79.28 (5.66) bc	78.27 (3.24) cd	74.05 (2.87) e	75.77 (3.50) de
13	79.85 (3.35) a	78.06 (2.06) ab	76.66 (3.28) ab	77.14 (3.15) ab	75.24 (3.73) bc	72.72 (3.54) cd	72.01 (5.96) cd	70.21 (4.65) d	65.63 (3.95) e	67.15 (4.54) e
14	74.08 (3.70) a	73.09 (2.65) a	69.60 (5.53) ab	69.80 (5.13) ab	67.93 (3.58) bc	63.97 (3.44) cd	63.89 (7.11) cd	60.37 (6.01) d	55.61 (4.67) e	55.96 (4.39) e
15	65.58 (4.41) a	64.80 (4.07) a	61.09 (4.52) a	60.99 (4.83) a	55.57 (3.84) b	52.27 (4.96) c	54.03 (6.44) c	50.78 (5.33) c	45.21 (4.68) d	46.99 (3.91) d
16	44.62 (5.10) a	45.59 (6.17) a	43.47 (7.32) a	41.06 (7.58) ab	39.30 (5.52) ab	35.25 (4.12) bc	36.67 (8.64) bc	32.66 (6.54) cd	26.33 (4.76) e	29.28 (4.17) de

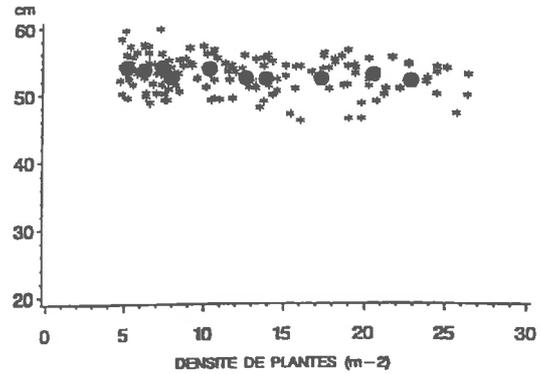
On observe bien évidemment une croissance de la longueur foliaire jusque vers les rangs de feuilles 10 (correspondant environ à la feuille de l'épi) puis une décroissance pour les feuilles du haut. Ce tableau montre que l'effet de la densité de plantes est surtout marqué pour les feuilles de rang élevé. Même si tous les résultats ne sont pas statistiquement significatifs, la figure 4.1 montre qualitativement l'effet de la densité de plantes:

- les feuilles de rang inférieur ou égal à 8 présentent une légère décroissance de leur longueur ou sont peu influencées par l'augmentation de la densité de plantes,
- les feuilles de rang compris entre 8 et 10 ont une légère tendance à avoir des feuilles plus longues pour les densités de plantes les plus fortes,
- la longueur des feuilles supérieures est plus faible à forte densité de plantes.

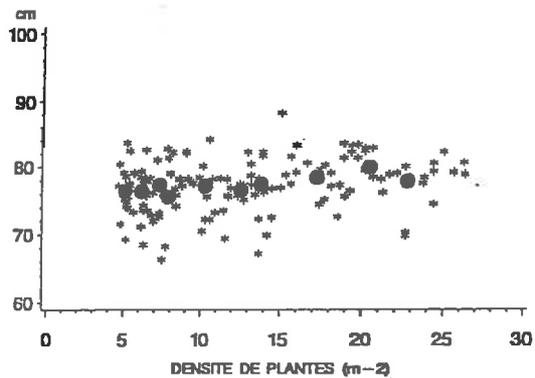
LONGUEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 4



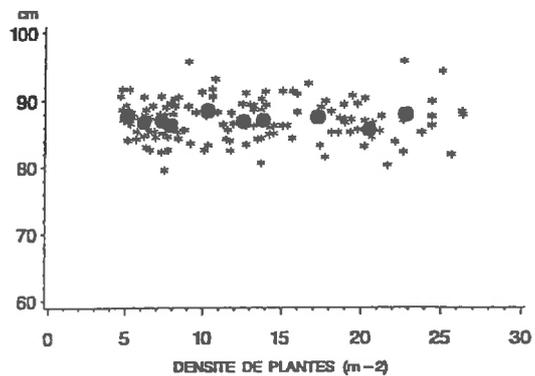
LONGUEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 6



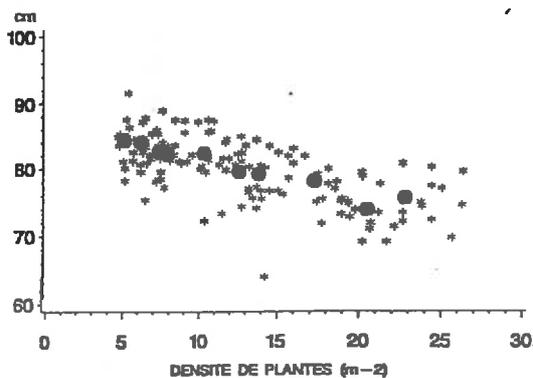
LONGUEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 8



LONGUEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 10



LONGUEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 12



LONGUEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 14

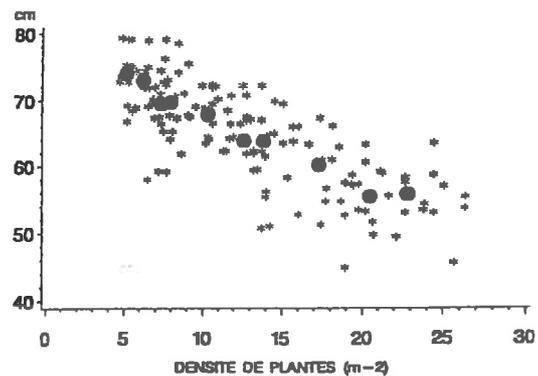


Figure 4.1 Représentation plante à plante des longueurs, en cm, pour les feuilles de rang 4, 6, 8, 10, 12 et 14 en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994. Les gros points noirs sont les valeurs moyennes par traitement.

La figure 4.2, tracée en valeur relative, en prenant les longueurs de feuilles de la densité la plus faible comme référence, permet une visualisation plus précise de ces effets. La représentation de la figure 4.3 met bien en évidence les faits déjà évoqués, qui ne sont pas à notre connaissance cités en bibliographie:

- une élongation légèrement supérieure des feuilles de rang moyen à forte densité: l'explication est peut-être à rapprocher des phénomènes d'évitement de «l'auto-ombrage» cités par Ballaré et al., 1987 pour des dicotylédones,
- une réduction de taille des feuilles de rang élevé, lorsque le couvert est bien développé, et que donc la captation d'énergie a déjà atteint son maximum; cette réduction de longueur peut atteindre environ 25%.

Des résultats comparables ont été obtenus en 1995; ils sont représentés dans les figures F.IV.1 et F.IV.2 en annexe.

LONGUEURS RELATIVES DE FEUILLES

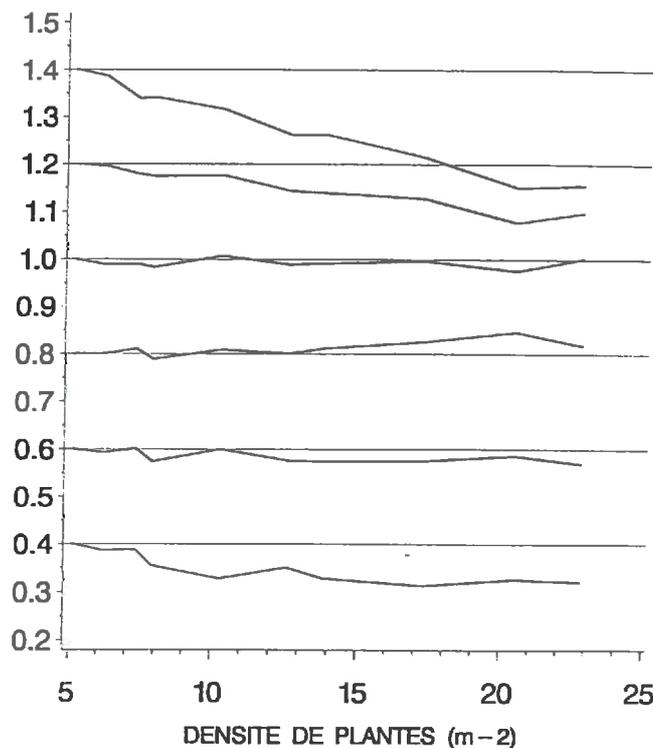


Figure 4.2 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des longueurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m⁻²), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994.

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

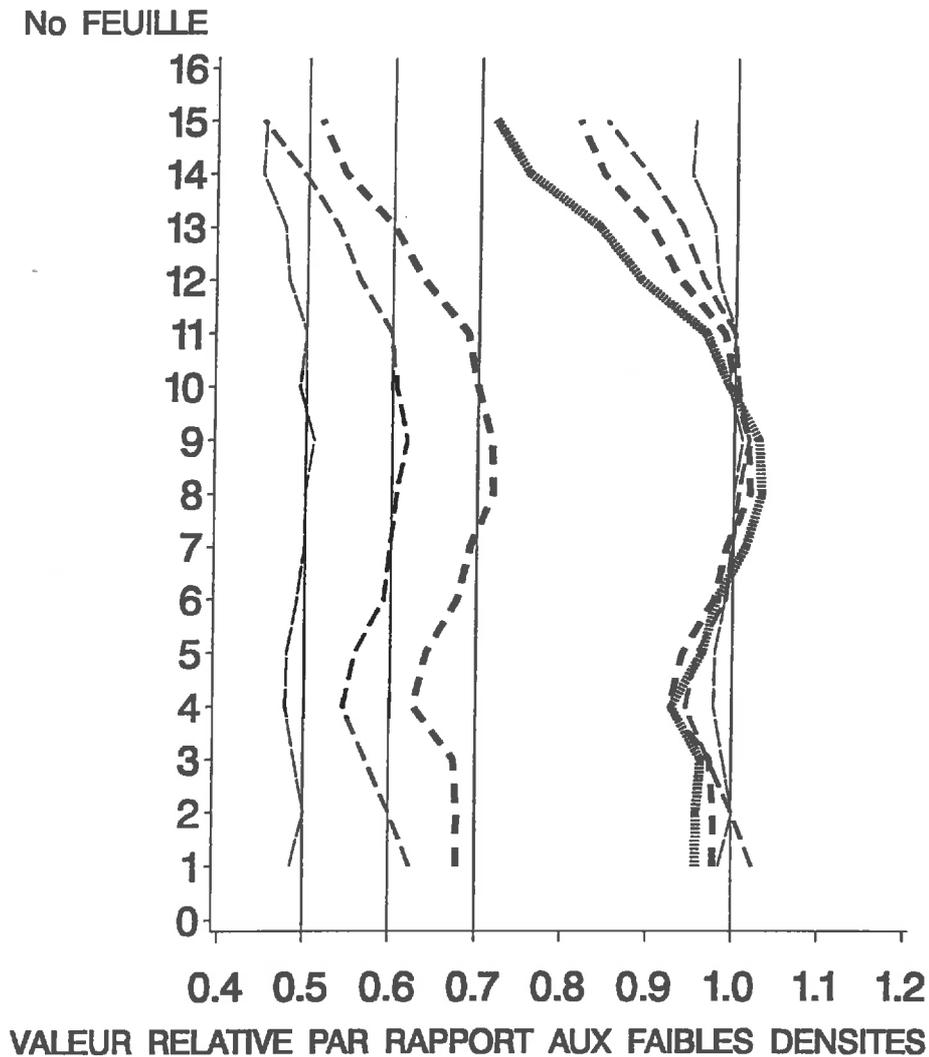


Figure 4.3 Représentation, en moyenne sur deux densités consécutives, du rapport des longueurs des feuilles à celles de la plus faible densité (moyenne de 5.7 plantes m^{-2}), en fonction du numéro de feuille; essai réalisé en 1994.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m^{-2} . Des décalages d'abscisse permettent d'avoir une meilleur vision des courbes superposées.

Le tableau 4.2 montre que le rang de la feuille de plus grande longueur varie de façon significative entre années (rang moyen de 9.93 en 1994 et de 10.61 en 1995) mais aussi en fonction de la densité. L'interaction AN*DENSITE est à peine significative, ce qui signifie que l'effet de la densité est analogue les deux années. La figure 4.4 montre que le rang de la plus longue feuille est légèrement inférieur pour les fortes densités.

Tableau 4.2 Analyse de variance de l'effet de la densité sur le rang de la feuille de plus grande longueur, essais réalisés en 1994 et 1995.

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
AN	1	34.00	70.98	0.0001
DENSITE	9	3.62	7.55	0.0001
AN*DENSITE	9	0.94	1.96	0.0445

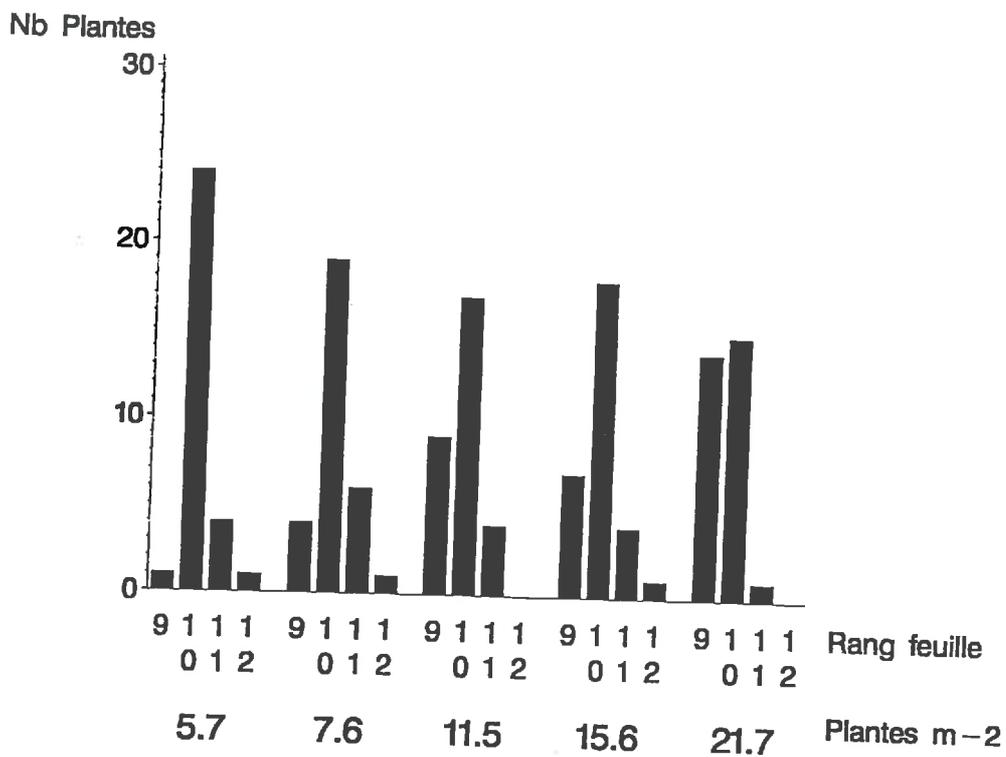


Figure 4.4 Représentation de la fréquence relative des rangs des feuilles de plus grande longueur, pour les différentes densités de plantes; essai réalisé en 1994.

4.1.2 Variation des largeurs foliaires

Les résultats de l'expérimentation 1994 sont présentés en détail dans le tableau 4.3; ceux de 1995 sont analogues (tableau T.IV.2 en annexe), mais la variabilité plus importante entre plantes, due sans doute à l'irrigation, rend les résultats moins nets.

Tableau 4.3 Analyse de variance des largeurs maximales des feuilles de maïs de différents rangs (No feuille) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1994. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):

- la valeur moyenne des largeurs, en cm,
- l'écart - type des largeurs (entre parenthèses),
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique ⇒	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
No feuille ↓										
1	1.30 (0.08) a	1.43 (0.09) a	1.47 (0.05) a	1.43 (0.11) a	1.44 (0.07) a	1.47 (0.09) a	1.41 (0.11) a	1.50 (0.13) a	1.44 (0.06) a	1.47 (0.08) a
2	1.31 (0.08) a	1.28 (0.07) a	1.31 (0.10) a	1.32 (0.10) a	1.26 (0.12) a	1.30 (0.11) a	1.29 (1.00) a	1.31 (0.08) a	1.33 (0.08) a	1.30 (0.07) a
3	1.75 (0.09) a	1.75 (1.00) a	1.79 (0.16) a	1.79 (0.13) a	1.78 (0.15) a	1.76 (0.11) a	1.67 (0.16) a	1.73 (0.15) a	1.78 (0.10) a	1.77 (0.15) a
4	3.26 (0.30) a	3.19 (0.20) a	3.27 (0.22) a	3.25 (0.23) a	3.14 (0.25) a	3.26 (0.19) a	3.15 (0.24) a	3.27 (0.17) a	3.13 (0.23) a	3.18 (0.19) a
5	4.33 (0.20) a	4.27 (0.19) a	4.35 (0.23) a	4.33 (0.29) a	4.30 (0.35) a	4.27 (0.19) a	4.20 (0.40) a	4.33 (0.30) a	4.13 (0.26) a	4.16 (0.25) a
6	5.50 (0.35) a	5.42 (0.31) ab	5.45 (0.33) a	5.40 (0.26) ab	5.55 (0.45) a	5.27 (0.36) ab	5.13 (0.25) bc	4.92 (0.25) c	4.93 (0.14) c	4.85 (0.24) c
7	7.41 (0.50) a	7.33 (0.59) a	7.43 (0.39) a	7.14 (0.46) a	7.10 (0.57) a	7.01 (0.24) a	6.99 (0.40) a	6.43 (0.47) b	6.27 (0.41) b	6.30 (0.32) b
8	8.81 (0.36) ab	8.60 (0.25) ab	8.76 (0.32) ab	8.51 (0.44) ab	8.39 (0.50) bc	8.15 (0.37) cd	7.91 (0.38) d	7.57 (0.52) e	7.11 (0.52) f	7.23 (0.38) f
9	9.86 (0.28) a	9.65 (0.32) a	9.81 (0.43) a	9.29 (0.45) b	9.11 (0.38) c	8.95 (0.31) c	8.78 (0.30) c	8.29 (0.35) d	7.91 (0.45) e	7.79 (0.50) e
10	10.24 (0.36) a	10.25 (0.33) a	9.90 (0.47) a	9.59 (0.36) b	9.22 (0.34) c	9.15 (0.50) c	8.79 (0.41) d	8.47 (0.56) e	7.83 (0.41) f	7.91 (0.57) f

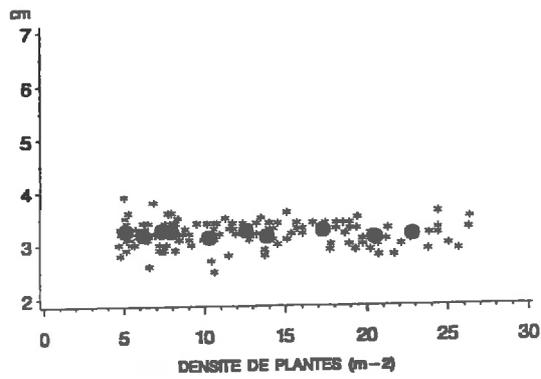
Tableau 4.3 suite

Densité théorique ⇒	5 (m ²)	6 (m ²)	7 (m ²)	8 (m ²)	10 (m ²)	12 (m ²)	15 (m ²)	17 (m ²)	21 (m ²)	25 (m ²)
No feuille U										
11	10.38 (0.31) a	10.26 (0.36) a	9.84 (0.37) b	9.48 (0.44) c	9.13 (0.40) d	8.79 (0.32) e	8.57 (0.42) ef	8.26 (0.58) f	7.71 (0.53) g	7.56 (0.45) g
12	10.09 (0.33) a	9.95 (0.35) a	9.50 (0.45) b	9.19 (0.62) b	8.65 (0.59) c	8.21 (0.50) d	7.99 (0.62) de	7.67 (0.77) e	6.97 (0.48) f	7.11 (0.46) f
13	9.96 (0.38) a	9.57 (0.53) ab	9.23 (0.58) bc	8.91 (0.63) c	8.22 (0.50) d	7.98 (0.60) de	7.70 (0.76) e	7.28 (0.73) f	6.58 (0.46) g	6.67 (0.51) g
14	9.06 (0.48) a	8.71 (0.59) a	8.23 (0.63) b	8.15 (0.64) b	7.24 (0.73) c	7.08 (0.53) c	6.91 (0.73) c	6.39 (0.77) d	5.75 (0.57) e	5.83 (0.49) e
15	7.72 (0.66) a	7.28 (0.59) ab	7.03 (1.07) bc	6.59 (0.67) cd	6.13 (0.59) de	5.41 (0.73) f	5.71 (0.65) ef	5.27 (0.80) fg	4.56 (0.47) h	4.79 (0.44) gh
16	5.43 (0.63) a	5.19 (0.48) a	5.04 (0.92) a	4.82 (1.19) ab	4.41 (0.34) bc	3.93 (0.52) cd	3.90 (0.77) cd	3.52 (0.64) de	3.15 (0.52) e	3.23 (0.44) e

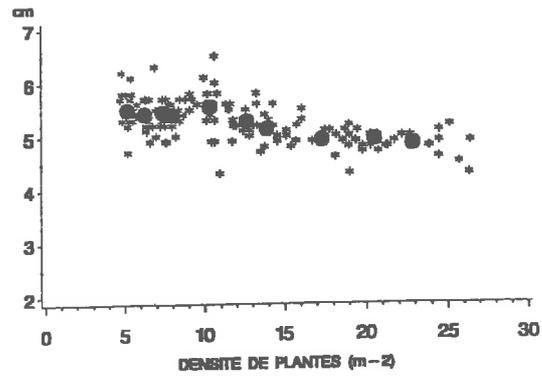
On observe bien évidemment une croissance de la largeur foliaire jusque vers les rangs de feuilles 10 ou 11 puis une décroissance pour les feuilles du haut. Ce tableau montre que l'effet de la densité de plantes est de plus en plus marqué avec le rang des feuilles.

Même si tous les résultats ne sont pas statistiquement significatifs, la figure 4.5 montre qualitativement qu'il y a, après la feuille de rang 4, décroissance de la largeur des feuilles lorsque la densité augmente.

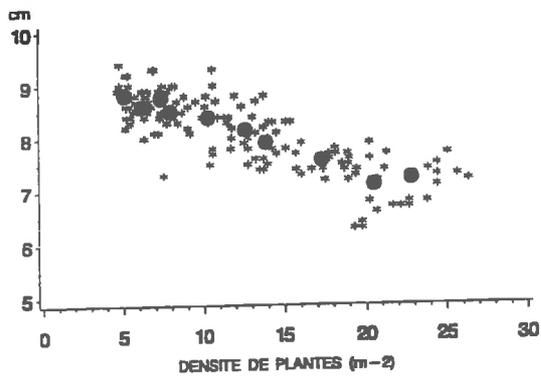
LARGEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 4



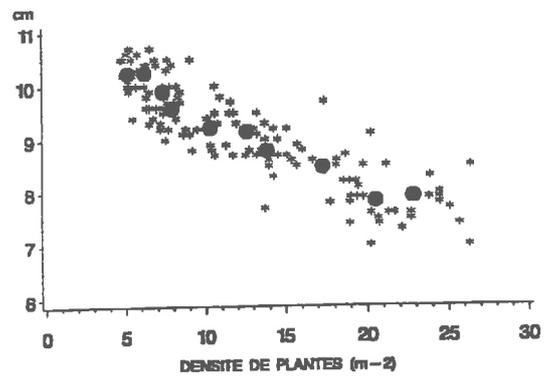
LARGEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 6



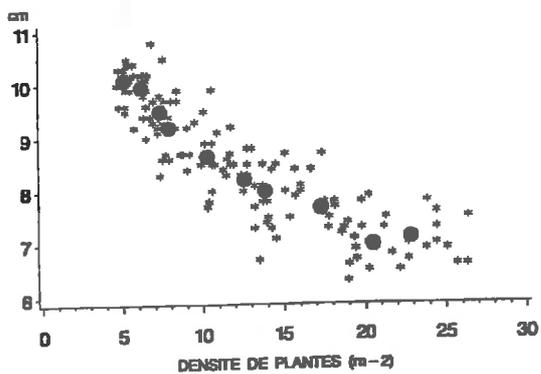
LARGEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 8



LARGEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 10



LARGEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 12



LARGEUR FINALE DE LA FEUILLE DE RANG 14

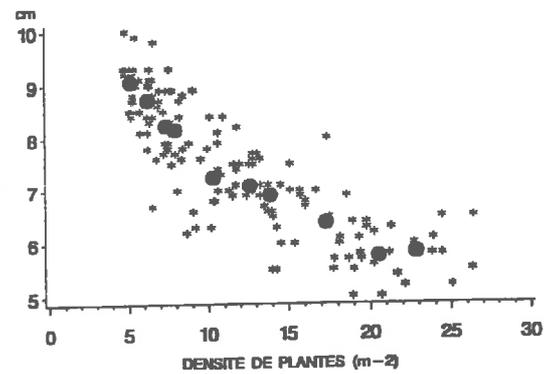


Figure 4.5 Représentation plante à plante des largeurs, en cm, pour les feuilles de rang 4, 6, 8, 10, 12 et 14 en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994. Les gros points noirs sont les valeurs moyennes par traitement.

La figure 4.6, tracée en valeur relative, en prenant les largeurs de feuilles de la densité la plus faible comme référence, permet une visualisation plus précise de ces effets.

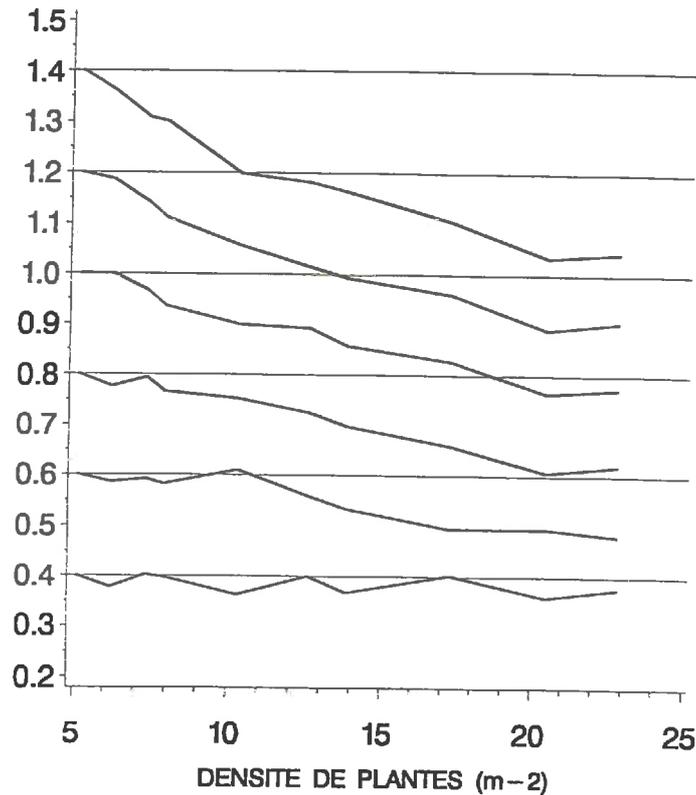


Figure 4.6 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des largeurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994.

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

La représentation de la figure 4.7 met bien en évidence, à partir de la feuille 5 environ, la décroissance de la largeur foliaire en fonction de l'augmentation de densité de plantes. Cette réduction de largeur peut atteindre 40% pour les densités élevées. Il existe donc une différence de régulation entre longueur et largeur des feuilles en fonction de la densité; c'est, à notre connaissance, un résultat original.

Des résultats comparables ont été obtenus en 1995; ils sont représentés dans les figures F.IV.3 et F.IV.4 en annexe.

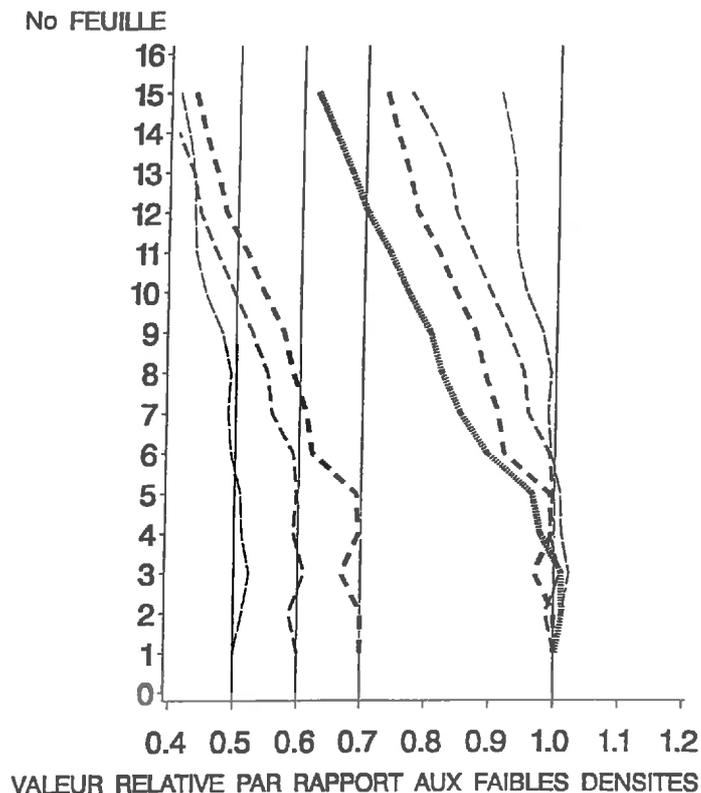


Figure 4.7 Représentation, en moyenne sur deux densités consécutives, du rapport des largeurs des feuilles à celles de la plus faible densité (moyenne de 5.7 plantes m^{-2}), en fonction du numéro de feuille; essai réalisé en 1994.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m^{-2} . Des décalages d'abscisse permettent d'avoir une meilleure vision des courbes superposées.

Le tableau 4.4 montre que le rang de la feuille de plus grande largeur varie de façon significative entre années (rang moyen de 10.22 en 1994 et de 11.41 en 1995) mais aussi en fonction de la densité. A noter que les rangs des feuilles dont la largeur est maximale sont toujours supérieurs aux rangs des feuilles dont la longueur est maximale. La figure 4.8 montre que le rang de la feuille la plus large est légèrement inférieur pour les fortes densités.

Tableau 4.4 Analyse de variance de l'effet de la densité sur le rang de la feuille de plus grande largeur, essais réalisés en 1994 et 1995.

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
AN	1	105.61	171.40	0.0001
DENSITE	9	5.14	8.35	0.0001
AN*DENSITE	9	3.46	5.61	0.0001

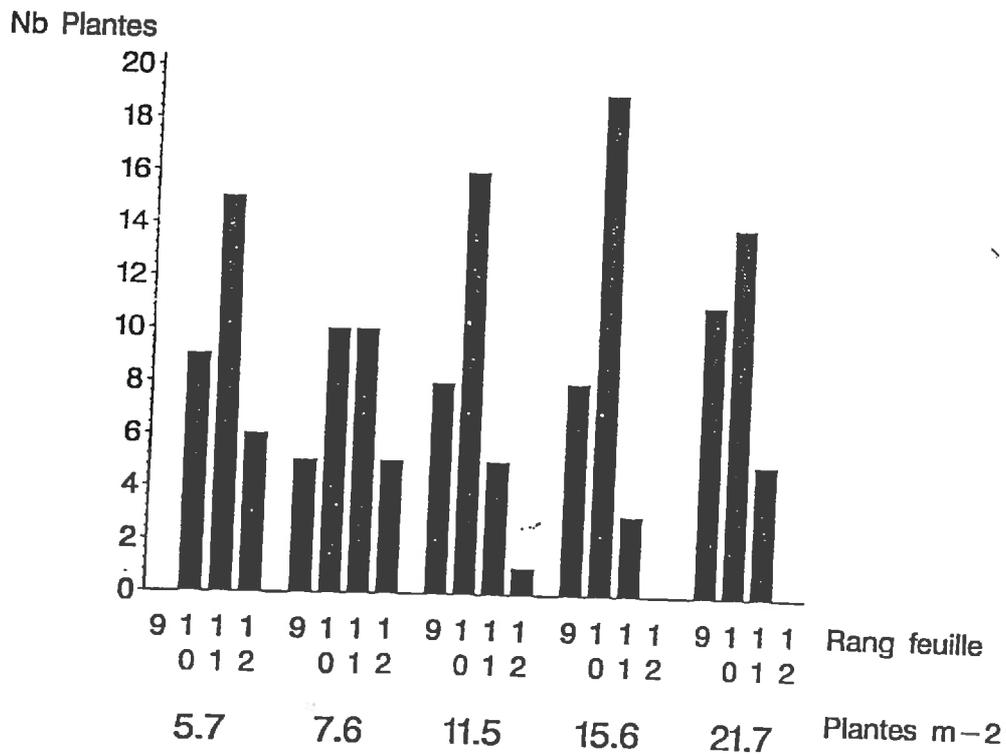


Figure 4.8 Représentation de la fréquence des rangs des feuilles de plus grande largeur, pour les différentes densités de plantes; essai réalisé en 1994.

4.1.3 Variation de la forme des limbes foliaires

Une analyse détaillée des méthodes utilisées et des mesures faites pour étudier la forme des feuilles se trouve en **Annexe D**. Seuls seront présentés ici les résultats principaux.

Parmi les différentes lois utilisées pour décrire la forme des feuilles:

- Bonhomme et Varlet-Grancher (1978):

$$l(x)/l_M = a(x/l_M)^2 + bx/l_M + c$$

où x est la distance par rapport au point d'insertion de la feuille sur la tige, $l(x)$ la largeur foliaire à cette distance x , et l_M et L_M respectivement les largeur et longueur maximales de la feuille,

- Edmeades et Daynard (1979):

$$l(x)/l_M = \sin (\pi(L_M - X)/2L_M)$$

où X est la distance par rapport à la pointe de la feuille,

- Sanderson *et al.* (1981):

$$l(x)/l_M = \sin^\alpha \left(\frac{\pi(L_M - x)}{2rL_M} \right)$$

où r est la valeur du rapport x/L_M pour la largeur maximale de la feuille et α est une constante qui décrit les différences de forme entre les feuilles,

aucune ne met en évidence de différence significative des coefficients en fonction de la densité de plantes: le tableau 4.5 les valeurs obtenues pour les coefficients a , b , c de la formule de Bonhomme et Varlet-Grancher (1978).

Il en résulte que l'intégration sur L de ces lois va conduire à des coefficients de proportionnalité K entre surface S et dimensions de la feuille ($S = K \cdot L_M \cdot l_M$) indépendants de la densité de plantes. La valeur de K trouvée par les différentes lois est très proche de 0.75, valeur classiquement utilisée pour le maïs depuis Montgomery (1911).

Ce résultat est très important pour le calcul de la surface foliaire à partir de mesures simples sur la feuille; la non-sensibilité du calcul à l'effet de la densité n'a pas, à notre connaissance, été cité clairement en bibliographie.

Tableau 4.5 Valeurs moyennes et erreurs standard des coefficients *a*, *b* et *c* de la formule de Bonhomme et Varlet-Grancher donnant la largeur relative de la feuille en fonction de la distance relative au point d'insertion.

N° feuille	a	err a	b	err b	c	err c
6	-1.847a	0.202	1.489a	0.139	0.787a	0.040
9	-2.130a	0.230	1.397a	0.211	0.769a	0.026
11	-2.162a	0.250	1.178a	0.354	0.720a	0.079

traitement	a	err a	b	err b	c	err c
N1	-2.160a	0.280	1.461a	0.341	0.761a	0.065
N3	-1.982a	0.380	1.415a	0.336	0.724a	0.088
N5	-1.933a	0.190	1.200a	0.184	0.774a	0.021
N7	-2.160a	0.309	1.468a	0.323	0.743a	0.077
N9	-1.997a	0.201	1.228a	0.189	0.790a	0.023

Toutes les plantes	a	err a	b	err b	c	err c
	-2.046	0.257	1.355	0.268	0.758	0.058

4.1.4 Variation des surfaces foliaires

La surface foliaire est donc calculée, dans toutes les traitements, par le produit $0.75 \cdot L_M \cdot I_M$. Les résultats de l'expérimentation 1994 sont présentés en détail dans le tableau 4.6; ceux de 1995 sont analogues (tableau T.IV.3, en annexe).

Tableau 4.6 Analyse de variance des surfaces maximales des feuilles de maïs de différents rangs (No feuille) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1994. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes:

- la valeur moyenne des surfaces, en cm^2 ,
- l'écart - type des surfaces (entre parenthèses),
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique \Rightarrow	5 (m^{-2})	6 (m^{-2})	7 (m^{-2})	8 (m^{-2})	10 (m^{-2})	12 (m^{-2})	15 (m^{-2})	17 (m^{-2})	21 (m^{-2})	25 (m^{-2})
No feuille \Downarrow										
1	7.9 (1.0) a	7.2 (0.9) a	7.6 (0.5) a	7.4 (0.9) a	7.7 (0.8) a	7.8 (0.9) a	7.0 (0.7) a	7.8 (1.2) a	7.1 (0.7) a	7.4 (0.8) a
2	14.2 (1.3) a	13.9 (1.0) a	14.3 (1.7) a	14.1 (1.3) a	13.7 (1.7) a	14.0 (1.4) a	13.5 (1.6) a	13.9 (1.2) a	13.4 (1.5) a	13.8 (1.6) a
3	30.8 (2.1) a	29.6 (2.7) a	31.2 (2.0) a	29.8 (4.0) a	29.1 (3.5) a	30.2 (3.1) a	28.2 (2.9) a	28.8 (3.3) a	29.7 (3.3) a	29.2 (3.4) a

Tableau 4.6 suite

Densité théorique ⇒	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
No feuille ↓										
4	78.2 (10.4) a	75.3 (7.2) a	77.2 (6.4) a	74.5 (10.1) a	70.0 (10.7) a	74.4 (9.8) a	70.2 (8.6) a	71.4 (5.7) a	69.4 (9.5) a	70.1 (7.5) a
5	133.1 (12.3) a	128.6 (13.0) a	132.0 (11.4) a	126.7 (14.3) a	124.0 (15.0) a	126.1 (11.8) a	120.4 (11.3) a	123.9 (13.2) a	121.3 (13.8) a	122.5 (14.2) a
6	223.3 (24.5) ab	218.5 (20.9) ab	213.7 (21.2) ab	213.3 (16.8) abc	225.7 (27.8) a	208.9 (19.1) abcd	202.8 (17.5) bcd	198.8 (18.9) cd	197.1 (15.2) cd	190.7 (15.0) d
7	368.1 (34.3) a	359.7 (37.3) a	371.2 (29.2) a	347.5 (34.5) a	352.0 (39.3) a	343.5 (20.6) ab	340.1 (21.1) abc	316.9 (27.0) bc	317.4 (24.5) bc	312.2 (23.1) c
8	506.0 (41.0) a	493.0 (23.7) ab	507.4 (21.9) a	483.5 (46.0) ab	486.3 (43.8) ab	467.8 (25.3) bc	459.4 (38.2) bc	445.2 (17.2) cd	426.3 (29.7) d	422.5 (36.3) d
9	619.7 (34.3) a	603.4 (24.3) ab	627.7 (39.1) a	581.1 (38.7) bc	581.4 (31.5) bc	569.0 (25.6) cd	555.2 (39.3) c	532.3 (28.8) de	506.4 (32.9) e	506.1 (43.1) e
10	673.9 (37.0) a	666.3 (21.6) a	645.1 (36.6) ab	620.7 (35.7) bc	611.6 (38.0) c	595.3 (25.3) cd	573.4 (37.5) de	555.7 (40.9) e	502.5 (33.1) f	521.5 (46.3) f
11	665.1 (27.5) a	651.4 (23.8) ab	622.7 (33.0) bc	606.8 (34.4) cd	586.6 (36.9) d	556.2 (28.0) e	538.1 (41.2) ef	523.1 (51.3) f	471.4 (40.2) g	469.8 (34.6) g
12	638.3 (34.7) a	627.6 (25.8) a	589.1 (38.4) b	567.6 (51.9) bc	535.3 (53.4) c	491.3 (47.6) d	477.0 (64.6) d	451.9 (60.9) d	387.5 (33.8) e	405.0 (40.9) e
13	596.7 (37.1) a	560.5 (40.2) b	535.0 (52.0) bc	515.8 (48.0) c	465.4 (45.5) d	435.7 (44.4) de	418.5 (69.6) ef	385.3 (59.3) f	324.8 (39.4) g	336.8 (40.3) g
14	503.8 (42.6) a	477.6 (40.0) a	431.4 (61.9) b	428.1 (56.8) b	370.2 (53.0) c	340.5 (41.2) c	333.3 (63.6) c	291.2 (57.8) d	240.8 (39.3) e	245.7 (36.6) e
15	369.2 (49.0) a	354.8 (41.2) ab	323.3 (61.7) bc	302.9 (50.4) c	260.9 (36.1) d	213.4 (42.0) e	233.7 (50.9) e	203.3 (51.7) e	155.8 (30.9) f	169.4 (24.3) f
16	183.6 (39.5) a	177.6 (30.5) a	168.3 (56.5) a	153.6 (63.6) ab	130.3 (23.0) bc	104.9 (24.8) cde	110.9 (45.1) cd	89.0 (36.9) def	63.5 (22.0) f	71.5 (16.7) ef

La surface d'une feuille étant proportionnelle au produit longueur x largeur, on observe bien évidemment une croissance de la surface de chaque feuille jusque vers les rangs de feuilles 10 puis une décroissance pour les feuilles du haut. Ce tableau montre que l'effet de la densité de plantes est de plus en plus marqué avec le rang des feuilles.

La figure 4.9, tracée en valeur relative, en prenant les largeurs de feuilles de la densité la plus faible comme référence, permet une visualisation plus précise de ces effets. La représentation de la figure 4.10 met bien en évidence les effets combinés de la longueur et de la largeur foliaires en fonction de l'augmentation de densité de plantes. Pour les fortes densités la réduction de surface peut dépasser 50%.

Des résultats comparables ont été obtenus en 1995; ils sont représentés dans les figures F.IV.5 et F.IV.6 en annexe.

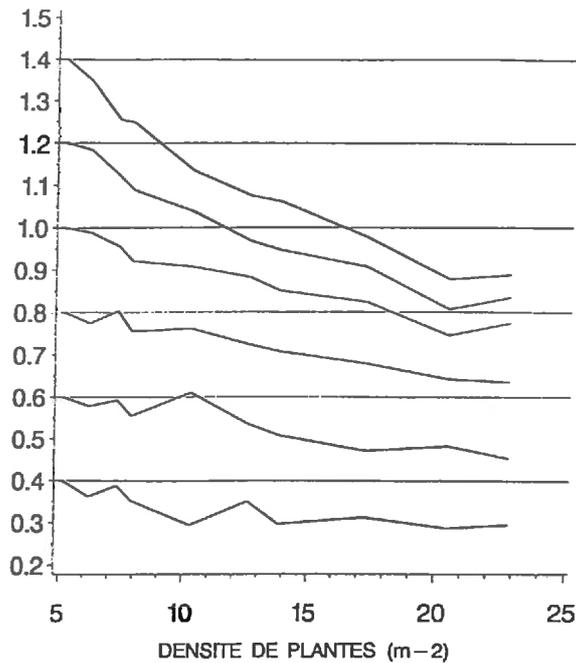
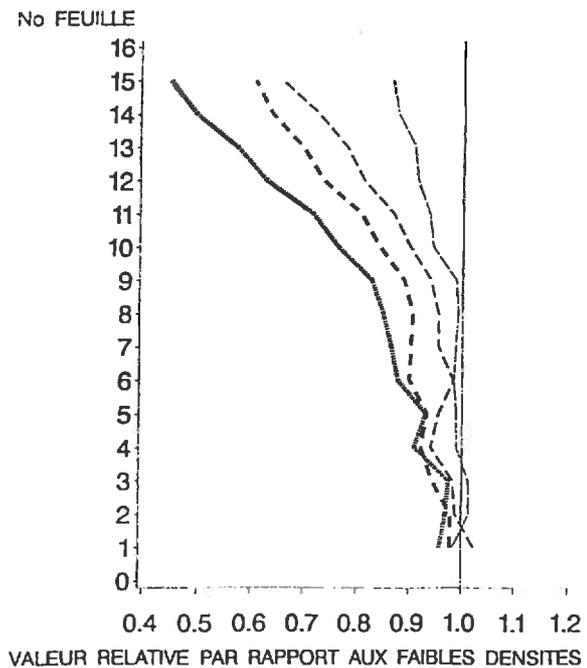


Figure 4.9 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des surfaces moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994.

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

Figure 4.10 Représentation, en moyenne sur deux densités consécutives, du rapport des surfaces des feuilles à celles de la plus faible densité (moyenne de 5.7 plantes m^{-2}), en fonction du numéro de feuille; essai réalisé en 1994.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m^{-2} .



Le tableau 4.7 montre que le rang de la feuille de plus grande surface varie de façon significative entre années (rang moyen de 10.07 en 1994 et de 10.97 en 1995) mais aussi en fonction de la densité. La figure 4.11 montre que le rang de la plus grande feuille est légèrement inférieur pour les fortes densités.

Tableau 4.7 Analyse de variance de l'effet de la densité sur le rang de la feuille de plus grande surface, pour des essais réalisés en 1994 et 1995.

