

Vitesse d'émission des feuilles des brins maîtres d'une orge de printemps cultivée à plusieurs altitudes : différences liées au type de tallage et aux milieux

M Lafarge ¹

avec la collaboration technique de E Albaret ², V André ^{1*}, B Carette ^{1*},
D Ezard ¹, J Hanoteaux ¹, A Mante ², C Pravin ^{1*}

¹ INRA, station d'agronomie, 12, avenue du Brézat, 63039 Clermont-Ferrand;

² INRA, domaine de Marcenat, La Borie, 15330 Marcenat, France

(Reçu le 8 juillet 1991; accepté le 2 septembre 1992)

Résumé — Cette étude compare des cultures d'un même lot de semences mises en place à 320 m, 880 m et 1 120 m d'altitude en sortie d'hiver, et après le réchauffement printanier à 880 m. Des échantillons des peuplements obtenus sont prélevés après le début de montaison, vers l'arrêt du tallage. Les plantes sans talle, parfois très fréquentes en montagne, émettent leurs feuilles plus lentement que celles qui tallent à partir du nœud de 1^{re} feuille (type T1+). Pour un même type de tallage et dans une situation culturale donnée, l'émission est plus rapide en peuplements clairs bien alimentés en azote. Les plantes de type T1+ ayant poussé en peuplements clairs bien alimentés en azote présentant des phyllochrones différents entre situations culturales, en fonction des conditions climatiques initiales. Les facteurs autres que climatiques pourraient aussi agir par conditionnement initial des plantules.

Hordeum vulgare L = orge / phyllochrone / altitude / type de tallage / milieu

Summary — Rates of leaf emergence on main stems of spring barley grown at several elevations : differences associated with types of tillering and environmental effects. Our experimental design compared several crops sown in the highlands of the French Massif Central to a control sown at a low elevation, all of them using the same seed lot (cultivar and origin). The crops were sown in late winter at each elevation (320, 880, 1 120 m) and again somewhat later at 880 m. Plant emergence was relatively homogeneous (table I). Sample plants were harvested for investigation following the onset of shooting (table II). They were subjected to well differentiated climatic conditions (fig 1, table VI), and their mineral levels already reflected the experimental conditions (table III).

Plants without tillers (type "ST") were numerous at times in the high elevation stands (fig 2). They put forth leaves at a slower rate than plants showing the usual type of tillering from the first leaf node onwards (type T1+; fig 2; table V). In a given growing location plants belonging to the same tillering type put forth leaves more rapidly in thin stands that were well supplied with nitrogen (table VI). The phyllochron of type T1+ plants was variable among similar thin stands well supplied with nitrogen but grown at different locations (table VII). These phyllocrons could be associated with the climatic criteria reported in the literature (table VIII), according to the means by which time is measured (fig 3).

The late of foliar emergence was modified according to tillering type, mineral nutrition, stand density, and climate. All these factors seem to act through an initial conditioning of the seedlings.

Hordeum vulgare L / leaf emergence rate / altitude / type of tillering / environment

* Stagiaire INAPG

INTRODUCTION

La structure d'un peuplement végétal contrôle ses relations trophiques avec le milieu (Masle-Meynard et Sébillotte, 1981a) et détermine de ce fait l'élaboration de la production (Duru et Langlet, 1988). Certains résultats suggèrent que cette structure se forme et évolue autrement en montagne qu'en plaine. Par exemple, le tallage herbacé et le tallage épi moyens de culture d'une même variété de céréale sont différemment affectés par l'altitude (Kobold, 1974; Midmore *et al*, 1984). La structure d'un peuplement céréalière résulte de la distribution de plantes différant notamment par le nombre et la position des talles présentes (Cannell, 1969). Masle-Meynard et Sébillotte (1981a) proposent de classer ces plantes en quelques types morphologiques définis par le rang de la feuille qui axille la plus ancienne talle du pied, quel que soit le nombre de talles qu'il porte. On appellera «type de tallage» ce critère de classement.

L'émission des feuilles sur chaque plantule construit la structure d'un jeune peuplement en rythmant l'apparition des talles (Masle-Meynard et Sébillotte, 1981b) et des racines (Klepper *et al*, 1984), et en contribuant à la croissance de la surface foliaire de chaque tige (Gosse *et al*, 1986). Sur une échelle de temps thermique (somme de degrés-jours), le rythme d'émission des feuilles d'un brin maître est suffisamment stable (Baker *et al*, 1980, 1986; Kirby *et al*, 1982) pour être pris comme caractère morphogénétique individuel (Malvoisin, 1984). On le représente souvent par son inverse, le phyllochrone, c'est-à-dire le temps écoulé entre l'apparition de 2 feuilles successives (Baker *et al*, 1986). Dans les études où l'apparition des feuilles est repérée par l'émergence de la pointe du limbe ou quantifiée selon l'échelle de Haun (1973), on observe un changement de rythme vers l'initiation florale (Baker *et al*, 1986; certains résultats de Hay et Delécolle, 1989; Boone *et al*, 1990; Cao et Moss, 1991; Ntonga, 1992). Cette rupture de pente ne se manifeste plus quand on tient compte de l'apparition des ligules (Malvoisin, 1984; Hay et Kemp, 1990; Ntonga, 1992).

Dans un même peuplement on observe des plantes à phyllochrones différents (Malvoisin, 1984; Hay et Delécolle, 1989). Les types définis par Masle-Meynard et Sébillotte (1981a) chez le blé se distinguent également par leur phyllochrone. Entre cultures d'une même variété, la vitesse moyenne d'émission des feuilles change entre sites et dates de semis (Kirby *et al*, 1985)

principalement à cause de la photopériode (Baker *et al*, 1980; Kirby *et al*, 1982; Cao et Moss, 1989; Masle *et al*, 1989). Elle change aussi avec la densité de population au champ (Kirby et Faris, 1970) et selon la richesse en azote de la solution nutritive (Dale et Wilson, 1978), au moins chez l'orge de printemps. La comparaison de phyllochrones moyens entre peuplements pose le problème de leur composition en plantes «lentes» et «rapides».

Des semis de printemps étagés en altitude créent des conditions assez contrastées de photopériode et de température (Lafarge, 1991) dans une gamme différente des comparaisons souvent pratiquées entre semis d'automne, hiver et printemps en plaine (Kirby *et al*, 1982; Hay et Delécolle, 1989). Dans la présente étude, on recherche sur orge si les types de plantes définis sur blé par Masle-Meynard et Sébillotte (1981a) manifestent des différences de phyllochrone et si elles sont à peu près stables entre milieux. On analyse ensuite l'effet des conditions de milieu sur la vitesse d'émission des feuilles pour des plantes présentant un même type de tallage.