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
AN	1	59.85	150.71	0.0001
DENSITE	9	4.77	12.02	0.0001
AN*DENSITE	9	1.00	2.48	0.0096

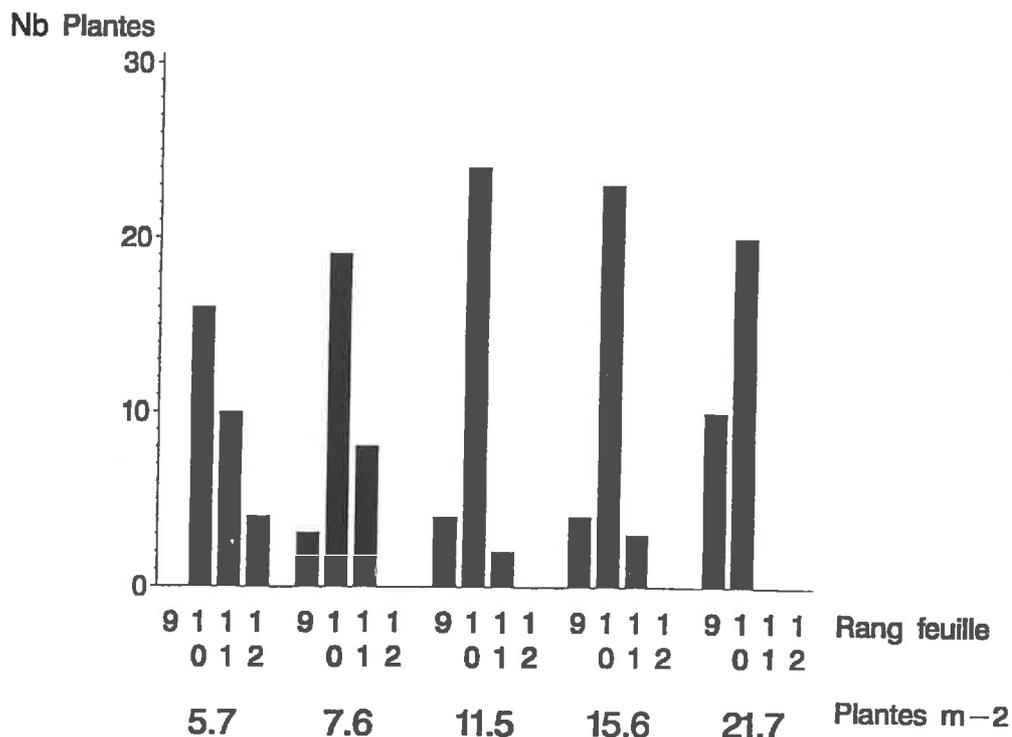


Figure 4.11 Représentation de la fréquence des rangs des feuilles de plus grande surface, pour les différentes densités de plantes; essai réalisé en 1994.

4.2 VARIATION DE LA DISPOSITION SPATIALE DES FEUILLES

4.2.1 Variation des hauteurs d'insertion foliaires

Il est facile d'imaginer que l'augmentation de la densité va conduire à un certain étiolement des plantes; par exemple Tetio-Khago et Gardner (1988) montrent des modifications, malgré tout assez faibles, de hauteur des plantes en fonction de la densité. En revanche il n'existe pas d'analyse de l'effet des densités de plantes sur la hauteur d'insertion des feuilles; nous nommerons « hauteur d'insertion de la feuille », la position de la ligule, et « distance inter-feuille » la distance entre les deux ligules.

Le tableau 4.8 montre bien que:

- la hauteur d'insertion d'une feuille moyenne, par exemple la feuille 6, est déjà très nettement plus élevée pour la forte densité,
- les différences de hauteur d'insertion deviennent peu significatives pour les feuilles de rang élevé.

Tableau 4.8. Analyse de variance des hauteurs d'insertion des feuilles de maïs de différents rangs (No feuille) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1994. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):

- la valeur moyenne des hauteurs d'insertion, en cm par rapport au sol,
- l'écart - type des hauteurs d'insertion (entre parenthèses),
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique ⇒	No feuille U									
	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
6	22.3 (1.5) f	24.1 (3.6) e	25.1 (1.8) e	24.6 (1.6) e	27.9 (2.1) cd	27.0 (2.8) d	28.0 (2.0) cd	29.6 (1.7) bc	31.0 (1.2) ab	31.8 (2.0) a
7	36.7 (1.9) de	39.0 (6.4) cd	40.6 (2.4) cd	41.1 (4.0) ab	44.7 (2.4) ab	43.1 (2.4) bc	42.5 (2.9) bc	45.6 (1.7) bc	46.9 (4.3) a	47.7 (2.6) a
8	53.9 (3.7) e	54.7 (5.9) de	56.6 (1.9) cde	56.9 (4.5) cde	61.1 (3.7) ab	58.7 (3.1) abc	58.0 (4.1) bcd	60.8 (2.5) ab	62.3 (4.7) a	62.5 (4.2) a
9	72.4 (4.6) d	73.5 (5.7) cd	76.3 (2.8) cd	75.0 (5.6) cd	81.2 (4.7) ab	78.1 (3.7) bc	77.6 (5.7) bc	80.9 (3.1) ab	82.9 (5.0) a	84.7 (6.1) a
10	94.3 (5.0) e	95.0 (4.8) de	99.5 (3.5) cd	98.5 (6.3) cde	104.9 (5.3) b	103.1 (4.9) bc	103.1 (6.3) bc	107.3 (3.5) ab	109.9 (5.7) a	111.5 (6.1) a
11	118.2 (5.8) e	119.2 (4.4) e	125.4 (3.5) cd	124.5 (6.8) d	130.9 (6.1) b	129.9 (5.4) bc	129.8 (6.7) c	135.0 (3.3) ab	137.5 (5.9) a	139.3 (5.8) a
12	141.2 (5.8) d	143.0 (5.4) d	150.1 (3.8) c	149.5 (7.1) c	155.5 (5.7) b	154.2 (5.7) bc	153.9 (7.1) bc	159.3 (3.4) ab	162.3 (5.4) a	162.4 (5.2) a
13	163.1 (6.4) d	165.1 (5.7) d	172.7 (4.3) c	172.2 (7.7) c	178.3 (5.6) ab	177.4 (5.3) abc	175.2 (6.9) bc	180.1 (3.8) ab	182.1 (7.0) a	180.4 (5.5) ab
14	184.7 (7.7) b	186.7 (6.9) b	193.3 (5.6) a	192.7 (9.1) a	198.3 (5.4) a	196.9 (4.6) a	192.7 (6.9) a	198.3 (4.6) a	197.2 (7.5) a	195.1 (5.7) a
15	204.7 (8.9) c	207.0 (8.7) bc	212.9 (5.9) ab	211.7 (10.3) abc	216.3 (5.5) a	214.4 (4.5) ab	208.7 (7.1) abc	214.5 (6.2) ab	210.7 (8.0) abc	208.9 (6.6) abc
16	223.4 (9.4) ab	224.6 (10.1) ab	229.8 (6.1) ab	227.7 (10.4) ab	231.3 (5.7) a	228.5 (5.1) ab	222.9 (8.1) ab	227.6 (7.3) ab	222.5 (7.4) a	220.5 (7.6) b

La figure 4.12 visualise bien ce fait et semble montrer, qu'en densité forte, les distances inter-feuilles sont plus élevées pour les feuilles moyennes et plus faibles pour les feuilles du haut. Le tableau 4.9 confirme bien de façon statistique le sens de ces variations de distance inter-feuilles.

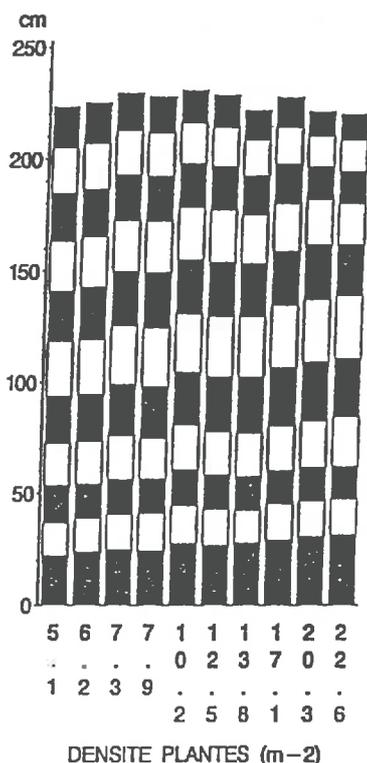


Figure 4.12 Variation de la hauteur d'insertion des feuilles de différents rangs en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1994.

Ces modifications de la position des feuilles en fonction de la densité, combinées aux modifications de surface de chaque feuille, font que les plantes à forte densité placent, dans les premiers stades, leur surface foliaire plus haut dans l'espace (figure 4.13). Cet effet se retrouve également pour l'année 1995 (figure F.IV.7 en annexe). Il s'agit donc là d'une adaptation précoce à des conditions de concurrence pour la lumière que l'on peut rapprocher du concept d'optimisation présenté par Givnish (1983) pour des plantes de sous-bois.

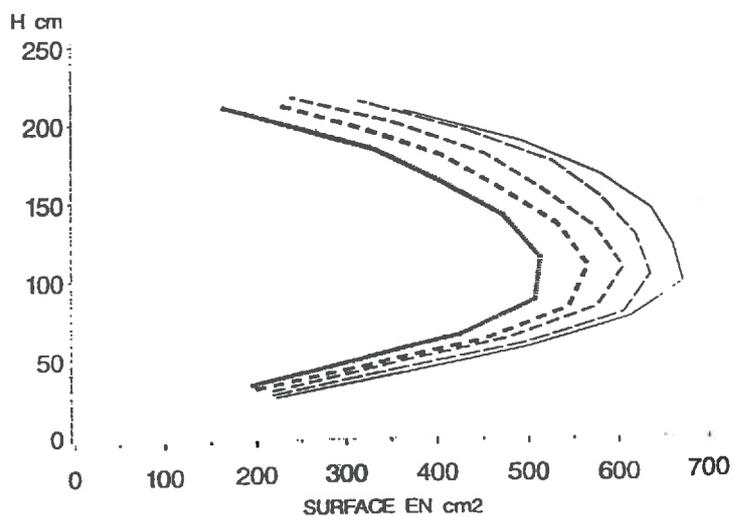


Figure 4.13 Profils verticaux de répartition de la surface des feuilles de différents rangs en fonction de la densité de plantes (moyenne sur deux densités), pour un essai réalisé en 1994.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 5.7, 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m^2 .

Tableau 4.9. Analyse de variance des distances inter-feuilles, en fonction de la densité de plantes de maïs, pour un essai en conditions peu limitantes réalisé en 1994. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):

- la valeur moyenne des distances inter-feuilles, en cm; le rang n donne la distance inter-feuille de la feuille n-1 à la feuille n,
- l'écart - type des distances inter-feuilles (entre parenthèses),
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique ⇒	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
No feuille ↓										
7	14.40 (1.24) a	14.23 (2.99) a	15.47 (1.41) a	16.53 (3.02) a	16.73 (1.16) a	16.07 (1.98) a	14.53 (1.68) a	16.00 (1.46) a	15.87 (4.91) a	15.87 (2.17) a
8	17.20 (2.37) a	15.67 (1.40) a	16.00 (1.13) a	15.73 (2.15) a	16.40 (2.26) a	15.67 (1.99) a	15.47 (2.67) a	15.20 (2.01) a	15.40 (1.64) a	14.87 (2.75) a
9	18.53 (1.60) bc	18.87 (1.25) bc	19.67 (1.54) bc	18.13 (1.81) c	20.13 (2.10) bc	19.33 (1.59) bc	19.60 (2.56) bc	20.13 (1.25) bc	20.67 (3.29) b	22.20 (2.65) a
10	21.93 (1.44) d	21.47 (1.77) d	23.27 (1.91) c	23.47 (1.81) c	23.73 (1.87) c	25.07 (2.09) b	25.53 (1.92) ab	26.40 (1.30) ab	26.93 (1.79) a	26.73 (1.39) a
11	23.87 (1.68) c	24.20 (2.08) c	25.87 (0.99) b	26.00 (0.76) b	25.93 (2.02) b	26.73 (1.33) ab	26.67 (1.50) ab	27.67 (1.23) a	27.67 (1.50) a	27.80 (1.52) a
12	23.00 (1.25) a	23.80 (1.74) a	24.73 (0.89) a	25.00 (1.31) a	24.67 (1.23) a	24.33 (1.40) a	24.13 (2.47) a	24.26 (1.82) a	24.80 (1.82) a	23.13 (2.72) a
13	21.87 (2.20) ab	22.06 (2.05) ab	22.53 (1.25) ab	22.73 (1.62) ab	22.80 (0.77) ab	23.20 (1.47) a	21.27 (2.01) abc	20.87 (2.47) bc	19.80 (2.31) c	18.00 (2.42) d
14	21.67 (2.77) a	21.60 (2.56) a	20.67 (2.32) a	20.47 (2.50) a	20.00 (1.36) ab	19.47 (1.64) ab	17.53 (2.45) c	18.13 (2.03) bc	15.07 (1.71) d	14.73 (2.28) d
15	19.93 (2.23) ab	20.33 (2.64) a	19.60 (1.88) ab	19.00 (2.51) abc	18.00 (1.77) bcd	17.53 (2.59) cde	15.93 (1.75) e	16.27 (1.98) de	13.47 (1.46) e	13.80 (2.00) f
16	18.80 (1.86) a	18.23 (2.55) ab	16.87 (1.81) b	16.79 (1.72) b	14.93 (1.33) c	14.71 (1.82) c	13.57 (2.44) c	13.64 (1.45) c	11.21 (1.42) d	11.60 (1.68) d

4.2.2 Variation des inclinaisons foliaires

La méthode des silhouettes décrite précédemment (§ 3.3.3), a servi à calculer la répartition des éléments de feuilles, pour trois densités. La figure 4.14 montre nettement que le port foliaire est plus dressé pour les densités de plantes les plus fortes: cette observation va dans le même sens que les résultats de Loomis et al., 1968. Ce résultat doit conduire à une certaine prudence dans l'utilisation de lois uniques pour l'évaluation de la quantité d'énergie absorbée par des cultures de densités différentes.

L'effet de la densité sur les azimuts foliaires est sans doute assez faible et il ne peut être mis en évidence sur les mesures réalisées (figure F.IV.8 en annexe).

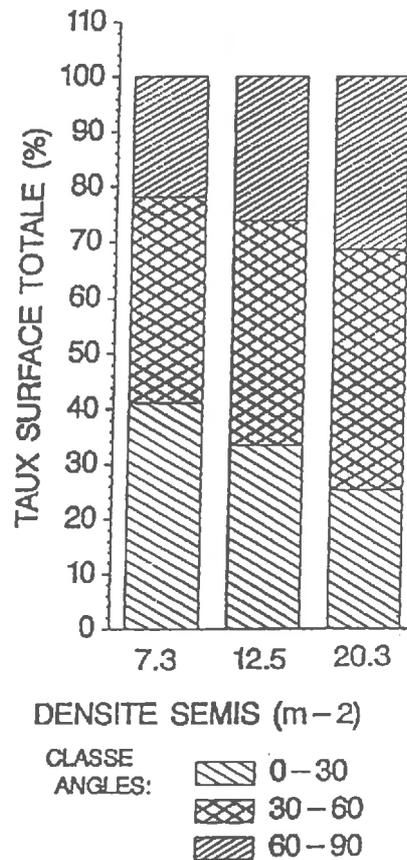


Figure 4.14 Distribution des angles d'inclinaison, par classes de 30°, des feuilles pour trois densités de plantes (essai réalisé en 1994).

4.3 VARIATION DE LA DYNAMIQUE DE MISE EN PLACE DES FEUILLES

4.3.1 Vitesses d'apparition des feuilles

La vitesse d'apparition des feuilles est fonction de la température de l'apex (Brouwer et al., 1970; Watts, 1972) près duquel sont émis les primordiums et s'effectue la division et l'allongement cellulaires. La température de ces zones est réduite avec l'augmentation de densité de plantes (Sonohat Popa, 1992), en particulier par réduction du rayonnement incident, mais les écarts restent faibles et difficiles à mesurer et à estimer.

Aussi la température de l'air est-elle quand même utilisée pour représenter les dynamiques d'apparition des feuilles visibles et d'apparition des ligules (feuilles matures: figure 4.15.). Les écarts dans les rythmes d'apparition restent faibles jusqu'à ce qu'environ la moitié des feuilles soient apparues, on a alors une légère réduction de la vitesse d'apparition des feuilles visibles et matures pour les fortes densités de plantes. Le résultat est analogue pour les deux années (cf figure F.IV.9 pour 1995, en annexe).

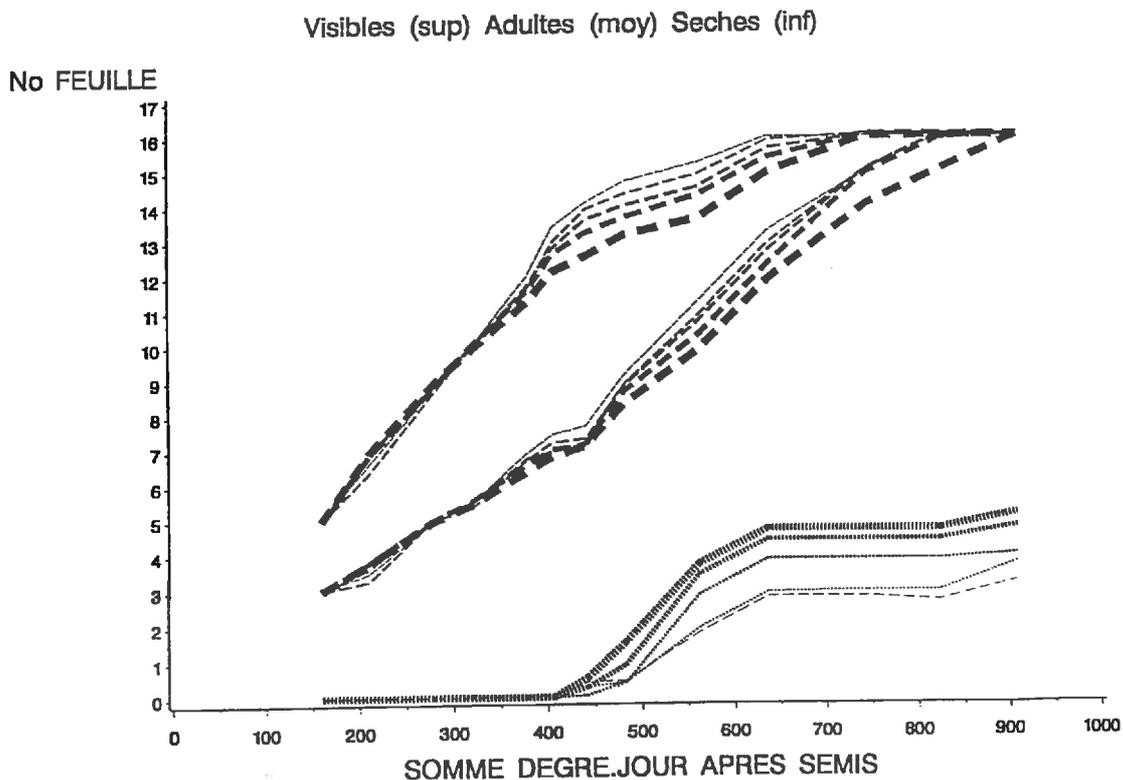


Figure 4.15 *Dynamique d'apparition des feuilles visibles, matures (ligule apparue) et sénescentes en fonction de la somme de degré.jour (température seuil 6°C) depuis le semis, pour différentes densités de plantes; essai réalisé en 1994.*

L'ajustement de l'apparition des feuilles matures à une relation analogue à celle proposée par Muchow et Carberry (1989):

$$NFM = c * \exp (SDJ * d)$$

où NFM est le nombre de feuilles matures

SDJ la somme de degré.jour (seuil 6°C)

c, d, des constantes

conduit à des coefficients sensiblement différents en fonction de la densité de plantes, bien que les lois obtenues ne soient pas très différentes (compensation entre les coefficients c et d): tableau 4.10.

Tableau 4.10 Variation des coefficients c et d de la relation de Muchow et Carberry (1989; $NFM = c * \exp (SDJ * d)$) entre le nombre de feuilles matures NFM et la somme de degré.jour SDJ depuis le semis (seuil 6°C), pour différentes densités de plantes; R2 est le coefficient de régression multiple. Essai réalisé en 1994. Par colonne, une lettre indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5%.

Densité de plantes (m ⁻²)	c	d	R2
5	1.954 bc	0.00315 a	0.965
6	1.951 bc	0.00313 a	0.957
7	1.873 c	0.00315 a	0.960
8	1.950 bc	0.00307 ab	0.955
10	2.012 bc	0.00299 bc	0.965
12	2.042 b	0.00295 c	0.957
15	2.072 b	0.00290 c	0.957
17	2.191 a	0.00276 d	0.961
21	2.267 a	0.00260 e	0.960
25	2.289 a	0.00256 e	0.963

4.3.2 Durée de croissance et durée de vie des feuilles

Des densités de plantes élevées diminuent légèrement, pour les rangs de feuille moyens et élevés, l'apparition de la pointe (feuille visible) et aussi l'apparition de la ligule (feuille mature). Il s'ensuit que la durée de croissance d'une feuille (en somme de degré.jour) n'est pas beaucoup modifiée; la figure 4.16 montre cependant une tendance, pour les feuilles moyennes, à avoir une durée de croissance augmentée par la densité, et, pour les dernières feuilles, une durée de croissance diminuée aux fortes densités de plantes.

Le nombre de feuilles en croissance reste lui relativement stable quelle que soit la densité de plantes.

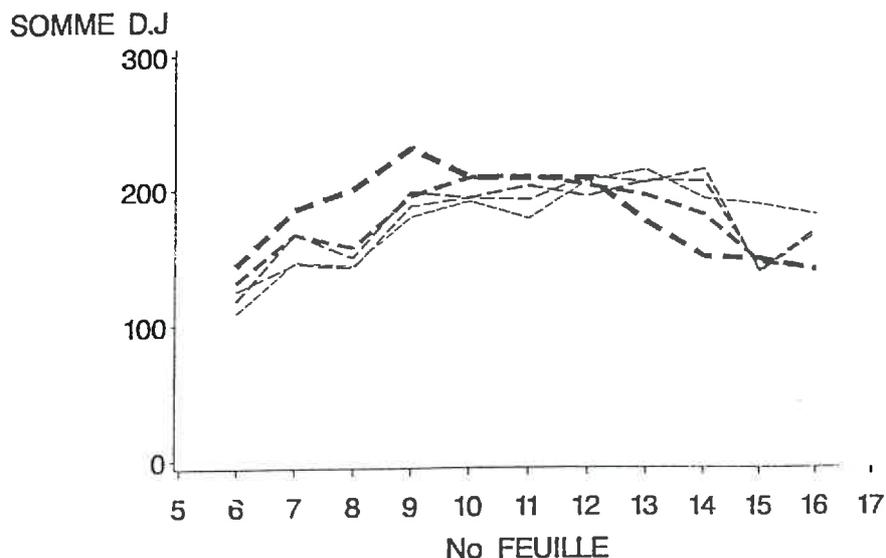


Figure 4.16 *Durée de croissance des feuilles de différent rang (durée séparant l'apparition de la pointe de celle de la ligule foliaire, exprimée en somme de degré.jour) pour différentes densités de plantes; essai réalisé en 1994.*

L'augmentation de la densité de plantes crée une sénescence plus rapide des feuilles de la base comme le montre la figure 4.15. Cette réduction de la durée de vie des premières feuilles avec l'augmentation de densité reste cependant faible (en surface, car les premières feuilles concernées ont une surface foliaire réduite) dans la phase végétative de la culture.

4.3.3 Nombre total de feuilles

Le nombre total de feuilles varie significativement (tableau 4.11) entre années (moyenne de 16.00 en 1994 et de 15.47 en 1995), et cela correspond bien à diverses observations dont celles de Bonhomme et al. (1984) qui montrent que le nombre de feuilles total est plus élevé si la température est plus forte aux environs du début de la différenciation florale; or ici le semis de 1994 est beaucoup plus tardif, et se trouve donc dans des conditions thermiques plus élevées, que celui de 1995. Par contre il n'y a pas, pour chaque année, d'influence de la densité de plantes sur le nombre total de feuilles (cf figure 4.17 pour l'année 1994) et l'interaction densité de plantes * année n'est pas significative. Cette observation n'est pas conforme à celle d'Eik et Hanway (1965) qui trouvaient que le nombre total des feuilles augmentait avec la réduction de la densité de semis; cependant leur

expérimentation était compliquée par des traitements de niveaux nutritionnels différents.

Tableau 4.11 Analyse de variance de l'effet de la densité sur le nombre total de feuilles, pour des essais réalisés en 1994 et 1995.

Source de variation	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
AN	1	21.33	129.86	0.0001
DENSITE	9	0.08	0.50	0.8768
AN*DENSITE	9	0.07	0.41	0.9315

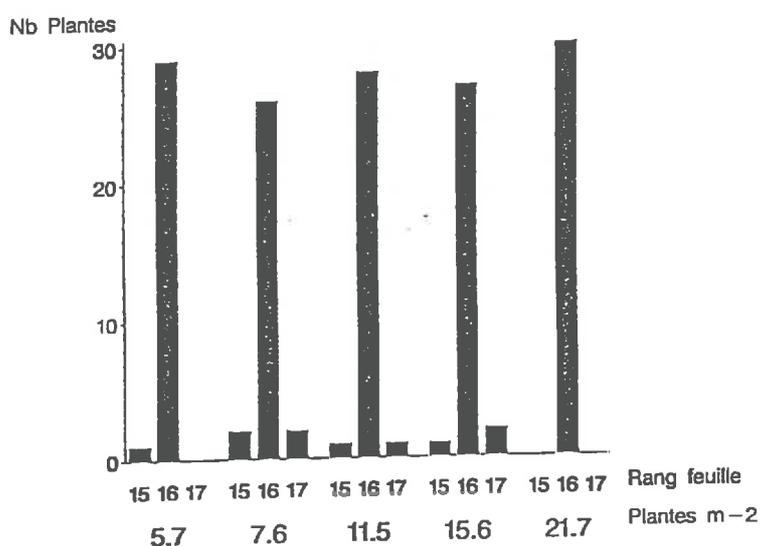


Figure 4.17 Représentation de la fréquence du nombre total de feuilles, en fonction de la densité de plantes (regroupement par moyenne sur deux densités consécutives); essai réalisé en 1994.

4.3.4 Dynamique de la surface foliaire

Les figures 4.18 et 4.19 montrent, respectivement pour 1994 et 1995, la dynamique de la surface foliaire par plante (en négligeant l'effet des quelques feuilles sénescentes de petite taille): les plantes à forte densité ont environ la même surface pour les deux années, celle-ci est en revanche plus réduite, en 1995, pour les plantes à faible densité. La figure F.IV.10 (en annexe) met bien en évidence ces observations; elle montre aussi que la dynamique est fortement influencée par la température puisque les courbes sont qualitativement analogues lorsque la dynamique est représentée en fonction des sommes de degré.jour depuis la levée.

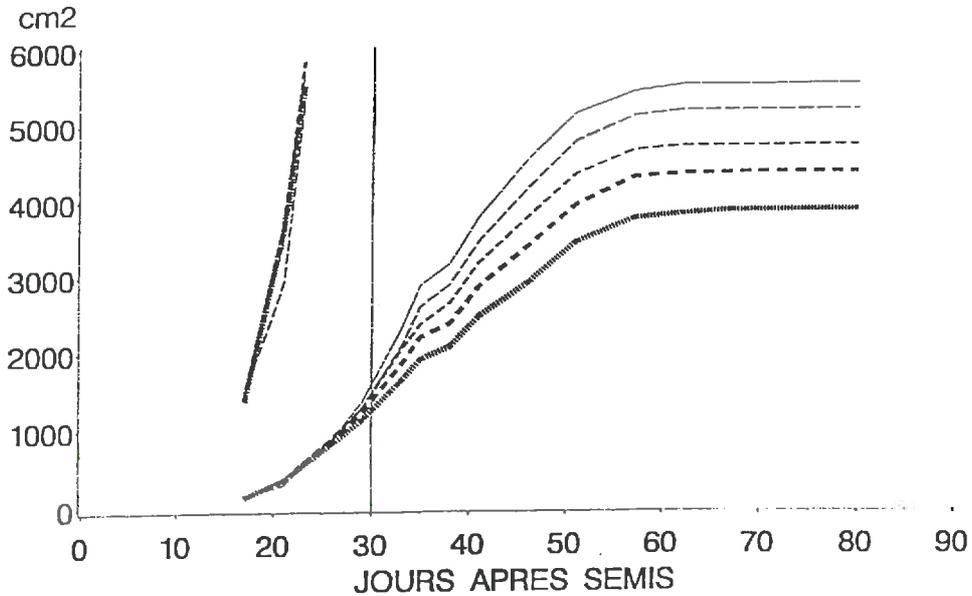


Figure 4.18 Dynamique de la surface foliaire (cumulée sans prise en compte de la sénescence) par plante en fonction des jours après semis, pour des densités de plantes croissantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 5.7, 7.6, 11.5, 15.6, et 21.7 plantes m^{-2}). Un agrandissement ($\times 10$) est fait pour les jours après semis inférieurs à 30; essai réalisé en 1994.

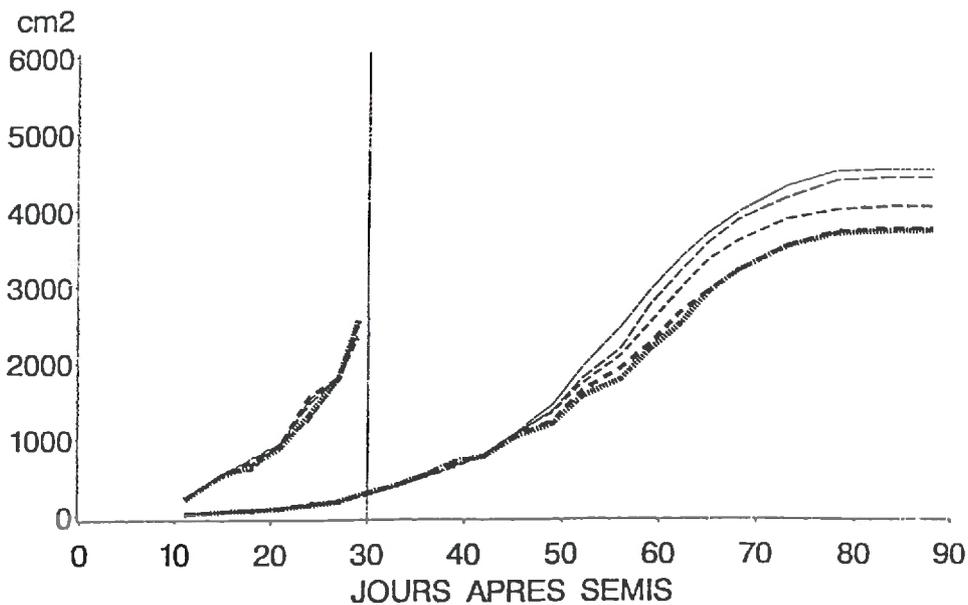


Figure 4.19 Dynamique de la surface foliaire (cumulée sans prise en compte de la sénescence) par plante en fonction des jours après semis, pour des densités de plantes croissantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 6.0, 8.1, 10.8, 16.2, et 22.7 plantes m^{-2}). Un agrandissement ($\times 10$) est fait pour les jours après semis inférieurs à 30; essai réalisé en 1995.

La dynamique de l'indice foliaire (LAI: surface foliaire par plante en m^{-2} * densité de plantes) va résulter de façon multiplicative de la surface foliaire (figures 4.20 et 4.21, respectivement pour 1994 et 1995): la gamme de variation de ce LAI est très importante en fonction de la densité de plantes, de 3 à 9 environ pour 1994, soit d'un facteur 3 environ alors que la densité de plantes varie d'un facteur 4 environ.

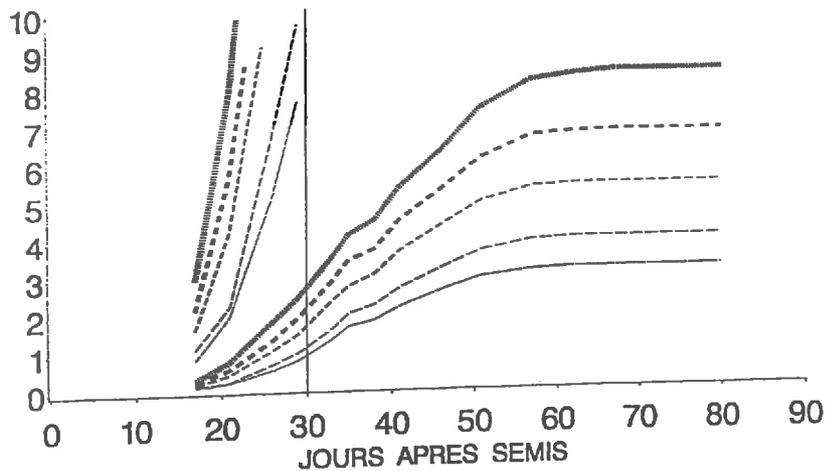


Figure 4.20 Dynamique de l'indice foliaire LAI (sans prise en compte de la sénescence) en fonction des jours après semis, pour des densités de plantes croissantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 5.7, 7.6, 11.5, 15.6, et 21.7 plantes m^{-2}); agrandissement ($\times 10$) pour les jours après semis inférieurs à 30; essai 1994.

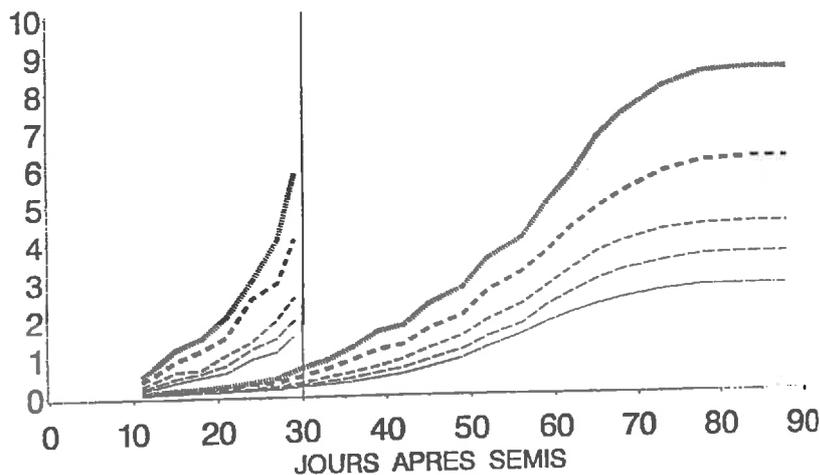


Figure 4.21 Dynamique de l'indice foliaire LAI (sans prise en compte de la sénescence) en fonction des jours après semis, pour des densités de plantes croissantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 6.0, 8.1, 10.8, 16.2, et 22.7 plantes m^{-2}); agrandissement ($\times 10$) pour les jours après semis inférieurs à 30; essai 1995.

La figure 4.22 permet une analyse de la régulation au cours du temps de la surface foliaire par plante en fonction de la densité de plantes. Dans les premiers stades la surface par plante varie peu entre traitements, puis, au fur et à mesure que s'installe la compétition, il y a réduction de la surface par plante aux fortes densités. Le tableau 4.12 donne une analyse statistique des différences significatives entre traitements et dates pour l'année 1994.

Tableau 4.12 Analyse de variance des surfaces foliaires de plantes de maïs à différentes dates (Jour AS - jours après semis) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1994. Pour chaque date on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):
 - la valeur moyenne des surfaces par plante (en m²),
 - l'écart - type des surfaces (en parenthèse),
 - une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique ⇒ Jour AS ↓	5 (m ²)	6 (m ²)	7 (m ²)	8 (m ²)	10 (m ²)	12 (m ²)	15 (m ²)	17 (m ²)	21 (m ²)	25 (m ²)
17	0.015 (0.001) a	0.014 (0.001) a	0.015 (0.001) a	0.014 (0.001) a						
21	0.037 (0.010) a	0.032 (0.010) ab	0.028 (0.008) b	0.030 (0.008) ab	0.037 (0.009) ab	0.037 (0.006) a	0.035 (0.008) ab	0.038 (0.005) a	0.036 (0.005) ab	0.037 (0.006) ab
26	0.099 (0.014) a	0.082 (0.013) b	0.087 (0.014) ab	0.088 (0.012) ab	0.092 (0.014) ab	0.090 (0.010) ab	0.081 (0.012) b	0.086 (0.009) b	0.083 (0.009) b	0.083 (0.013) b
29	0.137 (0.023) a	0.134 (0.020) a	0.130 (0.017) ab	0.126 (0.016) abc	0.123 (0.021) abc	0.131 (0.013) ab	0.122 (0.017) abc	0.122 (0.013) abc	0.115 (0.010) bc	0.111 (0.014) c
33	0.236 (0.023) a	0.226 (0.021) ab	0.210 (0.027) bc	0.206 (0.024) bc	0.202 (0.035) bc	0.205 (0.018) bc	0.189 (0.024) cd	0.181 (0.023) de	0.165 (0.021) e	0.161 (0.023) e
35	0.291 (0.037) a	0.288 (0.030) a	0.264 (0.025) b	0.259 (0.024) b	0.239 (0.025) c	0.236 (0.018) c	0.228 (0.020) c	0.214 (0.015) de	0.201 (0.018) e	0.182 (0.026) f
38	0.323 (0.026) a	0.311 (0.025) ab	0.297 (0.024) bc	0.282 (0.026) cd	0.274 (0.036) de	0.256 (0.020) ef	0.245 (0.019) fg	0.231 (0.025) g	0.208 (0.014) h	0.207 (0.014) h
41	0.385 (0.026) a	0.371 (0.024) ab	0.353 (0.023) bc	0.339 (0.024) cd	0.326 (0.028) de	0.311 (0.019) ef	0.293 (0.031) fg	0.218 (0.029) g	0.250 (0.025) h	0.246 (0.026) h
46	0.464 (0.031) a	0.442 (0.027) b	0.426 (0.033) b	0.402 (0.032) c	0.386 (0.039) cd	0.367 (0.030) de	0.349 (0.028) ef	0.328 (0.032) f	0.291 (0.018) g	0.290 (0.023) g
51	0.523 (0.027) a	0.505 (0.022) ab	0.490 (0.031) b	0.464 (0.031) c	0.446 (0.038) c	0.422 (0.028) d	0.407 (0.035) d	0.380 (0.035) e	0.343 (0.018) f	0.345 (0.026) f
57	0.552 (0.024) a	0.534 (0.017) ab	0.528 (0.031) b	0.499 (0.028) c	0.479 (0.033) c	0.453 (0.020) d	0.443 (0.036) d	0.417 (0.037) e	0.374 (0.019) f	0.379 (0.026) f
62	0.561 (0.024) a	0.543 (0.018) ab	0.531 (0.032) b	0.506 (0.030) c	0.485 (0.034) d	0.458 (0.020) e	0.448 (0.037) e	0.423 (0.038) f	0.380 (0.020) g	0.386 (0.026) g

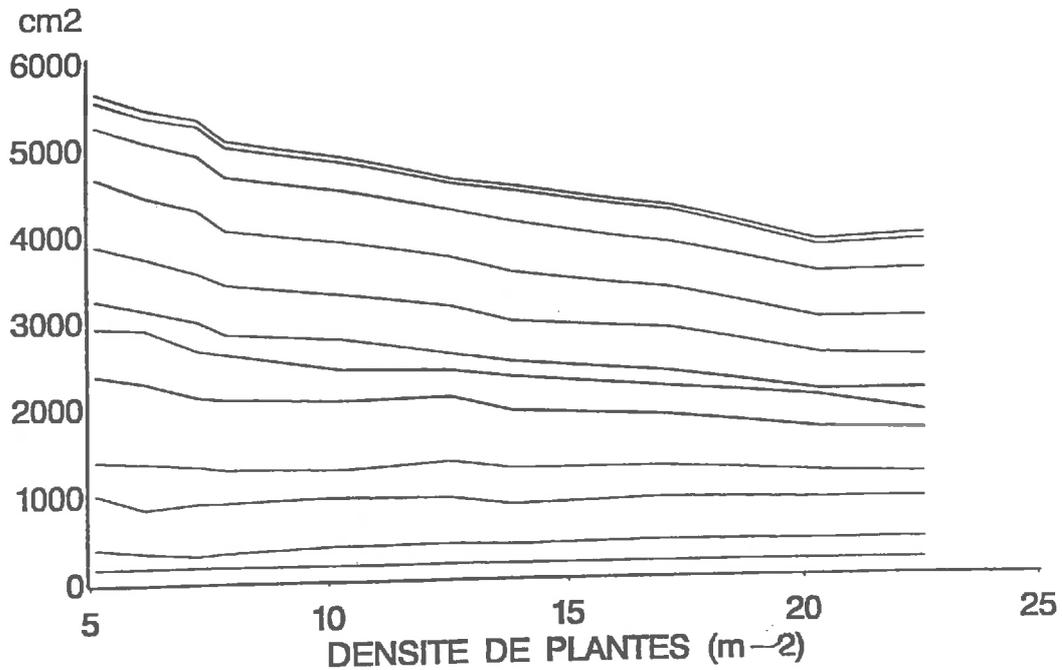


Figure 4.22 Relation entre la surface foliaire par plante (sans prise en compte de la sénescence) et la densité de plantes, pour différentes dates (jours après semis); essai réalisé en 1994.

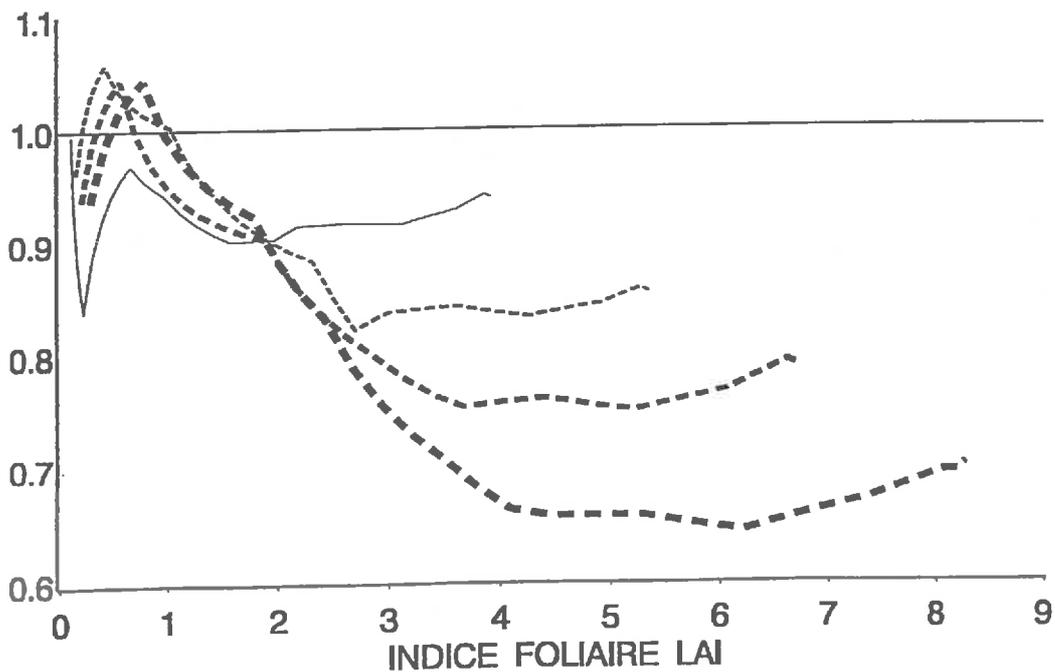


Figure 4.23 Relation entre la surface relative par plante (rapportée à la surface par plante à densité faible 5.7 plantes m⁻², sans prise en compte de la sénescence) et l'indice foliaire LAI, pour des densités de plantes croissantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 7.6, 11.5, 15.6, et 21.7 plantes m⁻²); essai réalisé en 1994.

La compétition pour la lumière au sein du couvert peut être évaluée par l'importance de l'indice foliaire (LAI). La figure 4.23 montre la variation relative de la surface foliaire par plante (par rapport à la surface par plante aux faibles densités) en fonction de ce LAI. Il apparaît que c'est au-dessus d'un LAI d'environ 1 que s'effectuent, pour toutes les densités, les réductions de surface totale les plus importantes. Au-dessus d'une valeur de LAI, variable pour chaque densité de plantes mais égale à environ la moitié du LAI final, cette réduction (par rapport aux faibles densités) reste ensuite à peu près constante.

4.4 VARIATION DES DIMENSIONS FINALES DE PLANTES

4.4.1 Variation de la hauteur finale des plantes

Les hauteurs finales des plantes, aussi bien à la base de la panicule (H1) que celle-ci incluse (H2), varient relativement peu avec la densité de plantes (tableau 4.13). La hauteur augmente d'abord légèrement puis décroît un peu plus fortement pour les densités croissantes. Ce résultat est conforme à celui de Tetio-Kagho et Gardner (1988) qui suggèrent une loi parabolique pour simuler cette variation; des observations similaires ont été faites par Stinson et Moss (1960).

Tableau 4.13 *Variation de la hauteur à la base de la panicule (H1), et de la hauteur totale (H2), de plantes de maïs à différentes densités, pour un essai réalisé en 1994. Pour chaque variable on a, par ligne et pour les différentes densités théoriques de plantes:*

- la valeur moyenne de la hauteur (H1 ou H2), en cm par rapport au sol,
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5%.

Plantes m ⁻²	5	6	7	8	10	12	15	17	21	25
H1 (cm)	234.1 ab	234.2 ab	239.9 a	237.7 ab	240.1 a	237.1 ab	230.9 ab	236.0 ab	229.3 ab	226.9 b
H2 (cm)	273.4 ab	268.9 ab	276.1 a	274.3 ab	274.7 ab	270.6 ab	263.2 bc	268.3 ab	257.1 c	255.9 c

4.4.2 Variation des diamètres de plantes

On peut observer sur le tableau 4.14 qu'il y a une diminution très importante du diamètre à la base de la tige lorsque la densité de plantes croît; cette diminution est supérieure à 50% pour les deux années. Cet effet d'étiollement, bien que rarement évalué quantitativement, conduit à un risque de verse élevé aux fortes densités (Brown, 1961).

Tableau 4.14 *Variation du diamètre à la base de la tige (D) de plantes de maïs à différentes densités, pour un essai réalisé en 1994. Pour chaque variable on a, pour les différentes densités théoriques de plantes:*

- la valeur moyenne du diamètre, en mm,
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5%.

Plantes m ⁻²	5	6	7	8	10	12	15	17	21	25
D (mm)	25.6 a	24.7 b	23.1 c	21.4 d	19.9 e	16.3 f	14.5 g	13.5 h	11.7 i	11.7 i

En 1995 les diamètres des différents entrenoeuds, en fait la moyenne géométrique des diamètres maximal et minimal de la tige entre deux feuilles (DE), ont été mesurés. Avec la mesure simultanée de la longueur de cette distance interfeuille (LE, que nous nommerons longueur de l'entrenoeud) il est possible de calculer, pour chaque niveau de feuille, un volume que nous nommerons volume d'entrenoeud (VE).

Le tableau 4.15 permet de constater qu'il n'y a pas d'interaction traitement x numéro de feuille, ce qui signifie que le diamètre de l'entrenoeud varie dans le même sens pour les différents traitements. La figure 4.24 montre bien, sur différentes densités de plantes, que l'augmentation de celle-ci crée une diminution du diamètre de tous les entrenoeuds. L'effet est particulièrement important (et très significatif) sur les entrenoeuds de rang moyen (de 7 à 11): voir le tableau du résultat de l'analyse de variance en annexe (T.IV.4). Le diamètre des entrenoeuds supérieurs est voisin pour les différents traitements: il doit correspondre à la structure minimale nécessaire pour la rigidité de la plante.

Par contre, pour les longueurs d'entrenoeuds, ceux de la base sont relativement plus longs, et ceux du sommet relativement plus courts, pour les fortes densités (cf § 4.2.1, pour 1994, et figure 4.25, pour 1995). Le volume de chaque entrenoeud est très influencé par son diamètre et un peu moins par sa longueur: le profil de répartition qui en résulte a donc une forme intermédiaire (figure F.IV.11 en annexe)

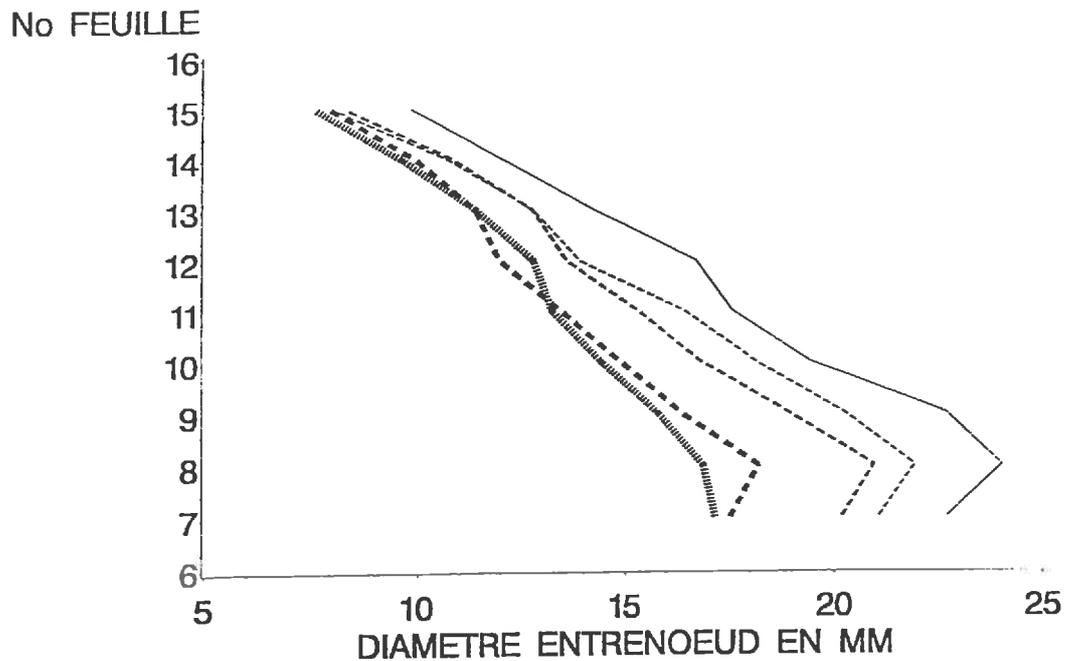


Figure 4.24 Profils verticaux de répartition du diamètre des entrenoeuds de différents rangs en fonction de la densité de plantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 6.0, 8.1, 10.8, 16.2, et 22.7 plantes m²); essai réalisé en 1995.

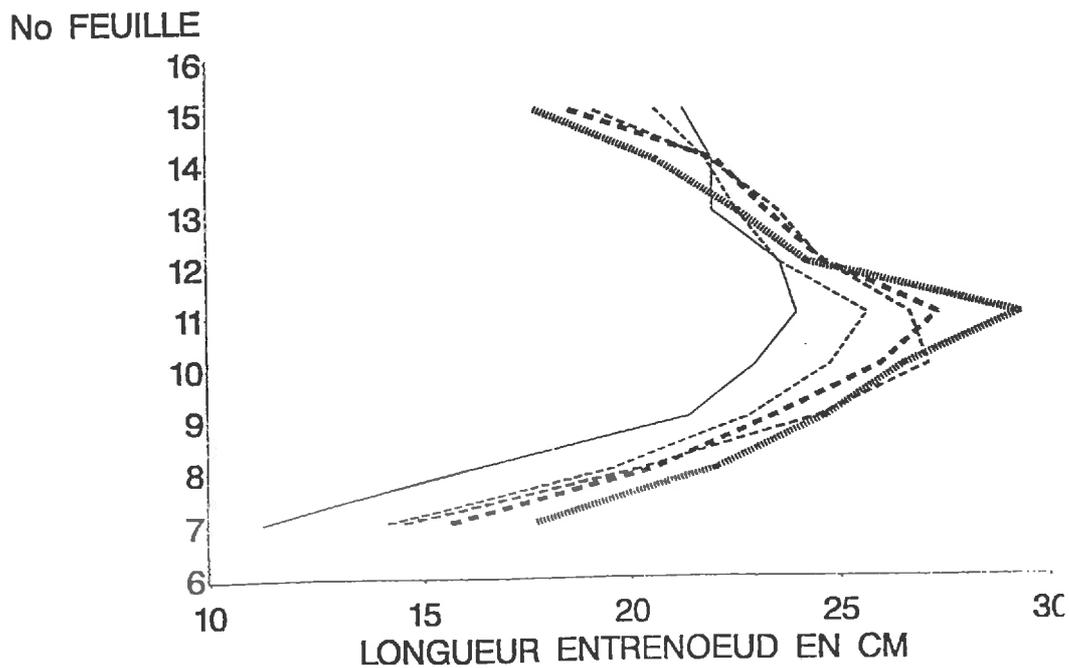


Figure 4.25 Profils verticaux de répartition de la longueur des entrenoeuds de différents rangs en fonction de la densité de plantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 6.0, 8.1, 10.8, 16.2, et 22.7 plantes m²); essai réalisé en 1995.

Tableau 4.15 Analyse de variance, sur l'ensemble des entrenoeuds de rang 7 à 15, de la variation de leur diamètre (DE), de leur longueur (LE) et de leur volume (VE), en fonction de la densité de plantes (DENS) et du rang de la feuille (NFEUIL); essai réalisé en 1995.

Source de variation de DE	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
DENS	9	157.6	23.8	0.0001
NFEUIL	8	1231.3	186.0	0.0001
DENS*NFEUIL	72	6.5	1.0	0.5227

Source de variation de LE	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
DENS	9	40.9	9.9	0.0001
NFEUIL	8	966.3	234.0	0.0001
DENS*NFEUIL	72	13.5	3.3	0.0001

Source de variation de VE	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
DENSITE	9	27.8	25.1	0.0001
NFEUIL	8	256.2	231.4	0.0001
DENS*NFEUIL	72	1.9	1.7	0.0004

4.5 VARIATION DE LA BIOMASSE AERIENNE

4.5.1 Dynamique de la biomasse totale par plante

Les résultats sont présentés ici pour l'année 1995 car le nombre de prélèvements est plus élevé et l'échantillonnage plus complet. Ils sont qualitativement identiques pour l'année 1994 (cf tableau T.IV.5, en **annexe**: analyse de variance entre années), bien que la vitesse de croissance soit beaucoup plus forte en 1994, le semis ayant été plus tardif; les biomasses aux environs de la floraison sont analogues entre les deux années.

Pour les dates de prélèvement précoces l'effet de la densité est très faible (fig 4.26 et figure F.IV.12, en **annexe**, pour 1994). Lorsque la compétition pour la lumière s'installe (cf § 4.3.4, évolution du LAI) les plantes à forte densité ont une biomasse de plus en plus réduite.

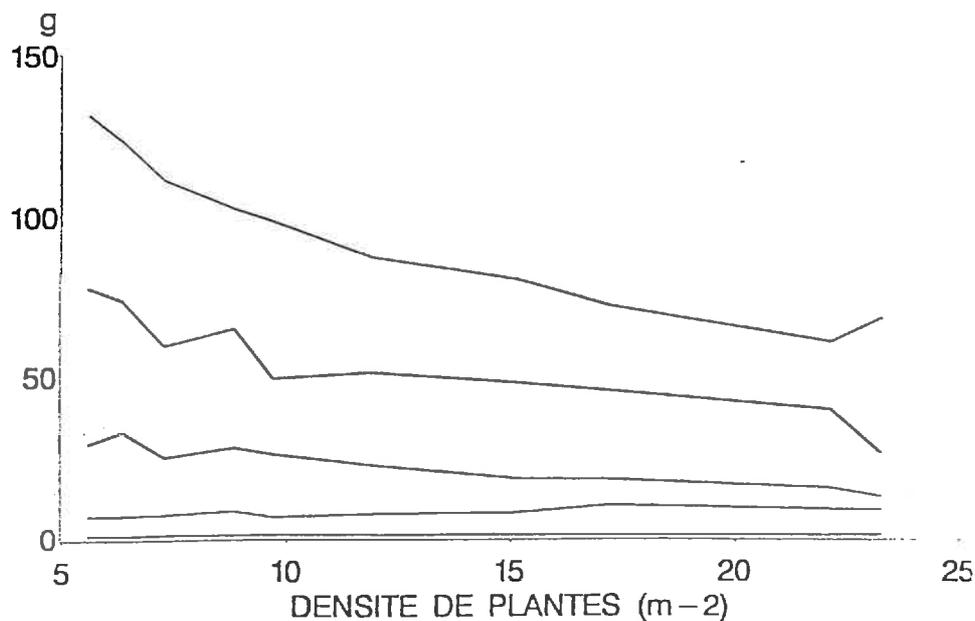


Figure 4.26 Variation de la biomasse par plante en fonction de la densité de plantes à différentes dates (jours après le semis) durant la phase végétative; essai réalisé en 1995.

4.5.2 Dynamique de la biomasse des feuilles et des tiges

Durant la phase végétative, la biomasse de la plante est constituée surtout de la biomasse des tiges et de la biomasse foliaire, la figure 4.27, pour 1995 (et la figure F.IV.13, en **annexe**, pour 1994), montre que, si la biomasse des tiges devient de plus en plus importante par rapport à la biomasse foliaire, la contribution de chacune est quasi indépendante de la densité de plantes. Le tableau 4.16 donne l'analyse statistique des résultats discutés sur les figures: ce n'est qu'à partir du troisième prélèvement (84 jours après le semis) que la biomasse (des feuilles, des tiges, ou totale) devient significativement plus faible pour les densités élevées; le rapport (biomasse des feuilles) / (biomasse des tiges + biomasse des feuilles) est presque constant à une date donnée quelle que soit la densité.

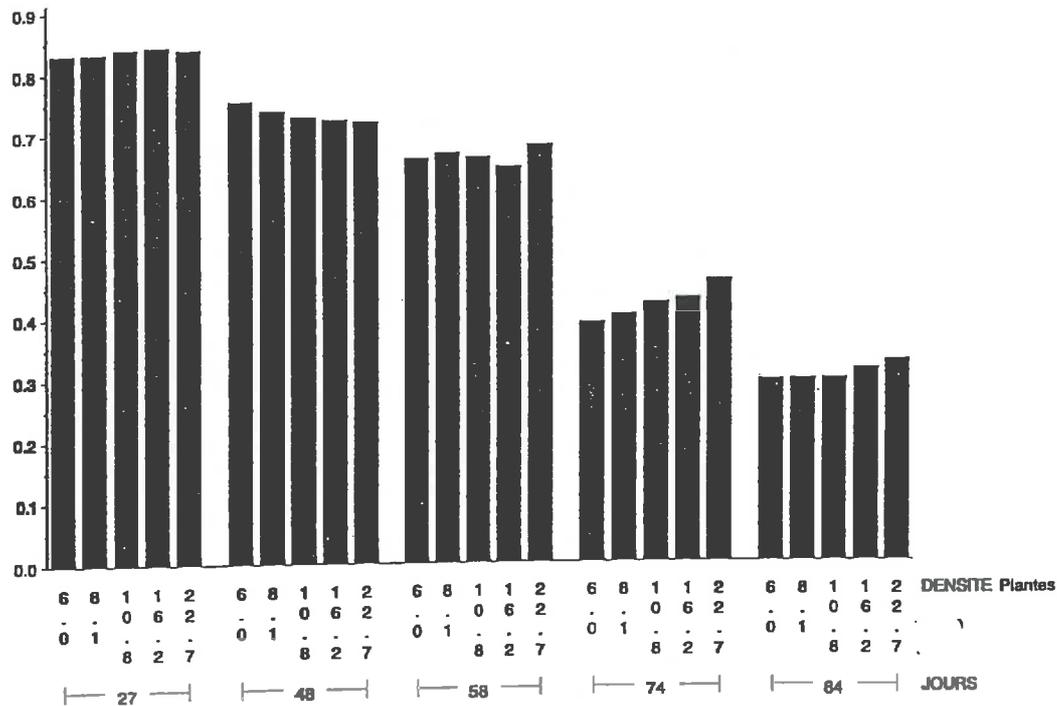


Figure 4.27 Variation du rapport (biomasse foliaire) / (biomasse foliaire + biomasse des tiges) à différentes dates en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1995.

Tableau 4.16 Analyse de variance de la variation de la biomasse des feuilles (MFE) ou des tiges (MTIG), de la biomasse totale (TOT), et du rapport RAPP (biomasse des feuilles) / (biomasse des feuilles + biomasse des tiges) à différentes dates en fonction de la densité de plantes. Essai 1995.

Densité théorique ⇒	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)	
Date (JAS)											
27	MFE	0.38 a	0.39 a	0.45 a	0.42 a	0. a	0.40 a	0.39 a	0.37 a	0.38 a	0.39 a
	MTIG	0.084 a	0.073 a	0.081 a	0.082 a	0.082 a	0.074 a	0.061 a	0.082 a	0.066 a	0.084 a
	TOT	0.46 a	0.47 a	0.53 a	0.49 a	0.49 a	0.48 a	0.46 a	0.45 a	0.44 a	0.47 a
	RAPP	0.82 a	0.84 a	0.85 a	0.82 a	0.83 a	0.85 a	0.87 a	0.82 a	0.85 a	0.82 a
48	MFE	4.84 b	4.96 b	5.11 b	5.79 b	4.54 b	4.23 b	5.23 ab	7.03 a	6.24 ab	5.83 ab
	MTIG	1.56 b	1.64 ab	1.73 ab	2.17 ab	1.54 b	2.07 ab	2.08 ab	2.62 a	2.31 ab	2.41 ab
	TOT	6.41 b	6.61 b	6.84 ab	7.96 ab	6.08 b	6.97 ab	7.31 ab	9.65 a	8.56 ab	8.25 ab
	RAPP	0.76 b	0.75 a	0.75 a	0.73 ab	0.75 a	0.71 ab	0.71 a	0.72 a	0.73 a	0.71 a
58	MFE	18.79 ab	21.77 a	16.31 abc	18.56 ab	16.01 abc	15.21 bc	11.07 cd	11.75 cd	10.13 cd	8.48 d
	MTIG	10.16 ab	10.82 a	8.35 abc	9.07 abc	9.60 ab	6.72 bcd	6.81 bcd	5.86 cd	4.88 d	3.96 d
	TOT	28.95 ab	32.59 a	24.61 abc	27.62 ab	25.61 ab	21.93 bcd	17.88 cde	17.61 cde	15.07 de	12.44 e
	RAPP	0.65 ab	0.67 ab	0.66 ab	0.67 b	0.63 b	0.69 a	0.62 ab	0.67 ab	0.68 ab	0.68 ab
74	MFE	28.73 a	25.67 ab	22.53 bcd	23.87 bc	18.97 de	20.03 cde	18.70 de	18.13 de	15.90 e	11.86 f
	MTIG	43.40 a	42.37 a	33.03 abc	36.57 ab	28.87 bcd	27.03 bcd	25.97 bcd	23.67 cd	20.70 de	12.90 e
	TOT	77.17 a	73.20 ab	59.23 cde	64.47 abc	48.93 cde	50.66 cde	47.37 de	45.00 de	39.20 e	25.93 f
	RAPP	0.40 b	0.38 b	0.41 b	0.40 b	0.42 ab	0.43 ab	0.42 ab	0.44 ab	0.44 ab	0.48 a
84	MFE	28.85 a	28.30 a	26.50 a	24.48 ab	22.33 bc	21.94 bc	19.41 cd	19.80 cd	17.03 d	18.86 cd
	MTIG	69.20 a	67.78 a	63.90 a	57.76 ab	56.74 ab	49.24 bc	46.40 bcd	40.60 cd	35.87 d	38.70 cd
	TOT	131.05 a	122.97 ab	110.71 bc	101.80 cd	97.87 cde	86.18 def	79.32 fg	71.13 fg	60.06 fg	67.36 g
	RAPP	0.29 a	0.29 a	0.29 a	0.30 a	0.28 ab	0.31 a	0.29 a	0.33 a	0.32 a	0.33 a

4.5.3 Biomasse du système foliaire à floraison

La biomasse totale des limbes foliaires est constituée de la masse des nervures et de la masse du voile foliaire. La figure 4.28 montre bien que l'effet de la densité de plantes est plus important sur la biomasse des voiles que sur la biomasse des nervures; cette dernière doit être proche de la masse minimale nécessaire pour la rigidité de la feuille. Cet effet est facile à constater sur la figure 4.29: la densité moyenne conduit, par rapport à la faible densité, à une réduction de la biomasse des nervures de l'ordre de 10%, alors que la réduction atteint 20% environ pour les voiles. La forte densité conduit, par rapport à la faible densité, à une réduction de la biomasse des voiles de l'ordre de 40%, et cela dès les premières feuilles et de façon assez constante sur le profil.

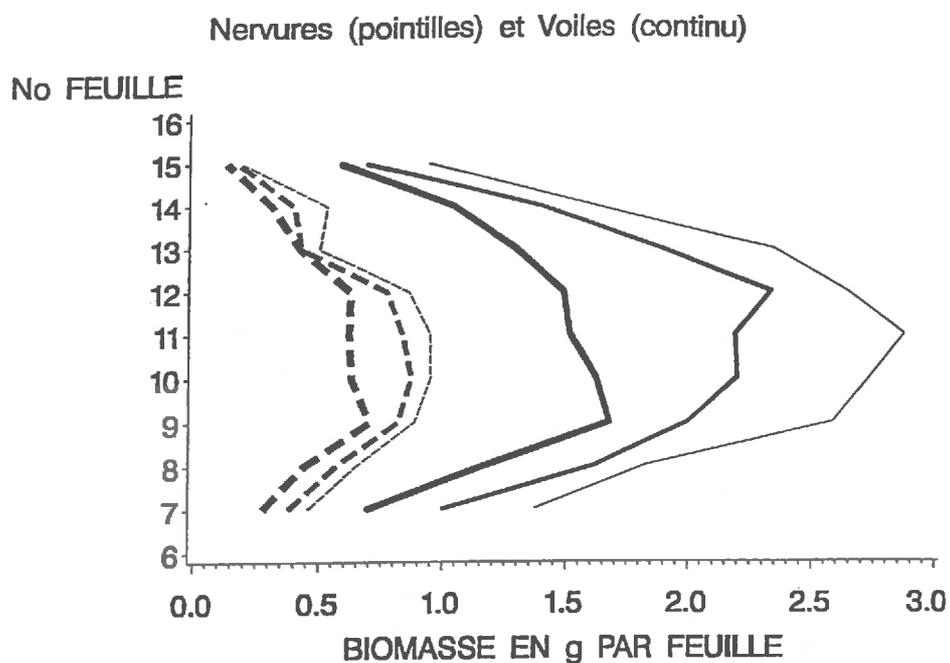


Figure 4.28 Profils verticaux de répartition de la biomasse (nervures et voiles) des feuilles de différents rangs pour trois densités de plantes (soit 7.3, 12.0 et 22.5 plantes m^{-2} , l'épaisseur du trait croît comme la densité); essai réalisé en 1995.

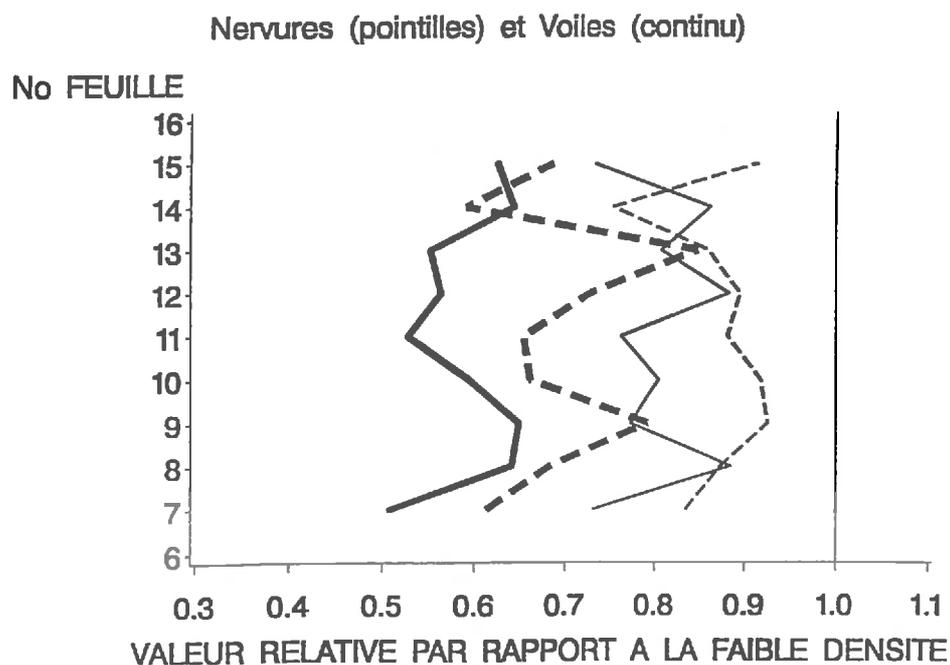


Figure 4.29 Profils verticaux de la répartition relative (par rapport à la faible densité, soit 7.3 plantes m^{-2}) de la biomasse (nervures et voiles) des feuilles de différents rangs pour les deux autres densités de plantes (soit 12.0 et 22.5 plantes m^{-2} , l'épaisseur du trait croît comme la densité); essai réalisé en 1995.

On a donc, avec l'augmentation de la densité de plantes, diminution à la fois de la surface des feuilles (au moins pour les rangs de feuille moyens et élevés, § 4.1.4) et de leur biomasse. Pour les feuilles du bas (rangs 7-8) la réduction de surface foliaire en fonction de la densité de plante est faible (on a même une très légère augmentation de cette surface à densité moyenne) alors que la biomasse foliaire est, elle, très réduite à forte densité (de 20 à 40% pour, respectivement, la densité moyenne et la densité élevée, par rapport à la faible densité): figure 4.30. Pour les feuilles du haut, les réductions de surface et de biomasse se rapprochent. La réduction relative de surface foliaire, par rapport à la faible densité de plantes, croît avec le rang foliaire alors que la réduction de biomasse foliaire est relativement indépendante du niveau. Comme la biomasse foliaire décroît beaucoup plus vite que la surface foliaire cela se traduit par une augmentation de la surface massique (surface de feuille par unité de biomasse) avec la densité: avec une même biomasse la plante fabrique plus de surface foliaire lorsque la densité de plantes croît (figure 4.31). Il s'agit là d'un phénomène d'adaptation très important qui privilégie la fabrication de capteurs d'énergie lorsque celle-ci devient limitante.

Biomasses (pointilles) et Surfaces (continu)

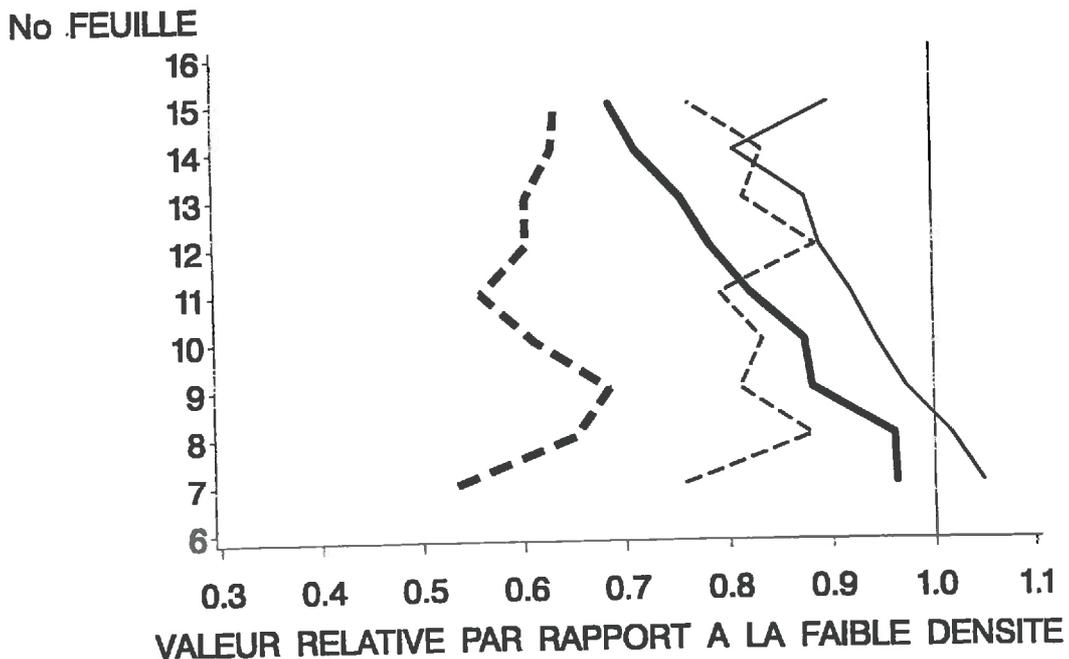


Figure 4.30 Profils verticaux de la répartition relative (par rapport à la faible densité, soit 7.3 plantes m^{-2}) de la biomasse et de la surface des feuilles de différents rangs pour les deux autres densités de plantes (soit 12.0 et 22.5 plantes m^{-2} , l'épaisseur du trait croît comme la densité); essai réalisé en 1995.

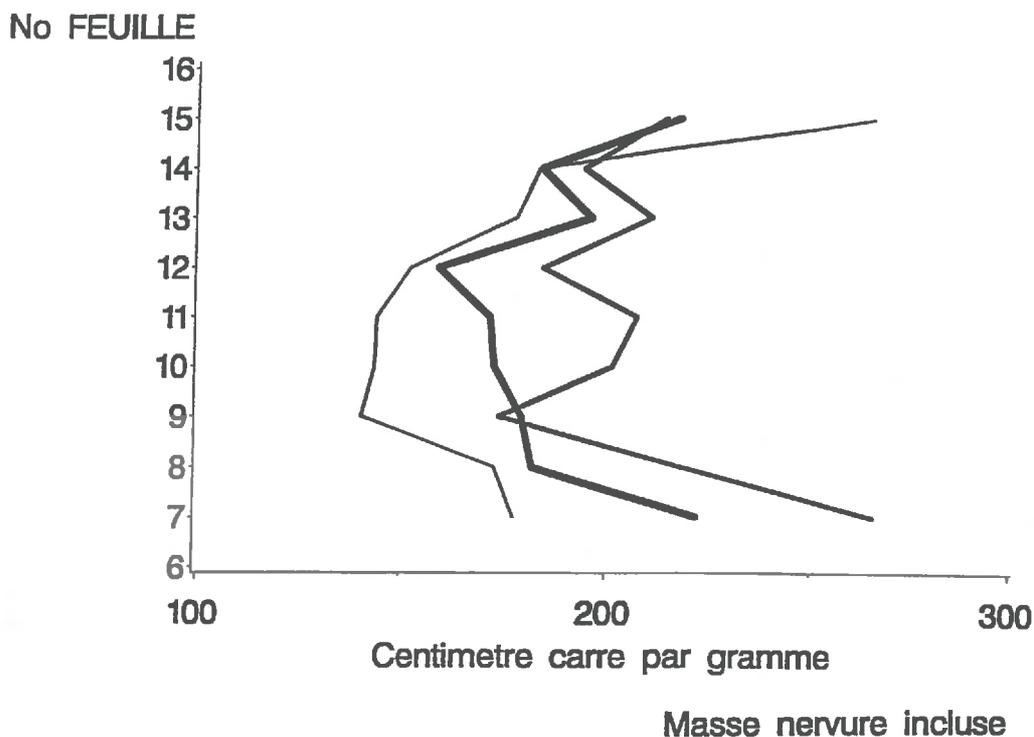


Figure 4.31 *Profils verticaux de la répartition de la surface massique des feuilles de différents rangs pour trois densités de plantes (soit 7.3, 12.0 et 22.5 plantes m², l'épaisseur du trait croît comme la densité); essai réalisé en 1995.*

4.6 RELATION ENTRE PRODUCTION DE BIOMASSE ET IMPORTANCE DU SYSTEME FOLIAIRE POUR LES DIFFERENTES DENSITES DE PLANTES

L'augmentation de la densité de plantes accroît l'indice foliaire et la biomasse totale du couvert végétal. En se référant à l'analyse, maintenant classique, de Monteith (1972) séparant, pour le couvert végétal, la fonction « captation d'énergie » de la fonction « transformation de l'énergie captée », il est intéressant de voir l'action éventuelle de la densité de plantes sur chacune de ces fonctions. L'efficacité d'absorption d'énergie du couvert dépend évidemment de son indice foliaire, qui croît avec la densité de plantes (même si la surface foliaire par plante, elle, diminue: cf § 4.3.4). Cette efficacité dépend aussi, dans une moindre mesure, de la géométrie du système foliaire qui varie un peu avec la densité de plantes (cf § 4.2.2); le port plus dressé des feuilles, aux fortes densités de plantes, doit réduire un peu le coefficient d'absorption, mais nous n'avons pas de mesures permettant d'évaluer cet effet.

En appliquant à toutes les densités la formalisation de l'efficacité d'absorption établie sur maïs par Bonhomme et al. (1982); coefficient d'extinction de 0.7), il est possible d'évaluer l'énergie absorbée par le couvert végétal (que nous nommerons PARc: rayonnement utile à la photosynthèse absorbé cumulé) connaissant sa dynamique d'indice foliaire. La relation entre la biomasse aérienne de la culture (qui est une valeur cumulée) et le PARc, pour les différentes densités de plantes, permet de calculer l'efficacité de transformation en biomasse de l'énergie absorbée (que nous nommerons RUE, « Radiation Use Efficiency », en grammes par MégaJoule de PAR) qui est la pente de la relation.

La figure 4.32 montre cette relation, pour les années 1994 (peu de données) et 1995 (plus de données). Il apparaît une différence assez nette entre années due en grande partie à la température; en effet le semis de 1994 a été réalisé tardivement, donc dans des conditions thermiques plus favorables.

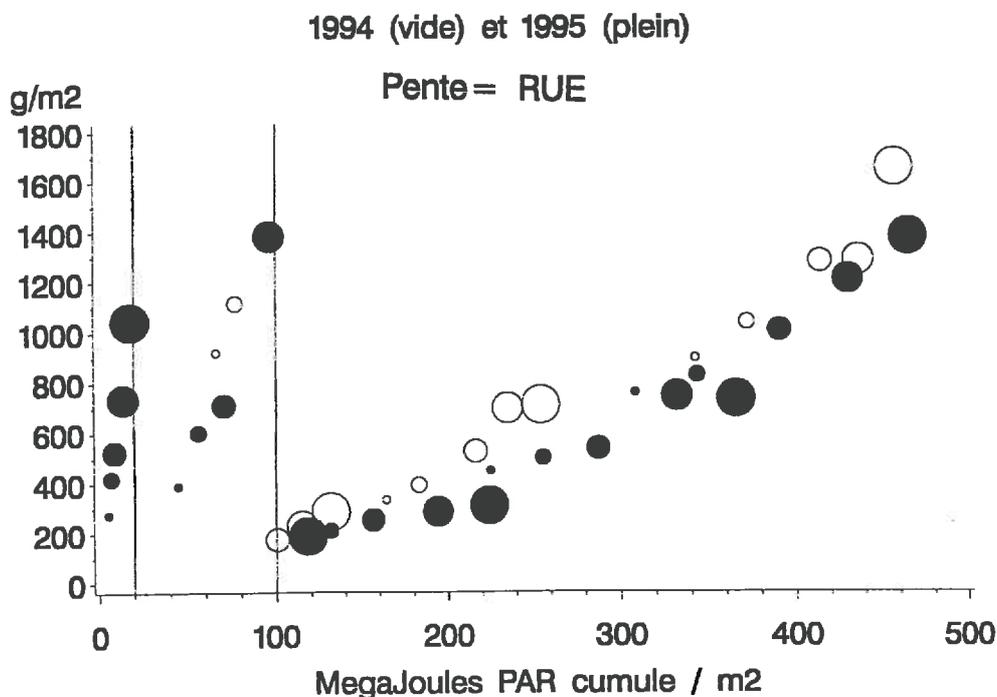


Figure 4.32 Relation entre la production de biomasse aérienne (gramme par m^2) et le rayonnement utile à la photosynthèse absorbé cumulé (MégaJoule par m^2), pour les années 1994 (vide) et 1995 (plein); la taille des symboles croît comme la densité de plantes (moyenne sur deux densités consécutives). Des agrandissements sont faits pour les valeurs d'abscisse < 100 ($\times 10$) et < 20 ($\times 100$).

La figure 4.33 montre l'influence de la température sur la RUE (calculée sur les intervalles entre prélèvements): le résultat est conforme à celui obtenu par Andrade et al. (1993) sur maïs également. Cette variation de la RUE avec la température est la cause de la légère non-linéarité de la relation montrée sur la figure 4.32.

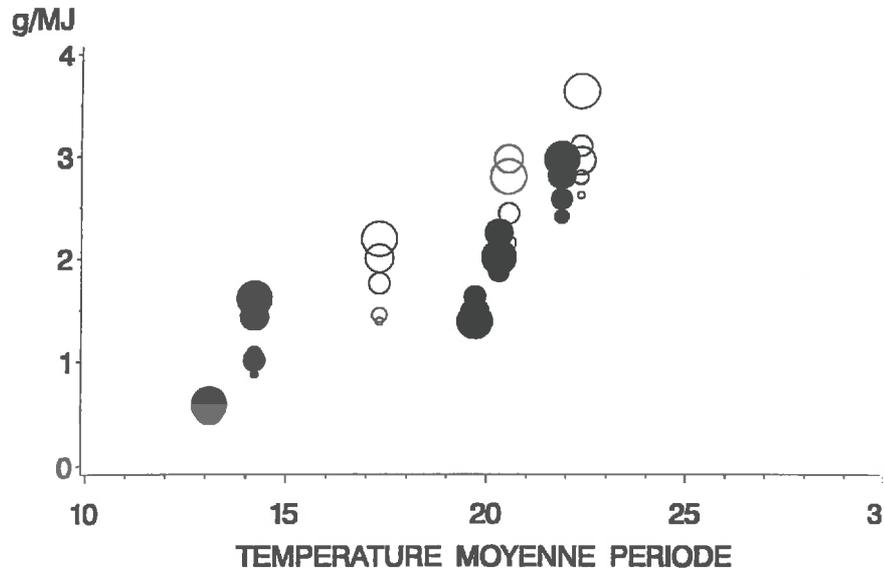


Figure 4.33 Variation du rapport entre la production de biomasse aérienne et le rayonnement PAR absorbé par la culture (en gramme par MégaJoule), pour différentes périodes au cours du cycle, en fonction de la température moyenne durant ces périodes. La taille des symboles croît comme la densité de plantes; année 1994: symboles vides; 1995: symboles pleins.

Par contre, pour une année donnée, il n'y a pas d'effet significatif marqué de la densité de plantes sur la RUE (tableau 4.17); ce résultat est également conforme à celui obtenu par Giauffret et al., (1991). Les valeurs moyennes de RUE obtenues sont:

1994 RUE= 2.93 gMJ⁻¹ s.e.=0.092 N= 30 R²=0.972
1995 RUE= 2.38 gMJ⁻¹ s.e.=0.046 N=155 R²=0.944

Tableau 4.17 Analyse de variance de la relation entre la biomasse aérienne produite BM et le rayonnement utile à la photosynthèse cumulé PARc, en fonction de la densité de plantes (DENS), pour 1994 et 1995.

Source de variation de BM (1994)	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
PARc	1	6565101	1963.5	0.0001
DENS	9	9920	3.0	0.0527
PARc*DENS	9	15657	4.7	0.0121

Source de variation de BM (1995)	Degrés de liberté	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
PARc	1	25077614	1555.8	0.0001
DENS	9	9225	0.6	0.8179
PARc*DENS	9	16631	1.0	0.4180

5 . COMPARAISON DES ESSAIS « NELDER » AUX ESSAIS CLASSIQUES EN « LIGNES »

Les dispositifs de type « Nelder » sont particulièrement utiles pour étudier, sur des surfaces raisonnables, l'effet de densités de plantes très différentes. Les essais de type agronomique sont eux, pour des raisons de facilité de mécanisation, toujours semés en lignes, plus ou moins rapprochées. Or cette différence de structure est importante à considérer, pour l'extension, aux « conditions réelles » des résultats obtenus précédemment. En effet, dans le dispositif « Nelder », les plantes sont, pour une densité donnée, équidistantes entre elles, alors que, pour la même densité, on aura, dans le dispositif en « lignes », des plantes soit très proches, sur la ligne, soit très éloignées, entre lignes.

Nous avons donc cherché à comparer, sur des essais réalisés dans des conditions aussi proches que possible, l'effet de cette différence de dispositif, sur les relations entre structure aérienne et densité de plantes. Pour chaque année, des essais en « lignes » ont donc été réalisés, en comparaison avec les essais « Nelder », avec une densité de plantes moyenne (environ 10 plantes m^{-2}) et un espacement entre lignes de 0.80 m, et une densité forte (environ 18 plantes m^{-2}) et le même espacement ou un espacement de 0.40 m (cf chapitre « 3 . Matériel et méthodes »).

5.1 COMPARAISONS DES STRUCTURES AERIENNES DANS LES ESSAIS « NELDER » ET LES ESSAIS « LIGNES »

5.1.1 Variation des tailles de feuilles

La figure 5.1 montre la variation des longueurs de feuilles des traitements en « lignes » comparés aux traitements « Nelder ». Il apparaît que, pour les feuilles de rang inférieur à médian, les longueurs de feuilles ont tendance à être plus importantes dans les semis classiques, et ce n'est qu'après la feuille de rang 10 environ que l'effet s'inverse. Ces effets peuvent donc être interprétés comme une accentuation de la concurrence entre plantes, à densité de plante comparable, pour les semis en « lignes » par rapport aux essais « Nelder ». Cet accroissement de la concurrence est à relier au fait que les distances entre plantes, sur la ligne, sont beaucoup plus faibles dans le cas des semis classiques.

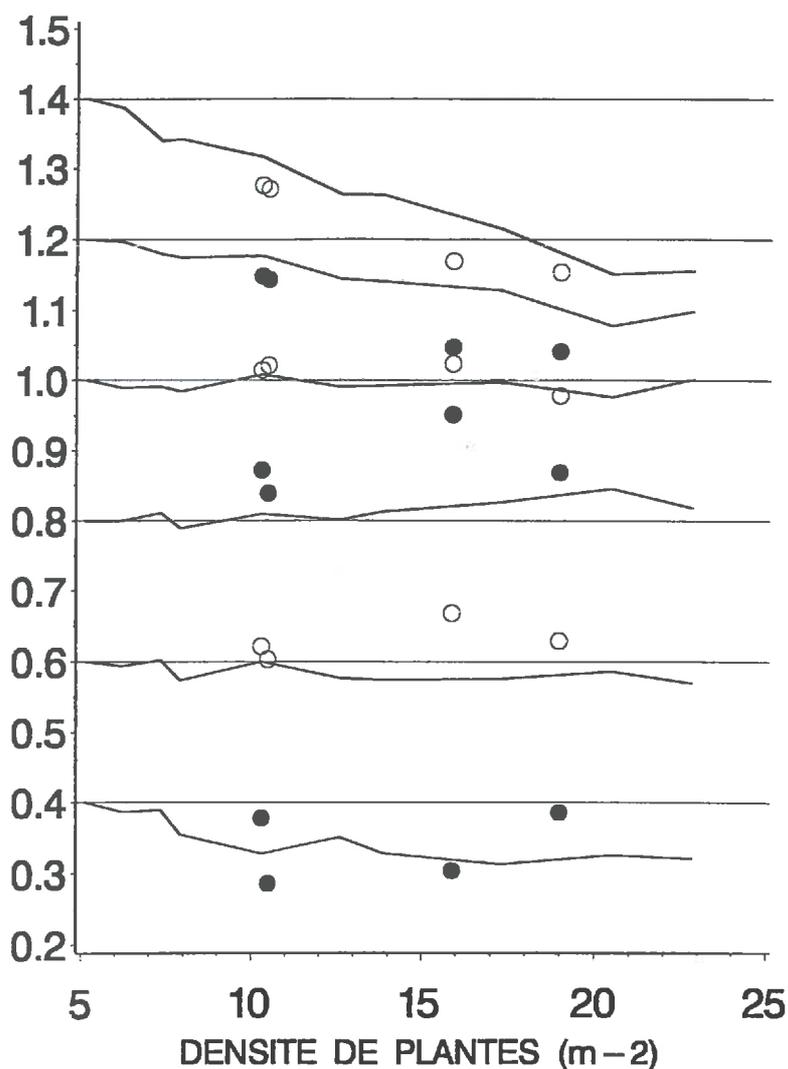


Figure 5.1 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des longueurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 4, 8 et 12) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

En ce qui concerne les largeurs de feuille (figure 5.2), elle est souvent un peu plus réduite dans les essais en « lignes » que dans les essais « Nelder », pour une même densité de plantes. On retrouve bien là-aussi un effet qui peut être interprété comme une augmentation de la concurrence entre plantes dans les semis classiques par rapport aux essais où les plantes sont équidistantes.

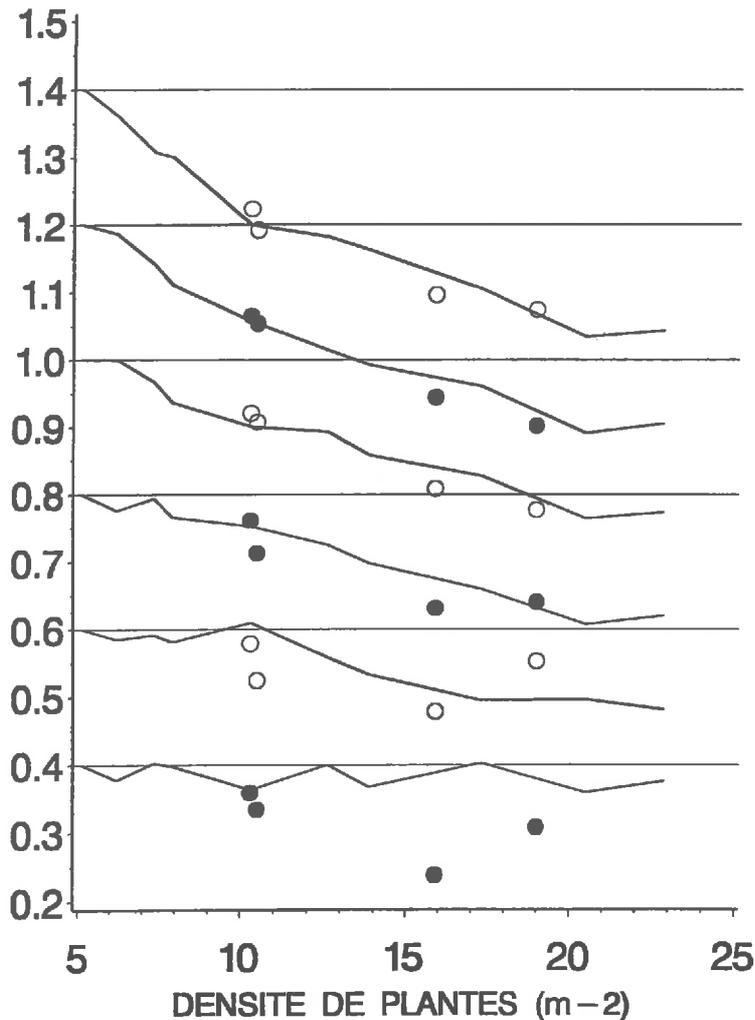


Figure 5.2 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des largeurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994.

Les traits correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 4, 8 et 12) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

Ces deux effets conjugués vont donc conduire à des surfaces foliaires à peu près équivalentes pour les premières feuilles, quel que soit le dispositif, et à une réduction de taille assez importante, pour les feuilles du haut, dans le cas des semis en « lignes » en comparaison aux essais « Nelder »: figure 5.3.

Des résultats tout à fait analogues ont été obtenus en 1995 (figures F.V.1, F.V.2 et F.V.3, en annexe).