MATÉRIEL, MÉTHODES ET CONDITIONS

Dispositif d'étude

Le dispositif utilisé fait partie d'un ensemble également destiné à l'étude du tallage, de la fertilité d'épi et de la croissance (Lafarge, 1991). Il associe 3 sites en Auvergne : Malintrat, à 320 m, en sol argilo-calcaire dans la plaine céréalière de Clermont, Saint-Genès, à 880 m, en sol brun acide sur le plateau herbager demimontagnard, et enfin Landeyrat, à 1 120 m, sur sol andique en zone d'estive. Pour la présente étude, ce dispositif comporte 4 traitements élémentaires mis en place dans 5 situations culturales constituées par :

– un semis de sortie d'hiver («semis normal»), en sol juste réchauffé (environ 6 °C) dans chaque site,

- le 24 février à Malintrat,
- le 3 avril à Saint-Genès,
- le 3 mai à Landeyrat.

entre ces 3 situations, les longueurs de jour en début de végétation croissent avec la date de semis (fig 1);

– un semis de mi-mai à Saint-Genès, souvent pratiqué par les éleveurs des environs; il réalise un début de végétation à peu près contemporain de celui de Landeyrat, en jours «longs» (environ 15 h), mais à des températures plus chaudes (9 °C dans le sol pendant la germination); ce semis tardif concerne 2 situations culturales différentes par l'état structural du sol :

- la première a été semée le 17 mai sur la même préparation soignée que le semis normal,

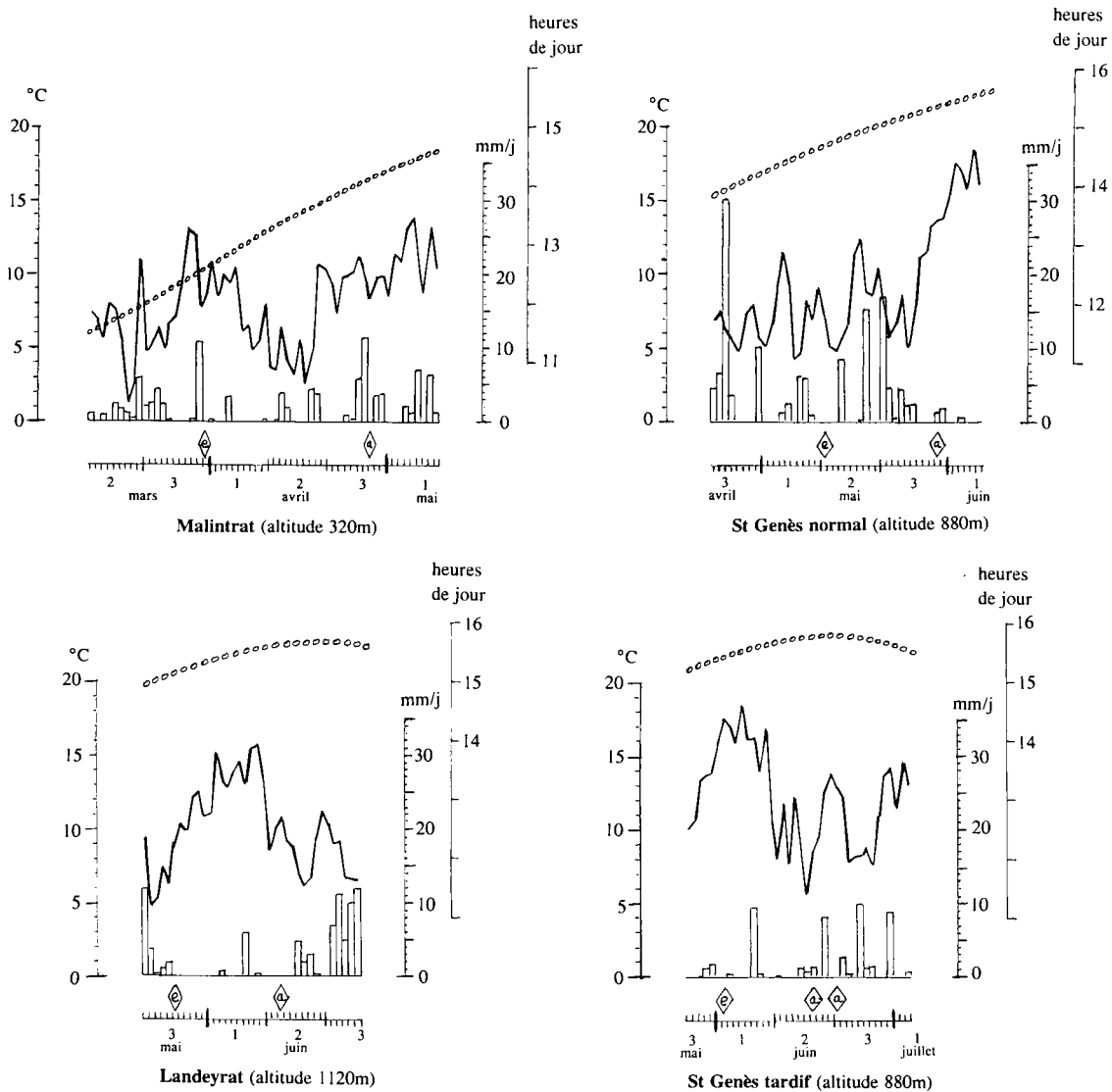


Fig 1. Longueurs du jour, températures moyennes et précipitations quotidiennes, de la levée au prélèvement étudié (année 1978). ooooo : longueur du jour, — : température sous abri (la courbe relie les moyennes quotidiennes); □ : précipitations. L'abscisse est graduée en jours, avec identification du mois et de la décade. Sur l'abscisse sont repérées les dates de l'épandage d'engrais (e) et du prélèvement pour analyse d'azote (a).

- la seconde le 20 mai sur une préparation superficielle hâtive laissant le sol compact en-dessous.

Les 4 traitements élémentaires, BO, BN, FO et FN, proviennent du croisement de traitements expérimentaux de densité de semis et d'alimentation azotée, dont les modalités sont les suivantes :

- une basse densité de semis («B» = 150 grains/m²) identique partout, et une forte densité («F») de 300 grains/m² à Malintrat, 500 à Saint-Genès «semis normal» et de 650 à Landeyrat et Saint-Genès «tardif» (progression visant l'obtention d'un rendement maximal dans chaque situation);
- un apport d'azote après levée, modulé selon le reliquat post-hivernal, définit la modalité «N». La dose est de 80 kg/ha à Landeyrat et de 50 dans les autres situations. L'autre modalité, «O» est l'absence d'apports d'engrais azoté.

L'orge de printemps utilisée est la variété à 2 rangs Bérénice. Toute la semence provient d'un même lot de prébase. Dans chaque parcelle, les lignes de semis sont espacées de 25 cm pour permettre des binages en cas de désherbage insuffisant. Il y a 6 blocs en semis normaux et 3 dans chaque situation de Saint-Genès tardif. On identifie ces 2 situations par leurs numéros de blocs : «1, 2, 3» pour le premier semis sur préparation soignée, et «7, 8, 9» pour le second semis sur préparation superficielle hâtive. On appelle «culture élémentaire» la cellule du dispositif constituée par un traitement élémentaire dans une situation culturale. À Landeyrat, les fortes densités ont été répétées de part et d'autre du dispositif de base pour permettre une comparaison entre présence et absence de traitement phytosanitaire. Celui-ci n'ayant été appliqué qu'après le prélèvement étudié ici, on dispose de 12 parcelles par culture élémentaire en

fortes densités à Landeyrat. À Saint-Genès et Landeyrat, les blocs sont disposés en fonction d'une légère pente du terrain, absente à Malintrat où l'on a seulement tenu compte des facilités de circulation.

Mesures et méthodes

Les résultats proviennent d'un prélèvement destructif destiné par ailleurs à l'étude de tallage et effectué après le début de montaison, quand la raréfaction des talles à 1 feuille a signalé l'arrêt du tallage (Masle-Meynard, 1982). Une placette de 0,26 m² (0,35 m de ligne sur les 3 lignes centrales) a été prélevée par arrachage dans chaque parcelle, au même moment sur tous les traitements d'une même situation culturale. A Landeyrat, on a évité les zones où une intoxication aluminique s'était manifestée. Les 25 plantes à dépouiller par placette ont été échantillonnées par tirage systématique : en basses densités, 1 plante sur 2, d'abord sur le prélèvement complet puis sur le reste. En fortes densités, on a tiré de la même manière 1 plante sur 3. Les plantes dont le brin maître avait été détruit par un asticot d'*Oscinella frit* L ont été exclues de l'échantillon étudié ici.

Les feuilles apparentes sur les brins maîtres ont été simplement comptées, sans notation décimale d'émergence du dernier limbe. Un limbe encore enroulé n'a cependant été compté que si la ligule de la feuille précédente était visible. L'âge foliaire d'un brin

maître à n feuilles est compris entre $(n-1) + 0,1$ et $(n-1)+0,9$. L'âge foliaire moyen d'une population de plantes ayant en moyenne N feuilles est alors $N-0,5$.

Pour estimer le niveau de nutrition azotée effectivement réalisé dans la période qui nous occupe, le modèle de Greenwood *et al* (1986) a été appliqué à l'analyse d'un prélèvement du couvert effectué vers le stade «épi à 1 cm», 1-2 semaines avant le prélèvement étudié.

Le tableau I donne les éléments de datation de la levée. La dispersion intrapeuplement peut être appréciée rétrospectivement, sur la base de la correspondance proposée par Haun (1973) entre âge et niveau de déroulement de la 1^{re} feuille. Cette information peut suppléer l'absence d'une observation de début ou de fin d'émergence. La dispersion est plus forte à Landeyrat et Saint-Genès tardif «7, 8, 9» qu'ailleurs, mais sans bimodalité. La date de levée retenue correspond à plus de 50% de plantes levées. Pour les comparaisons entre situations, le premier jour pris en compte pour le cumul du temps est le lendemain de cette «date de levée» : le percement du coléoptile a dû s'y produire sur la majorité des plantes (tableau I). Le tableau II donne les durées ainsi écoulées jusqu'au jour du prélèvement, en somme des degrés jours en base 0 °C (Gallagher *et al*, 1983) et en «temps photothermique» selon Masle *et al* (1989) : il s'agit d'une somme des degrés jours en phase diurne multipliée par la photopériode contemporaine.

Les résultats ont été examinés statistiquement par analyse de variance. Pour pouvoir traiter chaque

Tableau I. Datation de la levée.

	Malintrat	Saint-Genès normal	Landeyrat	Saint-Genès tardif	
				«1, 2, 3»	«7, 8, 9»
Début de levée observé le	11 mars	21 avril	18 mai	25 mai	?
Levée totale observée le	13 mars	24 avril	22 mai	?	30 mai
Observation de la 1 ^{re} feuille					
date	16 mars	28 avril	26 mai	30 mai	30 mai
stade de Haun ¹	env 0,6	env 0,6	0,2-1,0 majorité vers 0,6	env 0,8	de «avant 0,0» ¹ à 0,4
Date retenue pour la levée	12 mars	23 avril	21 mai	27 mai	29 mai
Temps thermique du jour suivant la date de levée au jour d'observation de la 1 ^{re} feuille (inclus)	28 dj	32 dj	32 dj	39 dj	14 dj

¹ Notation visuelle de l'aspect de déroulement du 1^{er} limbe traduite en stade d'après les indications de Haun (1973). «Avant 0,0» signifie coléoptile non percé

Tableau II. Durées entre la levée et le prélèvement. La période prise en compte s'étend du lendemain de la date de levée au jour du prélèvement inclus.

	<i>Malintrat</i>	<i>Saint-Genès normal</i>	<i>Landeyrat</i>	<i>Saint-Genès tardif</i>	
				«1, 2, 3»	«7, 8, 9»
Date du prélèvement	9 mai	6 juin	26 juin	3 juillet	3 juillet
Nombre de jours	58	44	36	37	35
Durée thermique ¹	463 dj	407 dj	359 dj	458 dj	433 dj
Durée photothermique ²	301 dj	289 dj	258 dj	328 dj	311 dj

¹ Somme des degrés jours en base 0 °C (Gallagher *et al*, 1983) obtenus à partir des températures moyennes de l'air sous abri, calculées quotidiennement par $(T_{\text{mini}} + T_{\text{maxi}})/2$. ² Notion et calcul d'après Masle *et al* (1989) : somme sur la période des valeurs (température diurne x fraction de 24 h en phase éclairée). La température moyenne diurne est approchée par la formule : $T_{\text{mini}} + 0,65(T_{\text{maxi}} - T_{\text{mini}})$.

plante dépouillée comme un individu malgré les différences d'effectifs dues aux nombres de parcelles ou aux distributions entre sous-populations retenues, il faut disposer d'une méthode bien adaptée aux dispositifs non orthogonaux. Nous avons utilisé celle que propose le logiciel «Amance 81» (Bachacou *et al*, 1981); les comparaisons de moyennes sont faites par une méthode de «T corrigé».

Nutrition azotée, conditions climatiques et fermeture du couvert

Les analyses (tableau III) montrent que les cultures fertilisées ont différemment absorbé l'engrais selon les situations culturales. En particulier, on n'atteint pas à Landeyrat le niveau de nutrition considéré

Tableau III. Teneurs en azote des parties aériennes. L'épandage d'engrais et le prélèvement pour analyse sont datés sur la fig 1; ce dernier précède le prélèvement étudié d'environ 110 dj sur les semis normaux, et 160 dj sur St-Genès tardif.