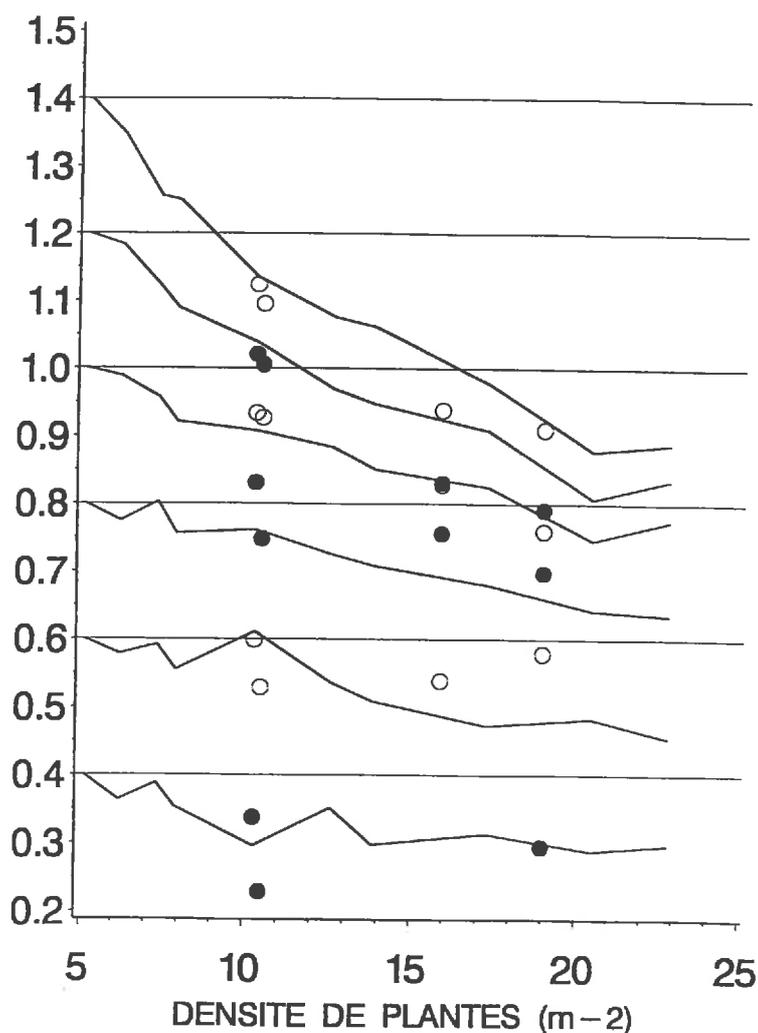


Figure 5.3 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des surfaces moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 4, 8 et 12) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

Comme les écarts de surface foliaire entre traitements en « lignes » et traitements « Nelder » portent surtout sur les feuilles du haut, qui n'ont pas un poids prépondérant dans la surface foliaire totale de la plante, il en résulte que les différences de surface foliaire par plante, entre type de dispositifs, restent relativement limitées, même aux fortes densités (figures 5.4, pour 1994, et 5.5, pour 1995).

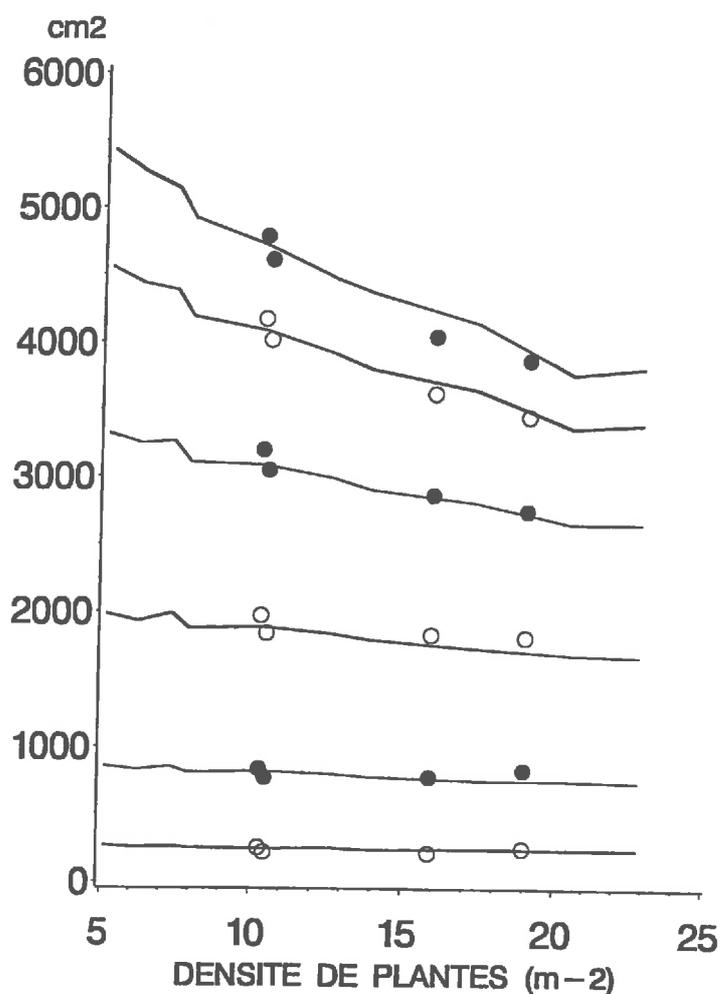


Figure 5.4 Variation de la surface foliaire par plante en fonction de la densité de plantes, à différents stades foliaires (feuille 5, 7, 9, 11, 13, ou 15 adulte); année 1994.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 7, 11 et 13) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

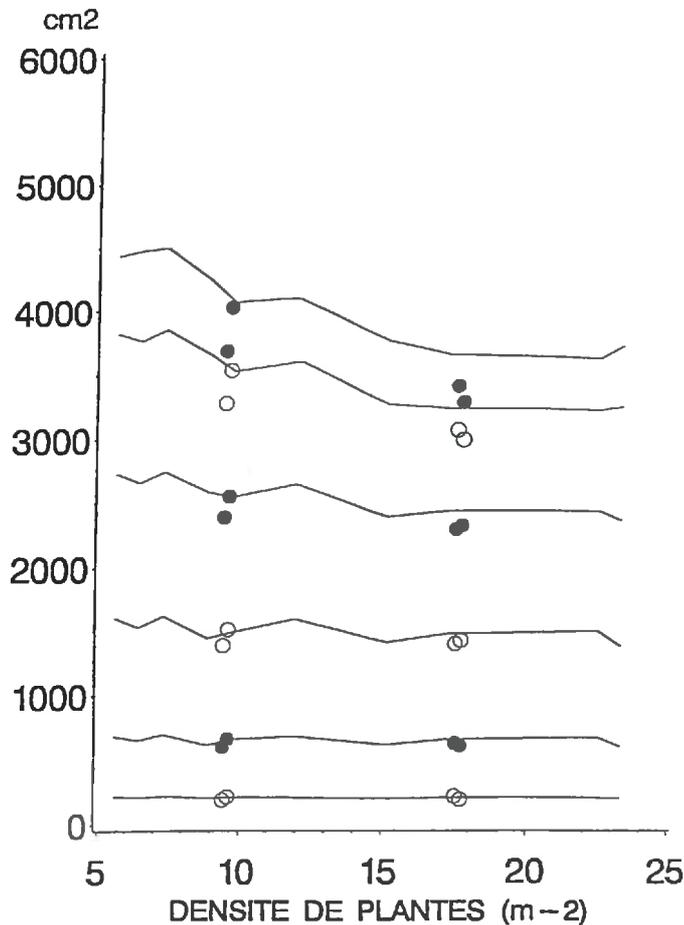


Figure 5.5 Variation de la surface foliaire par plante en fonction de la densité de plantes, à différents stades foliaires (feuille 5, 7, 9, 11, 13, ou 15 adulte); année 1995.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 7, 11 et 13) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

5.1.1 Variation de la biomasse par plante

Ces modifications relatives de surface foliaire, pour une même densité de plantes, entre dispositifs de type « Nelder » et de type « lignes » se répercutent bien évidemment sur la production de biomasse par plante.

Les figures 5.6 et F.V.4 (en annexe) montrent que l'effet du type de dispositif sur la biomasse par plante apparaît dès les stades précoces et qu'il est plus important que l'effet sur les surfaces foliaires. La figure 5.7, en valeurs relatives, visualise bien que les réductions de biomasse augmentent avec la densité de plantes, mais que les nuages de points sont distincts entre dispositifs (« Nelder » ou « lignes »), quelle que soit l'année.

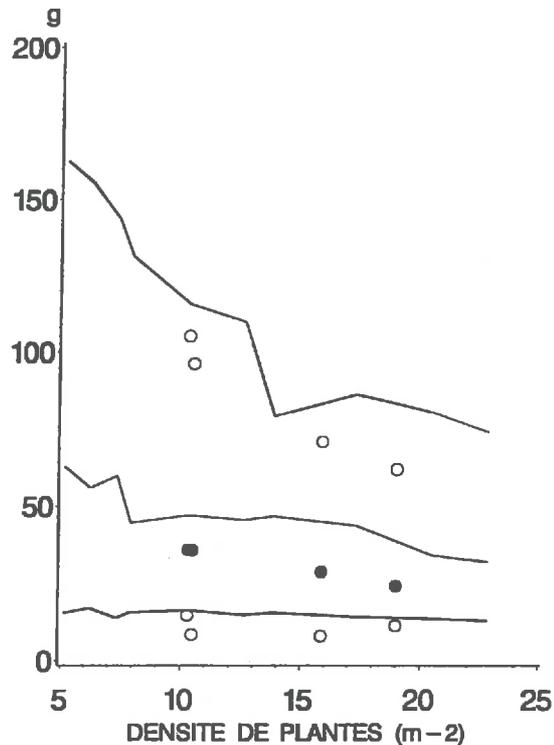


Figure 5.6 Variation de la biomasse par plante en fonction de la densité de plantes, à différentes dates (35, 48 et 70 jours après le semis); année 1994.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour 48 jours après le semis) et les cercles (autres dates) aux essais de type « lignes ».

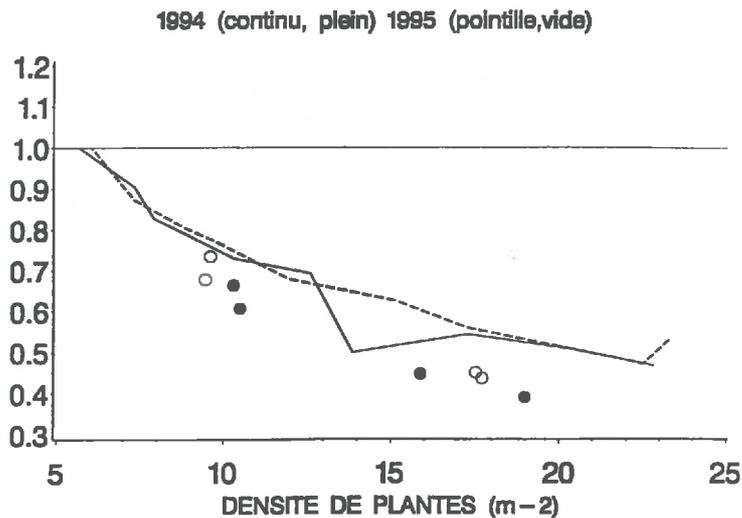


Figure 5.7 Variation relative (par rapport à la plus faible densité de plantes) de la biomasse par plante en fonction de la densité de plantes, à une date proche de la floraison; années 1994 et 1995.

Les traits (continu pour 1994 et pointillé pour 1995) correspondent aux essais de type « Nelder » et les points et cercles aux essais de type « lignes », respectivement pour 1994 et 1995.

5.2 RECHERCHE D'UNE VARIABLE PERTINENTE POUR CARACTERISER LA COMPETITION QUELLE QUE SOIT LA DISPOSITION DES PLANTES

Si l'on considère les données relatives à la biomasse par plante aux environs de la floraison (figures 5.6 et F.V.4), nous avons vu qu'il existait des différences de réponse, en fonction de la variable « densité de plantes », selon que le dispositif était de type « Nelder » ou « lignes ». Cette différence a été interprétée, qualitativement, comme le fait que, dans le premier dispositif, les plantes étaient équidistantes, alors que, dans le second, il y a une concurrence plus forte entre les plantes plus rapprochées sur la ligne.

Nous avons vu dans le chapitre bibliographique que plusieurs auteurs démontraient que les lois de variation de la biomasse (ou de la surface foliaire) en fonction de la densité de plantes étaient non-linéaires. Par exemple celle de Firbank et Watkinson (1990) s'applique bien aux résultats « Nelder » pour chacune des années, et même aux deux années confondues (tableau 5.1). On obtient ainsi la relation:

$$\text{Biomasse par plante} = (1 + A1 * (\text{DENS} - \text{DENS}_{\text{m}}))^{B1}$$

où DENS est la densité et DENS_m la densité minimale de l'essai
avec A1 ≈ 0.2; B1 ≈ -0.5

Par contre si l'on introduit les essais « lignes » en les caractérisant par la même variable « densité de plantes », la qualité des corrélations est beaucoup détériorée. C'est donc pour cela que certains auteurs ont cherché à définir des variables qui caractérisent la disposition spatiale des plantes. Nous allons tenter de montrer si ce type de paramétrisation de la concurrence peut se révéler plus performant que la simple « densité de plantes ». Vu le peu de données disponibles dans notre cas, nous avons choisi une paramétrisation la plus simple possible, inspirée de celle de Berry (1967), bien adaptée au semis en rangs, et en faisant l'hypothèse supplémentaire d'effet symétrique de la distance des plantes sur le rang (D1) et de la distance des plantes entre rangs (D2):

$$\text{Biomasse par plante} = 1 / ((D1)^A) + 1 / ((D2)^A)$$

L'application de cette relation aux données de biomasse, pour les deux années, et pour les dispositifs « Nelder » et « lignes » confondus, conduit à une estimation de A de 0.30 (erreur standard:0.020; N= 24).

L'utilisation de cette « variable de compétition » donne, lorsque les données des dispositifs « Nelder » et « lignes » sont confondues, une meilleure estimation des variations de biomasse observées (tableau 5.1). La figure 5.8 visualise le fait qu'en utilisant cette nouvelle variable, au lieu de la densité de plantes, les nuages de points correspondant aux dispositifs de type « Nelder » ou « lignes » sont quasi confondus.

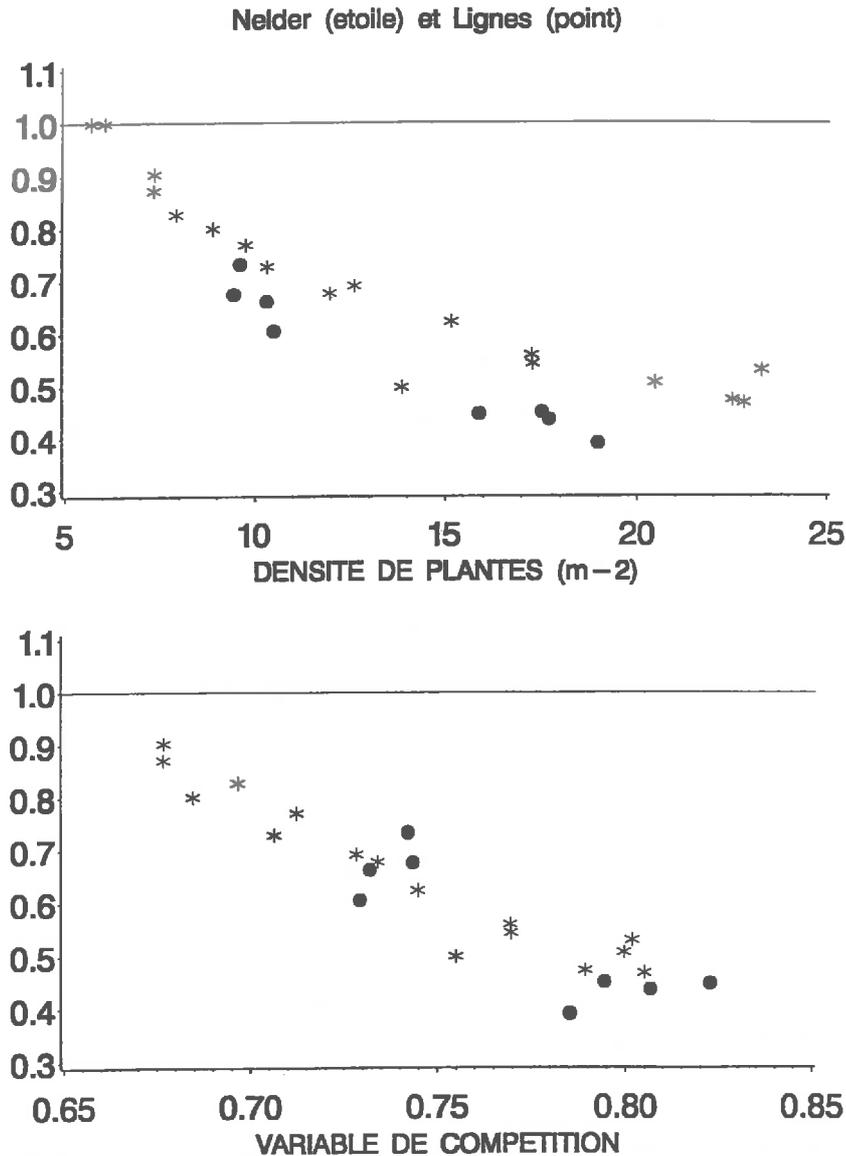


Figure 5.8 Variation relative (par rapport à la plus faible densité de plantes) de la biomasse par plante, à une date proche de la floraison, années et dispositions de plantes confondues, en fonction de:

- la densité de plantes (haut),
- d'une variable prenant en compte la distance entres plantes:
 $1 / ((D1)^A) + 1 / ((D2)^A)$, où D1 est la distance des plantes sur la ligne, D2 la distance des plantes aux lignes voisines, et A=0.3.

Les étoiles correspondent aux essais de type « Nelder » et les points aux essais de type « lignes ».

Tableau 5.1 Tableau de résultat des régressions entre la biomasse par plante BM et:

- Modèle 1: $BM = (1 + A1 * (DENS - DENSm))^{B1}$

où DENS est la densité et DENSm la densité minimale de l'essai
avec A1= 0.2; B1= -0.5

- Modèle 2: $BM = 1 / ((D1)^{A1}) + 1 / ((D2)^{A1})$

où D1 est la distance des plantes sur une même ligne et D2 la distance des plantes entre lignes
avec A1 = 0.3

		DI	SCT	Modèle 1			Modèle 2		
				SCE	RMSE	R ²	SCE	RMSE	R ²
1994	N	7	0.1910	0.0111	0.043	0.942	0.0184	0.055	0.904
	N + L	11	0.2786	0.0562	0.075	0.798	0.0406	0.064	0.854
1995	N	7	0.1403	0.0069	0.034	0.951	0.0070	0.034	0.950
	N + L	11	0.2315	0.0318	0.056	0.863	0.0158	0.040	0.932
1994 + 1995	N	15	0.3325	0.0203	0.038	0.939	0.0264	0.043	0.921
	N + L	23	0.5147	0.0972	0.066	0.811	0.0604	0.052	0.883

N : dispositif « Nelder » seul

N+L : dispositif « Nelder » et dispositif « lignes » confondus

DI : nombre de degrés de liberté

SCT: somme des carrés totale

SCE: somme des carrés de l'erreur

R² : coefficient de régression (part de variance expliquée)

La même « variable de compétition » conduit tout aussi bien au regroupement des données de surface foliaire par plante, quelles que soient les dispositions de plantes et les années (figure 5.9).

La pertinence d'une telle variable mériterait cependant d'être confirmée sur un plus grand nombre de données, notre dispositif expérimental n'ayant pas été originellement prévu pour une étude fine dans ce domaine.

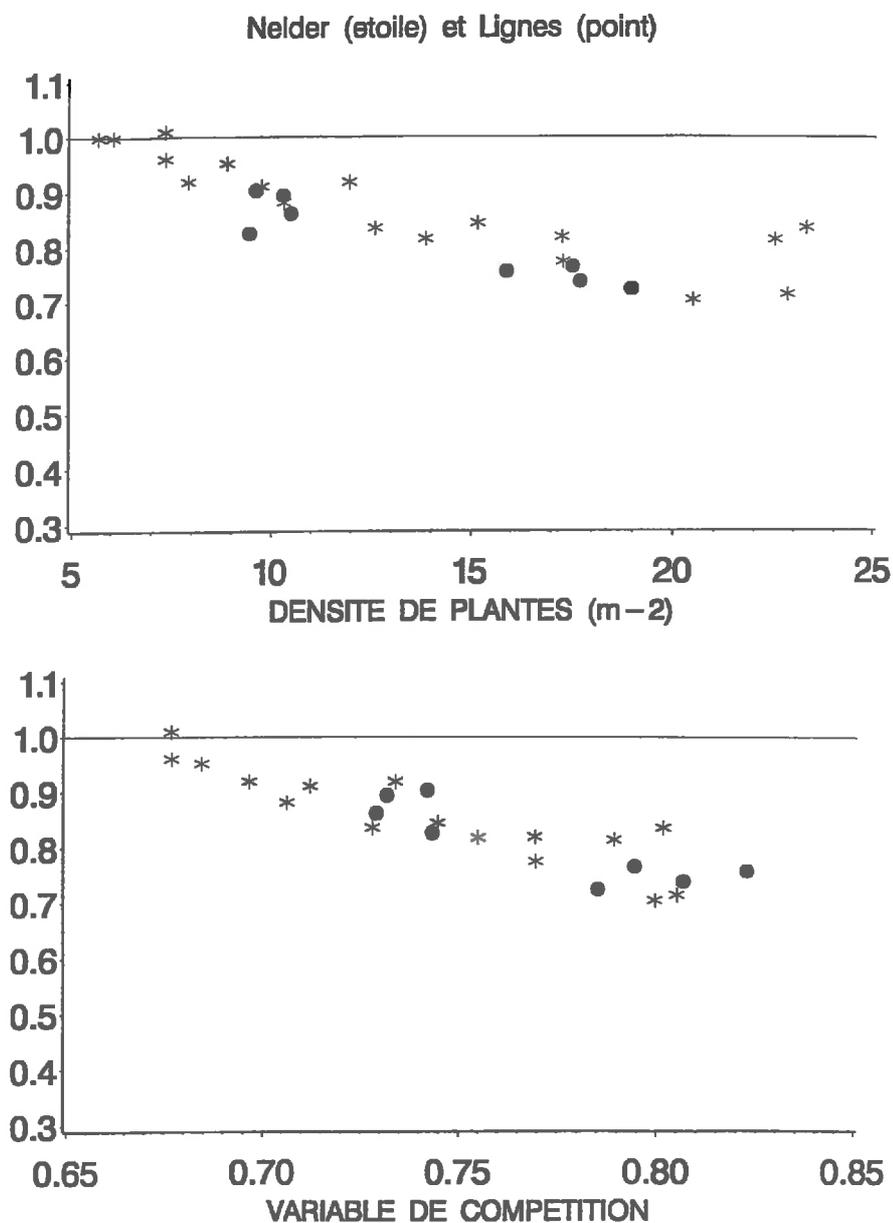


Figure 5.9 Variation relative (par rapport à la plus faible densité de plantes) de la surface foliaire par plante, à une date proche de la floraison, années et dispositions de plantes confondues, en fonction de:

- la densité de plantes (haut),
- d'une « variable de compétition » prenant en compte la distance entre plantes: $1 / ((D1)^A) + 1 / ((D2)^A)$, où D1 est la distance des plantes sur la ligne, D2 la distance des plantes aux lignes voisines; A=0.3.

Les étoiles correspondent aux essais de type « Nelder » et les points aux essais de type « lignes ».

6 . INTRODUCTION DE L'INFLUENCE DE LA DENSITE DANS UN MODELE DE FONCTIONNEMENT DE CULTURES

La modification de la densité de plantes a donc une influence sur de nombreuses caractéristiques du peuplement végétal: taille des feuilles, rythme d'apparition des feuilles, taille finale des feuilles, biomasse par organe, biomasse par plante,...

Il a été vu, dans la partie bibliographique, qu'il n'existait pas de modèle de fonctionnement de culture qui prenne en compte ces effets de densité de façon vraiment explicite. Aussi cette dernière partie sera-t-elle donc consacrée à cette perspective: inclure dans un modèle de fonctionnement la plus grande part des résultats obtenus pour en tester la cohérence. Le modèle ainsi établi, sur l'année 1994, pourra alors être évalué sur l'année 1995; il sera possible de tester s'il rend compte, aussi, de la réduction de la production de grain par plante avec l'augmentation de la densité de plantes (cf partie bibliographique).

Le modèle choisi est celui de Muchow et al. (1990) car il est assez simple (et nécessite donc peu de paramètres) tout en étant assez général puisqu'il a été développé sur maïs, blé (Amir et Sinclair, 1991) et sorgho (Sinclair et al., 1997) , en conditions non limitantes, mais aussi avec prise en compte des contraintes hydriques (Muchow et Sinclair, 1991), azotées (Sinclair et Muchow, 1995), ou des changements climatiques (Sinclair et Seligman, 1995). Une autre raison de ce choix est que la mise en place de la surface foliaire est faite de façon très mécaniste (apparition des feuilles, taille des feuilles,...) ce qui correspond bien au type de résultats obtenus dans nos essais.

Seul le modèle potentiel (hors contraintes) sera utilisé ici compte tenu des conditions expérimentales de nos essais. Bien que le chapitre 5 montre que la variable « densité de plantes » n'est pas parfaitement pertinente pour expliquer les différences de comportement des plantes dans des essais où la disposition des plantes varie de façon importante, c'est cependant cette variable que nous utiliserons car les écarts restent faibles et la nécessité d'employer des variables caractérisant la concurrence entre plantes, par des

combinaisons de leur distance par exemple, n'est pas encore suffisamment démontrée.

6.1 PRESENTATION RAPIDE DU MODELE DE MUCHOW et al. (1990)

Il est possible d'estimer la production potentielle d'une culture de maïs à partir d'un modèle mécaniste simple prenant en compte l'effet de la température et des variations de rayonnement solaire (Muchow et al., 1990).

Dans ce modèle, à échelle de temps journalière, le développement phénologique est piloté par la température (Figure 6.1). Le parcours de développement journalier (thermal unit TU) est calculé à partir de la température moyenne journalière, $T_{moy} = ((\text{température maxi} + \text{température mini})/2)$, diminuée d'une température seuil (prise ici égale à 8°), et donc exprimé en degré.jour (ou d.j). Ce parcours de développement rythme la vitesse d'apparition des feuilles.

La surface foliaire par plante est ensuite calculée à partir du nombre de feuilles adultes (LN) et de leur surface foliaire (A); celle-ci est estimée à partir du numéro de la feuille considérée (LN), et du numéro (LNM) et de la surface (AM) de la feuille la plus grande. Le numéro de la feuille la plus grande (LNM) varie linéairement avec le nombre total de feuilles pour le génotype (TLN). L'indice foliaire (LAI) du couvert est alors égal à la surface foliaire non sénescente par plante multipliée par la densité de plantes.

L'accumulation journalière de biomasse est ensuite calculée comme le produit du rayonnement solaire (SR), de la proportion interceptée par le couvert (calculée comme une fonction exponentielle de l'indice foliaire vert: $1 - \exp(-0.4 * LAI)$) et d'une efficacité de transformation E (Radiation Use Efficiency). Tant que la croissance foliaire n'est pas terminée, le modèle recommence cette boucle journalière.

La croissance des grains débute 3 jours après le début de la floraison femelle, elle même initiée 67 d.j après la fin de la croissance foliaire. Elle est exprimée comme un fonction linéaire de l'indice de récolte (Harvest Index, HI) qui augmente lui-même linéairement au cours de la phase de remplissage des grains jusqu'à un maximum de 0.5. On considère que la plante arrive à maturité après 1150 d.j.

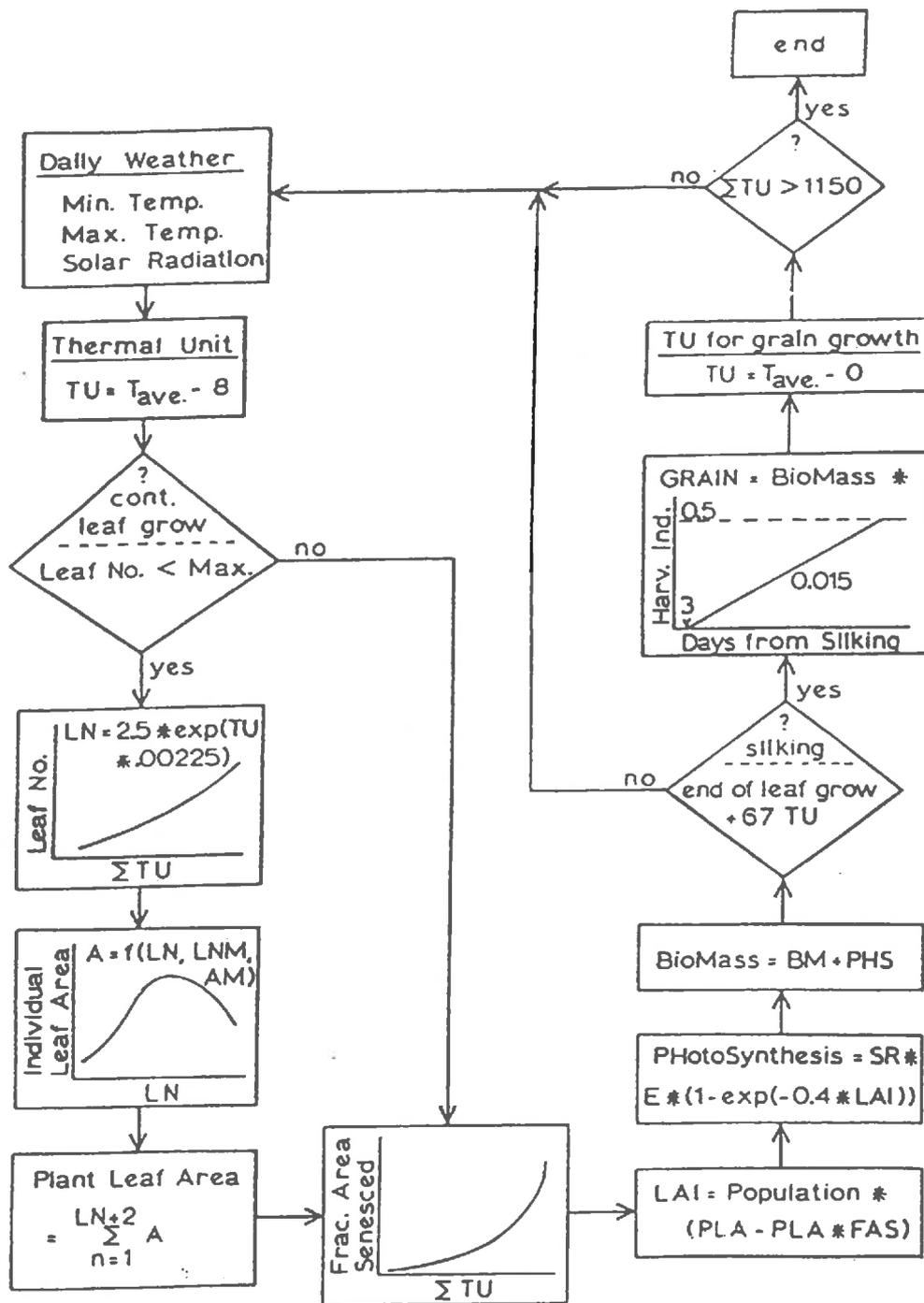


Figure 6.1 Organigramme du modèle de croissance potentielle du maïs à l'échelle journalière (d'après Muchow et al., 1990; cf § 6.1 pour les symboles).

6.2 MODIFICATIONS INTRODUITES DANS LE MODELE DE MUCHOW POUR PRENDRE EN COMPTE L'INFLUENCE DE LA DENSITE DE PLANTES

6.2.1 Variation du nombre total de feuilles en fonction de la densité de plantes (TLN: Total Leaf Number)

La variation du nombre de feuilles en fonction de la densité de plantes est extrêmement faible (§ 4.3.3) et donc supposée nulle. Comme il existe une légère variation de ce nombre total entre années, mais surtout une grande variation selon la précocité du génotype (plus de feuilles pour les génotypes plus tardifs), le paramètre TLN est inclus dans la table de paramètres de façon à pouvoir être modifié.

6.2.2 Variation du profil de surface foliaire en fonction de la densité de plantes

La surface foliaire des feuilles de différent rang est une fonction complexe du nombre total de feuilles TLN, du rang de la feuille considérée LN, et de la surface (AM) et du rang (LNM) de la feuille de plus grande surface. Ces deux dernières variables sont influencées par la densité de plantes car:

- le rang de la feuille de plus grande taille diminue un peu avec la densité (Figure 4.11),
- la surface de la plus grande feuille diminue aussi avec la densité de plantes (§ 4.1.4).

La loi de variation de la surface des feuilles (A) en fonction de leur rang (LN) utilisée par Muchow et al. (1990) a donc été modifiée pour tenir compte de la densité de plantes:

$$A = AM * (\text{Exp} (A3 * (LN - LNM)^2 + B3 * (LN - LNM)^3))$$

avec

$$AM = AMo (1 - A1 * DENS)$$

$$LNM = A2 - B2 * DENS$$

où

- AMo est la surface moyenne de la plus grande feuille pour la plus faible densité de plantes (735 cm² pour la densité 5.15 plantes m⁻² en 1994),
- DENS est la densité de plantes considérée moins cette densité de référence, 5.15.
- A1, A2, B2, A3, B3, sont des paramètres.

Par ajustement non-linéaire sur l'ensemble des données expérimentales de 1994 (2400 données) on obtient les résultats indiqués dans le tableau 6.1. L'évaluation de la surface des feuilles de différent rang avec cette relation peut être comparée aux mesures directes de surfaces (Figure 6.2); même s'il existe une certaine dispersion de plante à plante on n'observe aucun biais dû à l'effet de la densité de plantes (Figure 6.3).

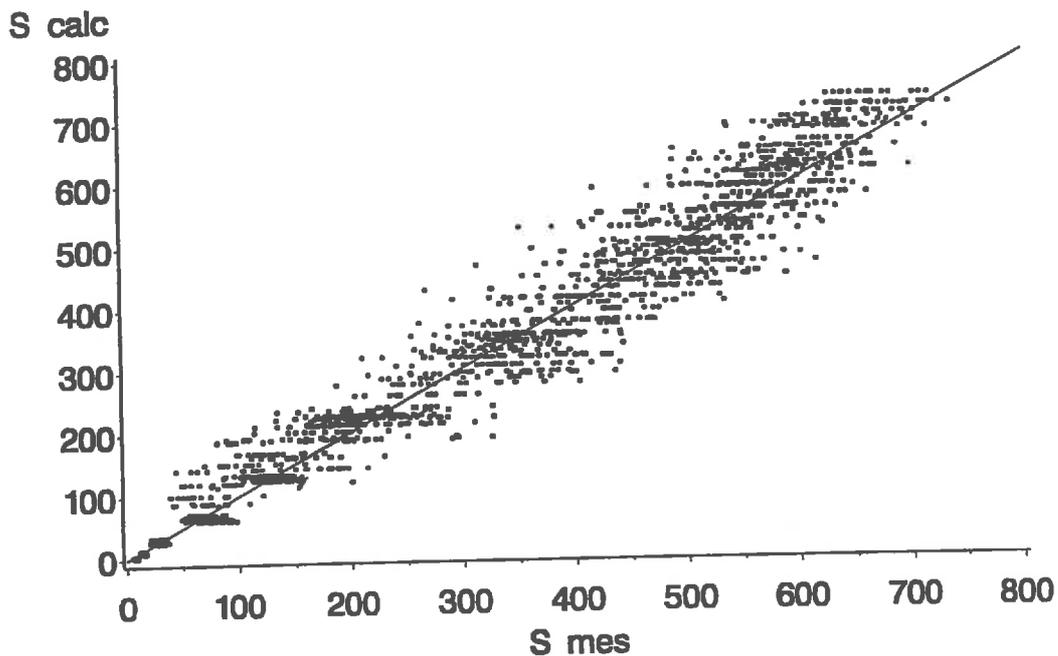


Figure 6.2 Comparaison des surfaces de feuilles (SF en cm^2), de différent rang (LN) et sur l'ensemble des traitements pour 1994 ($N=2400$), mesurées directement ou calculées à partir de la relation:

$$SF = AM * (\text{Exp} (A3 * (LN - LNM)^2 + B3 * (LN - LNM)^3))$$

avec

$$AM = AM_0 (1 - A1 * DENS)$$

$$LNM = A2 - B2 * DENS$$

où

- $AM_0 = 735$; $A1=0.0207$; $A2=10.714$; $B2=0.0487$; $A3=-0.0496$; $B3=0.00089$

- $DENS$ est la densité de plantes considérée moins la densité de référence, 5.15.

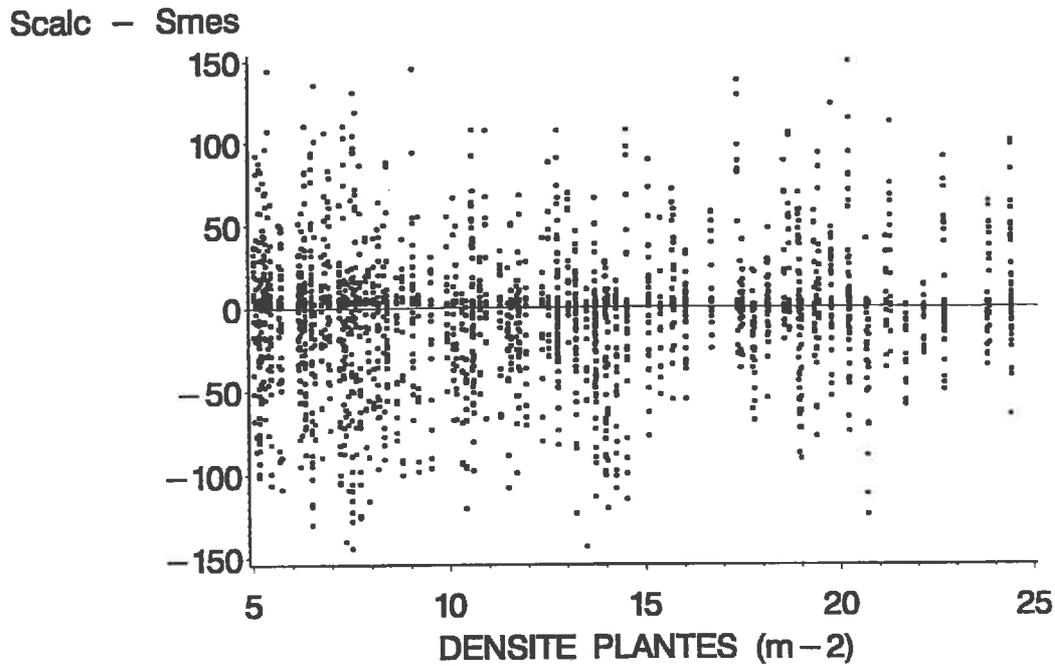


Figure 6.3 Représentation des écarts entre surfaces de feuilles mesurées et calculées (cf figure 6.2) en fonction de la densité de plantes.

Tableau 6.1 Résultats de la régression non-linéaire établie pour estimer la surface foliaire A des feuilles, de différents rangs, pour les différentes densités, en 1994.

Non-Linear Least Squares Summary Statistics **Dependent Variable A**

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square
Regression	5	319530368.60	63906073.72
Residual	2395	3957787.71	1652.52
Uncorrected Total	2400	323488156.31	

(Corrected Total) 2399 113803156.00

Parameter	Estimate	Asymptotic Std. Error	Asymptotic 95 % Confidence Interval	
			Lower	Upper
A1	0.02067	0.00022	0.02023	0.02111
A2	10.71388	0.02032	10.67402	10.75374
B2	0.04866	0.00192	0.0448	0.05244
A3	-0.04956	0.00030	-0.05015	-0.04897
B3	0.00089	0.00010	0.00070	0.00110

Asymptotic Correlation Matrix

Corr	A1	A2	B2	A3	B3
A1	1				
A2	0.00228	1			
B2	0.01867	0.52514	1		
A3	0.40388	0.11401	0.02698	1	
B3	0.01105	-0.67175	0.02803	-0.12841	1

Pour la densité de référence (densité la plus faible) le rang de la feuille de plus grande surface est 10.71 soit très proche de celui calculé par la relation utilisée dans le modèle de Muchow ($LN_{Mo} = 3.53 + 0.46 * TLN$, avec $TLN = 16.0$ pour ce traitement, soit $LN_{Mo} = 10.9$); ce type de relation est donc conservé avec $LN_{Mo} = 3.5 + 0.45 * TLN$ (avec TLN indépendant de la densité de plantes).

6.2.3 Variation de la dynamique foliaire en fonction de la densité de plantes

L'augmentation de la densité de plantes diminue légèrement l'apparition des feuilles adultes (§ 4.3.1). Nous avons choisi de paramétrer une loi d'apparition des feuilles adultes (LN) modifiée par la densité de plantes ($DENS$), du type:

$$LN = (C * (1 + A5 * DENS)) * \exp((D * (1 + B5 * DENS)) * TU)$$

avec:

- $DENS$ est la densité de plantes considérée - densité de référence (5.15 pour 1994),
- TU est le parcours de développement en degré.jour depuis le semis, avec une température seuil de 6° mieux adaptée aux conditions européennes (Derieux et Bonhomme, 1982),
- C , D , $A5$ et $B5$ sont des paramètres.

L'extrapolation de cette courbe pour les valeurs de TU faibles ou fortes conduit à des résultats incohérents (C feuilles visibles au semis, par exemple!); l'ajustement a donc été réalisé sur les parcours de développement compris entre 200 et 600 degré.jour avec:

- une extrapolation linéaire entre la valeur $LN=1$ pour $TU=80$ (correspondant environ à la levée: Derieux et Bonhomme, 1982) et les valeurs données par la loi ci-dessus pour $TU=200$,
- une extrapolation linéaire entre les valeurs données par la loi ci-dessus et la valeur TLN (nombre de feuilles maximal) pour $TU=850$.

L'ajustement non-linéaire réalisé sur les données expérimentales de 1994 correspondant à la gamme 200-600 pour TU (soit 1200 données) donne les résultats indiqués dans le tableau 6.2. L'évaluation de la dynamique d'ensemble d'apparition des feuilles de différent rang avec cette relation peut être comparée aux mesures directes (Figure 6.4); même s'il existe une certaine dispersion de plante à plante on n'observe aucun biais dû à l'effet de la densité de plantes (Figure 6.5).

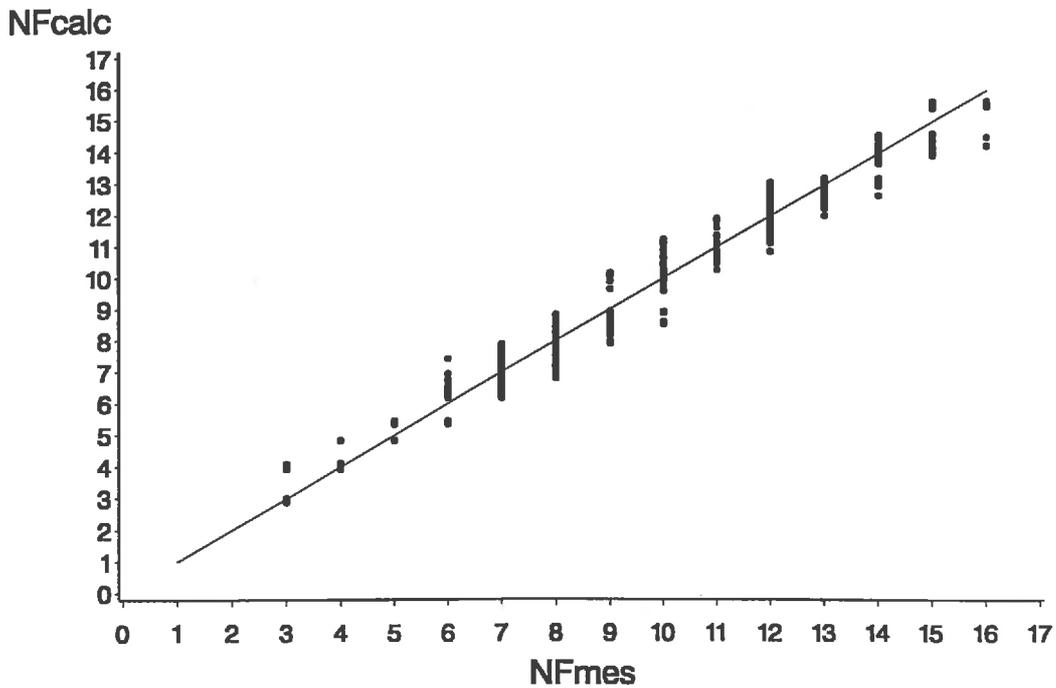


Figure 6.4 Comparaison de la dynamique du nombre de feuilles adultes (LN) mesuré directement ou calculé, en fonction du parcours de développement TU, pour les différentes densités, à partir de la relation établie pour 1994:

$$LN = (C * (1 + A5 * DENS)) * \exp((D * (1 + B5 * DENS)) * TU)$$

avec:

- DENS la densité de plantes considérée - densité de référence (5.15),
- TU le parcours de développement en degré.jour depuis le semis, avec une température seuil de 6°C,
- C=2.082, D=0.00301, A5=0.009015, et B5=-0.00956.