<i>Situation culturale</i>	<i>Teneurs</i>	<i>BO</i>	<i>BN</i>	<i>FO</i>	<i>FN</i>
Malintrat	N % poids sec	4,2	4,7	3,8	4,4
	N % Ncrit ¹	88%	97%	84%	100%
Saint-Genès normal	N % poids sec	4,2	5,1	3,3	4,5
	N % Ncrit ¹	84%	104%	73%	101%
Landeyrat	N % poids sec	4,5	5,0	3,7	4,3
	N % Ncrit ¹	84%	95%	75%	85%
Saint-Genès tardif (situations confondues)	N % poids sec	5,1	5,3	4,2	4,7
	N % Ncrit ¹	101%	106%	90%	102%

¹ N % Ncrit. : Teneur en azote rapportée à la «teneur critique» de Greenwood *et al* (1986) considérée comme non limitante pour les gains de poids sec dans leur modèle de dilution.

comme non limitant pour la croissance. Ces comportements peuvent être rapportés aux bilans hydriques (tableau IV) : Landeyrat, très déficitaire entre épannage et mesure et n'ayant connu qu'une pluie faiblement incorporante, s'oppose à Saint-Genès normal, excédentaire dans cette période et dont le sol venait de subir des pluies lessivantes. L'écart de nutrition azotée entre traitements fertilisés et non fertilisés est maximal à Saint-Genès normal (tableau III).

La figure 1 montre l'évolution de la longueur du jour, la température de l'air et les pluies quotidiennes entre la levée et le prélèvement étudié, pour les différentes situations culturales. La sécheresse est principalement due à la période chaude de début juin. Ultérieurement, les pluies répétées de Landeyrat tendent à équilibrer le bilan depuis levée, alors que Saint-Genès tardif, qui poursuit une sécheresse modérée, apparaît nettement déficitaire sur l'ensemble de la période étudiée (tableau IV). La pluie incorporant l'engrais au sol est survenue quand les plantes avaient 2-3 feuilles en montagne et 3-4 à Malintrat.

Le jour du prélèvement, le couvert végétal n'est régulièrement fermé qu'en fortes densités à Malintrat, et le sol de l'interligne reste bien visible en basses densités à Landeyrat et Saint-Genès tardif «7, 8, 9».

Distribution des types de plantes dans les peuplements

Les types de plantes sont définis comme chez Masle-Meynard et Sébillotte (1981a), mais codés plus explicitement. On distingue les plantes tallant dès la talle de coléoptile (notées TC+), celles qui commencent par les talles de 1^{re} T1+, de 2^e (T2+) ou de 3^e feuille (T3+), et celles qui ne portent aucune talle (ST).

L'âge de certaines plantes au moment du prélèvement nous interdit de distinguer sans ambiguïté les types ST et T3+ sur nos prélèvements. Si l'on admet le modèle de tallage de Masle-Meynard et Sébillotte (1981b), les plantes sans talle n'ayant que 5 feuilles au moment de l'observation peuvent encore théoriquement passer dans les T3+, l'émission de T₃ étant contemporaine de celle de la 6^e feuille dans le modèle. Ce problème et l'effectif partout faible des T3 (au maximum 4%) nous ont amené dans cette étude à regrouper les ST et les T3+ en une seule catégorie. La figure 2 montre les contributions des différents types de tallage aux peuplements dans chaque culture élémentaire.

RÉSULTATS

Différences liées au type de tallage

La figure 2 suggère et l'analyse de variance montre l'existence de différences de nombre de feuilles entre types de tallage dans une situation culturale donnée. A Malintrat par exemple, les plantes ayant des talles à partir du nœud de coléoptile ont significativement plus de feuilles que celles qui ne tallent qu'à partir des nœuds de 1^{re} ou 2^e feuille (respectivement 8,1, 7,6 et 6,9).

En montagne, les effectifs du groupe ST et T3+ permettent de le comparer aux T1+ dans chacune des conditions créées par 11 cultures élémentaires (tableau V). Dans la plupart des cas, les plantes de type T1+ ont émis au moment du prélèvement très significativement plus de feuilles que celles de l'autre catégorie. Même

Tableau IV. Bilans hydriques en relation avec la mise à disposition de l'engrais.

Situation culturale	de la levée à l'apport d'engrais	de l'apport d'engrais à la mesure des teneurs en azote		de la mesure des teneurs au prélèvement étudié
	P-ETM (mm)	pluie max en 48 h	P-ETM (mm)	P-ETM (mm)
Malintrat	+ 4	17 mm	- 17	+ 5
Saint-Genès normal	+ 54	21 mm	+ 24	- 20
Landeyrat	- 4	6 mm	- 39	+ 30
Saint-Genès tardif	- 9	10 mm	- 20	- 12

P-ETM : pluies moins évapotranspiration maximale

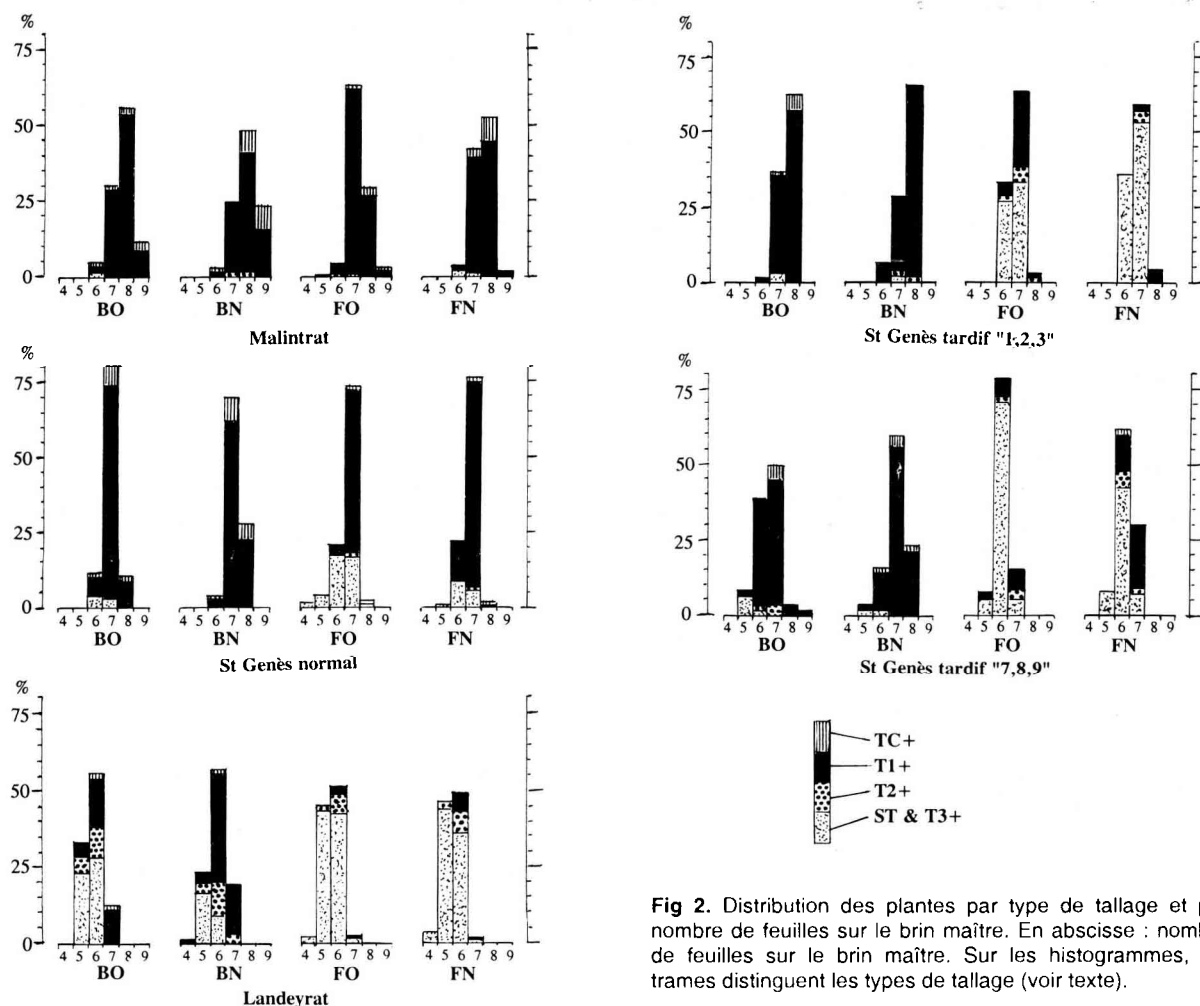


Fig 2. Distribution des plantes par type de tallage et par nombre de feuilles sur le brin maître. En abscisse : nombre de feuilles sur le brin maître. Sur les histogrammes, les trames distinguent les types de tallage (voir texte).

quand le terrain influence le nombre de feuilles émises tous types de plantes confondus (effet bloc), il ne modifie pas la différence entre types (interaction toujours non significative). Cette différence doit alors exister entre plantes cohabitant au sein du peuplement d'une même placette comme au niveau de l'ensemble de l'échantillon analysé.

Effet des traitements et du terrain sur des plantes de même type (tableau VI)

Les résultats précédents confirment la nécessité d'étudier l'effet des conditions induites par les traitements expérimentaux sur des populations d'un même type de tallage. A Saint-Genès et Malintrat sur les T1+, les conditions «BN» permettent une émission plus rapide des feuilles que les «FO». A Landeyrat, il n'y a aucune différence, que l'analyse porte sur les T1+ ou sur le groupe

ST et T3+ Le terrain modifie la vitesse d'émission des feuilles et influence la réponse aux facteurs expérimentés, sauf à Saint-Genès tardif (où le nombre de blocs est faible). Les blocs significativement différents n'ont cependant pas une disposition particulière, même là où une pente pouvait créer un gradient (Landeyrat et Saint-Genès).

Comparaison des phyllochrones entre situations culturales

L'influence de la situation culturale est examinée sur des plantes de même type, les T1+, et dans les mêmes conditions de semis clair. On calcule leur phyllochrone moyen sur la période (tableau VII) en divisant le temps thermique ou photothermique (tableau II) par leur âge foliaire.

Dans les conditions les plus semblables d'alimentation azotée (BN), le temps photothermique

Tableau V. Nombres de feuilles émises au prélèvement en fonction du type de tallage des plantes. Les analyses n'ont été effectuées que dans les traitements où l'on disposait d'au moins 5 plantes de chaque type.

Situation culturale	Traitement	Effectifs		Facteur F	Type de tallage Moyennes ST & T1+ T3+	F bloc	F interaction	CV résiduels (%)
		ST & T3+	T1+					
Saint-Genès normal	BO	9	113	12,4**	6,4 < 7,0**	4,8**	0,6ns	6
	FO	59	85	62,6**	6,3 < 7,0**	1,5ns	1,4ns	8
	FN	22	120	28,3**	6,3 < 6,8**	3,8**	2,2ns	6
Landeyrat	BO	73	45	20,2**	5,5 < 6,2**	9,6**	1,5ns	8
	BN	29	64	11,6**	5,3 < 6,2**	9,4**	0,4ns	8
	FO	261	9	21,8**	5,5 < 6,3**	8,5**	1,2ns	10
	FN	237	20	16,1**	5,4 < 6,0**	10,2**	0,4ns	10
Saint-Genès tardif «1, 2, 3»	FO	44	23	2,0ns	6,5 = 6,8	0,2ns	1,1ns	9
Saint-Genès tardif «7, 8, 9»	BO	5	54	18,9**	5,2 < 6,6**	0,2ns	0,1ns	11
	FO	59	10	5,3*	(6,0 < 6,4)	4,0*	0,1ns	7
	FN	42	25	21,9**	6,0 < 6,6**	0,5ns	0,9ns	8

** : significatif à 1% ou mieux; * : significatif à 5%; () : différence de moyennes significative seulement à 10%.

Tableau VI. Effet des conditions induites par les traitements élémentaires sur le nombre de feuilles émises lors du prélèvement pour des plantes d'un même type de tallage à l'intérieur de chaque situation culturale.

Situation culturale	Catégorie de plantes retenue pour l'analyse	Facteur traitement élémentaire				F bloc	F interaction
		F	Nombre moyen de feuilles				
			BO, BN, FO, FN				
Malinrat	T1+	28,3**	7,7 ^a , 7,9 ^a , 7,3 ^c , 7,5 ^b			8,6**	5,8**
Saint-Genès normal	T1+	19,4**	7,0 ^b , 7,2 ^a , 7,0 ^{bc} , 6,8 ^c			2,8*	2,1*
Landeyrat	T1+	2,4ns	6,2 ^a , 6,2 ^a , 6,3 ^a , 6,0 ^a			5,6**	3,9**
Landeyrat	ST & T3+	1,1ns	5,5 ^a , 5,3 ^a , 5,5 ^a , 5,4 ^a			11,9*	4,5**
Saint-Genès tardif «1, 2, 3»	T1+	12,2**	7,6 ^a , 7,6 ^a , 6,8 ^b , 7,7 ^{ab}			2,0ns	2,4ns
Saint-Genès tardif «7, 8, 9»	T1+	6,9**	6,6 ^b , 7,1 ^a , 6,4 ^b , 6,6 ^b			1,2ns	0,6ns

Les valeurs situées sur une même ligne et suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes.