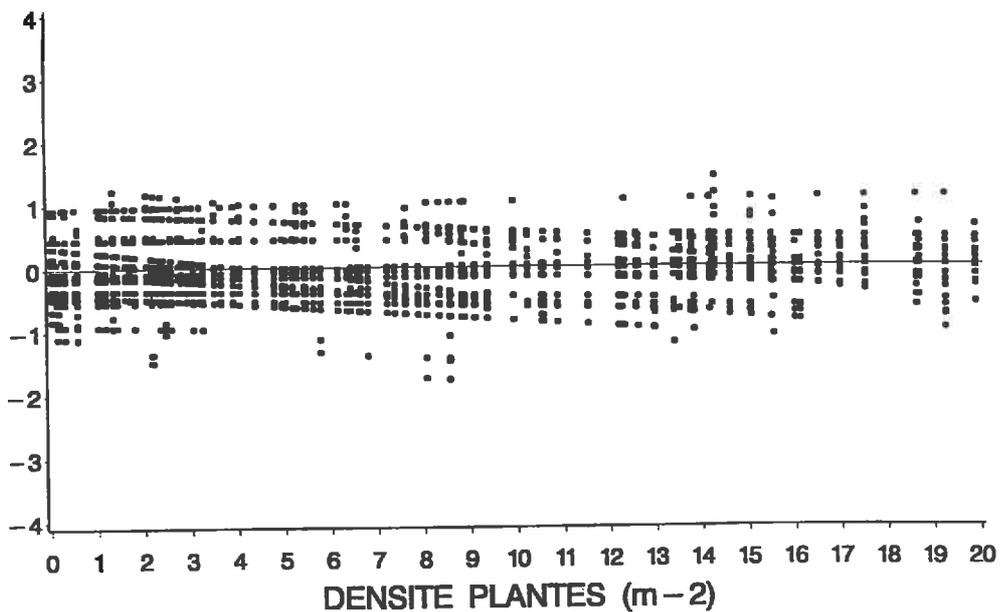


Figure 6.5 Représentation des écarts entre les nombres de feuilles adultes mesurés et calculés (cf figure 6.4) en fonction de la densité de plantes (par rapport à la plus faible densité).

Tableau 6.2 Résultats de la régression non-linéaire établie pour estimer la dynamique d'apparition des feuilles LN, de différents rangs, pour les différentes densités, en 1994.

Non-Linear Least Squares Summary Statistics Dependent Variable LN

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square
Regression	4	60865.44	15216.36
Residual	1196	287.56	0.24
Uncorrected Total	1200	61153.00	
(Corrected Total)	1199	5406.30	

Parameter	Estimate	Asymptotic Std. Error	Asymptotic 95 % Confidence Interval	
			Lower	Upper
C	2.08234	0.03058	2.02234	2.14232
D	0.00301	0.00003	0.00295	0.00307
A5	0.00901	0.00177	0.00555	0.01248
B5	-0.00956	0.00105	-0.01162	-0.00751

Asymptotic Correlation Matrix

Corr	C	D	A1	B1
C	1			
D	-0.97600	1		
A5	-0.77807	0.74727	1	
B5	0.71655	-0.72059	-0.97472	1

L'hypothèse utilisée dans le modèle de Muchow, qui suppose que la surface foliaire des feuilles non-adultes est équivalente à la surface totale des deux feuilles de rangs suivants, est conservée à cause de sa simplicité, même si elle est un peu moins précise que les méthodes suggérées par Ruget et al. (1996) mais qui nécessitent, de plus, la mesure, ou la simulation, du nombre de feuilles visibles. Cependant, pour tenir compte du léger biais d'estimation cité par ces auteurs, la surface foliaire des feuilles non-adultes sera supposée équivalente à la surface des 2.3 feuilles suivantes.

Comme la modélisation de la dynamique de la surface foliaire doit être réalisée ici seulement jusque vers la floraison, l'effet de la sénescence est négligé car elle ne concerne que les première feuilles qui n'ont qu'une surface très réduite.

6.2.4 Variation de la production de biomasse et de la production de grains en fonction de la densité de plantes

La production de biomasse est donc effectuée à partir de l'évaluation de l'énergie absorbée par le couvert (§ 4.6, cf Bonhomme et al., 1982) et d'une efficacité de transformation de l'énergie absorbée (RUE) indépendante de la densité de plantes, mais fonction de la température moyenne TM. Les résultats présentés sur la figure 4.32 conduisent à la relation:

$$\text{RUE} = -2.173 + 0.219 * \text{TM}$$

(erreur quadratique moyenne: 0.32; $R^2 = 0.8636$)
s.e.: (0.67) (0.035)

Dans le modèle de Muchow, la production de grains est simulée par un indice de récolte (Harvest Index) appliqué à la production de biomasse. Ainsi, une augmentation de la production de biomasse, due à l'accroissement de la densité de plantes, devrait conduire à une augmentation de la production de grains. Or, lorsque la densité de plantes croît, on observe (cf chapitre bibliographique) que la production de grains croît, passe par un maximum, puis décroît; cette variation ne peut pas être obtenue avec l'hypothèse d'indice de récolte. Une modification importante de la simulation de la production de grains est donc nécessaire.

L'effet de la densité de plantes sur la mise en place du nombre de grains (principale cause de variation de la production de grain) a été étudié par Otegui (1996), en partie sur notre dispositif, ce qui a conduit à des travaux en collaboration (Otegui et al., 1996; en **annexe E**). Sans détailler ces résultats, qui sont hors du champ de cette thèse, les hypothèses suivantes ont été retenues pour la construction de notre modèle:

- le nombre de grains par plante dépend du rayonnement utile à la photosynthèse (PAR) absorbé par plante sur une période de 30 jours encadrant la floraison,
- une correction par la température, durant cette période, améliore la prédiction du nombre de grains par plante,
- il existe un maximum du nombre de grains par plante qui dépend du génotype.

Concrètement on calculera donc, sur la période (floraison moins 15 jours) - (floraison plus 15 jours), pour chaque jour, le « quotient photothermique »: $\text{SR} * 0.45 * (1 - \exp(-\text{KG} * \text{LAI})) / (\text{TM} - 8)$, où SR est le rayonnement global et TM la température moyenne journaliers; le cumul de ces différentes valeurs sur la période est divisé par la durée de la période et par le nombre de plantes m^{-2} . La valeur X ainsi obtenue permet le calcul de la production de grains par plante selon la relation: $A7 + B7 * X$ avec un maximum de grains par plante (NGMAX).

Les travaux d'Otegui (1996) semblent montrer que KG, A7 et B7 sont relativement constants quel que soit le génotype (KG= 0.53; A7= 42; B7= 5078); le nombre maximal de grains dépend, lui, de la précocité du génotype: pour DEA, Otegui (1996) donne la valeur NGMAX=450.

6.3 PRESENTATION DU MODELE « DE TYPE MUCHOW » PRENANT EN COMPTE L'INFLUENCE DE LA DENSITE DE PLANTES

6.3.1 Rappel des différentes variables et paramètres

Variables de forçage:

- Rayonnement global journalier SR
- Températures minimale et maximale servant à calculer la température moyenne journalière TM

Paramètres variant avec le génotype ou l'année:

- Nombre maximal de feuilles TLN
- Surface de la plus grande feuille à la densité la plus faible AMo
- le nombre de grains maximal par plante NGMAX

Paramètres constants:

- A1, A2, B2, A3, et B3 pour le calcul du profil de surface des feuilles de différent rang
- C, D, A5, et B5 pour le calcul de l'apparition des feuilles adultes
- A6 et B6 reliant l'efficacité RUE à la température ($RUE=A6 + B6 * T$)
- KG, A7 et B7 pour le calcul du nombre de grains à partir du « quotient photothermique »

6.3.2 Implémentation informatique du modèle

Le modèle a été construit à l'aide du logiciel « Modelmaker 2 » qui permet une représentation sous forme de compartiments, de variables et de liens (cf **annexe F** pour une présentation rapide de ce logiciel); la figure 6.6 montre la représentation telle qu'elle apparaît à l'écran. La description du contenu des différentes icônes et de la table des paramètres est listée en **annexe G**; ce contenu peut être modifié de façon interactive en « cliquant » simplement sur l'icône.

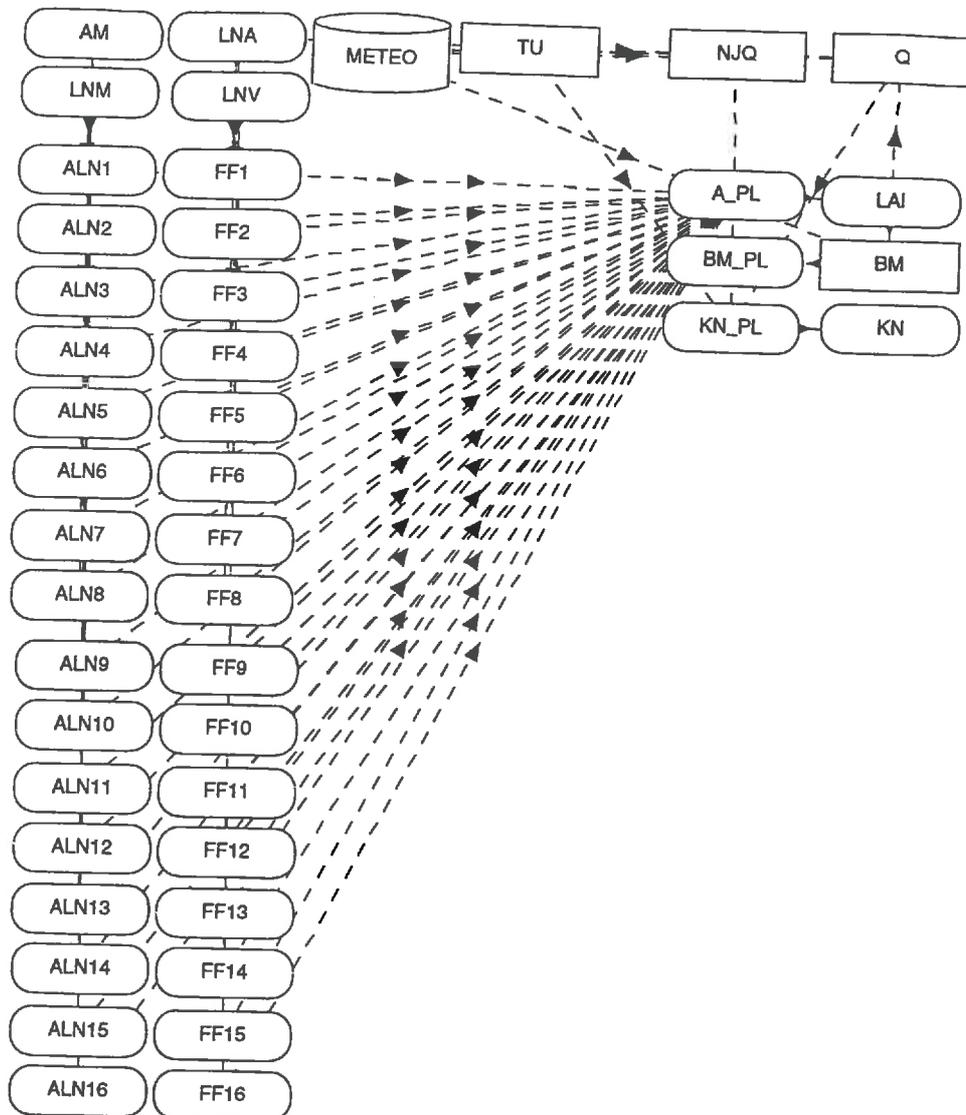


Figure 6.6 *Présentation du modèle réalisé à l'aide du logiciel « Modelmaker 2 ». La description du contenu des différentes icônes est donnée en annexe G.*

6.3.3 Comparaison des données de surfaces foliaires et de biomasses simulées et mesurées pour l'année sur laquelle le modèle a été paramétré.

La simulation de l'indice foliaire étant réalisée avec un certain nombre d'hypothèses sur le rythme d'apparition des feuilles, le profil de taille des feuilles, la surface des feuilles en croissance,... il est intéressant de faire un premier test du modèle sur la cinétique de cet indice foliaire. La figure 6.7 montre que l'accord entre simulation et mesure (en fait il n'y a pas de mesure

directe, mais une autre méthode d'estimation *a priori* plus précise, cf chapitre « Matériel et Méthodes ») est globalement satisfaisant (erreur quadratique moyenne de 0.028 sur le LAI: tableau 6.3), mais qu'il existe de légers biais à la fois dans la dynamique au cours du temps et entre traitements de densité différente.

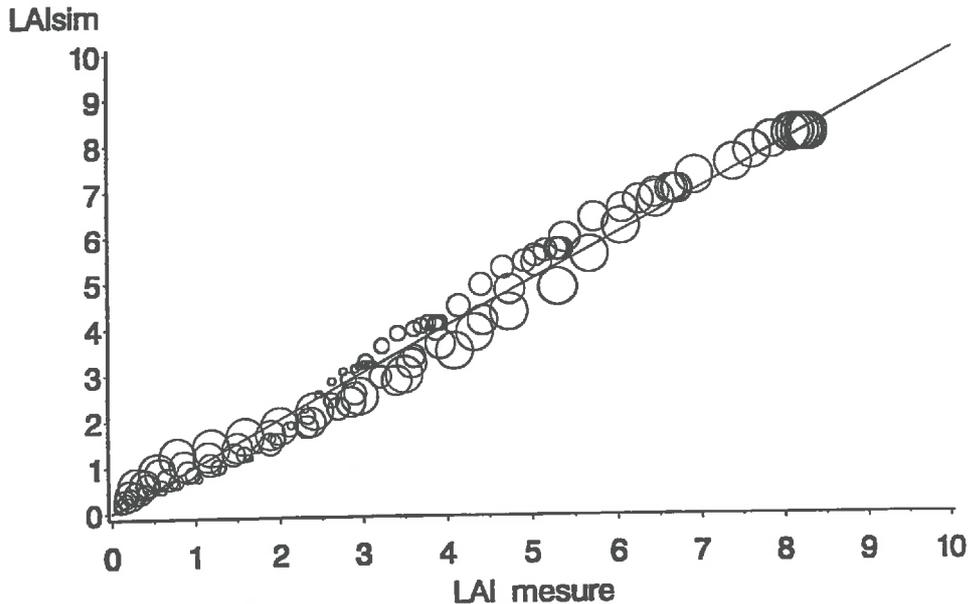


Figure 6.7 Comparaison des dynamiques de LAI simulé ou mesuré, pour différents traitements de l'année 1994; les valeurs mesurées sont les moyennes pour deux densités consécutives, la taille du symbole croît comme la densité de plantes.

La simulation de la dynamique des biomasses, qui fait intervenir un certain nombre d'autres hypothèses, en particulier sur la RUE, est acceptable pour les deux premières dates (figure 6.8), mais diverge sensiblement pour le dernier prélèvement, surtout pour les fortes densités. Ces écarts sont certainement dus au très faible nombre de points qui ont servi à établir les variations de la RUE (figure 4.33), notre dispositif ayant été plus orienté vers l'étude des variations morphologiques du système foliaire que vers celle de la production de biomasse. L'erreur quadratique moyenne sur l'estimation de la biomasse reste cependant acceptable (tableau 6.3).

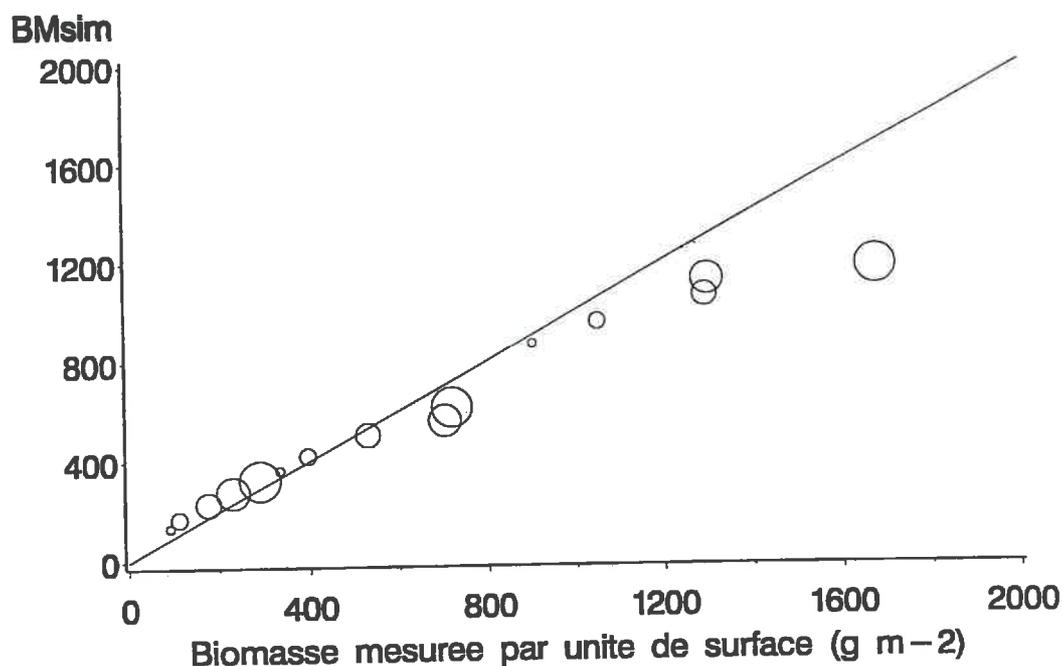


Figure 6.8 Comparaison des dynamiques de biomasse (par unité de surface) simulée ou mesurée, pour différents traitements de l'année 1994; les valeurs mesurées sont les moyennes pour deux densités consécutives, la taille du symbole croît comme la densité de plantes.

6.4 TEST DU MODELE SUR LES DONNEES DE SURFACE FOLIAIRE ET DE BIOMASSE OBTENUES UNE AUTRE ANNEE

Les relations établies sur l'année 1994 ont été appliquées aux données de l'année 1995; seuls les paramètres TLN (nombre maximal de feuilles) et Amo (surface de la plus grande feuille à la densité de référence la plus faible) ont été modifiés.

Il apparaît sur les figures VI.1, VI.2, et VI.3 (en annexe) que les écarts entre simulations et mesures sont du même ordre de grandeur que pour l'année 1994 (à l'exception de l'estimation de la biomasse par unité de surface qui est mal prédite car les variations de RUE entre années sont sensibles: § 4.6); ceci indique que le modèle établi est assez robuste. Une analyse plus fine des comparaisons entre variables simulées et entre années est présentée dans le tableau 6.3.

Tableau 6.3 Analyse statistique des relations entre estimations et mesures de:
 - nombre de feuilles adultes,
 - biomasse par unité de surface et par plante,
 - surface foliaire par unité de surface (LAI) et par plante,
 pour les années 1994 et 1995.

ANNEE 1994

Dependent Variable: Nombre de feuilles adultes estimé

Root MSE	0.07467	R-square	0.7649		
Dep Mean	6.75942	Adj R-sq	0.6866		
C.V.	1.10473				
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	3.411806	1.07192047	3.183	0.0500
NFA_MES	1	0.471052	0.15075987	3.125	0.0523

Dependent Variable: Biomasse par unité de surface estimée

Root MSE	7.74785	R-square	0.9921		
Dep Mean	226.13110	Adj R-sq	0.9894		
C.V.	3.42626				
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	60.853832	9.20181437	6.613	0.0070
BM	1	0.912265	0.04705253	19.388	0.0003

Dependent Variable: Biomasse par plante estimée

Root MSE	2.53125	R-square	0.6355		
Dep Mean	19.70400	Adj R-sq	0.5140		
C.V.	12.84638				
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	-21.640452	18.11277887	-1.195	0.3180
BPL_MES	1	2.758197	1.20598880	2.287	0.1062

Dependent Variable: LAI estimé

Root MSE	0.02835	R-square	0.9993		
Dep Mean	2.24081	Adj R-sq	0.9991		
C.V.	1.26498				
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	-0.280520	0.04083160	-6.870	0.0063
LAI_MES	1	0.912648	0.01404951	64.959	0.0001

Dependent Variable: Surface foliaire par plante estimée

Root MSE	60.17455	R-square	0.9291		
Dep Mean	1885.07800	Adj R-sq	0.9055		
C.V.	3.19215				
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	678.153109	194.32499079	3.490	0.0398
SPL_MES	1	0.502713	0.08016105	6.271	0.0082

Tableau 6.3 suite

ANNEE 1995

Dependent Variable: Nombre de feuilles adultes estimé					
	Root MSE	0.06907	R-square	0.9999	
	Dep Mean	9.45034	Adj R-sq	0.9999	
	C.V.	0.73086			
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	0.534127	0.03903480	13.683	0.0001
NFA_MES	1	0.965655	0.00350385	275.598	0.0001
Dependent Variable: Biomasse par unité de surface estimée					
	Root MSE	93.41273	R-square	0.9634	
	Dep Mean	447.85594	Adj R-sq	0.9588	
	C.V.	20.85776			
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	37.192466	40.91822920	0.909	0.3899
BM_MES	1	0.770716	0.05313934	14.504	0.0001
Dependent Variable: Biomasse par plante estimée					
	Root MSE	7.01305	R-square	0.9808	
	Dep Mean	41.63731	Adj R-sq	0.9784	
	C.V.	16.84318			
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	-1.206300	3.06769205	-0.393	0.7044
BPL_MES	1	0.918207	0.04542514	20.214	0.0001
Dependent Variable: LAI estimé					
	Root MSE	0.35753	R-square	0.9840	
	Dep Mean	2.78787	Adj R-sq	0.9820	
	C.V.	12.82439			
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	0.430475	0.15507324	2.776	0.0241
LAI_MES	1	0.899715	0.04050809	22.211	0.0001
Dependent Variable: Surface foliaire par plante estimée					
	Root MSE	251.68565	R-square	0.9867	
	Dep Mean	2318.39977	Adj R-sq	0.9850	
	C.V.	10.85601			
Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for H0: Parameter=0	Prob > T
INTERCEP	1	218.712550	117.42435931	1.863	0.0995
SPL_MES	1	0.986143	0.04054876	24.320	0.0001

6.5 VALIDATION QUALITATIVE DES HYPOTHESES INTRODUITES POUR LA DETERMINATION DU NOMBRE DE GRAINS EN FONCTION DE LA DENSITE DE PLANTES

Le modèle intègre les hypothèses développées par Otegui (1996) selon lesquelles la détermination du nombre de grains par plante dépendrait de la quantité d'énergie absorbée, par plante, autour de la date de floraison (avec correction d'un effet de la température).

La densité de plantes est une des causes majeures de variation de l'énergie absorbée par plante. Il est donc intéressant de voir si les relations établies s'appliquent à ces modifications de densité. La figure 6.9 montre que la simulation rend bien compte de la diminution de grains par plante avec l'augmentation de la densité.

Cette comparaison ne peut être plus affinée car elle prend en compte la production de biomasse par plante, dont nous avons vu précédemment les limites de simulation, et la régulation du nombre de grains en fonction de cette biomasse qui est actuellement un sujet de recherche (Otegui et Bonhomme, 1997).

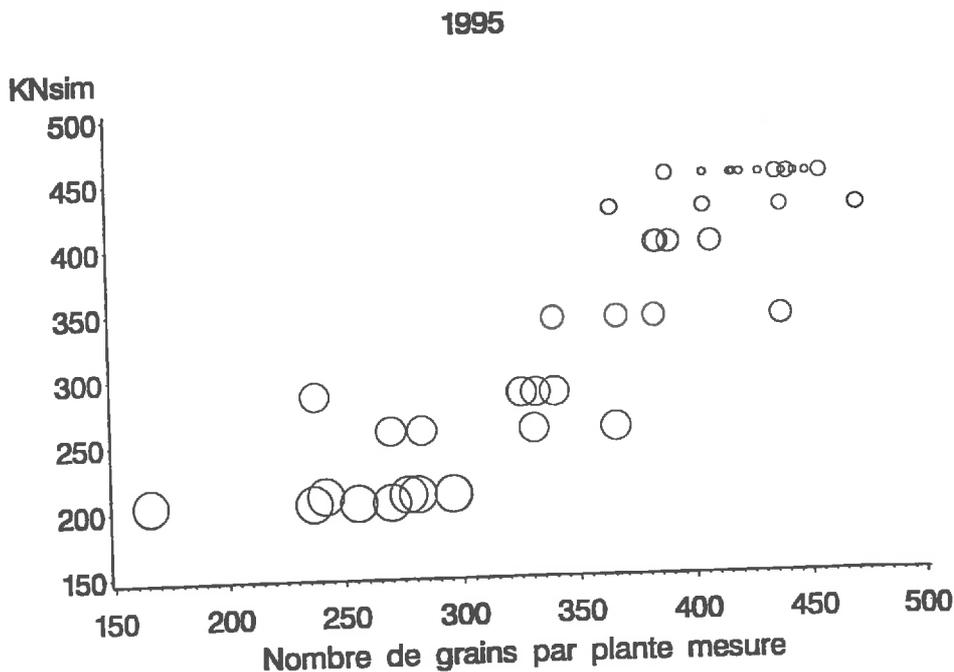


Figure 6.9 Comparaison des nombres de grains par plante simulés ou mesurés, pour différents traitements de l'année 1995; les valeurs mesurées sont les moyennes pour deux densités consécutives, la taille du symbole croît comme la densité de plantes.

7. CONCLUSION

L'utilisation des dispositifs « de type Nelder » ont permis d'expérimenter sur de grandes gammes de densité de plantes, avec une disposition entre plantes analogue. Il ressort de l'ensemble des observations, effectuées en conditions hydrique et minérale peu limitantes, un certain nombre de résultats relativement originaux, ou qui avaient été signalés de façon qualitative, mais sans analyse fine:

- les modifications foliaires portent à la fois sur les longueurs et les largeurs foliaires, mais de façon différente. Les longueurs foliaires sont peu modifiées par l'augmentation de la densité de plantes, pour les feuilles de rang bas et moyen; on observe même un léger accroissement de la longueur des feuilles de rang moyen qui pourrait être interprété comme un phénomène d'évitement de l'ombrage mutuel. En revanche les largeurs foliaires sont toujours réduites et cela d'autant plus que le rang est élevé.
 - la forme des feuilles est très peu modifiée par la densité de plantes, ce qui permet d'utiliser, dans tous les cas, la relation d'allométrie liant la surface foliaire à ses dimensions (surface = $k \cdot \text{longueur} \cdot \text{largeur}$; k étant toujours très voisin de 0.75).
 - il ressort de ces deux types d'observation que la réduction de surface d'une feuille par l'augmentation de la densité ne va être importante que pour les feuilles de rang moyen à élevé; dans ce dernier cas elle pourra atteindre, dans nos conditions, une réduction de 50%.
 - le nombre total de feuilles n'est pas modifié par la densité de plantes, alors que les rangs des feuilles les plus longues ou les plus larges, sont très légèrement plus bas pour les densités de plantes élevées. De même les rythmes de mise en place des feuilles, et les durées de croissance foliaire ne sont que peu réduites par un accroissement de densité de plantes; cet effet est sans doute à relier à une légère réduction de la température des zones en croissance, mais la démonstration en est difficile à faire.
 - l'augmentation de densité conduit à une plus grande élongation des entrenœuds de la base ce qui permet de placer la surface foliaire,
-

responsable de la captation d'énergie, plus haut au-dessus du couvert, pour éviter la concurrence. Ces modifications de position des feuilles dans l'espace s'accompagnent aussi d'une modification des inclinaisons foliaires qui sont globalement plus élevées à forte densité de plantes.

- l'ensemble de ces modifications va conduire à une surface foliaire par plante plus réduite pour les fortes densités, et à une variation du LAI moins que proportionnelle à celle de la densité de plantes.

- les modifications de biomasse totale par plante, et de biomasse par organe (par exemple celle des entrenœuds), sont plus importantes que celles des surfaces foliaires; en effet, la plante fabrique, à forte densité, plus de surface de feuilles avec la même biomasse.

Dans les dispositifs agronomiques classiques (semis en lignes), les effets stricts de la densité de plantes sont mêlés à ceux de la disposition des plantes. Il est donc difficile de superposer, entre essais « Nelder » et essais « lignes », les variations de surface, ou de biomasse, des plantes, en prenant comme variable la densité de plantes. Pour une même densité, la concurrence entre plantes peut être considérée comme plus forte dans les dispositifs en lignes.

Il semble donc qu'en utilisant des variables basées sur les distances entre plantes il soit possible de tenir compte à la fois des effets de densité et de disposition des plantes. Le choix définitif d'une variable suppose cependant des observations plus fines que celles que nous avons réalisées, particulièrement en matière de variation de biomasse par plante.

Nous avons pu montrer que l'ensemble des résultats obtenus pouvait être intégré dans un modèle simple de fonctionnement d'une culture, générant des dynamiques de surface foliaire et de biomasse cohérentes avec les observations. Bien que nous ayons établi le modèle sur une année et l'ayons appliqué sur une autre année, une vraie validation supposerait des données réellement indépendantes. Avant cette validation il faudrait renforcer la qualité des observations en matière de production de biomasse; il semble bien en effet que l'efficacité de transformation de l'énergie absorbée augmente légèrement avec la densité de plantes, mais la formalisation quantitative de cette variation est à faire.

Nous pouvons donc dire, en conclusion générale, que ce travail était une étape nécessaire pour la mise au point d'une modélisation un peu mécaniste des effets de la densité de plantes. L'acquis est sans doute important pour tout ce qui touche à la dynamique de mise en place de la surface foliaire. Nos travaux en matière de production de biomasse, et de grains, sont pour l'instant un peu trop partiels, mais le dispositif expérimental n'était pas suffisamment performant pour aller plus loin dans ces domaines. Il est apparu que des mesures fines, avec des dispositions de plantes encore plus variables, était nécessaire pour aboutir à une généralisation des lois de compétition intraspécifique obtenues.

Lorsque ces lois seront mieux établies elles pourront servir à construire des modèles utilisables aussi bien pour évaluer les techniques culturales liées à la disposition des plantes: espacement des lignes, semis en double-ligne, évaluation de l'impact des hétérogénéités,... que pour analyser les différences génotypiques de comportement sous différentes situations de densité de plantes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alessi J., Power J.F., 1976. Water use by dry land corn as affected by maturity class and plant spacing. *Agron.J.*, 68: 547-550.
- Amir J., Sinclair T.R., 1991. A model of the temperature and solar-radiation effects on spring wheat growth and yield. *Field Crop Res.*, 28: 47-58.
- Andrade F.H., Cirilo A.G., Uhart S.A., Otegui M.E., 1996. *Ecofisiologia del cultivo de maiz*. Dekalb Press, Balcarce, Buenos Aires. , 292 p.
- Andrade F.H., Uhart S.A., Cirilo A.G., 1993. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crop Res.*, 32: 17-25.
- Ballare C.L., Sanchez R.A., Scopel A.L., Casal J.J., Ghera C.M., 1987. Early detection of neighbouring plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant Cell Environm.*, 10: 551-557.
- Barloy J., 1983. Biologie de l'élaboration du rendement. In: *Physiologie du maïs*, A. Gallais (Ed), INRA-AGPM, Paris, 163-180.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R., 1986. *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford, England., .
- Berry G., 1967. A mathematical model relating plant yield with arrangement for regularly spaced crops. *Biometrics*, 505-515.
- Bleasdale J.K.A., 1966. Plant growth and crop yield. *Ann. Appl. Biol.*, 57, 173-182.
- Bleasdale J.K.A., Nelder J.A., 1960. Plant population and crop yield. *Nature*, 188, 342.
- Bonan G.B., 1993. Analysis of neighbourhood competition among annual plants: implications of a plant growth model. *Ecological Modelling*, 65, 123-136.
-

Bonhomme R., Derieux M., Duburcq J.B., Ruget F., 1984. Variation in leaf number induced by soil temperature in various corn genotypes. *Photosynthetica*, 18: 255-258.

Bonhomme R., Ruget F., Derieux M., Vincourt P., 1982. Relations entre production de matière sèche aérienne et énergie interceptée chez différents génotypes de maïs. *C.R. Acad.Sc. Paris, Ser. III*, 294: 393-398.

Bonhomme R., Varlet-Grancher C., 1978. Estimation of the gramineous crop geometry by plant profiles including leaf width variations. *Photosynthetica*, 12, 193-196.

Brouwer R., Kleinendorst A., Locher J.T., 1970. Growth responses of maize plants to temperature. In: *Plant response to climatic factors*, Uppsala, UNESCO, 169-174.

Brown B.A., 1961. Lodging is a problem in thick corn forage. *Crop and Soils*, 14: 20.

Daynard T.B., Muldoon J.F., 1983. Plant-to-plant variability of maize plants grown at different densities. *Can. J. Plant Sci.*, 63, 45-59.

Derieux M., Bonhomme R., 1982. Heat unit requirements for maize hybrids in Europe. Results from the European FAO sub-network. I. Sowing-silking period. *Maydica*, 27, 59-77.

Derieux M., Darrigand M., Gallais A., Barriere Y., Bloc D., Montalant Y., 1987. Estimation du progrès génétique réalisé chez le maïs en France entre 1950 et 1985. *Agronomie*, 7: 1-11.

Duncan W.G., 1958. The relationship between corn population and yield. *Agron. J.*, 50, 82-84.

Duncan, W.G., 1984. A Theory to Explain the Relationship Between Corn Population and Grain Yield. *Crop Sci.*, 24: 1141-1145.

Edmeades G.O., Daynard T.B., 1979. The relationship between final grain yield and photosynthesis at flowering in individual maize. *Can.J.Plant Sci.*, 59: 585-601.

Farazdaghi H., Harris P., 1968. Competition and crop yield. *Nature*, 217, 289-290.

Firbank L.G., Watkinson A.R., 1987. On the analysis of competition at the level of the individual plant. *Oecologia*, 71, 308-317.

- Firbank L.G., Watkinson A.R., 1990. On the effects of competition: from monocultures to mixtures. In: *Perspectives on plant competition*, Grace J.B., Tilman D.(eds), Academic Press, Inc., 165-192.
- Fischer K.S., Palmer F.E., 1990. Tropical maize. In: *The physiology of tropical field crops*, Goldsworthy P.R., Ficher N.M. (eds), Wiley, 213-214.
- Gardner B.R., Perace R.B., Mitchell R.L., 1985. *Physiology of crop plants*. Iowa State Univ. Press, USA, 327p.
- Gardner W.R., Gardner H.R., 1983. Principles of water management under drought conditions. *Agric. Water Manag.*, 7: 143-155.
- Giauffret C., Bonhomme R., Dorvillez D., Derieux M., 1991. Conversion of intercepted radiation into aerial dry biomass for three maize genotypes: influence of plant density. *Maydica*, 36: 25-27.
- Givnish T.J., 1983. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, 717p.
- Goodall D.W., 1960. Quantitative effects of intra-specific competition: an experiment with mangolds. *Bull. Res. Coun. Israel*, 8D, 181-194.
- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J. M., Lemaire G., 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 6, 1, 47-56.
- Hardwick R.C., Andrews D.J., 1983. A simple model of the relationship between plant density, plant biomass, and time. *J. Appl. Ecology*, 20, 905-914.
- Hashemi-Dezfouli A., Herbert S.J., 1992. Intensifying plant density response of corn with artificial shade. *Agron. J.*, 84: 547-551.
- Holliday, R., 1960. Plant population and crop yield. *Field Crop Abstr.*, 186: 22-24.
- Hozumi K., Asahira T., Kira T., 1956. Intraspecific competition among higher plants. VI. Effect of some growth factors on the progress of competition. *J. Biol.*, Osaka City Univ., D7, 15-34.
- Hudson, H.G., 1941. . *J. Agron. Sci.*, 31: 138-144.
- Jones C.A., Kiniry J.R., 1986. *CERES-Maize*, a simulation model of maize growth and development. Texas A and M University Press, College Station, USA, 194p.

- Kira T., Ogawa H., Hozumi K., 1954. Intraspecific competition among higher plants. II. Further discussion on Mitscherlich's law. J. Biol., Osaka City Univ., D5, 1-17.
- Kira T., Ogawa H., Hozumi K., Koyama H., Yoda K., 1956. Intraspecific competition among higher plants. V. Supplementary notes on C-D effect. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., D7, 1-14.
- Kira T., Ogawa H., Shinozaki N., 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-yield-density interrelationships. Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University Series D, D4, 1-16.
- Koyama H., Kira T., 1956. Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight asymptotique affected by individual plants. J. Biol., Osaka City Univ., D7, 73-94.
- Loomis R.S., Williams W.A., Duncan W.G., Dovrat A., Nunez F.A., 1968. Quantitative Descriptions of Foliage Display and Light Absorption in Field Communities of Corn Plants. Crop Sci., 8, 352-356.
- Mack R., Harper J.L., 1977. Interference in dune annuals: Spatial pattern and neighbourhood effects. J. Ecol., 65, 345-363.
- Mahdavi M., Henderlong P.R., 1978. Seasonal development and variability in LAI among Zea Mays hybrids. Abstr. Amer. Soc. Agron., Madison, Wisc., 100.
- Major D.J., Daynard T.B., 1972. Hyperbolic relation between leaf area index and plant population in corn (Zea Mays). Can. J. Plant Sci., 52, 112-117.
- McKee G.W., 1964. A coefficient for computing leaf area in hybrid corn. Agron.J., 56: 240-241.
- Mead R., 1966. A Relationship between Individual Plant-spacing and Yield. Annals of Botany, 30, 118, 301-308.
- Monteith J.L., 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. J. Appl. Ecol., 9: 746-757.
- Montgomery E.G., 1911. Correlation studies in corn. Neb. Agric. Exp. Stn. Annu. Rep., 24, 108-159.
- Muchow R.C., Carberry P.S., 1989. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically-adapted maize. Field Crop Res., 20, 221-236.
- Muchow R.C., Sinclair T.R., 1991. Water deficit effects on maize yields modelled under current and "greenhouses" climates. Agron. J., 83, 1053-1059.

Muchow R.C., Sinclair T.R., Bennett J.M., 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yield across locations. *Agron. J.*, 82, 338-343.

Nelder J.A., 1962. New kinds of synthetic designs for spacing experiments. *Biometrics*, 18, 283-307.

Otegui M.E., 1996. Mise en place de l'appareil reproducteur et détermination du nombre des grains chez le maïs (*Zea mays L.*). Thèse de Docteur en Sciences de l'Université Paris XI Orsay, spécialité: Ecologie, 55p + annexes.

Otegui M.E., Bonhomme R., 1997. Assessing the critical period for ear growth and kernel in maize. soumis a *Field Crop Research*, .

Otegui M.E., Popa G., Bonhomme R., 1996. A photothermal quotient improves kernel set prediction in maize. In: *Book of abstracts*, Van Ittersum M.K., Venner G.E.C.T., Van de Geijn S.C., Jetten T.H. (Eds), 4th Congress, European Society for Agronomy, Veldhoven-Wageningen (NLD), 07-11/07/1996, p. 190-191.

Piper E.L., Weiss A., 1990. Evaluating CERES-Maize for reduction in plant population or leaf area during the growing season. *Agricultural Systems*, 33: 199-213.

Prévoit L., Aries F., Monestiez P., 1991. Modélisation de la structure géométrique du maïs. *Agronomie*, 11, 491-503.

Prevot L., Brunet Y., 1993. Estimating the vertical profile of the Leaf Inclination Distribution Function: the silhouette method. In *Crop structure and light microclimate. Characterisation and applications*, Varlet-Grancher C., Bonhomme R. and Sinoquet H. (ed), INRA Paris, 195-200.

Prior C.L., Russel W.A., 1975. Yield performance on nonprolific and prolific maize hybrids at six plant densities. *Crop Sci.*, 15, 482-486.

Puckridge D.W., Donald C.M., 1967. Competition among wheat plants sown at a wide range of density. *Australian J. Agric. Res.*, 18: 193-211.

Robinson R.G., Rabas D.L., Smith L.J., Warmes D.D., Ford J.H., Lueschen W.E., 1976. Sunflower population, row width, and row direction. *Minnesota Agric. Exp. St. Rep.*, 141: 1-24.

Ruget F., 1989. Relations entre matière sèche à la floraison et rendement en grains chez le maïs: importance du rayonnement disponible par plante. *Agronomie*, 9: 457-465.

Ruget F., Bonhomme R., Chartier M., 1996. Estimation simple de la surface foliaire de plantes de maïs en croissance. *Agronomie*, 16: 553-562.

Russell W.A., 1986. Contribution of breeding to maize improvement in the United States, 1920s-1980s. *Iowa State J. Res.*, 61: 5-34.

Sackville Hamilton N.R., Matthew C., Lemaire G., 1995. In defence of the $-3/2$ boundary rule: a re-evaluation of self-thinning concepts and status. *Annals of Bot.*, 76: 569-577.

Sanderson J.B., Daynard T.B., Tollenaar, M., 1981. A mathematical model of the shape of corn leaves. *Can.J.Plant.Sci.*, 61: 1009-1011.

SAS, 1988. Proc GLM. In SAS/STAT User's Guide, Release 6.03. SAS Institute, Carry, NC, 549-640.

Sharpe P.R., Dent J.B., 1968. *J. Agron. Sci.*, 70: 123-129.

Shibles R.M., Weber C.R., 1966. Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns. *Crop Sci.*, 6: 55-59.

Shinozaki K., Kira T., 1956. Intraspecific competition among higher plants.7. Logistic theory and the C-D effect. *J. Inst Polyt., Osaka D.*, D7: 35-72.

Sinclair T.R., Muchow R.C., 1995. Effect of nitrogen supply on maize yield: I. Modelling Physiological Responses. *Agron. J.*, 87, 632-641.

Sinclair T.R., Muchow R.C., Monteith J.L., 1997. Model analysis of sorghum response to nitrogen in subtropical and tropical environments. *Agron. J.*, 89: 201-207.

Sinclair T.R., Seligman N.G., 1995. Global environment change and simulated forage quality of wheat. 1. Nonstressed conditions. *Field Crop Res.*, 40: 19-27.

Sonohat Popa G., 1992. Modifications microclimatiques et biologiques induites dans un peuplement de maïs par différentes configurations de semis. DEA Ecologie générale et production végétale, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 31p. +annexes.

Sutherland R.A., Benjamin L.R., 1987. A new model relating crop yield and plant arrangement. *Annals of Botany*, 59: 399-411

Stinson H.T., Moss D.N., 1960. Some effects of shade upon corn hybrids tolerant and intolerant of dense planting. *Agron. J.*, 52: 482-484.

Tetio-Kagho F., Gardner F.P., 1988a. Responses of Maize to Plant Population Density. I. Canopy development, Light relationships, and Vegetative Growth. *Agron. J.*, 80, 930-935.

Tetio-Kagho F., Gardner F.P., 1988b. Responses of Maize to Plant Population Density. I. Canopy development, Light relationships, and Vegetative Growth. *Agron. J.*, 80, 935-940.

Tollenaar M., 1991. Physiological basis of genetic improvement of maize hybrids in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.*, 31: 119-124.

Tollenaar M., Dwyer L.M., Stewart D.W., 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Sci.*, 32: 432-438.

Tollenaar, M., 1992. Is low plant density a stress in maize?. *Maydica*, 37, 305-311.

Tscheschke P.D., Gilley J.R., 1979. Status and verification of Nebraska's corn growth model CORNGRO. *trans. A.S.A.E.*, 22: 1329-1337.

Van Arkel H., 1978. Leaf area determinations in sorghum and maize by the length-width method. *Neth.J.Agric.Sci.*, 26: 170-180.

Varlet-Grancher C. Bonhomme R., 1979. Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement dans milieu diffusant II - Interception de l'énergie solaire par une culture. *Agronomie.*, 30: 1-26.

Voltz M., Rambal S., 1987. Evaluation de CORNGRO: un modèle de simulation des transferts hydriques et de la croissance d'une culture de maïs. *Agronomie*, 7: 727-738.

Watkinson A.R., 1980. Density-dependence in single-species populations of plants. *J. Theor. Biol.*, 83, 345-357.

Watts W.R., 1972. Leaf extension in *Zea mays*. II. Leaf extension in response to independent variation of the temperature of the apical meristem, of the air around the leaves, and of the root-zone. *J. Exp. Bot.*, 23 (76), 713-721.

Wiener J., 1982. A neighbourhood model of annual-plant interference. *Ecology*, 63(5), 1237-1241.

Willey R.W., Heath S.B., 1969. The quantitative relationships between plant population and crop yield. *Adv. Agron.*, 21, 281-321.

Williams W.A., Loomis R.S., Duncan W.G., Doyt A., Nunez F., 1968. Canopy architecture at various population densities and the growth and grain of corn. *Crop Sci.*, 8: 303-308.

Wilson J.H., Allison J.C.S., 1978. Effect of plant population on ear differentiation and growth in maize. *Annals of Appl. Biol.*, 90: 127-132.

Wit C.T. de, 1960. On competition. *Versl.Landbouwk. Onderz. Rijklandb-Proefstn*, 66.8, i-iv: 1-82.

Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K., 1963. Intraspecific competition among higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol.*, Osaka City Univ., 107-129.

ANNEXES

ANNEXE A . PRESENTATION DE DIFFERENTS MODELES DE COMPETITION ENTRE PLANTES

Dans les mêmes conditions de milieu extérieur, des plantes placées selon diverses dispositions spatiales se développent différemment. Ceci peut être attribué à l'effet de la compétition, définie par Begon et al. (1986) comme l'interaction entre les individus induite par la nécessité de partager des ressources limitées, menant à une réduction du nombre de survivants, de la croissance et/ou de la reproduction des individus concernés.

L'évaluation quantitative de cette concurrence, par les modifications de la taille des plantes, peut être faite selon plusieurs types de modélisation (cf § 2.3) qui sont présentés ici de façon plus détaillée.

A . 1 MODELES QUI PRENNENT EN COMPTE LA DENSITE DE PLANTES

Hudson (1941) propose une relation de la forme:

$$y = a + bN + cN^2 \quad (1)$$

entre y , la production par unité de surface de sol, et N la densité de plantes (a , b et c sont des constantes; c est négatif). La courbe qui correspond à la relation est symétrique par rapport à la valeur de la densité où le rendement atteint son maximum, elle ne rend pas bien compte de l'évolution réelle de y pour des valeurs de N qui s'éloignent de la valeur correspondant au maximum. Pour éviter la symétrie de la courbe de réponse, Sharpe et Dent (1958) proposent une relation:

$$y = a + bN + cN^{1/2} \quad (2)$$

où b est négatif. Cette équation reste de type "parabolique", mais elle diminue de façon moins abrupte que la relation (1) pour des densités élevées.

Ces relations polynomiales ne sont pas basées sur un mécanisme biologique et elle s'avèrent assez rigides pour des valeurs extrêmes de la densité. C'est pourquoi leur utilisation est assez restreinte.