Tableau VII. Phyllochrones thermiques et photothermiques moyens des plantes de type T1+ entre situations culturales pour un même semis clair. Les valeurs d'une même colonne suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes.

	Conditions BN		Conditions BO	
	temps thermique	temps photo-thermique	temps thermique	temps photo-thermique
Valeur du F	8,8**	28,6**	22,1**	53,1**
Malintrat	63 ^b	41 ^a	65 ^a	42 ^a
St-Genès normal	61 ^a	43 ^b	63 ^a	44 ^b
Landeyrat	64 ^{bc}	46 ^c	64 ^a	46 ^{bc}
St-Genès tardif «1, 2, 3»	65 ^{bc}	47 ^c	65 ^a	46 ^c
St-Genès tardif «7, 8, 9»	67 ^c	48 ^c	72 ^b	52 ^d

Remarque : La méthode de comparaison de moyennes (T corrigé) tient compte de différences éventuelles de variance; celles-ci peuvent entraîner un classement différent pour 2 moyennes numériquement égales.

permet de bien distinguer Malintrat, Saint-Genès normal, et l'ensemble des situations levées fin mai, Landeyrat et les semis tardifs de Saint-Genès. L'effet du facteur «situation culturale» est renforcé en l'absence de fumure azotée («F»

plus élevé), à cause de l'apparition d'un fort écart entre les 2 situations de Saint-Genès tardif.

La part climatique de l'effet «situation culturale» peut être précisée en corrélant les phyllochrones obtenus en BN à des facteurs réputés déterminants par la littérature. Il s'agit de conditions au début de la végétation : la vitesse de variation de la longueur du jour à la levée (Baker *et al*, 1980; Kirby *et al*, 1982, 1985; Ellis et Russell, 1984) ou bien le rapport «température moyenne/durée du jour» (Cao et Moss, 1989). Leurs valeurs pour nos différentes situations culturales figurent au tableau VIII. Le critère de Cao et Moss (1989) a été calculé en partant de la levée de 2 façons : sur un mois, comme indiqué – sans justifications particulières – dans l'article, et sur 70–80 degrés jours, durée couvrant le déploiement complet de la 1^{re} feuille et représentant des conditions plus franchement initiales. Le phyllochrone thermique ne s'ajuste linéairement qu'au critère de Cao et Moss (1989) calculé sur un mois; la régression est $Y = 53,7^{**} + 15,2 X^*$ ($r^2 = 89\%^*$, $n = 5$). Le phyllochrone photothermique se révèle fortement lié à la variation initiale de la photopériode (fig 3).

DISCUSSION

Différences intrapeuplement et effets des traitements intrasituation

Nous retrouvons pour l'orge et dans une large gamme de milieux les différences de vitesse

Tableau VIII. Valeurs enregistrées sur notre dispositif à partir de la levée pour des variables climatiques réputées explicatives de différences de phyllochrone (voir texte).

	Malintrat normal	Saint-Genès	Landeyrat	Saint-Genès tardif	
				«1, 2, 3»	«7, 8, 9»
Variation quotidienne de la longueur du jour ¹	+ 5,5	+ 4	+ 3	+ 2,5	+ 2,5
Rapport de la température moyenne quotidienne à la longueur du jour ²					
sur 1 mois	0,6	0,5	0,7	0,8	0,8
sur 70–80 dj	0,5	0,5	0,5	0,8	0,9

¹ Calculée en centièmes d'heure par jour sur une décade. ² Critère de Cao et Moss (1989). Le nombre de jours pris en compte pour faire les 70 à 80 dj dans les 5 situations culturales est respectivement : 12, 11, 9, 6, 5.

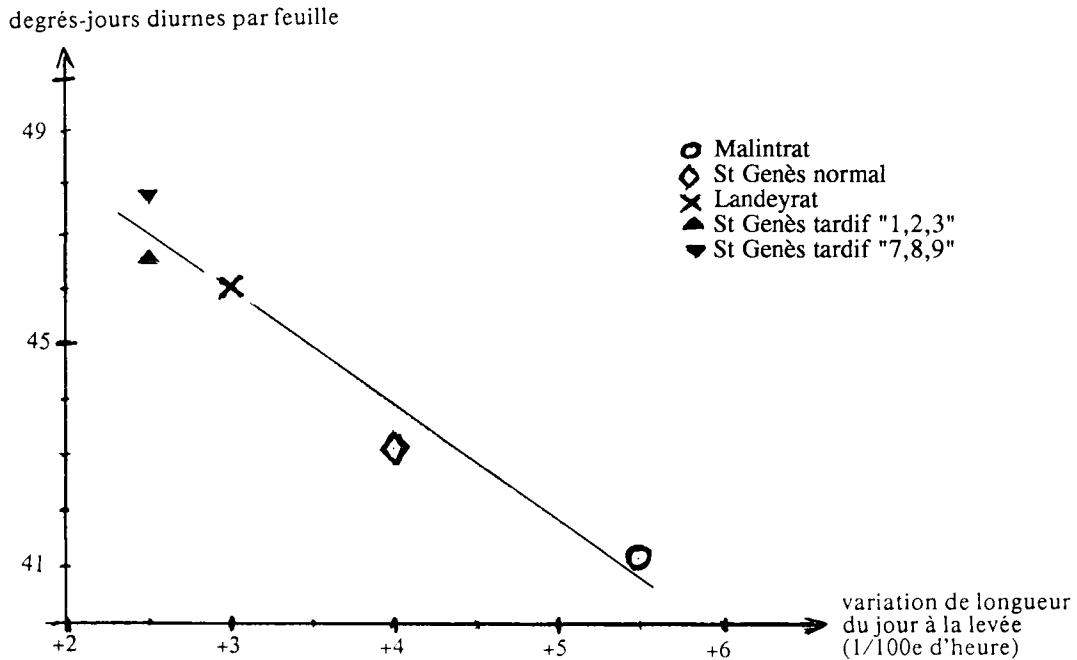


Fig 3. Phyllochrones photothermiques des plantes de type T1+ en conditions BN, rapportés à la variation initiale de la longueur du jour. La droite de régression a pour équation : $y = 52,2^{**} - 2,07^{**} x$ ($r^2 = 95\%^{**}$). **: significatif à 1%.

d'émission des feuilles observées entre types de tallage sur blé d'hiver dans le Bassin parisien (Masle-Meynard et Sébillotte, 1981a), même s'il subsiste une variabilité résiduelle non négligeable (tableau V). Le sens des différences significatives est le même quelles que soient les conditions et identique à celui constaté par les auteurs cités.