Duncan (1958) décrit la relation entre le rendement et la densité des plantes par une fonction exponentielle dérivée d'une relation log-linéaire entre la production d'une plante individuelle (Y) et la densité de semis:

$$\log Y = \log k + b N \quad (3)$$

qui conduit à:

$$y = k N \exp(bN) \quad (4)$$

Etant basé sur une régression linéaire, ce modèle peut être utilisé même avec seulement deux points. A partir de la relation (4), la densité optimale N_0 pour laquelle la valeur maximale du rendement y_{max} est atteinte, peut être calculée, ainsi que la valeur y_{max} .

$$N_0 = - 1/b \quad (5)$$

$$y_{max} = k N/e \quad (6)$$

où e est la base des logarithmes naturels. Cette méthode d'estimation de la densité optimale a été utilisée par certains auteurs (Tollenaar 1992, par exemple).

Une approche basée sur un mécanisme de réponse asymptotique des plantes à un facteur de croissance est l'équation de type Mitscherlich pour la production d'une plante individuelle:

$$Y = Y_{max} (1 - e^{-ks}) \quad (7)$$

où s est la surface du sol allouée à une plante. Selon certains auteurs (Kira et al., 1954; Shinozaki et Kira, 1956; Duncan, 1958), cette relation a le mérite de mieux rendre compte des situations où la densité de semis est faible. Kira et al. (1954) signalent que le coefficient k ne s'avère pas constant pour les jeux de données qu'ils ont analysés, tandis que Goodall (1960) trouve ce modèle approprié pour ses données.

Kira et al. (1953) proposent une équation de la forme:

$$\log Y + a \log N = \log k \quad (8)$$

soit

$$Y N^a = k \quad (9)$$

Les coefficients a et k varient avec le stade de développement et les conditions expérimentales. Les auteurs remarquent aussi que cette loi ne rend pas compte du comportement de la culture pendant les premiers stades de développement, où l'effet de la compétition est absent.

III

La relation (9) est la généralisation de la relation

$$YN = k$$

qui est la règle des rendements constants (Hozumi et al., 1956), selon laquelle le rendement $y = YN$ reste constant si la densité de semis augmente au-delà d'une certaine valeur. Dans leurs revues, Bleasdale et Nelder (1960) et Watkinson (1980) ont démontré que cette loi n'est pas valable pour toutes les cultures.

Une relation de type réciproque est proposée indépendamment par Shinozaki et Kira (1956), Holliday (1960), et de Wit (1960):

$$Y^{-1} = a + bN \quad (10)$$

Cette relation est analogue à celle des rendements constants pour des densités N élevées. Elle suppose les hypothèses suivantes:

- la croissance d'une plante peut être décrite par une courbe de type logistique:

$$(1/Y) * (dY/dt) = c (1 - Y/Y_{max})$$

d'où

$$Y = Y_{max} / (1 + k * \exp(-ct))$$

- la constante c dans la équation précédente ne dépend pas de la densité,
- le rendement final par unité de surface ne dépend pas de la densité (loi des rendements constants).

Il en résulte $a = \exp(-c t)/Y_0$ et $b = (1 - \exp(-c t))/Y_{max}$. Ce modèle peut donc être considéré comme un modèle dynamique.

Si la biomasse de la plante est remplacé par sa surface foliaire (S), la relation (10) aura la forme:

$$S^{-1} = a + bN \quad (11)$$

Sous cette forme, la relation a été reprise par Major et Daynard (1972), en multipliant les deux membres par $1/N$, ce qui équivaut à:

$$L^{-1} = aN^{-1} + b \quad (12)$$

où L est l'indice foliaire.

IV

La forme des lois présentées jusqu'à présent est asymptotique. Bleasdale et Nelder (1960) proposent une variante qui, selon les valeurs des coefficients, peut être soit asymptotique, soit parabolique:

$$Y^{-p} = a + b N^q \quad (13)$$

C'est une relation de type asymptotique si $p = q$ et de type parabolique si $q > p$. Comme les données expérimentales ne sont pas très précises pour évaluer les valeurs des deux paramètres p et q , Bleasdale (1966) propose une équation simplifiée:

$$Y^{-p} = a + b N \quad (13')$$

Farazdaghi et Harris présentent une autre relation dérivée de la relation de Shinozaki et Kira:

$$Y^{-1} = a + b N^q \quad (14),$$

qui est de type parabolique si $q > 1$ et de type asymptotique si $q = 1$.

Hadwick et Andrews (1993) proposent une relation entre la biomasse aérienne par unité de surface du sol w et la densité des plantes, qui dépend explicitement du temps. La relation est une extension de la relation (10) de Shinozaki et Kira (1956) et suppose que le taux de croissance pour la même valeur de w est indépendant de la densité de plantes. La forme de cette loi est:

$$w = \frac{ab^{-t}N}{1 + N(c + dab^{-t})} \quad (15),$$

où a , b , c , et d sont des constantes.

Une réponse C-D typique est proposée par Firbank et Watkinson (1990):

$$Y = Y_{max} (1 + aN)^b \quad (16)$$

A.2 MODELES QUI PRENNENT EN COMPTE LA DISPOSITION SPATIALE DES PLANTES

A.2.1 Berry (1967)

Le modèle est conçu pour des dispositions régulières de plantes (en rangs). Il donne des valeurs raisonnables pour les cas extrêmes et la concordance avec les jeux de données expérimentales rapportée par l'auteur est satisfaisante. Deux variantes à trois, ou quatre paramètres, sont proposées:

$$Y^{-\theta} = a + b\left(\frac{1}{d_1} + \frac{1}{d_2}\right) + \frac{c}{d_1 d_2} \quad (17)$$

$$Y^{-\theta} = a + \frac{b_1}{d_1} + \frac{b_2}{d_2} + \frac{c}{d_1 d_2} \quad (17')$$

où d_1 est la distance entre les plantes sur une même ligne, d_2 est la distance entre les rangs, a , b , b_1 , b_2 et c sont des paramètres constants. La puissance θ est à déterminer indépendamment, sur des données à très faible densité, où Y atteint sa valeur maximale. La relation est asymptotique pour $\theta = 1$ et parabolique pour $0 < \theta < 1$.

A.2.2 Mead (1972)

Pour analyser l'hypothèse qu'une partie des variations observées entre les plantes individuelles d'une culture est due aux différences entre les espaces alloués à chaque plante, Mead élabore une méthode pour décrire ces derniers. Il suppose que:

- le partage de la surface du sol entre les plantes est mutuellement exclusif,
- une surface élémentaire du sol est alloué à la plante qui est la plus proche de celle-ci. Cette hypothèse conduit à un système de polygones convexes, un pour chaque plante, construits selon la règle:
- le polygone d'une plante P est le polygone de surface minimale dont les côtés sont perpendiculaires aux bissectrices des lignes qui relient P aux autres plantes; les plantes qui contribuent pour un côté de ce polygone sont les "voisins" de la plante P (figure A1, page IX),

Les paramètres qui décrivent le polygone d'une plante sont:

- l'aire A
- l'eccircularité E
- l'abcentricité B

VI

L'eccircularité est une grandeur qui mesure si le polygone est "plus elliptique que circulaire". Elle est définie comme suit:

$$E = M * \sqrt{\frac{\pi}{A}} \quad (18)$$

où M est la distance moyenne du centroïde C (centre de gravité) du polygone à ses côtés, moyenne pondérée par les angles correspondant aux côtés.

Pour un polygone rectangulaire dont les côtés sont dans le rapport r , l'eccircularité aura l'expression:

$$E = \sqrt{\frac{\pi(r+1/r)}{4}} \quad (18')$$

L'abcentricité est définie comme suit:

$$B = \text{distance}[C-P] / M \quad (19)$$

Elle est égale à zéro quand la plante se trouve dans le centroïde du polygone et approche l'unité quand la plante est très proche d'un côté du polygone.

Mead introduit ces grandeurs dans l'analyse des diamètres finaux de carottes, sous la forme:

$$\text{diamètre} = a + b * \ln(A) + c * E + d * B$$

La conclusion de son analyse est que l'on explique environ 55% de la variation interindividuelle par les variations des polygones. La régression la plus importante concerne la grandeur $\ln(A)$, tandis que E a un effet réduit, ou même non significatif pour un des traitements.

A.2.3 Wiener (1982)

Wiener propose un modèle qui prend en compte le nombre de voisins, la distance à la plante-cible et l'espèce. En partant du principe des relations hyperboliques, Wiener suggère l'expression

$$R = R_{\max} / (1 + W)$$

où R est une variable qui décrit le développement d'une plante et W un paramètre de compétition dont la procédure de calcul va être présentée.

VII

Si la variable de sortie est la surface totale de la plante S , la relation précédente peut être réécrite sous la forme:

$$1/S = 1/S_{max} + W/S_{max} \quad (20)$$

Pour une monoculture, W aura la forme:

$$W = C \sum \frac{N_i}{d_i^2} \quad (21)$$

où C est une constante à déterminer expérimentalement, N_i est le nombre de plantes voisines qui se trouvent dans l'anneau i centré sur la plante cible (voir la figure A.2, page IX) ayant les rayons (r_{1i} , r_{2i}), et d_i est le rayon moyen de l'anneau, défini comme le rayon du cercle qui divise l'anneau en deux aires égales:

$$d_i = \sqrt{(r_{1i}^2 / 2 + r_{2i}^2 / 2)} \quad (22)$$

Soit

$$W' = \sum \frac{N_i}{d_i^2} \quad (23)$$

donc $W = C * W'$.

La relation (20) devient:

$$1/S = a + b * W' \quad (24)$$

avec $a = 1/S_{max}$ et $b = C/S_{max}$. Il en résulte:

$$S_{max} = 1/a \quad (25)$$

et

$$C = b/a \quad (26)$$

A.2.4 Duncan (1984)

En reprenant son travail de 1958 (Duncan, 1958), Duncan a développé une théorie explicative de la relation rendement - densité de semis présentée précédemment (3). Il définit un paramètre de compétition C , nommé "crowding", par la relation:

$$dY/dC = a * Y \quad (27)$$

où Y est le rendement par plante et a est une constante qui décrit l'effet du crowding C sur le rendement. L'auteur suggère ensuite une façon de calculer la valeur C en fonction de la distribution réciproque des plantes, tout en précisant que la forme définitive de C ne peut être obtenue qu'expérimentalement. Les hypothèses de départ sont:

- l'influence des plantes voisines sur le développement d'une plante donnée est additive, C étant la somme des valeurs obtenues par paire de plantes,
- la valeur maximale de C par paire de plantes est atteinte quand les deux plantes sont en contact, et est égale à 1. S'il y a des talles multiples, la valeur de C sera égale au nombre de talles moins 1,
- il y a une distance maximale entre deux plantes au-delà de laquelle l'influence mutuelle disparaît, donc C prend la valeur zéro; cette distance maximale D_{max} doit être estimée expérimentalement (Duncan propose la valeur de 3 m, habituellement considérée comme annulant l'effet de compétition chez le maïs).

En définissant la fraction de séparation entre deux plantes espacées à la distance D , comme

$$SF = (D_{max} - D)/D_{max} \quad (28)$$

C pour une plante-cible sera:

$$C = \sum SF^\alpha \quad (29)$$

La valeur de α est toujours à déterminer expérimentalement; les travaux de Duncan à partir de données expérimentales conduisent à des valeurs situées entre 3 et 4.

La relation finale pour le rendement peut être écrite sous la forme:

$$\ln Y = a + b \cdot C, \quad (30)$$

où les constantes a et b décrivent l'influence du génotype et des facteurs environnementaux.

A.2.5 Bonan (1993)

Cet auteur analyse un modèle dynamique pour l'évolution de la biomasse d'une plante individuelle, en définissant l'espace de croissance pour une plante en fonction de la présence et de la taille des plantes voisines:

$$\Delta m = \{g[am^{2/3} - f(s)] - bm^2\} \Delta t \quad (33),$$

où g est le taux de croissance, le terme $am^{2/3}$ représente la surface d'influence de la plante, $f(s)$ est la surface "perdue" par la plante cible en faveur des plantes voisines de taille plus importante que la sienne (compétition asymétrique), et le terme bm^2 correspond à la respiration de la plante. Ce dernier terme s'avère peu significatif par rapport au terme de croissance, donc une relation simplifiée peut être utilisée:

$$\Delta m = g[am^{2/3} - f(s)] \Delta t \quad (34)$$

Les simulations montrent que la prise en compte de la disposition locale des plantes pour décrire le développement d'une plante individuelle pourrait être beaucoup plus explicative que ce qui a été rapporté par d'autres auteurs (Mead, 1966; Mack et Harper, 1977; Firbank et Watkinson, 1987).

Figure A1 Système de polygones convexes alloués aux plantes individuelles (Mead, 1966)

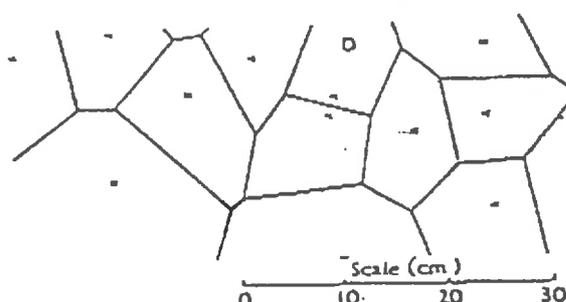
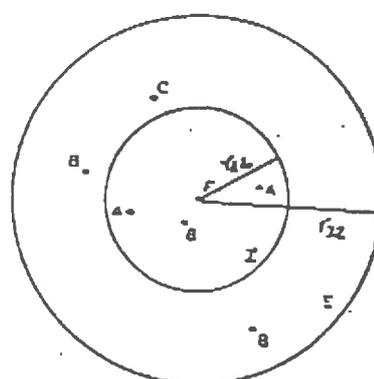


Figure A2 Système d'anneaux concentriques pour décrire l'influence des plantes voisines sur une plante - cible (Wiener, 1982)



ANNEXE B. PRESENTATION DU DISPOSITIF DE SEMIS DE TYPE «NELDER»

Problématique

Pour analyser l'effet de la densité de semis sur le développement des plantes, il serait nécessaire de répondre aux conditions suivantes:

- i) faire varier la densité de semis d'une façon assez continue et étendue sur une large plage de valeurs;
- ii) avoir, pour les plantes étudiées, un voisinage assez homogène pour éviter les effets de bord et pouvoir relier les résultats obtenus à la densité de semis.

Les semis classiques (blocs randomisés conventionnels) ne permettent, par des raisons pratiques (trop d'espace à occuper) la réalisation de la condition i). Les semis aléatoires peuvent répondre à la condition i) mais pas à la condition ii).

Présentation générale des modèles type Nelder

J. A. Nelder (1962) propose un semis de type systématique, susceptible de répondre aussi bien aux deux conditions énumérées ci-dessus, la surface nécessaire pour sa mise en place étant modérée. Les caractéristiques de ce type de semis sont:

- a) le positionnement des plantes est, localement, presque rectangulaire;
- b) les courbes définissant la grille sont soit des lignes droites soit des arcs de cercle, donc des configurations faciles à mettre en place sur le terrain;
- c) l'aire de la surface disponible pour une plante et/ou la rectangularité de celle-ci varient de façon que leurs effets puissent être séparés - donc les contours de même aire ne coïncident pas avec les contours d'égale rectangularité.

Sont présentés cinq modèles de disposition des plantes, quatre basées sur des coordonnées polaires et un avec une grille rectangulaire.

Le modèle présenté en détail en ce qui suit sera le modèle Ia (figure 81)

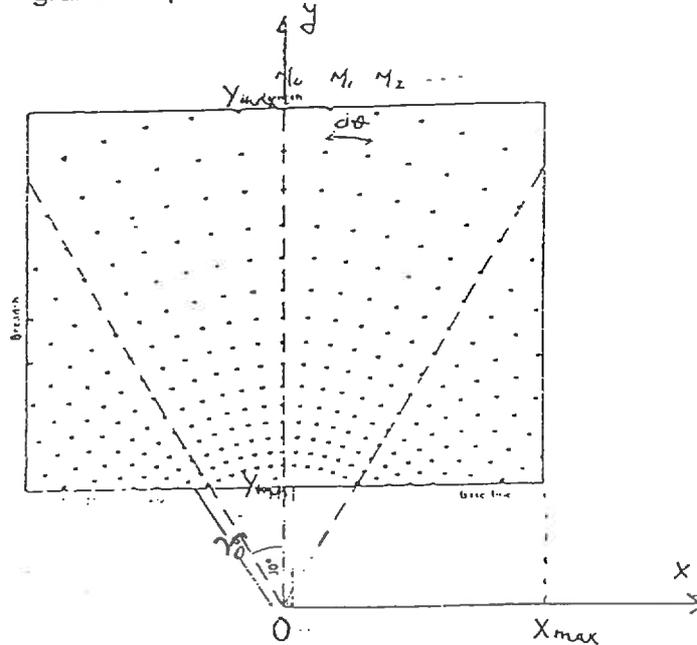
Propriétés du modèle choisi

Ce modèle est dessiné avec des cercles concentriques dont les rayons suivent une progression géométrique:

$$r_n = r_0 \alpha^n \quad (4),$$

cercles intersectés par des droites qui se succèdent à un pas angulaire $d\theta$ constant.

Figure 11 Présentation du dispositif de semis et définition de certaines grandeur qui caractérisent ce dispositif



Le modèle choisi a les propriétés suivantes:

- * la rectangularité est constante pour toute la grille:
soit r et α les coordonnées polaires et notons la rectangularité par τ . La rectangularité peut être définie comme $\tau = r d\theta/dr$. Pour une variation discrète du r on a:

$$dr = r_{n+1/2} - r_{n-1/2}$$

Conformément à la relation (1), on aura

$$dr = r_0 \alpha^{n+1/2} - r_0 \alpha^{n-1/2} = r_0 \alpha^n (\alpha^{1/2} - \alpha^{-1/2})$$

et la rectangularité sera:

$$\tau = r d\theta/dr = r_0 \alpha^n d\theta / (r_0 \alpha^n (\alpha^{1/2} - \alpha^{-1/2})) = d\theta / (\alpha^{1/2} - \alpha^{-1/2}) \quad (5)$$

(q.e.d.)

XIII

* les contours d'égalité de densité sont des cercles concentriques;

* la configuration est définie par r_0 , α , $d\theta$ et par N , le nombre des densités. On peut aussi la définir par les densités extrêmes D_1 et D_N (la plus grande et la plus petite), la rectangularité τ et par N .

Dans ce type de configuration de semis, une plante donnée ne se trouve pas exactement dans le centre du polygone (considéré comme un rectangle) formé par ses voisins. Le point central se trouve au milieu de la distance entre les voisins sur le rayon. Si on impose une limite supérieure de 5% (par rapport à la distance entre les voisins sur le rayon) pour la déviation de la position d'une plante du centre du polygone, on doit avoir pour α des valeurs inférieures à 1.22:

$$\frac{(r_{n+1} + r_{n-1})/2 - r_n}{r_{n+1} - r_{n-1}} < 5/100$$

ce qui revient à:

$$\frac{(\alpha^{n+1} + \alpha^{n-1})/2 - \alpha^n}{\alpha^{n+1} + \alpha^{n-1}} < 5/100$$

ou:

$$(\alpha - 1)/(\alpha + 1) < 0.1$$

... q.e.d.

Soit D_n la densité sur le n -ème cercle; elle aura l'expression:

$$D_n = 1/S_n$$

Pour calculer S_n , on divise l'aire de la couronne définie par $r_{n+1/2}$ et $r_{n-1/2}$ par le nombre de secteurs, $2\pi/d\theta$:

$$S_n = (\pi r_0^2 \alpha^{2(n+1/2)} - \pi r_0^2 \alpha^{2(n-1/2)}) / (2\pi/d\theta)$$

ou

$$S_n = r_0^2 \alpha^{2n-1} d\theta (\alpha^2 - 1)/2 \quad (6)$$

Relations pratiques de calcul

Variables d'entrée:

N - le nombre de densités

D1, DN - densités extrêmes à mettre en place

Variables à calculer: α , r_0 , r_n , $d\theta$

La relation (6) implique:

$$D1/DN = \alpha^{2(N-1)} \quad (7)$$

ou

$$2(N-1)\log(\alpha) = \log(D1) - \log(DN) \quad (7')$$

La relation (7') permet de calculer la valeur de α pour les paramètres choisis N, D1 et DN et de vérifier si la condition $\alpha < 1.22$ est respectée.

Conformément à la relation (6), on peut calculer r_0 en fonction d'une densité D_n connue. Soit, pour D1:

$$r_0 = [2 / D1 (d\theta (\alpha^3 - \alpha))]^{1/2}$$

Ayant α et r_0 , on peut calculer les rayons successifs

$$r_n = r_0 \alpha^n \quad (\text{cf. (4)}).$$

Quant à la valeur $d\theta$, elle sera calculée en imposant une condition pour la rectangularité τ (qu'elle soit égale à 1, par exemple), ou bien choisie par des raisons pratiques (nombre de plantes dans un périmètre donné, etc.).

La relation (5) conduit à:

$$d\theta = \tau (\alpha^{1/2} - \alpha^{-1/2}) \quad (8)$$

Si on veut que les plantes soient disposées dans un rectangle (voir la figure 8), on peut ajouter, en variables d'entrées, les coordonnées extrêmes du rectangle X_{\max} , Y_{\min} et Y_{\max} .

Nelder (1962) suggère une manière de calculer ces variables:

$$Y_{\max} = r_{N+1}$$

$$X_{\max} = Y_{\max} / \tan(30^\circ)$$

Pourquoi 30°? Parce qu'à cet angle d'"ouverture", le nombre de plantes semées à une densité égale à la moyenne géométrique des densités

extrêmes sera le plus grand, deux fois plus grand que le nombre de plantes à la plus faible densité.

Enfin, pour avoir le même nombre de plantes aux deux densités extrêmes, on prend

$$Y_{\min} = r_0 \cos(30^\circ)$$

Il nous reste à calculer les coordonnées des points M_i déterminés par l'intersection du rayon d'ordre i (en comptant depuis $x = 0$ vers $x = X_{\max}$) avec le rectangle qui encadre le dispositif (figure 8).

Si $\theta_i = i \, d\theta \leq \arctan(Y_{\max}/X_{\max})$ on a:

$$x_{M_i} = Y_{\max} \tan(\theta_i); \quad y_{M_i} = Y_{\max} \quad (9)$$

Si $\theta_i = i \, d\theta > \arctan(Y_{\max}/X_{\max})$:

$$x_{M_i} = X_{\max}; \quad y_{M_i} = Y_{\max} - X_{\max} / \tan(\theta_i) \quad (10)$$

Particularités de notre mise en place

Les variables d'entrée du modèle ont été: N (le nombre des densités différentes) = 10, $D_1 = 25$ plantes/m², $D_{10} = 5$ plantes/m², $\tau = 1$, $X_{\max} = 5$ m.

Les dispositifs ont été doubles (voir la figure 1), avec la petite axe (Oy) orientée parallèlement aux rangs des traitements en ligne, sur la direction 100° E par rapport au Nord. Le nombre total des plantes sur un dispositif a été de 319. Trois plantes aux extrémités des arcs, deux arcs extérieurs et trois arcs intérieurs ont été considérés en tant que bordures.

ANNEXE C. DESCRIPTION DE LA METHODE DE NOTATION DES PHASES DE DEVELOPPEMENT DES PLANTES

Des notations se succédant à 2-5 jours ont été faites sur le nombre des feuilles visible, le nombre des feuilles matures (complètement déployées) et le nombre des feuilles sèches.

La notation du nombre des feuilles visibles:

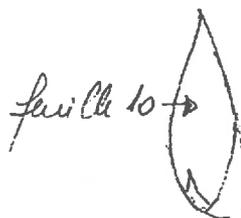
Un système de notation décimale a été utilisé pour le nombre des feuilles visibles (voir figure). La partie décimale n'a pas un sens physique, il s'agit d'une notation conventionnelle pour détailler l'état de la dernière feuille visible. Ce type de notation permet une évaluation plus précise de la date d'apparition de chaque feuille, quand l'intervalle entre les notations est de quelques jours.

1994 Notations apparition feuilles maïs



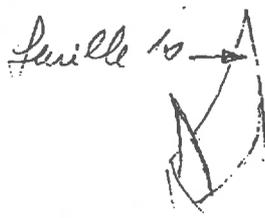
... .0 La feuille suivante est visible dans le cornet, sans dépasser sa limite inférieure (le croisement des cotés de la dernière feuille)

Ex. 10.0



... .1: dernière feuille dépasse le cornet de 1mm à 2cm

Ex: 10.1



... .2: dernière feuille dépasse le cornet avec plus de 2 cm et la feuille suivante n'est pas visible dans le cornet.

Ex: 10.2

XVIII

En termes de date d'apparition de la dernière feuille visible, le « décodage » pour les notations décimales présentées est présenté dans le tableau 1.

Notation	Signification	Interprétation pour la date d'apparition (d - date de la notation)
'n.1'	La pointe de la feuille 'n+1' vient de paraître (elle dépasse avec 0.1 - 2 cm le cornet)	Le jour d'apparition pour la feuille 'n+1' est la date de l'observation d
'n.0'	Le sommet de la feuille 'n+1' est visible mais pas encore sorti; 'n+1'	S'il n'y aura pas une notation du type précédent, le jour d'apparition de la feuille 'n+1' sera (d+1)
'n.2'	Le sommet de la feuille 'n+1' dépasse avec plus de 2 cm le cornet mais la feuille 'n+2' n'est pas encore visible dans le cornet	S'il n'y auront pas des notations des types précédents, le jour d'apparition de la feuille 'n+1' est considéré (d-2)*

* Comme la plupart des intervalles entre les observations sont de 2-4 jours, le fait que la notation 'n.2' n'est pas précédée d'une notation 'n.1' signifie que l'état 'n.2' vient juste de s'installer, d'où l'option (d-2) pour le jour de l'apparition.

Il faut remarquer qu'il y a une hiérarchie de l'importance de la notation sur la décision concernant le jour de l'apparition. Il s'agit de hiérarchie mise en évidence par le tableau 1, due à des durées « de vie » différentes: plus le stage est long, plus l'imprécision de l'évaluation est importante.

Notation et interprétation du nombre des feuilles matures:

Le nombre des feuilles matures est le numéro de la dernière feuille dont la ligule est visible le jour de la notation. La date de la maturation de cette feuille est considérée le jour précédant l'observation, (d-1).

Notation et interprétation du nombre des feuilles sèches:

Le nombre des feuilles matures est le numéro de la dernière feuille dont la surface est sèche pour plus de 50-60% le jour de la notation. La date où cette feuille est devenue sèche est considérée le jour précédant l'observation, (d-1).

Estimation des dates manquantes concernant les stades foliaires:

Pour le jour de l'apparition et de maturation, les dates manquantes après le traitement des données présenté ci-dessus sont estimées par interpolation linéaire des données successives disponibles. De même, une interpolation linéaire a été utilisée en ce qui concerne le dessèchement des feuilles.

ANNEXE D. PRESENTATION DU TEST DES MODELES POUR LA FORME DES LIMBES FOLIAIRES

Une manipulation a été mise en route en 1994 pour évaluer des coefficients pour des modèles concernant la forme des feuilles et la relation entre la surface de la feuille et ses dimensions linéaires, ainsi que l'éventuelle influence de la densité de semis sur ces coefficients.

Pour l'estimation de la surface foliaire, la relation la plus simple est:

$$S = k L_M l_M \quad (1)$$

où L_M est la longueur maximale et l_M la largeur maximale de la feuille complètement déployée. Montgomery (1911), le premier à exploiter cette relation, indique pour k la valeur 0.75. Cette valeur a été souvent confirmée depuis. Il y a des auteurs qui recommandent des modifications: McKee (1964) a calculé une valeur de $k = 0.73 \pm 0.4$. Van Arkel (1978) indique pour k des valeurs de 0.65 à 0.77, Mahdavi et Henderlong (1978) ont calculé $k = 0.75$ à 0.85, Edmeades et Daynard (1979) indiquent $k = 0.724$.

Pour la forme des feuilles, deux types de relations entre la largeur réduite du limbe et la distance relative au point de l'insertion ont été testés. La première est la régression quadratique proposée par Bonhomme et Varlet-Grancher (1978):

$$l(x)/l_M = a*(x/L_M)^2 + b*x/L_M + c \quad (2)$$

où x est la distance par rapport au point de l'insertion et $l(x)$ est la largeur de la feuille à cette distance x . Les auteurs n'indiquent pas des valeurs pour les coefficients a , b et c , mais ils mentionnent que ces valeurs varient selon la position de la feuille. Prévot *et al* (1991) présentent comme valeurs typiques pour a , b et c respectivement: -2, 1.3 et 0.8.

La deuxième relation testée pour la forme des feuilles est la fonction de type sinus proposée par Sanderson *et al* (1981):

$$l(x)/l_M = \sin^{\alpha} \left(\frac{\pi(L_M - x)}{2rL_M} \right) \quad (3)$$

où r est le rapport l_M/L_M .

Les auteurs trouvent pour les coefficients r et α des valeurs différentes selon la position de la feuille, le génotype et la densité de semis. Toutefois, ils recommandent $r = 0.70$ et $\alpha = 0.85$ pour la plupart des cas, et signalent que ces valeurs conduisent à une valeur de 0.75 pour le coefficient k dans la relation (1).

Les feuilles de rang 6, 9 et 11 (numérotées à partir de bas) ont été prélevées sur cinq plantes pour les traitements N2, N4, N6, N8 et N10. La largeur des feuilles a été mesurée tous les 5 centimètres à partir du point d'insertion de la feuille. La longueur maximale L_M et la largeur maximale l_M ont été aussi mesurées pour chaque feuille. Les modèles (2) et (3) ont été testés et la valeur du coefficient k de la relation (1) a été calculée à partir de ces modèles. Aussi, la surface S des feuilles a été mesurée au planimètre ce qui a conduit à des valeurs expérimentales du coefficient k .

Les résultats des tests sur les relations concernant la forme des feuilles, ainsi que sur la relation de calcul de la surface des feuilles sont présentés dans les tableaux 2 et 3.

Tableau 2. Valeurs moyennes et erreurs standard des coefficients a , b , c , r et α des équations (2) et (3), avec les résultats du test statistique SNK

N° feuille	a	err a	b	err b	c	err c	r	err r	alfa	err alfa
6	-1.847a	0.202	1.489a	0.139	0.787a	0.040	0.679a	0.038	0.883a	0.028
9	-2.130a	0.230	1.397a	0.211	0.769a	0.026	0.673a	0.018	0.915a	0.011
11	-2.162a	0.250	1.178a	0.354	0.720a	0.079	0.660a	0.045	0.879a	0.033
traitement	a	err a	b	err b	c	err c	r	err r	alfa	err alfa
N1	-2.160a	0.280	1.461a	0.341	0.761a	0.065	0.665a	0.040	0.804a	0.063
N3	-1.982a	0.380	1.415a	0.336	0.724a	0.088	0.642a	0.047	0.948a	0.092
N5	-1.933a	0.190	1.200a	0.184	0.774a	0.021	0.690a	0.026	0.783a	0.076
N7	-2.160a	0.309	1.468a	0.323	0.743a	0.077	0.663a	0.027	0.871a	0.015
N9	-1.997a	0.201	1.228a	0.189	0.790a	0.023	0.694a	0.016	0.846a	0.029
Toutes les plantes	a	err a	b	err b	c	err c	r	err r	alfa	err alfa
	-2.046	0.257	1.355	0.268	0.758	0.058	0.689	0.034	0.889	0.037

La comparaison multiple de moyennes n'indique pas de différence significative pour les coefficients a , b , c , r et α , ni entre traitements ni entre les feuilles de différents rangs.

Tableau 4. Valeurs moyennes et erreurs standard du coefficient k de l'équation (1): $k(2)$ - valeur calculée à partir du modèle (2), $k(3)$ - valeur calculée à partir du modèle (3), k_{exp} - valeur expérimentale

N° feuille	$k(2)$	$k(3)$	k_{exp}	err k_{exp}
6	0.760a	0.737	0.729	0.018
9	0.757a	0.739	0.759	0.022
11	0.744a	0.756	0.737	0.004

traitement	$k(2)$	$k(3)$	k_{exp}	err k_{exp}
N1	0.772a	0.749	0.727	0.027
N3	0.770a	0.777	0.702	0.016
N5	0.729a	0.771	0.719	0.013
N7	0.758a	0.758	0.783	0.075
N9	0.739a	0.748	0.706	0.031

Toutes les plantes	$k(2)$	$k(3)$	k_{exp}	err k_{exp}
	0.754	0.745	0.735	0.010

La comparaison multiple de moyennes n'indique pas de différence significative pour les coefficients $k(2)$, $k(3)$ et k_{exp} , ni entre traitements ni entre les feuilles de différents rangs.

Donc, malgré une certaine variabilité des coefficients étudiés, aucune différence statistiquement significative n'est mise en évidence. Le calcul du coefficient k de proportionnalité entre surface foliaire et produit $L_M l_M$, à partir des modèles (2) et (3) (voir le tableau 3), conduit à des valeurs assez proches de 0.75.

En conséquence, pour la suite de ce travail:

- le calcul de la surface foliaire utilise la relation:

$$S = 0.75 L_M l_M ,$$

- la forme des feuilles est modélisée à l'aide de la relation:

$$l/l_M = -2.05 (x/L_M)^2 + 1.36 (x/L_M) + 0.76.$$

ANNEXE E.

A PHOTOTHERMAL QUOTIENT IMPROVES KERNEL SET PREDICTION IN MAIZE

M.E. Otegui¹, G. Popa², R. Bonhomme².

¹ Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

² Institut National de la Recherche Agronomique, U.R. Bioclimatologie, 78850 Thiverval-Grignon, France. Email: bonhomme@bcgn.grignon.inra.fr

Introduction

In maize (*Zea mays*, L.), grain yield is highly dependent on kernel set (Otegui et al., 1995), and several approaches have been developed to estimate the number of kernels per plant (KN pt⁻¹) that reach maturity. Though KN pt⁻¹ is well explained by the amount of intercepted photosynthetically active radiation (IPAR) per plant and per day during the silking + 10 day period (Kiniry et al., 1995), the relationship varies between hybrids and years. The objectives of this work were: (i) to determine the critical period for kernel set and (ii) to analyze if differences in the response of KN pt⁻¹ to the IPAR pt⁻¹ day⁻¹ could be due to temperature.

Methods

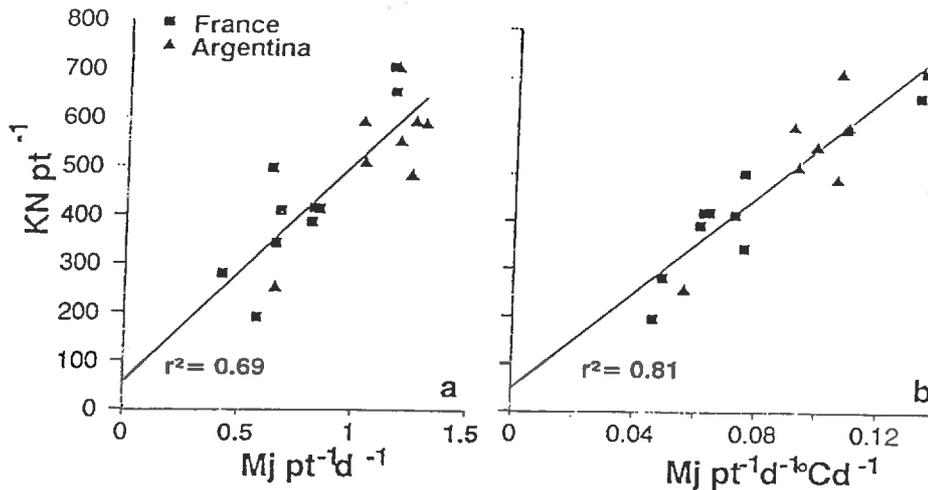
Field experiments were performed in France (48°51'N) and in Argentina (34°-37°S) between 1993 and 1995, with no water or nutrient restrictions. Four hybrids (DEA, DK 636, DK 638, and DK 3S41) of different maturity class (FAO index between 430 and 630) were grown on several sowing dates and plant populations at each site, in order to vary the amount of IPAR pt⁻¹ day⁻¹ around silking. Incident solar radiation and mean air temperature were registered at each experimental site. Solar radiation was transformed into PAR by multiplying by 0.45 (Monteith, 1965). To estimate the amount of IPAR, the fraction intercepted (fIPAR) by the crop was calculated: (i) in Argentina, from measurements obtained with a LI-COR 191 SA radiometer (Li-Cor, Lincoln, NE), using the technique described by Gallo et al. (1986), and (ii) in France, using the equation proposed by Gallo et al. (1993; $fIPAR = 1 - \exp^{-k \cdot LAI}$), based upon an extinction coefficient (k) of 0.53 and the leaf area index (LAI) of the crop. Daily fIPAR was obtained by interpolation between observation dates and applied to daily values of incident PAR to obtain IPAR pt⁻¹ day⁻¹. The mean IPAR pt⁻¹ day⁻¹ was calculated for three periods: (i) silking ± 15 days (Andrade et al., 1993), (ii) silking - 7 days to silking + 21 days (Tollenaar et al., 1992), and (iii) silking + 10 days (Kiniry et al., 1995). To correct for the effect of temperature on the duration of each period, the daily value of IPAR pt⁻¹ day⁻¹ was divided by the degree day value (°Cd = mean temperature - base temperature; base temperature = 8 °C). A daily photothermal quotient (Q = IPAR pt⁻¹ day⁻¹ °Cd⁻¹) was obtained and averaged over the same periods described above. Final KN pt⁻¹ of each treatment was related to both coefficients (IPAR pt⁻¹ day⁻¹ and Q) and linear models established.

Results

Results are presented in the Table and Figure.

Relationship between KN pt^{-1} and (i) the $\text{IPAR pt}^{-1}\text{day}^{-1}$ and (ii) the Q . Periods considered were: (i) silking ± 15 d (S 1), (ii) silking -7d to silking + 21 d (S 2), and (iii) silking + 10 d (S 3).

Period	Models	
	(i) $X = \text{MJ pt}^{-1}\text{day}^{-1}$	(ii) $X = \text{MJ pt}^{-1}\text{day}^{-1}\text{Cd}^{-1}$
S 1	$\text{KN pt}^{-1} = 455 X + 54; r^2 = 0.69, n = 18$	$\text{KN pt}^{-1} = 5078 X + 42; r^2 = 0.81, n = 18$
S 2	$\text{KN pt}^{-1} = 321 X + 173; r^2 = 0.46, n = 18$	$\text{KN pt}^{-1} = 4995 X + 42; r^2 = 0.81, n = 18$
S 3	$\text{KN pt}^{-1} = 405 X + 106; r^2 = 0.65, n = 18$	$\text{KN pt}^{-1} = 4624 X + 75; r^2 = 0.76, n = 18$



Relationship between kernel number per plant (KN pt^{-1}) and: a) the IPAR ($\text{MJ pt}^{-1}\text{d}^{-1}$) and b) the photothermal quotient Q ($\text{MJ pt}^{-1}\text{d}^{-1}\text{Cd}^{-1}$), for the silking ± 15 day period.

Conclusions

The amount of $\text{IPAR pt}^{-1}\text{day}^{-1}$ accounted for $\geq 65\%$ of the variance in KN pt^{-1} for the periods proposed by Andrade et al. (1993) and Kiniry et al. (1995). The poorer prediction obtained for the period proposed by Tollenaar et al. (1992) may be due to the long postsilking period (21 days) included in the analysis. A 21-day postsilking period may be suitable for maize grown in cool, high latitude environments, but may exceed the extension of the kernel-set stage in other cropping areas (Wilson et al., 1995).

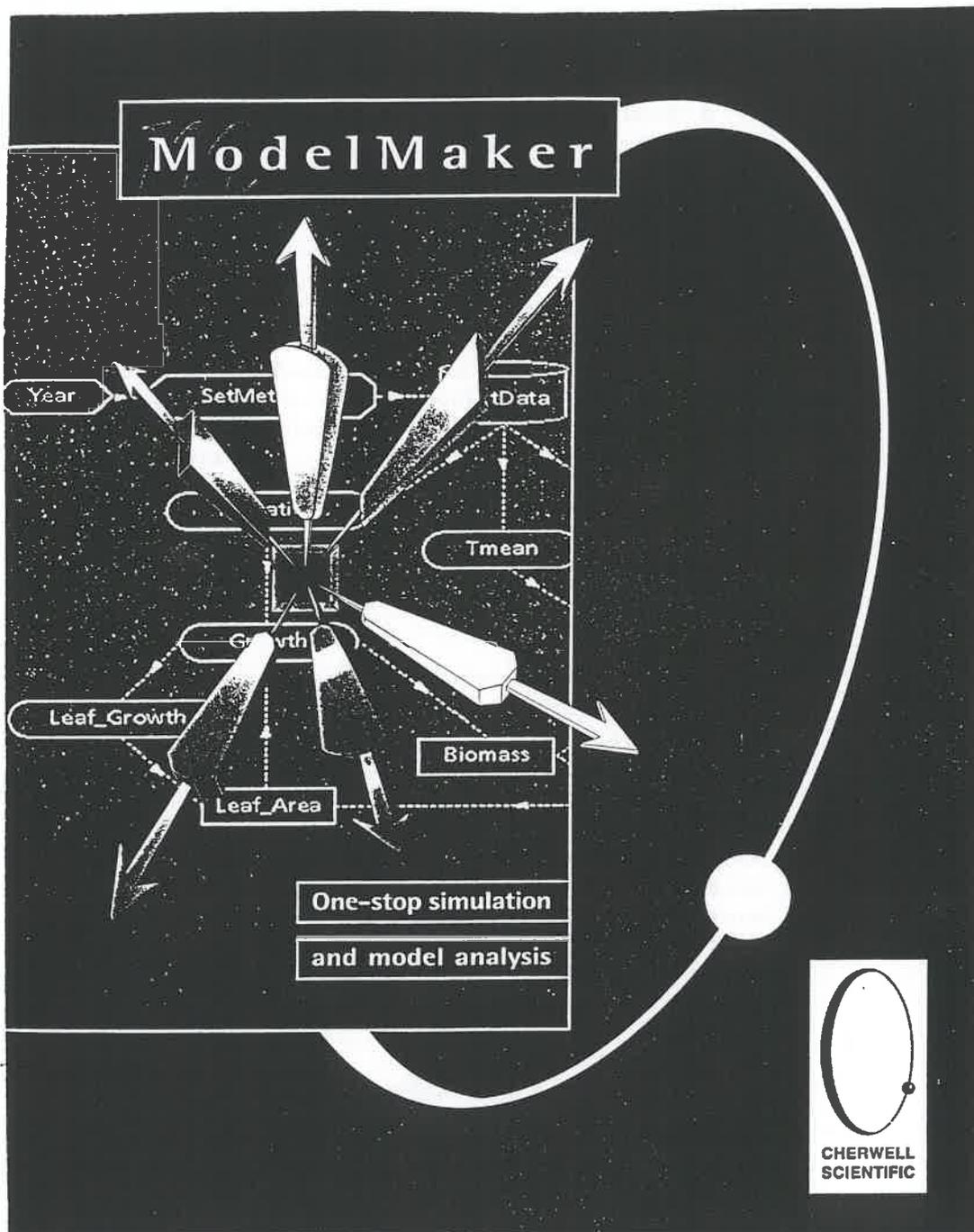
When the $\text{IPAR pt}^{-1}\text{day}^{-1}$ was corrected by the mean temperature, the variability in kernel set was better estimated ($r^2 \geq 76\%$) for all the periods under study.

These results suggest that kernel set estimations improve when: (i) a 30-day period centered at silking is included in calculations and (ii) the $\text{IPAR pt}^{-1}\text{day}^{-1}$ level is corrected by the degree day value to eliminate differences between years and locations.

References

- Andrade, F.H. et al., 1993. *Crop Science* 33:482-485.
 Gallo, K.P. et al., 1986. *Agronomy Journal* 78:752-756.
 Gallo, K.P. et al., 1993. *Agronomy Journal* 85:1222-1228.
 Kiniry, J.R. et al., 1995. *Agronomy Journal* 87:228-234.
 Monteith, J.L. 1965. *Experimental Agriculture* 1:241-251.
 Otegui, M.E. et al., 1995. *Agronomy Journal* 87:29-33.
 Tollenaar, M. et al., 1992. *Crop Science* 32:432-438.
 Wilson, D.R. et al., 1995. *Field Crops Research* 43:1-18.

**ANNEXE F. LE LOGICIEL MODELMAKER -
BREVE PRESENTATION**



What is ModelMaker?

ModelMaker is an easy-to-use software environment which allows you to type in your equations and then run the model, with *no* need for programming. Developing models using ModelMaker has a number of additional advantages, which also make it of interest to those with extensive programming experience:

- The equations of the model are instantly accessible, both to the developer and to any subsequent user. There is no time-consuming search through computer code to find the key relationships; they can be viewed, printed and changed easily. Those skeptical of the model will easily be able to find out 'what is going on inside'.
- Instant output. Every variable in the model can be output easily, either in tabular form or as a graph, on screen, on paper, or to a file. There is no need to load files into graphics packages, or modify programs to print out different data.
- Instant access to a wide range of mathematical techniques is built into the system. There is a choice of methods for solving differential equations, and of interpolation and optimization procedures to fit your model to data. Further analysis of your model can be undertaken using confidence interval calculation, sensitivity analysis, model component minimization and repeated model running. These are all available via menus and buttons, without the massive effort of writing code and reading textbooks.

Who will find ModelMaker useful?

Researchers

- to develop models for investigating processes and ideas. Using ModelMaker's flexible development environment allows researchers to easily test the effects of change and create "what if" scenarios.
- to develop relationships later to be coded for inclusion in other models. If modelers have larger programs, eg in FORTRAN, they can use ModelMaker to quickly establish the correct relationships between components and work out the most efficient models. For speed of execution these can be coded into FORTRAN without the loss of development time due to redesign.

Educators

- ModelMaker is ideal for interactive teaching. Students can learn modeling without having to learn programming.
- The easy access ModelMaker provides to numerical methods for solving differential equations, model fitting/minimization, calculation of confidence intervals, development of stochastic models and much more make it ideal for use in both class exercises and student-led, project-style work.

Simulation models

Simulation models, sometimes called mechanistic models, try to describe a number of sub-processes which can be combined to represent the behavior of a larger more complex system. Often the sub-process descriptions are empirical in nature, rather like those described above, but they are combined in a realistic way. For example, we might be trying to model how radioactive fallout is adsorbed by plants. The rate of uptake may perhaps reasonably be assumed to depend upon the rate of plant growth, which in turn will depend upon temperature; so we will have a temperature sub-process in our model, perhaps along the lines of the sine model above. Our model will also have to account for the radioactive decay of the fallout, so we will have a decay sub-model as described above. These would probably be combined with other relevant considerations, to produce a model which simulates the overall system. Whilst this may well include a number of empirically derived (or guessed) underlying relationships, they will have been assembled in a way which is dependent upon how the system in question functions. Such models have become popular because they provide a means to test scientific understanding.

ModelMaker is intended primarily for developing simulation-type models rather than more statistically oriented empirical models, although as *Chapter 17: Optimization* will lead you to realize, it can, almost coincidentally, be used for non-linear curve fitting.

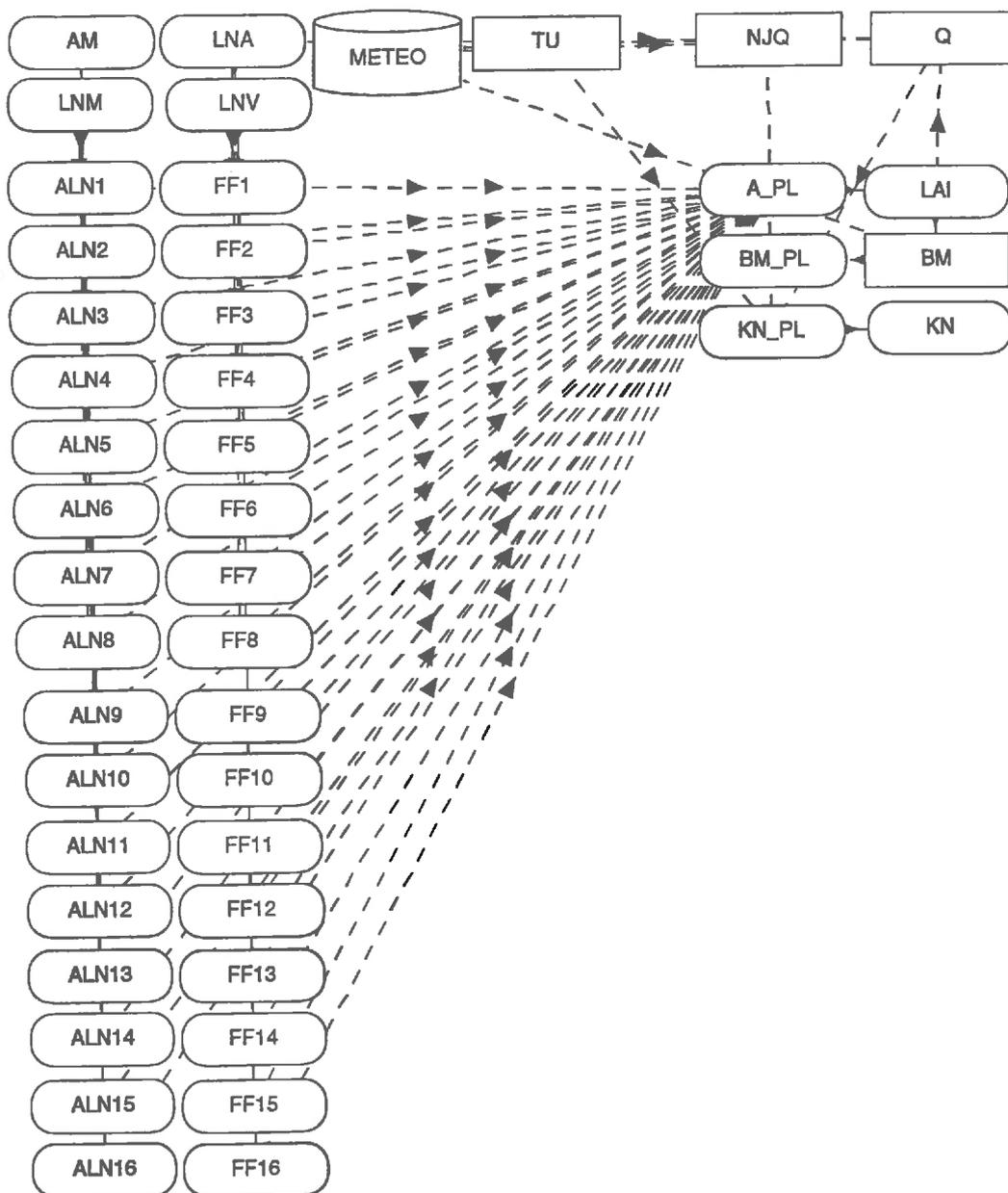
Simulation models usually consist of a series of mathematical equations describing various processes which, when coupled together, behave like the 'real' system being modeled. Because of their complexity, such models usually require numerical solution and consequently the now widespread use of computers has put simulation modeling within the reach of non-specialists.

Traditionally, developing simulation models has had four aspects:

- Understanding the system to be modeled
- Developing mathematical relationships
- Converting the mathematical relationships into a computer program (typically using FORTRAN, C, Basic, or Pascal etc.)
- Interpreting and analyzing the output

Most specialists familiar with their subject area will be reasonably comfortable with the first two of these and are well qualified to deal with the fourth. But for many, writing a (large) computer program requires the development of a new set of skills and a significant investment of time. Moreover, the level of programming expertise required is usually a long way from that required for the simple type of program that features in many introductory programming courses. So, simulation modeling is often restricted to those scientists with an interest in 'programming', and dare we say it, sometimes (not always!) the computing gets in the way of the underlying science!

ANNEXE G. DESCRIPTION DU MODELE DE FONCTIONNEMENT «DE TYPE MUCHOW» SOUS MODELMAKER - CONTENU DES ICONES ET TABLE DES PARAMETRES



```

Compartment: NJQ Conditional
Nb jours calcul quotient Q
dNJQ/dt =
  0 for TU < STF - INTF
  1 for TU < STF + INTF
  0 by default
Initial Value = 0.0

Compartment: Q Conditional
Quotient photothermique
dQ/dt =
  0 for TU <= (STF - INTF)
  (0.45*SR*(1-exp(-KG*LAI)))/(((TX+TN)/2) - 8) for TU <= (STF + INTF)
  0 by default
Initial Value = 0.0

Variable: AM Unconditional
S plus grande feuille densité DENS
AM = AMo *(1 - A1* DENS)

Variable: LNM Unconditional
Numéro de la plus grande feuille
LNM = (3.5 + 0.45 * TLNo) - B2 * DENS

Variable: LNA Conditional
Nombre de feuilles adultes
LNA =
  0 for TU < 80
  1 + ((C*(1+A5*DENS))*exp((D*(1+B5*DENS))*200)-1)*(TU-80)/120 for TU<200
  (C*(1+A5*DENS))*exp((D*(1+B5*DENS))*TU) for TU<600
  (C*(1+A5*DENS))*exp((D*(1+B5*DENS))*600) + (TLNo - (C*(1+A5*DENS))*exp((D*(1+B5
  *DENS))*600))*(TU-600)/250 for TU<850
  TLNo by default

Variable: LNV Conditional
Nombre feuilles visibles
LNV =
  0 for LNA=0
  LNA+2.3 for LNA<(TLNo - 2.3)
  TLNo by default

Variable: ALN1 Unconditional
Surface feuille 1
ALN1 = AM*(exp(A3*(1-LNM)^2+B3*(1-LNM)^3))

Variable: FF1 Conditional
Fraction de feuille 1 visible
FF1 =
  0 for LNA < 1
  1 by default

Variable: ALN2 Unconditional
Surface feuille 2
ALN2 = AM*(exp(A3*(2-LNM)^2+B3*(2-LNM)^3))

Variable: FF2 Conditional
Fraction de feuille 2 visible
FF2 =
  0 for LNA<1
  1 by default

Variable: ALN3 Unconditional
Surface feuille 3
ALN3 = AM*(exp(A3*(3-LNM)^2+B3*(3-LNM)^3))

Variable: FF3 Conditional
Fraction de feuille 3 visible
FF3 =
  0 for LNA<1
  1 by default

Variable: ALN4 Unconditional
Surface feuille 4
ALN4 = AM*(exp(A3*(4-LNM)^2+B3*(4-LNM)^3))

```

XXXI

Independent Variable: t

Parameter: TB = 6.0 ± 0.0
Seuil calcul somme degré.jour

Parameter: AMo = 651.0 ± 0.0
Surface plus grande feuille à DENS ref

Parameter: DENS = 17.06 ± 0.0
Densité réelle moins DENS ref

Parameter: A1 = 0.02067 ± 0.0
Coef reduct AMo par densité

Parameter: TLNo = 15.47 ± 0.0
Nombre maximal de feuilles à DENSref

Parameter: B2 = 0.04866 ± 0.0
Coef reduct LNMo par densité

Parameter: C = 2.082336 ± 0.0
Coef calcul LN

Parameter: D = 0.0030112 ± 0.0
Coef calcul LN

Parameter: A5 = 0.009015 ± 0.0
Coef calcul LN

Parameter: B5 = -0.00956511 ± 0.0
Coef calcul LN

Parameter: A3 = -0.04956 ± 0.0
Coef calcul A à partir de AM

Parameter: B3 = 0.00089 ± 0.0
Coef calcul A à partir de AM

Parameter: DENSREF = 5.61 ± 0.0
Densité de référence (plus faible)

Parameter: K = 0.7 ± 0.0
Coef absorption PAR

Parameter: A6 = -2.173 ± 0.0
Coef calcul RUE

Parameter: B6 = 0.219 ± 0.0
Coef calcul RUE

Parameter: STF = 850.0 ± 0.0
Somme d.j semis - floraison

Parameter: INTF = 50.0 ± 0.0
Intervalle calcul Q autour floraison

Parameter: KG = 0.53 ± 0.0
Coef extinct calcul Q

Parameter: A7 = 42.0 ± 0.0
Coef calcul KN

Parameter: B7 = 5078.0 ± 0.0
Coef calcul KN

Parameter: NGMAX = 450.0 ± 0.0
Nb grains max par plante

Compartment: TU Conditional
Somme degré.jour seuil TB
dTU/dt =
0 for ((TN+TX)/2) < TB
(TN+TX)/2 - TB by default
Initial Value = 0.0

Compartment: BM Conditional
Biomasse cumulée par unité surface
dBM/dt =
0 for (A6+B6*(TN+TX)/2) < 0
0.46*SR*(1-exp(-K*LAI))*(A6+B6*(TN+TX)/2) by default
Initial Value = 0.0

Variable: FF4 Conditional
 Fraction de feuille 4 visible
 FF4 =
 0 for LNV <=3
 LNV-3 for LNV >3 and LNV<4
 1 by default

Variable: ALN5 Unconditional
 Surface feuille 5
 $ALN5 = AM * (\exp(A3 * (5 - LNM)^2 + B3 * (5 - LNM)^3))$

Variable: FF5 Conditional
 Fraction de feuille 5 visible
 FF5 =
 0 for LNV <=4
 LNV-4 for LNV >4 and LNV<5
 1 by default

Variable: ALN6 Unconditional
 Surface feuille 6
 $ALN6 = AM * (\exp(A3 * (6 - LNM)^2 + B3 * (6 - LNM)^3))$

Variable: FF6 Conditional
 Fraction de feuille 6 visible
 FF6 =
 0 for LNV <=5
 LNV-5 for LNV >5 and LNV<6
 1 by default

Variable: ALN7 Unconditional
 Surface feuille 7
 $ALN7 = AM * (\exp(A3 * (7 - LNM)^2 + B3 * (7 - LNM)^3))$

Variable: FF7 Conditional
 Fraction de feuille 7 visible
 FF7 =
 0 for LNV <=6
 LNV-6 for LNV >6 and LNV<7
 1 by default

Variable: ALN8 Unconditional
 Surface feuille 8
 $ALN8 = AM * (\exp(A3 * (8 - LNM)^2 + B3 * (8 - LNM)^3))$

Variable: FF8 Conditional
 Fraction de feuille 8 visible
 FF8 =
 0 for LNV <=7
 LNV-7 for LNV >7 and LNV<8
 1 by default

Variable: ALN9 Unconditional
 Surface feuille 9
 $ALN9 = AM * (\exp(A3 * (9 - LNM)^2 + B3 * (9 - LNM)^3))$

Variable: FF9 Conditional
 Fraction de feuille 9 visible
 FF9 =
 0 for LNV <=8
 LNV-8 for LNV >8 and LNV<9
 1 by default

Variable: ALN10 Unconditional
 Surface feuille 10
 $ALN10 = AM * (\exp(A3 * (10 - LNM)^2 + B3 * (10 - LNM)^3))$

Variable: FF10 Conditional
 Fraction de feuille 10 visible
 FF10 =
 0 for LNV <=9
 LNV-9 for LNV >9 and LNV<10
 1 by default

Variable: ALN11 Unconditional
 Surface feuille 11
 $ALN11 = AM * (\exp(A3 * (11 - LNM)^2 + B3 * (11 - LNM)^3))$

XXXIII

```

Variable: FF11 Conditional
Fraction de feuille 11 visible
FF11 =
  0 for LNV <=10
  LNV-10 for LNV >10 and LNV<11
  1 by default

Variable: ALN12 Unconditional
Surface feuille 12
ALN12 = AM*(exp(A3*(12-LNM)^2+B3*(12-LNM)^3))

Variable: FF12 Conditional
Fraction de feuille 12 visible
FF12 =
  0 for LNV <=11
  LNV-11 for LNV >11 and LNV<12
  1 by default

Variable: ALN13 Unconditional
Surface feuille 13
ALN13 = AM*(exp(A3*(13-LNM)^2+B3*(13-LNM)^3))

Variable: FF13 Conditional
Fraction de feuille 13 visible
FF13 =
  0 for LNV <=12
  LNV-12 for LNV >12 and LNV<13
  1 by default

Variable: ALN14 Unconditional
Surface feuille 14
ALN14 = AM*(exp(A3*(14-LNM)^2+B3*(14-LNM)^3))

Variable: FF14 Conditional
Fraction de feuille 14 visible
FF14 =
  0 for LNV <=13
  LNV-13 for LNV >13 and LNV<14
  1 by default

Variable: ALN15 Unconditional
Surface feuille 15
ALN15 = AM*(exp(A3*(15-LNM)^2+B3*(15-LNM)^3))

Variable: FF15 Conditional
Fraction de feuille 15 visible
FF15 =
  0 for LNV <=14
  LNV-14 for LNV >14 and LNV<15
  1 by default

Variable: ALN16 Unconditional
Surface feuille 16
ALN16 = AM*(exp(A3*(16-LNM)^2+B3*(16-LNM)^3))

Variable: FF16 Conditional
Fraction de feuille 16 visible
FF16 =
  0 for LNV <=15
  LNV-15 for LNV >15 and LNV<16
  1 by default

Variable: A_PL Unconditional
Surface de la plante
A_PL = ALN1*FF1+ALN2*FF2+ALN3*FF3+ALN4*FF4+ALN5*FF5+ALN6*FF6+ALN7*FF7+ALN8*FF8
      +ALN9*FF9+ALN10*FF10+ALN11*FF11+ALN12*FF12+ALN13*FF13+ALN14*FF14+ALN15*FF15
      +ALN16*FF16

Variable: LAI Unconditional
LAI
LAI = A_PL * (DENS + DENSREF)/10000

Variable: BM_PL Unconditional
Biomasse par plante
BM_PL = BM/(DENS+DENSREF)

```

XXXIV

Variable: KN_PL Conditional
Nb grains par plante
KN_PL =
0 for TU < STF +INTF
NGMAX for (Q/((DENS+DENSREF)*NJQ))*B7+A7>NGMAX
(Q/((DENS+DENSREF)*NJQ))*B7 + A7 by default

Variable: KN Unconditional
Nb grains par unité de surface
KN = KN_PL*(DENS+DENSREF)

Lookup: METEO c:\mm\popa\meteo.95
JOUR TMIN TMAX RAYT
t Independent
TN Controlled by t
Linear interpolation Repeated
TX Controlled by t
Linear interpolation Repeated
SR Controlled by t
Linear interpolation Repeated
SUMT6 Controlled by t
Linear interpolation Repeated

ANNEXE FIGURES

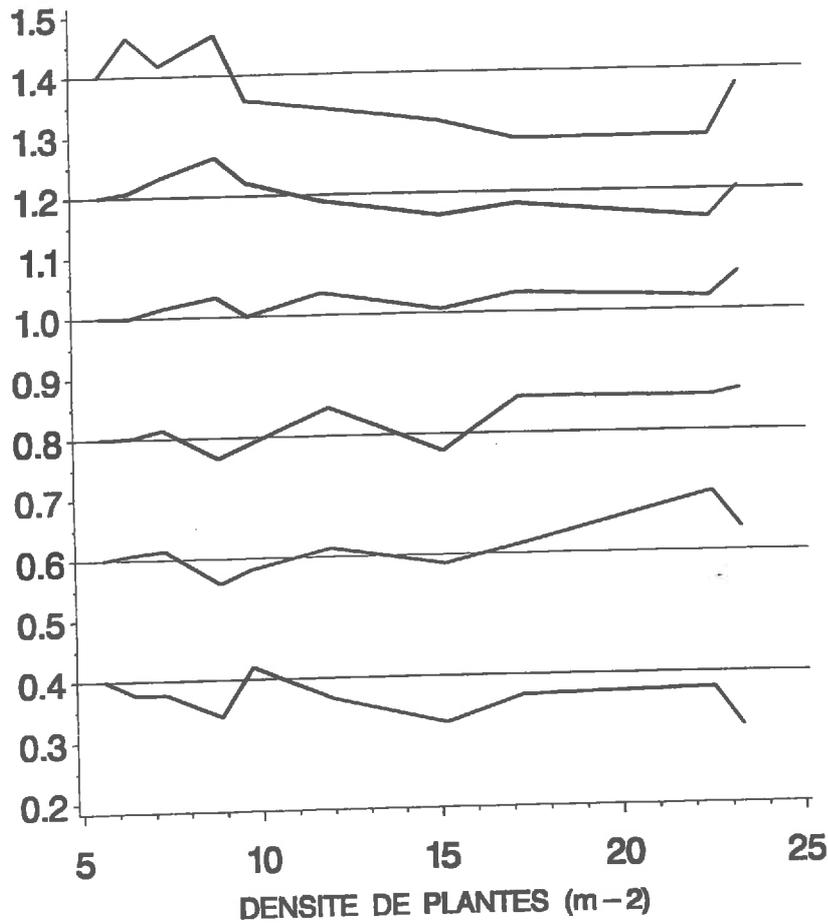


Figure IV.1 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des longueurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m⁻²), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1995.

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

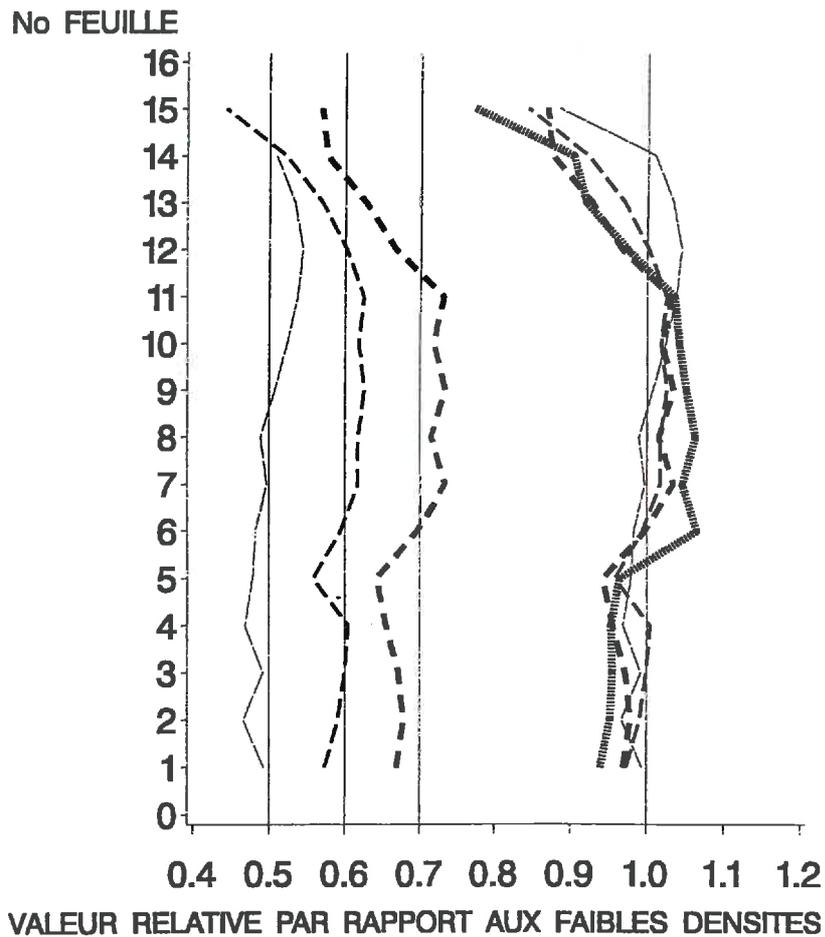


Figure IV.2 Représentation, en moyenne sur deux densités consécutives, du rapport des longueurs des feuilles à celles de la plus faible densité (moyenne de 5.7 plantes m^{-2}), en fonction du numéro de feuille; essai réalisé en 1995.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m^{-2} . Des décalages d'abscisse permettent d'avoir une meilleure vision des courbes superposées.

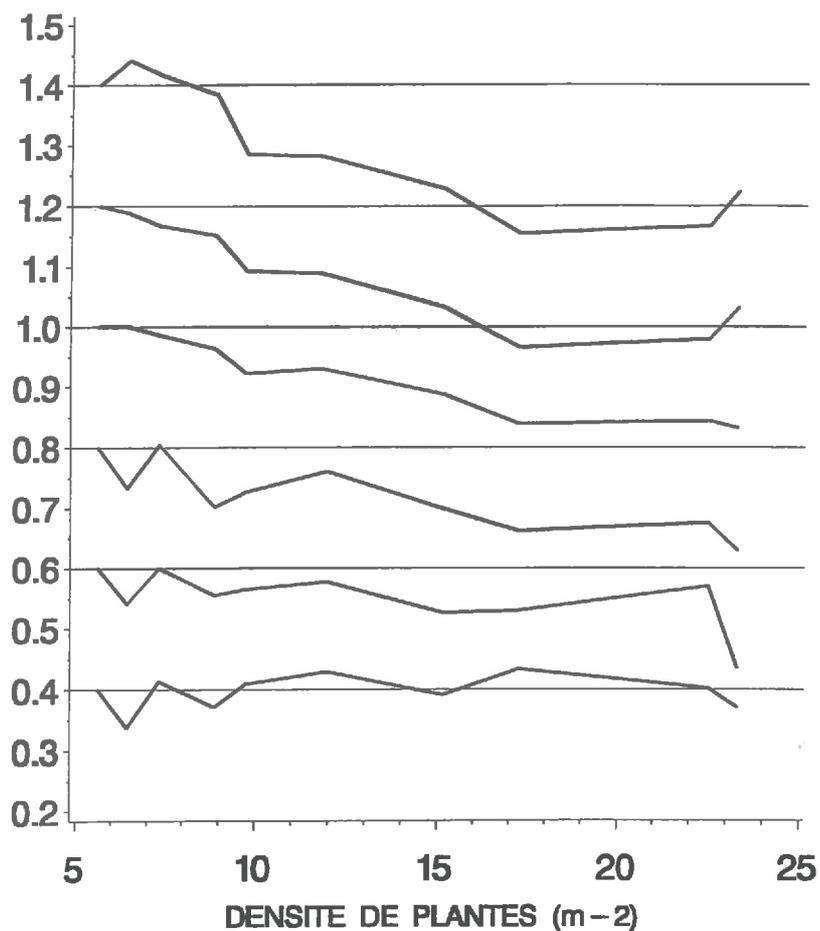


Figure IV.3 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des largeurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1995.

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

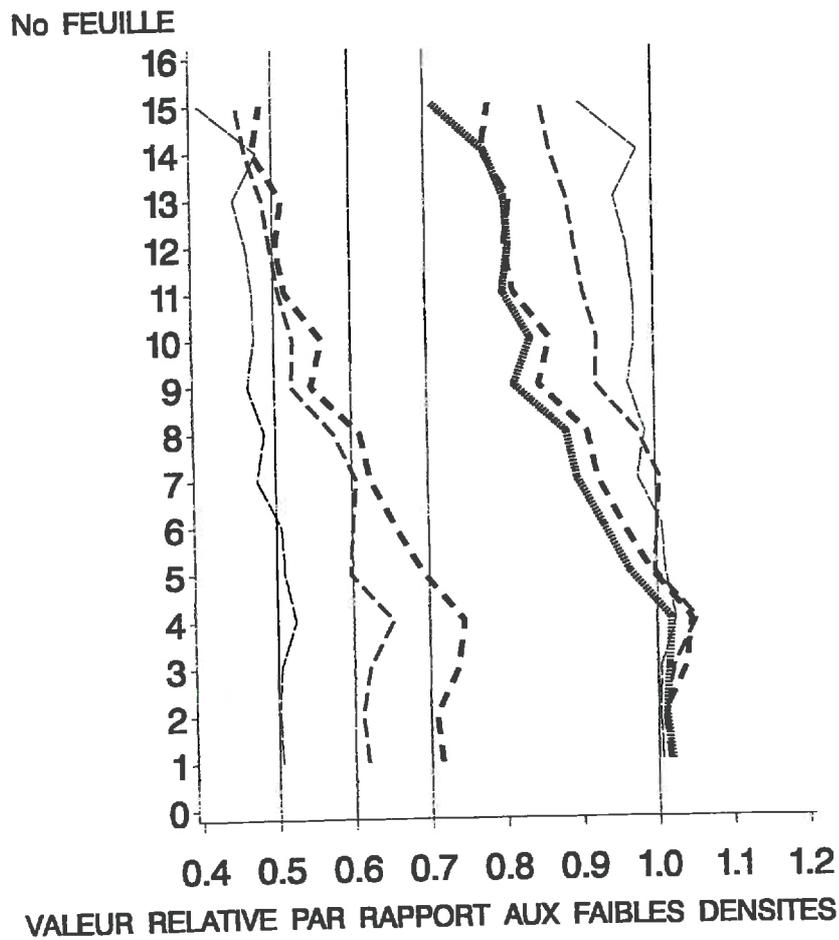


Figure IV.4 Représentation, en moyenne sur deux densités consécutives, du rapport des largeurs des feuilles à celles de la plus faible densité (moyenne de 5.7 plantes m⁻²), en fonction du numéro de feuille; essai réalisé en 1995.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m⁻². Des décalages d'abscisse permettent d'avoir une meilleure vision des courbes superposées.

SURFACES RELATIVES DE FEUILLES

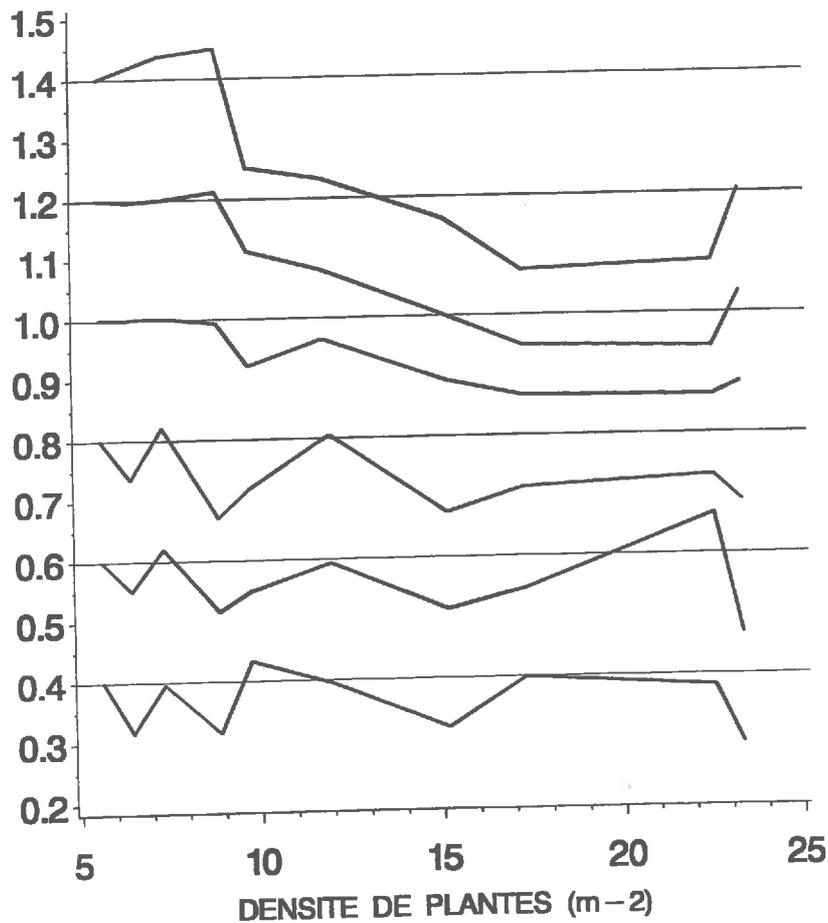


Figure IV.5 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des surfaces moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1995.

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

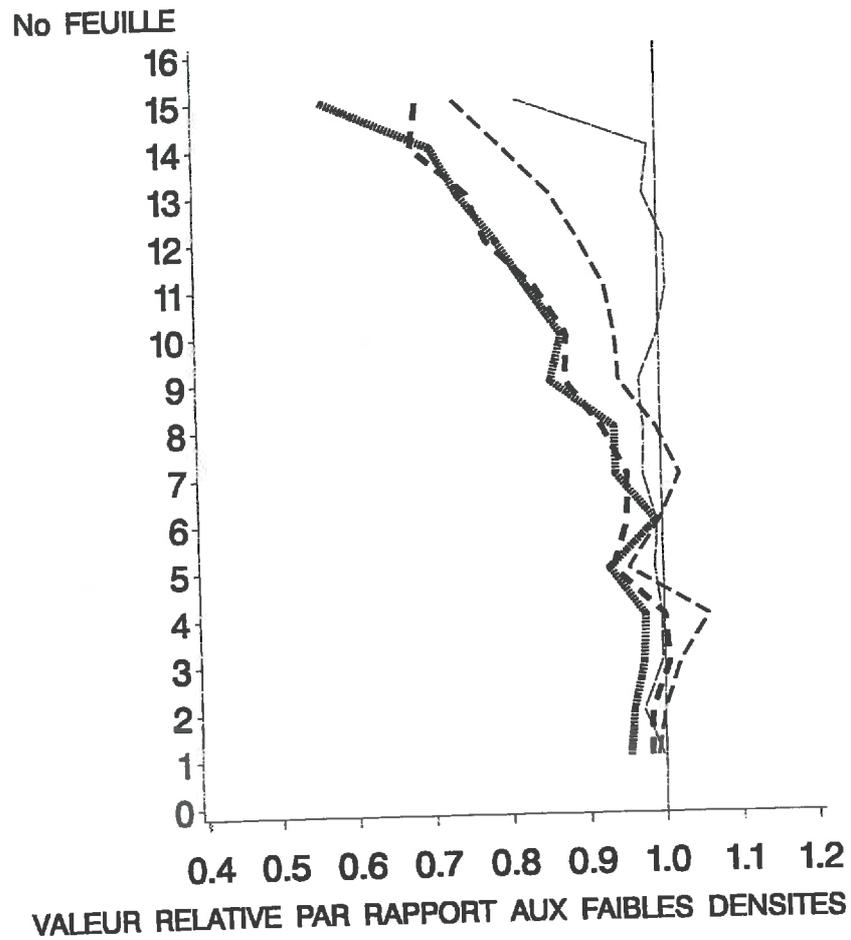


Figure IV.6 Représentation, en moyenne sur deux densités consécutives, du rapport des surfaces des feuilles à celles de la plus faible densité (moyenne de 5.7 plantes m^{-2}), en fonction du numéro de feuille; essai réalisé en 1995.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m^{-2} . Des décalages d'abscisse permettent d'avoir une meilleure vision des courbes superposées.

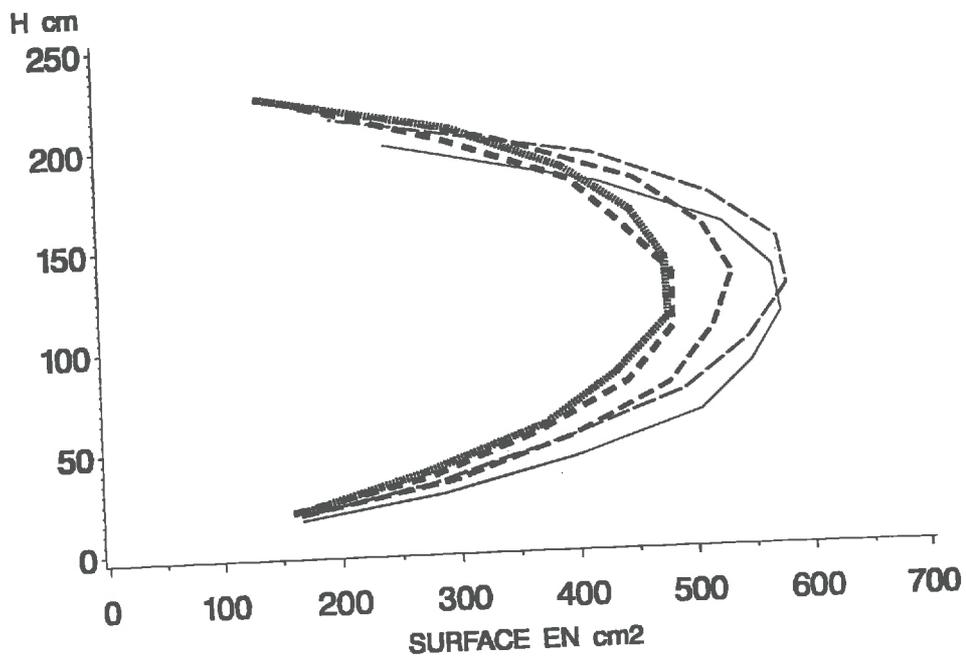


Figure IV.7 Profils verticaux de répartition de la surface des feuilles de différents rangs en fonction de la densité de plantes (moyenne sur deux densités), pour un essai réalisé en 1995.

La densité croît comme l'épaisseur du trait en prenant les valeurs moyennes: 5.7, 7.6, 11.5, 15.6 et 21.7 plantes m^{-2} .

Feuilles de rang 7 a 12

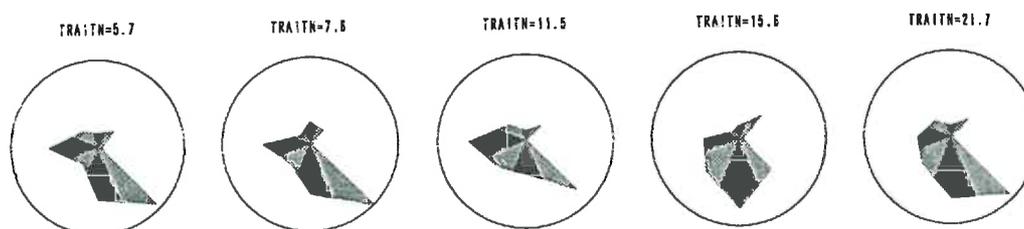


Figure IV.8 Répartition des azimuts des feuilles selon classes angulaires; la classe «0» correspond à la direction des rangs des traitements «en ligne» - 7° N; essai réalisé en 1994.

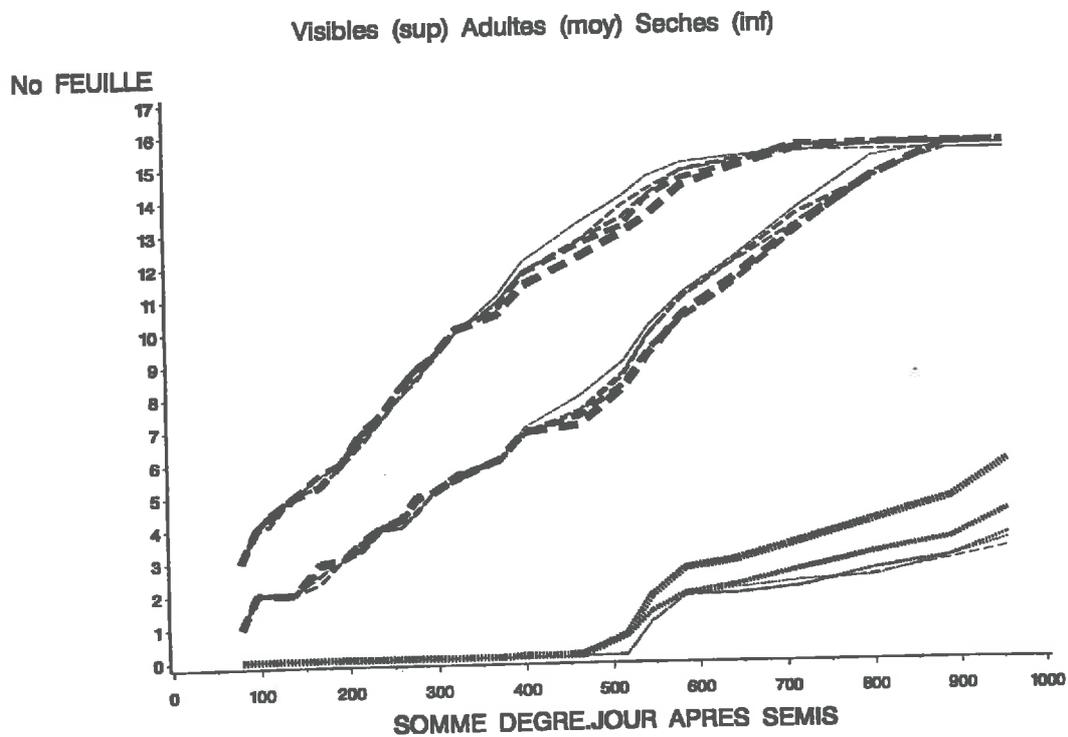


Figure IV.9 Dynamique d'apparition des feuilles visibles, matures (ligule apparue) et sénescentes en fonction de la somme de degré.jour (température seuil 6°C) depuis le semis, pour différentes densités de plantes; essai réalisé en 1995.

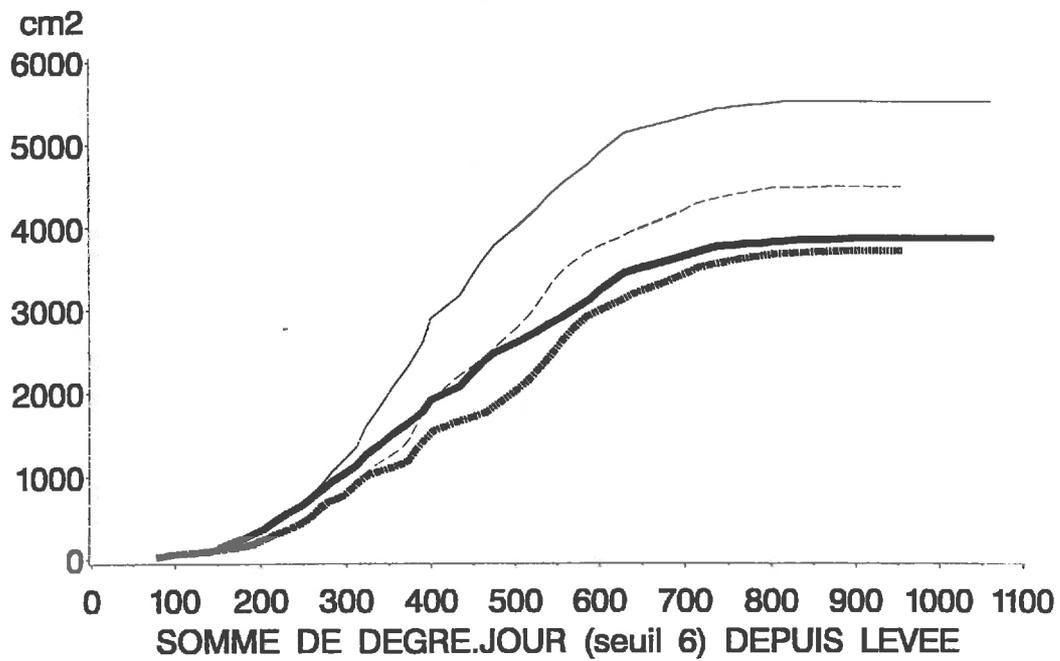


Figure IV.10 Dynamique de la surface foliaire par plante pour deux traitements à densités extrêmes - trait fin pour densité faible, trait épais pour densité forte; essais de 1994 et 1995

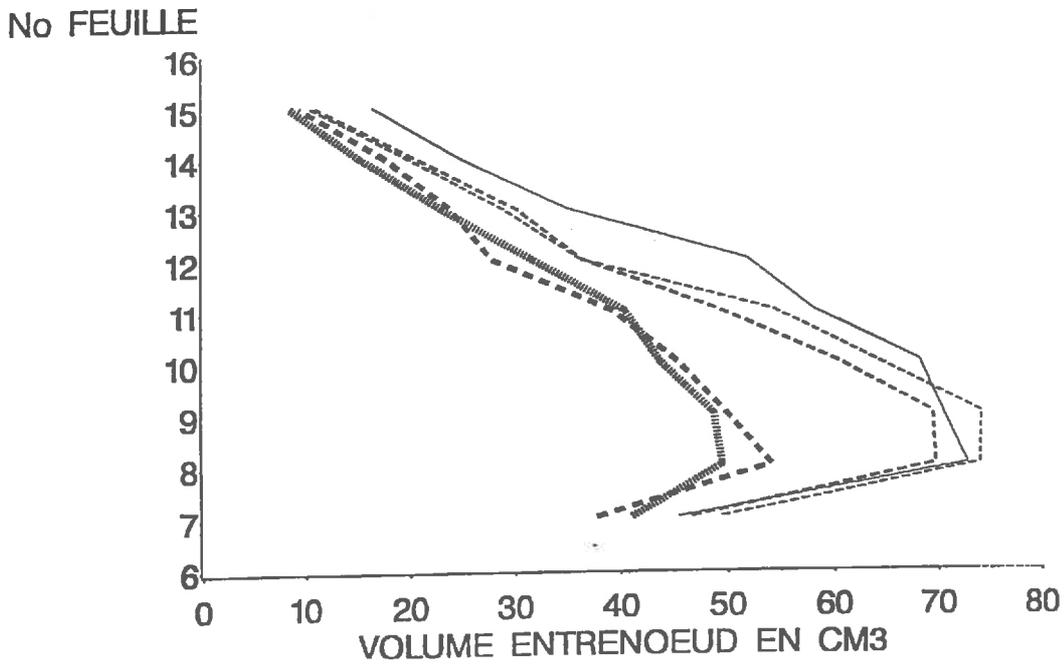


Figure IV.11 Profils verticaux de répartition du volume des entrenoeuds de différents rangs en fonction de la densité de plantes (l'épaisseur du trait croît comme la densité; regroupement par moyenne sur deux densités consécutives, soit 6.0, 8.1, 10.8, 16.2, et 22.7 plantes m⁻²); essai réalisé en 1995.

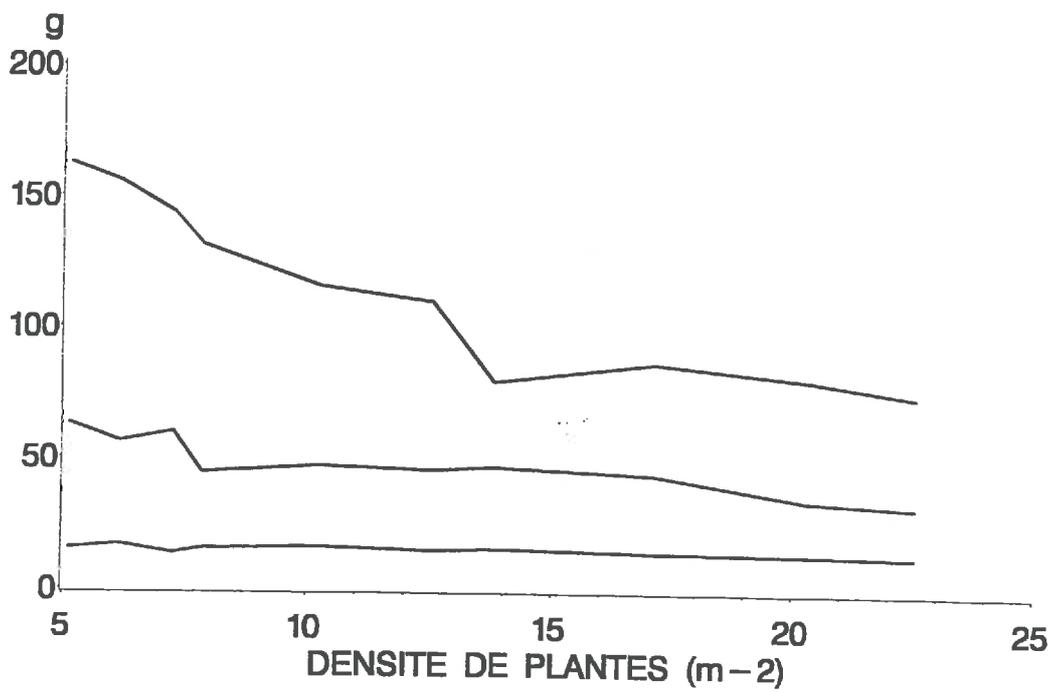


Figure IV.12 Variation de la biomasse par plante en fonction de la densité de plantes à différentes dates (jours après le semis) durant la phase végétative; essai réalisé en 1994.