Le ralentissement de l'émission des feuilles par un manque d'azote ou par un semis dru (tableau VI) est généralement significatif malgré des fournitures d'azote probablement moins contrastées que celles obtenues par l'utilisation de solutions carencées (Dale et Wilson, 1978; Natr et Apel, 1983) et une gamme de densités plus réduite que celle de Kirby et Faris (1970). Les effets obtenus sont conformes aux constatations des auteurs cités. La différence d'écart BO-BN entre les 2 situations de Saint-Genès tardif suggère que, dans nos conditions, la compacité agit surtout en réduisant l'accès des racines à l'azote fourni par le sol. Par contre, l'effet densité ne peut se ramener à une simple concurrence entre plantes pour l'azote : les niveaux de nutrition (tableau III) ne diffèrent pas entre BN et FN dans les 3 situations où ces traitements présentent une différence significative de vitesse d'émission (tableau VI). Une concurrence pour la lumière ne peut être exclue, mais elle devrait

être modeste là où le couvert n'est qu'incomplètement fermé, c'est-à-dire en montagne.

L'absence d'effet significatif des conditions culturales sur l'émission des feuilles des céréales, généralement admise (par exemple par Kirby *et al*, 1985) sur la base de travaux sur blé d'hiver (Masle-Meynard et Sébillotte, 1981a), ne vaut pas pour l'orge de printemps. Les différences observables entre nos cultures d'altitude (fig 2) sont sans doute particulièrement marquées car elles cumulent des écarts significatifs entre plantes de même type et des changements de fréquence des types de tallage qui vont dans le même sens.

Effets climatiques entre situations culturales

Le raccourcissement du phyllochrone obtenu en retardant le semis d'une orge de printemps (Kirby *et al*, 1985) ne s'observe plus pour nos semis nettement postérieurs à l'équinoxe (tableau VII). Les résultats de Wright et Hugues (1987) révèlent le même phénomène. D'un autre côté, les différences de phyllochrone exprimé en temps photothermique sont inattendues après les conclusions de Masle *et al* (1989). Il n'y a ce-

pendant pas contradiction avec ces auteurs : nos dates de semis correspondent à celles qui, dans leur étude, s'écartent de la représentation générale.

Dans l'état actuel des modèles utilisables, nos résultats nécessitent d'admettre l'effet de conditions initiales sur l'émission des feuilles. Le critère de Cao et Moss permet de conserver une simple expression thermique du temps, mais sa validité dépend du choix d'une période de conditionnement assez longue. En outre, il existe des différences de coefficients de régression selon le lot de données (15 sur nos résultats, 30 ou 60 chez les auteurs); elles plaident contre sa signification biologique. La liaison du phyllochrone photothermique à la variation initiale de la photopériode (fig 3) introduit une redondance, mais elle a le même sens que celles qu'observent Kirby *et al* (1982) et Ellis et Russell (1984) pour le phyllochrone thermique chez l'orge. Les critères disponibles dans la littérature ne constituent sans doute que des manières de quantifier une même condition climatique. En analyse de climats naturels, on tend d'ailleurs à les employer indifféremment (Cao et Moss, 1991).

Conditionnement initial ou modulation du phyllochrone par des facteurs contemporains ?

L'hypothèse d'un réglage précoce d'une horloge interne à chaque plante permet de concilier un allongement des organes très variable au cours du temps (Kirby, 1973; Kirby *et al*, 1982) avec la régularité du rythme de dégainage des feuilles successives et avec les différences de rythme entre milieux. Malvoisin (1984) a démontré l'existence d'un tel conditionnement initial en transférant en conditions contrôlées standard des plantes élevées en milieux naturels contrastés. Le conditionnement est acquis au plus tard lors du déroulement de la 5^e feuille. Il subsiste néanmoins toujours une certaine variabilité du rythme d'émission des feuilles sur une même tige (Hay et Kemp, 1990). Elle pourrait représenter une modulation par les variations de milieu contemporaines de l'émission de chaque feuille.

L'approche de Masle *et al* (1989) privilégie une modulation du phyllochrone par la longueur du jour contemporaine de l'apparition des feuilles. Nos résultats montrent que leur temps photothermique ne permet pas d'éviter dans tous les cas le recours au conditionnement des plantules par

le climat en début de végétation, conditionnement admis par la plupart des auteurs (Baker *et al*, 1980; Kirby *et al*, 1982; Ellis et Russell, 1984; Cao et Moss, 1991).

Par leurs effets sur la croissance, les facteurs nutritionnels et la concurrence semblent pouvoir moduler au cours du temps le rythme d'émission des feuilles. Sur les talles, très sensibles aux pénuries (Masle, 1985), ce rythme ralentit effectivement avant l'arrêt total de croissance qui précède la mort de la tige (Davidson et Chevalier, 1990). Il reste cependant régulier et parallèle à celui des talles survivantes jusqu'à l'approche immédiate de l'arrêt, malgré des différences sans cesse accrues en taille et en gains de poids (Masle-Meynard, 1981). Sauf quand la pénurie devient létale, le phyllochrone apparaît peu sensible à la nutrition contemporaine. Sur les brins maîtres, des différences peuvent tout se manifester au champ avec un écart de nutrition azotée de seulement 15–20% (fortes densités de Malintrat et basses densités à Saint-Genès normal, voir tableaux VI et III). Si l'on observe que les différences obtenues par Dale et Wilson (1978) et Natr et Apel (1983) entre solution complète et solution carencée l'ont été sur des plantules élevées dès le départ dans ces conditions, on pourrait rendre compte de ces comportements apparemment contradictoires en admettant un conditionnement des plantules par le niveau de la ressource en début de végétation.

Chez Kirby et Faris (1970), l'effet densité est observable dès le déroulement de la 4^e feuille à 1 600 pieds/m², mais avec une disposition très régulière du semis plaçant chaque plante à 2,5 cm de ses voisines. Des plantes à 4 feuilles étant en tout début de tallage (Masle-Meynard et Sébillotte, 1981b), une concurrence pour la lumière est alors peu probable. Nos fortes densités en lignes espacées réalisent une distance moyenne de 0,7–1,5 cm entre plantes sur la ligne, selon les situations. Plus qu'une concurrence nutritionnelle, on pourrait alors envisager un conditionnement initial par perception de la présence de plantes voisines : des réponses morphogénétiques très précoces à la qualité de la lumière réfléchie sont maintenant bien établies (Ballaré *et al*, 1987; Mancinelli, 1991).