BIOMASSE RELATIVE FEUILLES / (TIGE+FEUILLES)
1994

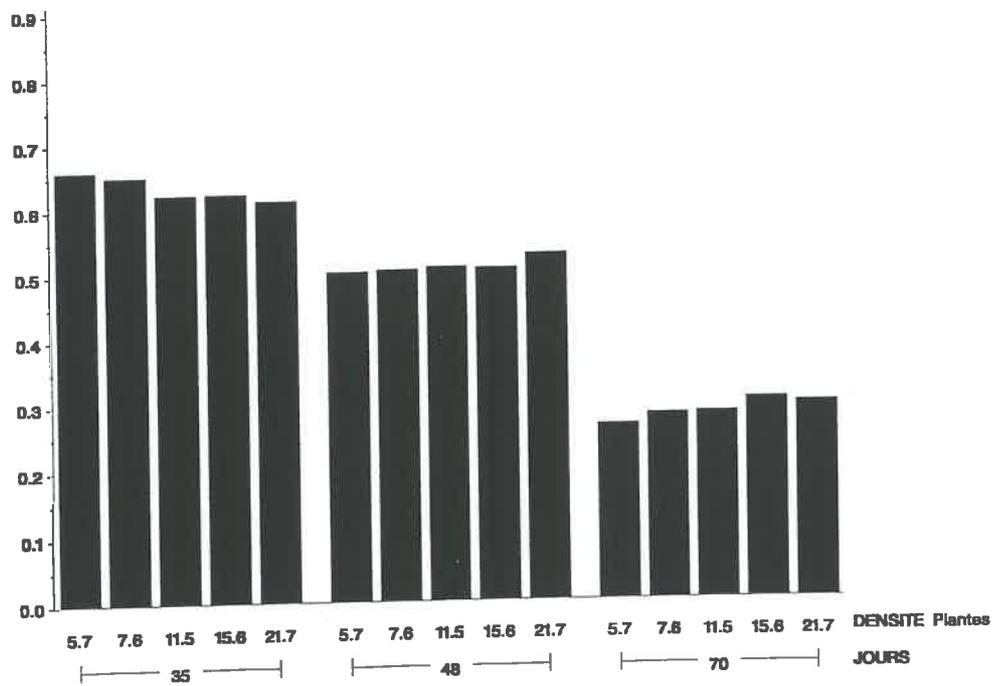


Figure IV.13 Variation du rapport (biomasse foliaire) / (biomasse foliaire + biomasse des tiges) à différentes dates en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1994.

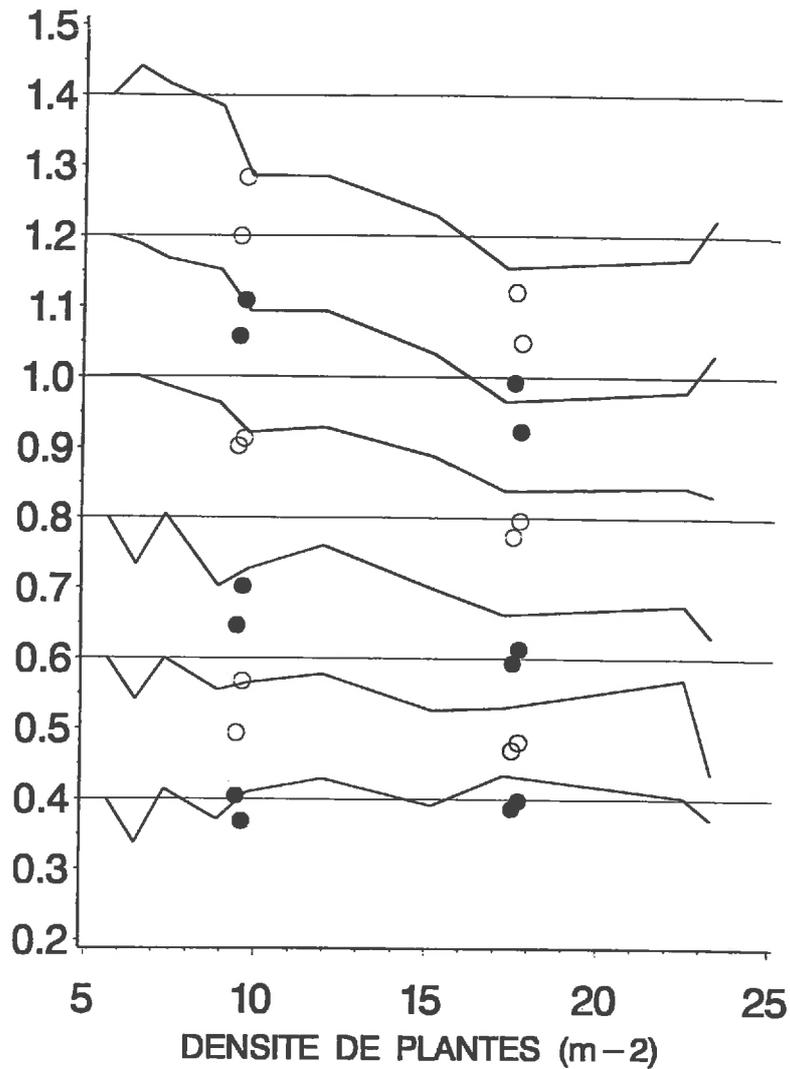


Figure V.1 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des longueurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m²), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1995.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 4, 8 et 12) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

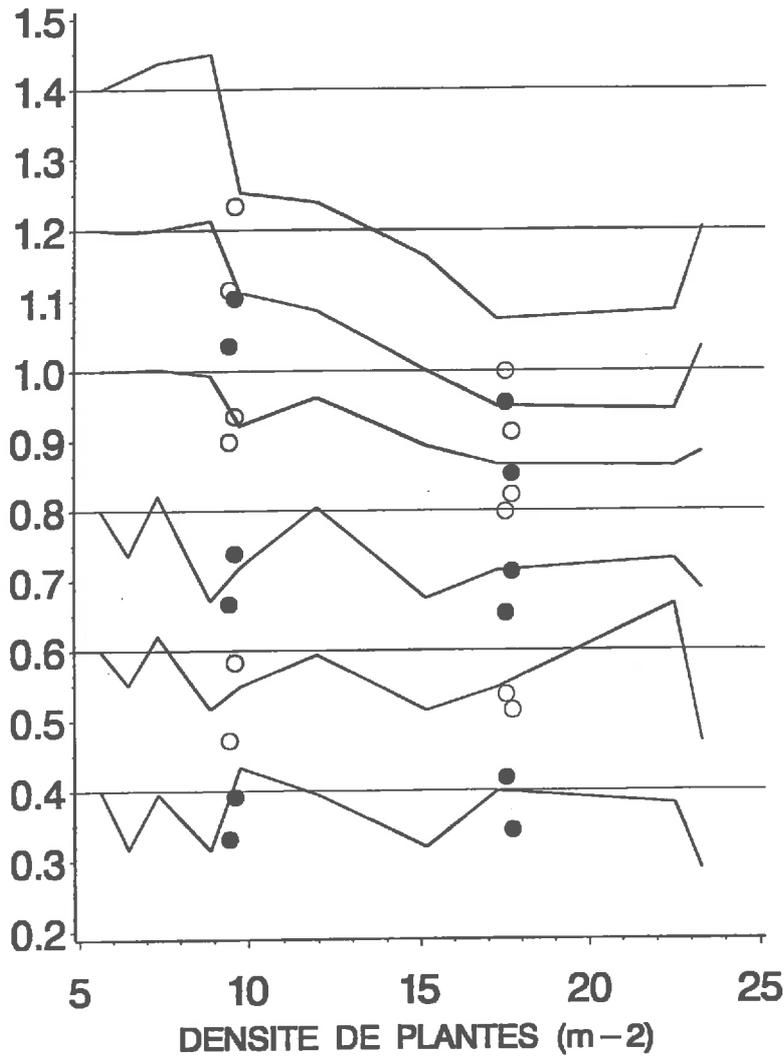


Figure V.2 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des largeurs moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1995.

Les traits correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 4, 8 et 12) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

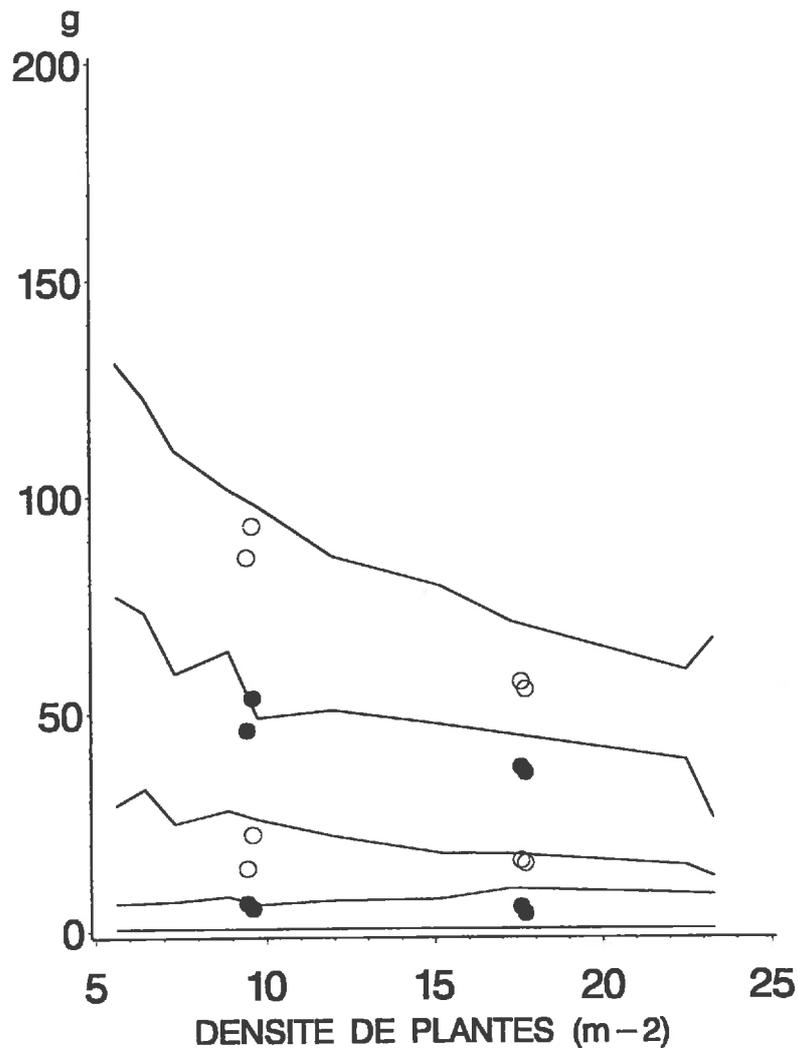


Figure V.3 Représentation, pour les feuilles paires de rang compris entre 4 et 14, du rapport des surfaces moyennes des feuilles à celles de la plus faible densité (5 plantes m^{-2}), en fonction de la densité de plantes; essai réalisé en 1995.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour les feuilles de rang 4, 8 et 12) et les cercles (autres rangs de feuilles) aux essais de type « lignes ».

Pour faciliter la lecture du graphique seule la feuille 10 est placée à la valeur relative 1.0; des décalages d'ordonnée de 0.2 sont effectués pour les autres rangs de feuille ce qui fait correspondre 0.4 à la feuille 4, 0.6 à la feuille 6, etc...

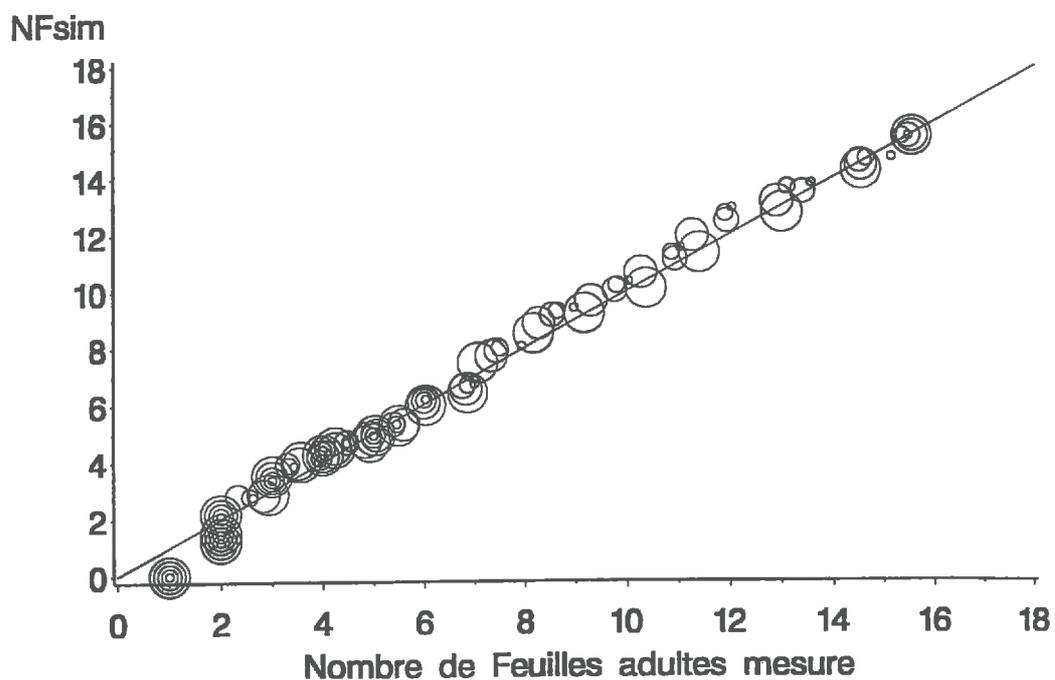


Figure V.4 Variation de la biomasse par plante en fonction de la densité de plantes, à différentes dates (27, 48, 58, 74, et 84 jours après le semis); année 1995.

Les traits continus correspondent aux essais de type « Nelder » et les points (pour 48 jours après le semis) et les cercles (autres dates) aux essais de type « lignes ».

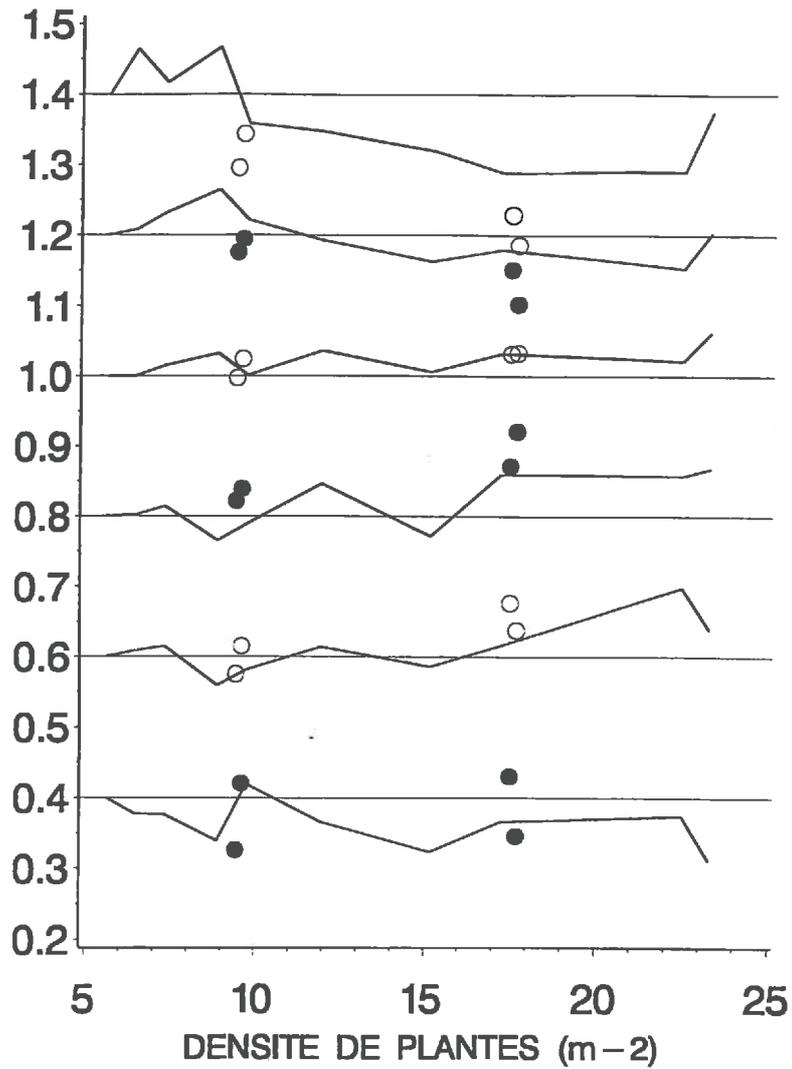


Figure VI.1 Comparaison des nombres des feuilles adultes, simulés ou mesurés, pour différents traitements de l'année 1995; les valeurs mesurées sont les moyennes pour deux densités consécutives, la taille du symbole croît comme la densité de plantes.

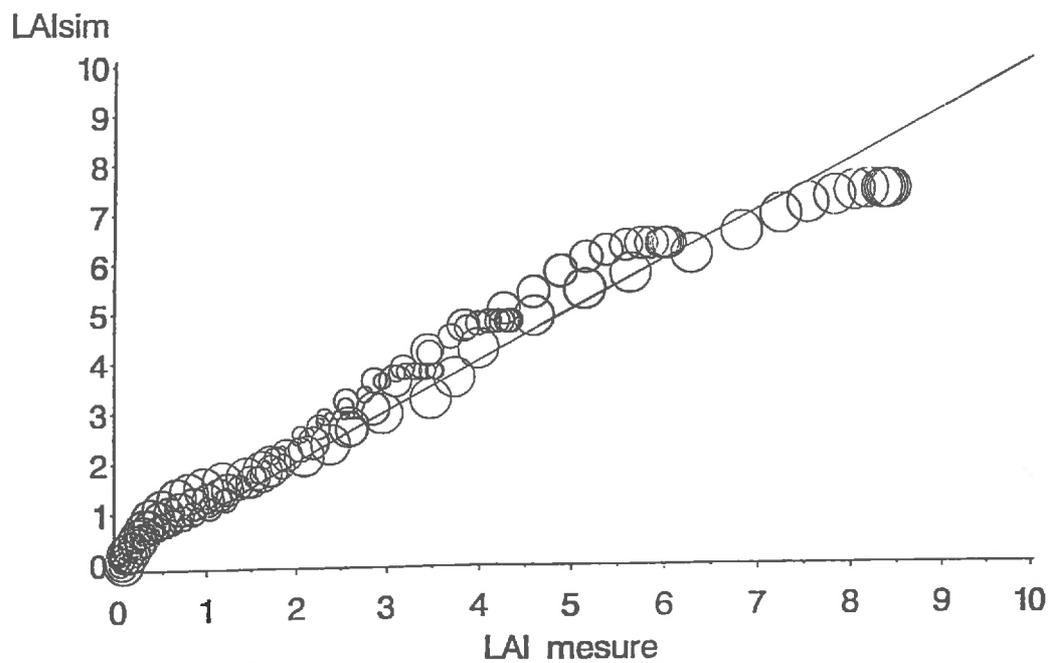


Figure VI.2 Comparaison des valeurs du LAI, simulées ou mesurées, pour différents traitements de l'année 1995; les valeurs mesurées sont les moyennes pour deux densités consécutives, la taille du symbole croît comme la densité de plantes.

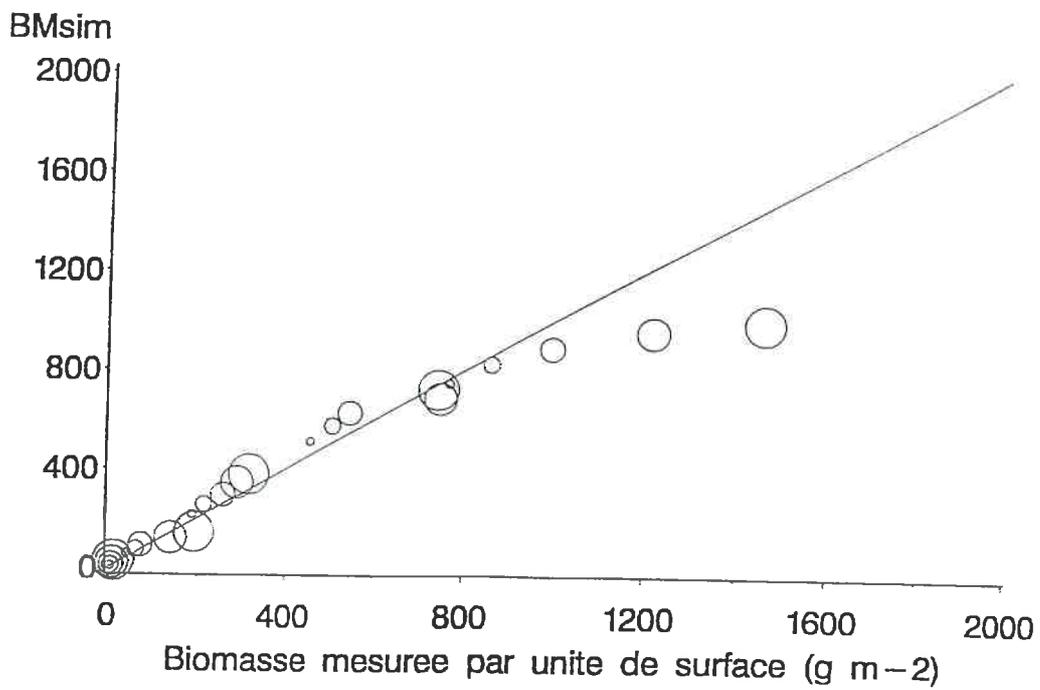


Figure VI.3 Comparaison des biomasses, simulées ou mesurées, pour différents traitements de l'année 1995; les valeurs mesurées sont les moyennes pour deux densités consécutives, la taille du symbole croît comme la densité de plantes.

ANNEXE TABLEAUX

Tableau IV.1 Analyse de variance des longueurs maximales des feuilles de maïs de différents rangs (No feuille) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1995. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):

- la valeur moyenne des longueurs (en cm),
- l'écart - type des longueurs (entre parenthèses),
- une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique → No feuille ↓	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
1	6.10 (0.42) a	6.27 (0.61) a	6.19 (0.52) a	6.10 (0.51) a	5.99 (0.51) a	6.06 (0.43) a	5.64 (0.65) a	6.26 (0.51) a	5.94 (0.63) a	5.69 (0.45) a
2	13.01 (1.06) a	12.87 (1.22) a	12.79 (1.05) a	12.23 (1.40) a	12.88 (1.25) a	12.75 (1.16) a	12.53 (0.86) a	12.79 (1.17) a	12.33 (1.77) a	12.30 (0.98) a
3	19.81 (1.99) a	18.92 (1.97) a	19.73 (2.24) a	18.71 (2.20) a	20.22 (2.58) a	18.48 (1.85) a	18.32 (2.91) a	19.32 (2.08) a	19.07 (2.42) a	17.93 (2.34) a
4	28.15 (1.79) ab	27.51 (1.56) ab	27.48 (2.86) ab	26.44 (2.46) ab	28.70 (2.59) ab	27.19 (1.36) a	25.98 (3.17) ab	27.19 (2.22) ab	27.42 (3.52) ab	25.84 (1.70) b
5	36.97 (2.30) a	36.16 (2.36) a	36.45 (1.95) a	35.14 (2.20) a	34.60 (1.96) a	35.46 (2.61) a	34.52 (1.86) a	34.42 (1.90) a	35.20 (2.52) a	35.28 (2.50) a
6	43.03 (1.37) bc	43.40 (1.78) bc	43.36 (3.34) bc	41.27 (1.00) c	42.25 (2.21) bc	43.74 (2.71) bc	42.42 (1.48) bc	43.73 (2.60) bc	47.96 (2.92) a	44.70 (1.61) b
7	54.28 (1.04) bcd	53.83 (2.08) bc	55.43 (4.18) bc	52.33 (0.85) cd	54.41 (3.53) bcd	55.52 (2.27) bc	51.99 (1.50) d	59.77 (4.04) a	57.41 (5.13) b	55.65 (3.21) bc
8	64.79 (1.51) c	64.88 (2.47) c	65.70 (3.12) bc	62.56 (2.00) c	64.06 (2.44) c	67.82 (2.47) ab	62.97 (2.91) c	68.67 (3.29) a	68.55 (5.61) a	69.19 (2.72) a
9	70.89 (1.68) c	71.86 (2.26) c	72.42 (3.35) bc	71.35 (2.35) c	71.77 (2.77) c	74.72 (2.21) ab	72.28 (1.09) bc	75.36 (3.05) a	75.39 (5.07) a	74.60 (1.72) ab
10	73.86 (1.85) b	73.85 (1.28) b	74.4 (2.94) b	76.24 (2.42) ab	73.90 (1.04) b	76.59 (3.18) ab	74.30 (1.45) b	76.24 (4.88) ab	75.49 (5.39) ab	78.39 (2.88) a
11	72.24 (2.09) e	74.55 (2.25) bcde	75.43 (3.06) abcd	76.83 (1.72) abc	75.89 (2.14) abcd	74.51 (2.55) cde	74.16 (1.50) cde	77.18 (2.29) ab	74.04 (4.04) de	77.95 (2.74) a
12	72.72 (1.49) bcd	73.27 (1.89) bcd	75.03 (3.68) b	77.41 (1.70) a	74.26 (2.46) bc	71.95 (3.70) cde	69.97 (1.91) ef	71.25 (3.52) def	69.27 (3.48) f	72.93 (2.38) bcd
13	68.89 (1.63) bc	70.97 (1.87) ab	71.75 (3.95) a	72.78 (1.21) a	68.01 (3.98) c	67.65 (3.98) cd	64.93 (2.66) de	64.81 (3.84) de	62.71 (3.54) e	66.03 (3.18) cd
14	63.24 (1.53) bc	67.29 (2.33) a	64.31 (4.87) b	67.45 (1.99) a	60.58 (5.38) cde	59.70 (4.00) de	58.12 (3.19) ef	56.19 (4.26) f	56.32 (3.55) f	61.61 (2.50) bcd
15	45.77 (2.02) b	53.04 (4.97) a	47.47 (8.97) b	40.04 (5.16) bc	43.39 (9.32) bc	35.89 (7.52) bc	45.28 (6.32) b	40.64 (6.57) bc	35.77 (9.64) c	40.69 (8.13) bc
16	25.32 (3.51) bc	30.48 (3.36) ab	31.44 (4.58) a	22.68 (2.94) c	28.40 (2.97) abc	26.93 (1.66) abc	24.00 (4.08) c	25.67 (2.07) bc	23.84 (3.84) c	23.23 (4.19) c

Tableau IV.2 Analyse de variance des largeurs maximales des feuilles de maïs de différents rangs (No feuille) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1995. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):
 - la valeur moyenne des largeurs (en cm),
 - l'écart - type des largeurs (entre parenthèses),
 - une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique ⇒ No feuille ↓	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
1	1.35 (0.07)a	1.33 (0.09) a	1.35 (0.07) a	1.33 (0.11) a	1.35 (0.05) a	1.38 (0.04) a	1.38 (0.06) a	1.34 (0.07) a	1.35 (0.06) a	1.38 (0.08) a
2	1.25 (0.07) a	1.23 (0.11) a	1.27 (0.07) a	1.23 (0.10) a	1.25 (0.08) a	1.27 (0.07) a	1.25 (0.08) a	1.26 (0.10) a	1.27 (0.06) a	1.25 (0.08) a
3	1.56 (0.10) a	1.63 (0.14) a	1.61 (0.12) a	1.61 (0.10) a	1.62 (0.10) a	1.65 (0.05) a	1.66 (0.15) a	1.66 (0.152) a	1.67 (0.14) a	1.58 (0.09) a
4	2.96 (0.17) ab	2.78 (0.26) b	3.00 (0.23) ab	2.88 (0.23) ab	2.99 (0.18) ab	3.05 (0.26) a	2.94 (0.22) ab	3.06 (0.15) a	2.97 (0.20) ab	2.88 (0.17) ab
5	4.18 (0.19) a	4.07 (0.19) a	4.15 (0.23) a	4.12 (0.29) a	4.09 (0.34) a	4.06 (0.19) a	4.00 (0.40) a	4.13 (0.30) a	3.93 (0.26) a	3.96 (0.25) a
6	5.33 (0.18) a	5.01 (0.29) a	5.33 (0.56) a	5.09 (0.35) a	5.14 (0.24) a	5.21 (0.29) a	4.93 (0.40) a	4.95 (0.27) a	5.17 (0.41) a	4.45 (0.45) b
7	7.22 (0.10) a	6.96 (0.28) ab	7.37 (0.50) a	6.48 (0.20) cd	7.01 (0.42) ab	7.25 (0.39) a	6.68 (0.63) bc	6.43 (0.43) cd	6.57 (0.53) c	6.14 (0.30) d
8	8.44 (0.18) a	7.87 (0.33) bc	8.48 (0.54) a	7.61 (0.16) cd	7.82 (0.71) bc	8.11 (0.44) b	7.59 (0.35) cd	7.27 (0.30) de	7.39 (0.63) d	7.01 (0.15) e
9	9.69 (0.18) a	9.21 (0.22) bc	9.31 (0.37) b	8.93 (0.25) c	8.50 (0.64) d	8.93 (0.22) c	8.14 (0.30) e	7.89 (0.30) e	7.91 (0.45) e	7.50 (0.45) f
10	9.91 (0.22) a	9.91 (0.42) a	9.77 (0.55) a	9.54 (0.29) a	9.13 (0.44) b	9.21 (0.28) b	8.79 (0.28) c	8.31 (0.31) d	8.36 (0.57) d	8.24 (0.42) d
11	10.55 (0.40) a	10.33 (0.40)a b	10.10 (0.63) b	10.22 (0.28) ab	9.61 (0.30) cd	9.33 (0.26) c	8.75 (0.36) d	8.29 (0.40) e	8.30 (0.44) e	8.43 (0.32) e
12	10.44 (0.29) a	10.32 (0.50) ab	10.10 (0.53) bc	9.93 (0.23) c	9.32 (0.33) d	9.28 (0.33) d	8.69 (0.15) e	7.99 (0.35) f	8.14 (0.55) f	8.67 (0.35) e
13	10.05 (0.15) a	10.05 (0.24) a	10.00 (0.71) a	9.08 (0.16) b	9.00 (0.27) b	8.82 (0.33) bc	8.64 (0.38) cd	7.69 (0.45) e	7.82 (0.43) e	8.36 (0.52) d
14	8.45 (0.27) a	8.79 (0.44) a	8.58 (0.69) a	8.31 (0.30) a	7.48 (0.68) b	7.44 (0.41) b	6.99 (0.44) b	6.37 (0.89) c	6.48 (0.61) c	6.95 (0.67) b
15	6.27 (0.27) ab	6.80 (0.39) a	6.33 (0.97) ab	5.49 (1.11) cd	5.82 (1.09) bc	5.32 (0.65) cde	5.54 (0.64) cd	4.72 (0.50) ef	4.49 (0.60) f	4.81 (0.95) def
16	3.73 (0.32) ab	4.24 (0.48) a	4.14 (0.68) a	3.14 (0.23) b	4.23 (0.47) a	3.92 (0.32) a	3.13 (0.52) b	3.24 (0.17) b	3.19 (0.49) b	3.53 (0.56) ab

Tableau IV.3 Analyse de variance des surfaces maximales des feuilles de maïs de différents rangs (No feuille) en fonction de la densité de plantes, pour un essai réalisé en 1995. Pour chaque rang de feuille on a, pour les différentes densités théoriques de plantes (donc sur une ligne):
 - la valeur moyenne des surfaces (en cm),
 - l'écart - type des surfaces (en italique),
 - une lettre qui indique, si elle est différente, une valeur moyenne significativement différente au seuil 5% (moyennes décroissantes selon l'ordre alphabétique).

Densité théorique ⇒ No feuille ↓	5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
1	6.2 (0.6) a	6.3 (0.9) a	6.3 (0.7) a	6.1 (0.8) a	6.1 (0.7) a	6.3 (0.5) a	6.0 (0.8) a	6.3 (0.6) a	6.0 (0.7) a	5.9 (0.5) a
2	12.2 (1.5) a	11.9 (1.6) a	12.2 (1.4) a	11.3 (2.0) a	12.1 (1.4) a	12.1 (1.2) a	11.7 (1.2) a	12.0 (0.9) a	11.7 (1.5) a	11.5 (1.2) a
3	23.3 (2.9) a	23.2 (3.2) a	23.8 (3.6) a	22.5 (2.3) a	24.5 (3.6) a	22.8 (2.2) a	22.7 (3.6) a	24.0 (2.6) a	23.9 (4.0) a	21.3 (3.4) a
4	62.6 (5.4) a	57.3 (6.3) a	62.3 (10.5) a	57.3 (8.4) a	64.7 (8.9) a	62.3 (6.5) a	57.5 (9.7) a	62.6 (6.5) a	61.5 (10.8) a	55.6 (6.7) a
5	114.3 (10.4) a	110.5 (11.3) a	113.5 (10.1) a	109.0 (12.7) a	106.5 (13.0) a	108.3 (10.5) a	103.4 (10.1) a	106.7 (11.5) a	104.0 (12.2) a	105.0 (12.4) a
6	171.9 (8.7) ab	163.4 (14.7) bc	175.5 (30.5) ab	157.4 (11.5) bc	163.0 (13.7) bc	170.8 (19.1) ab	157.1 (15.6) bc	162.7 (16.1) bc	183.3 (21.1) a	149.5 (17.5) c
7	293.9 (6.0) a	281.2 (18.9) ab	307.1 (40.7) a	254.3 (7.9) c	286.2 (28.7) ab	302.4 (25.5) a	260.7 (27.7) bc	288.6 (32.0) ab	284.3 (43.4) ab	256.4 (27.2) c
8	410.0 (9.4) a	383.5 (28.0) b	418.5 (41.8) a	357.2 (12.0) b	376.6 (44.4) b	412.1 (23.4) a	358.3 (23.9) b	374.7 (24.9) b	381.6 (60.2) b	364.0 (16.1) b
9	515.1 (19.4) a	496.8 (24.6) ab	506.5 (40.2) ab	477.9 (16.6) bc	457.0 (39.4) cd	500.9 (25.2) ab	441.4 (20.5) de	445.9 (27.0) de	448.3 (50.7) de	419.9 (31.5) e
10	548.8 (16.7) a	549.2 (27.7) a	550.2 (48.7) a	545.3 (17.6) a	505.9 (27.0) bc	529.3 (27.6) ab	490.1 (21.1) c	475.5 (41.5) c	473.8 (50.8) c	484.9 (37.7) c
11	572.0 (32.1) ab	578.1 (34.9) ab	572.3 (53.4) ab	588.8 (18.3) a	546.9 (24.7) b	521.6 (29.8) c	486.4 (20.3) d	480.0 (32.5) d	462.2 (46.0) d	492.9 (30.0) d
12	569.5 (24.0) a	567.6 (38.4) a	569.4 (53.9) a	576.8 (20.5) a	519.4 (24.3) b	500.9 (28.1) b	456.2 (15.9) c	427.2 (29.8) d	423.8 (44.5) d	474.6 (30.1) c
13	519.5 (15.2) ab	535.2 (21.7) a	539.6 (59.1) a	495.6 (9.8) b	459.4 (35.6) c	447.6 (31.4) c	420.8 (26.2) d	374.1 (37.3) e	368.8 (36.3) e	416.4 (38.1) d
14	400.8 (20.0) b	444.1 (32.0) a	415.9 (57.5) ab	420.5 (18.7) ab	341.5 (55.1) c	333.7 (34.4) c	305.4 (32.9) cd	270.2 (53.4) d	275.0 (40.7) d	321.9 (40.8) c
15	215.7 (18.0) bc	271.6 (36.5) a	230.8 (71.7) b	168.5 (51.8) cde	196.4 (77.1) bcd	161.9 (48.6) de	190.0 (43.3) bcd	145.8 (36.5) de	124.0 (49.6) e	150.8 (58.4) de
16	71.6 (15.4) ab	97.9 (21.8) a	98.4 (26.0) a	53.7 (10.4) b	90.9 (19.4) a	79.5 (10.2) ab	57.6 (19.9) b	62.5 (6.8) b	58.2 (18.7) b	62.7 (19.9) b

Tableau T IV.4 Analyse de variance, sur les entrenœuds de rang 7 à 15, de la variation de leur diamètre (DE), de leur longueur (LE) et de leur volume (VE), en fonction de la densité de plantes et du rang de la feuille; essai réalisé en 1995.

Densité théorique ⇒ No feuille		5 (m ⁻²)	6 (m ⁻²)	7 (m ⁻²)	8 (m ⁻²)	10 (m ⁻²)	12 (m ⁻²)	15 (m ⁻²)	17 (m ⁻²)	21 (m ⁻²)	25 (m ⁻²)
7	DE	2.31 a	2.24 ab	1.94 abc	2.04 abc	2.06 abc	2.00 abc	1.81 bc	1.69 c	1.67 c	1.79 bc
	LE	11.5 d	11.0 d	13.8 c	15.5 abc	14.2 bc	14.7 abc	15.3 abc	16.0 abc	17.9 a	17.3 ab
	VE	48.3 a	48.3 a	44.4 a	50.9 a	47.5 a	46.0 a	39.8 a	35.7 a	39.7 a	43.6 a
8	DE	2.50 a	2.34 b	2.23 bc	2.10 cd	2.13 c	2.07 cd	1.92 d	17.2 e	1.66 e	1.73 e
	LE	16.3 b	15.8 b	19.4 a	20.0 a	20.5 a	20.1 a	20.4 a	20.7 a	22.5 a	21.3 a
	VE	79.4 a	69.3 ab	75.6 ab	69.2 ab	73.4 ab	67.7 ab	59.4 bc	48.8 c	48.8 c	50.5 c
9	DE	2.33 a	2.23 ab	1.87 ab	1.93 ab	1.60 b	1.88 ab	1.61 b	1.66 b	1.58 b	1.57 b
	LE	22.0 bc	21.0 c	22.5 abc	22.7 abc	24.7 ab	24.5 ab	23.7 ab	23.1 abc	25.1 a	23.8 ab
	VE	93.9 a	81.5 ab	69.7 abc	67.6 abc	60.0 bc	68.3 abc	48.9 c	50.8 c	49.9 c	46.4 c
10	DE	1.98 a	1.92 a	1.67 a	1.73 a	1.46 a	1.65 a	1.52 a	1.45 a	1.44 a	1.44 a
	LE	23.8 ab	22.5 b	25.0 ab	24.0 ab	26.8 a	27.2 a	26.3 ab	25.7 ab	26.9 a	25.8 ab
	VE	73.2 a	64.8 ab	60.9 ab	56.8 ab	54.7 ab	57.8 ab	47.8 b	42.7 b	44.5 b	42.0 b
11	DE	1.72 ab	1.78 a	1.65 abc	1.63 abc	1.32 c	1.51 abc	1.39 bc	1.30 c	1.30 c	1.37 bc
	LE	24.5 cd	23.7 d	25.5 bcd	26.3 bcd	26.7 abcd	26.7 abcd	27.6 abc	27.1 abc	29.8 a	28.3 ab
	VE	56.6 ab	59.0 a	54.2 abc	54.7 abc	43.6 abcd	47.8 abcd	41.7 bcd	36.6 d	39.4 cd	41.9 bcd
12	DE	1.61 ab	1.71 a	1.26 ab	1.39 ab	1.13 b	1.35 ab	1.18 b	1.21 b	1.26 ab	1.31 ab
	LE	23.0 a	24.0 a	23.8 a	23.3 a	24.3 a	24.7 a	25.3 a	24.0 a	23.8 a	24.5 cd
	VE	46.7 ab	55.1 a	33.1 bc	35.5 bc	30.1 bc	36.4 bc	27.7 c	28.1 c	30.3 bc	34.0 bc
13	DE	1.46 a	1.39 a	1.14 a	1.32 a	1.13 a	1.24 a	1.17 a	1.10 a	1.12 a	1.16 a
	LE	21.8 a	22.2 a	23.3 a	20.8 a	24.7 a	22.9 a	23.3 a	23.3 a	22.5 a	22.8 a
	VE	36.5 a	33.7 ab	26.4 ab	28.4 ab	29.7 ab	27.6 ab	25.3 ab	22.4 b	22.2 b	24.3 ab
14	DE	1.22 a	1.18 a	0.96 a	1.12 a	0.98 a	1.04 a	1.03 a	0.95 a	0.95 a	0.99 a
	LE	21.8 a	22.2 a	22.1 a	21.0 a	20.7 a	22.5 a	22.1 a	22.0 a	20.1 a	21.7 a
	VE	25.6 a	24.1 ab	17.6 ab	20.7 ab	19.4 ab	19.2 ab	18.7 ab	16.4 ab	14.2 b	16.8 ab
15	DE	0.96 a	1.00 a	0.80 a	0.81 a	0.77 a	0.79 a	0.83 a	0.76 a	0.74 a	0.79 a
	LE	21.5 a	21.2 a	21.0 a	19.5 ab	20.0 ab	18.6 ab	18.3 ab	18.7 ab	16.4 b	20.2 a
	VE	15.6 ab	16.8 a	10.6 abc	9.9 bc	12.0 abc	9.2 bc	9.9 bc	8.8 bc	7.2 c	10.6 abc

Tableau T IV.5 *Analyse de variance de la variation de la biomasse des feuilles (MFE) ou des tiges (MTIG), de la biomasse totale (TOT), et du rapport RAPP (biomasse des feuilles) / (biomasse des feuilles + biomasse des tiges)*

Source de variation	Degrés de liberté	MFE			TOT		
		Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
AN	1	1053.3	135.9	0.0001	12523	91.8	0.0001
DATE	6	2140.8	276.2	0.0001	38111	279.3	0.0001
TRAIT	9	132.3	17.1	0.0001	1845	13.5	0.0001
AN*TRAIT	9	2.7	0.34	0.9587	85	0.6	0.7781

Source de variation	Degrés de liberté	MTIG			RAPP		
		Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification	Carré moyen	Valeur de F	Seuil de signification
AN	1	3659	85.1	0.0001	131.78	268.6	0.0001
DATE	6	13791	320.6	0.0001	56.18	196.0	0.0001
TRAIT	9	523	12.2	0.0001	0.38	0.8	0.0001
AN*TRAIT	9	26	0.6	0.7922	0.09	0.2	0.9959

**ANALYSIS OF VARIATIONS IN SHOOT STRUCTURE OF CORN
POPULATIONS UNDER DIFFERENT CONDITIONS OF INTRASPECIFIC
COMPETITION**

ABSTRACT

The modification of the plant density is, with the choice of the date of sowing, one of the agricultural methods the most important which control the production level of a culture. Despite the current important development of the simulation models for the cultures development (corn included), the variable density is not really taken in account in these models.

A selective bibliographical analysis is presented, oriented to the comprehension of processes modified by variations of competition between plants. The presentation is made according to three axes of analysis:

- relationships between production and density of plant,
- variations of plants structure according to their density,
- relationships plant size/ plant density.

Experiments are made, under no limiting conditions for water and mineral nutrients, in a great range of variation of the plant density. The sowing patterns are designs having the same shape for all densities (so called « Nelder patterns ») as well as classical rows, at two different densities and two different distances between rows. For the « Nelder » patterns, there are analyzed in a quite fine and detailed manner the dynamics of foliar surface and plant biomass. The results obtained from two years of observations are relatively original, or more detailed than those qualitatively signaled in the existing works.

A comparative analysis of the results obtained for the « Nelder » patterns and of those obtained for the classic sowing configuration in rows, conclude that by using variables based on distances between plant it is possible to take in account both density and plant disposition effects.

The obtained results are integrated in a simple functioning crop model, generating dynamics of foliar surface and biomass. The quality of the simulation of the «plant density» effects is evaluated by their influence on biomass yield, on a «energy absorption / biomass production» scheme, and also on seed yield, supposing that the seed potential number is controlled by the plant biomass at the flowering. The simulated values are satisfactorily coherent with the observations.

RESUME

BIBLIOTHÈQUE

8 OCT. 1997

La modification de la densité de plantes est, avec le choix de la date de semis, une des techniques culturales les plus importantes qui conditionnent la production d'une culture. Malgré le fort développement actuel des modèles de simulation du fonctionnement des cultures, y compris sur maïs, la variable « densité de plantes » n'est pas réellement prise en compte dans ceux-ci.

Une analyse bibliographique sélective est présentée, orientée vers la compréhension des processus modifiés par les variations de concurrence entre plantes. Ces travaux sont regroupés selon trois axes d'analyse:

- relations entre production agronomique et densité de plantes,
- variations de structure de plantes en fonction de leur densité,
- relations « taille des plantes » / densité de plantes.

Les expérimentations sont faites, en conditions hydrique et minérale peu limitantes, dans une très grande gamme de variation de la densité de plantes, avec des dispositions de ces plantes analogues quelle que soit la densité (dispositifs de « type Nelder »), ainsi qu'avec des semis classiques en ligne, à deux densités et à deux écartements entre rangs. Dans les dispositifs « de type Nelder » sont analysées de façon assez fine et détaillée les dynamiques de surface foliaire et de biomasse, pour mettre en évidence les effets de la densité de plantes sur la mise en place des organes végétatifs. Il ressort de l'ensemble des observations, effectuées sur deux années dans ces conditions, un certain nombre de résultats relativement originaux, ou qui avaient été signalés seulement de façon qualitative.

Une comparaison des résultats obtenus sur les dispositifs Nelder avec ceux obtenus sur les semis classiques en ligne, montre qu'en utilisant des variables basées sur les distances entre plantes il doit être possible de tenir compte à la fois des effets de densité et de disposition des plantes.

L'ensemble des résultats obtenus est intégré dans un modèle simple de fonctionnement d'une culture, générant des dynamiques de surface foliaire et de biomasse. La qualité de la simulation des effets « densité des plantes » est évaluée par leur influence sur la production de biomasse, à partir d'un schéma « absorption d'énergie par la culture / transformation en biomasse de l'énergie absorbée », et sur la production des grains, en supposant que la fixation du nombre de grains dépend de la biomasse par plante aux environs de la floraison. Les comparaisons entre valeurs simulées et observées sont satisfaisantes.