CONCLUSION

Dans un peuplement donné d'orge de printemps, il existe des différences systématiques

de vitesse d'émission des feuilles du brin maître selon le type de tallage des plantes. Pour des plantes de même type, la fourniture d'azote et la densité du peuplement modifient ce rythme d'émission au champ. En altitude, les écarts entre cultures sont accrues par leurs différences de composition en types de tallage à émission lente ou rapide des feuilles.

Pour des plantes de même type et des conditions nutritionnelles semblables entre lieux et dates de semis, les phyllochrones ne peuvent s'expliquer que par des conditions climatiques initiales. Un conditionnement initial pourrait être aussi induit par des facteurs nutritionnels ou la concurrence.

REMERCIEMENTS

Je remercie P Pluchard et J Masle pour leurs critiques constructives et leurs suggestions lors de la mise au point de cet article.

RÉFÉRENCES

- Bachacou J, Masson JP, Millier C (1981) *Manuel de la programmation statistique Amance 81*. INRA, Champenoux
- Baker CK, Gallagher JN, Monteith JL (1980) Day-length change and leaf appearance in winter wheat. *Plant Cell Environ* 3, 285-287
- Baker JT, Pinter PJ, Reginato RJ, Kanemasu ET (1986) Effects of temperature on leaf appearance in spring and winter wheat cultivars. *Agron J* 78, 605-613
- Ballaré CL, Sanchez RA, Scopel AL, Casal JJ, Ghera CM (1987) Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant Cell Environ* 10, 551-557
- Boone MYL, Rickman RW, Whisler FD (1990) Leaf appearance rates of two winter wheat cultivars under high carbon dioxide conditions. *Agron J* 82, 718-724
- Cannell RQ (1969) The tillering pattern in barley varieties. 1. Production, survival and contribution to yield by component tillers. *J Agric Sci Camb* 72, 405-422
- Cao W, Moss DN (1989) Temperature and daylength interaction on phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci* 29, 1046-1048
- Cao W, Moss DN (1991) Phyllochron change in winter wheat with planting date and environmental changes. *Agron J* 83, 396-401
- Dale JE, Wilson RG (1978) A comparison of leaf and ear development in barley cultivars as affected by nitrogen supply. *J Agric Sci Camb* 90, 503-508
- Davidson DJ, Chevalier PM (1990) Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Sci* 30, 832-836
- Duru M, Langlet A (1988) Indice foliaire, structure du peuplement de tiges et biomasse des repousses d'une luzerne irriguée. *Agronomie* 8, 603-611
- Ellis RP, Russel G (1984) Plant development and grain yield in spring and winter barley. *J Agric Sci Camb* 102, 85-95
- Gallagher JN, Biscoe PV, Dennis-Jones R (1983) Environmental influences on the development, growth and yield of barley. In: *Barley, production and marketing* (GM Wright, RB Wynn-Williams, eds) Agron Soc New Zealand, 21-49
- Gosse G, Varlet-Grancher C, Bonhomme R, Chartier M, Allirand JM, Lemaire G (1986) Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6, 47-56
- Greenwood DJ, Neeteson JJ, Draycott A (1986) Quantitative relationships for the dependence of growth rate of arable crops on their nitrogen content, dry weight and aerial environment. *Plant Soil* 91, 281-301
- Haun JR (1973) Visual quantification of wheat development. *Agron J* 65, 116-119
- Hay RKM, Delécolle R (1989) The setting of rates of development of wheat plants at crop emergence: influence of the environment on rates of leaf appearance. *Ann Appl Biol* 115, 333-341
- Hay RKM, Kemp DR (1990) Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for the regulation of leaf development. *Plant Cell Environ* 13, 1005-1008
- Kirby EJM (1973) The control of leaf and ear size in barley. *J Exp Bot* 24, 567-578
- Kirby EJM, Faris DG (1970) Plant population induced growth correlations in the barley plant main shoot and possible hormonal mechanisms. *J Exp Bot* 21, 787-798
- Kirby EJM, Appleyard M, Fellowes G (1982) Effect of sowing date on the temperature response of leaf emergence and leaf size in barley. *Plant Cell Environ* 5, 477-484
- Kirby EJM, Appleyard M, Fellowes G (1985) Effect of sowing date and variety on main shoot leaf emergence and number of leaves of barley and wheat. *Agronomie* 5, 117-126
- Klepper B, Belford RK, Rickman RW (1984) Root and shoot development in winter wheat. *Agron J* 76, 117-112
- Kobold F (1974) Ertragsverhalten von Sommergerste und Winterweizen in Abhängigkeit von der Höhenlage. *Akad Landwirtschaftswiss. Berlin, Tagungsber* 127, 137-142
- Lafarge M (1991) Une démarche d'étude agronomique des climats naturels; le cas de différences d'altitude. *Agronomie* 11, 369-381

- Malvoisin P (1984) Organogénèse et croissance du maître brin du blé tendre (*Triticum aestivum*) du semis à la floraison. 1. Relations observées entre la croissance foliaire et la différenciation des ébauches foliaires ou florales. *Agronomie* 4, 557-564
- Mancinelli AL (1991) Phytochrome-mediated detection of changes in reflected light. *Plant Physiol* 95, 144-151
- Masle-Meynard J (1981) Élaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote. 1. Mise en évidence d'un stade critique pour la montée d'une talle. *Agronomie* 1, 623-632
- Masle-Meynard J (1982) Élaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote. 2. Modélisation du nombre d'épis. *Agronomie* 2, 17-24
- Masle J (1985) Competition among tillers in winter wheat: consequences for growth and development of the crop. In: *Wheat growth and modelling* (W Day, RK Atkin, eds) NATO ASI serie A, vol 86, Plenum Press, New York, 33-84
- Masle-Meynard J, Sébillotte M (1981a) Étude de l'hétérogénéité d'un peuplement de blé d'hiver. 1. Notion de structure du peuplement. *Agronomie* 1, 207-216
- Masle-Meynard J, Sébillotte M (1981b) Étude de l'hétérogénéité d'un peuplement de blé d'hiver. 2. Origine des différentes catégories d'individus du peuplement; éléments de description de sa structure. *Agronomie* 1, 217-224
- Masle J, Doussinault G, Farquhar GD, Sun B (1989) Foliar stage in wheat correlates better to photothermal time than to thermal time. *Plant Cell Environ* 12, 235-247
- Midmore DJ, Cartwright PM, Fischer RA (1984) Wheat in tropical environment. 2. Crop growth and grain yield. *Field Crops Res* 8, 207-227
- Natr L, Apel P (1983) The effect of phosphorus and nitrogen deficiency on growth of seedlings of spring barley in dependence of irradiance: growth analysis. *Biol Plant* 25, 425-432
- Ntonga J (1992) Déterminisme du nombre de grains par épi chez le blé d'hiver : influence des facteurs trophiques (C,N). Thèse Univ Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 122 p