

Production de masse, production de nombre et rendement

Pierre FRANQUIN
Chercheur ORSTOM,
S.S.C. 70-74 route d'Aulnay,
93140 BONDY

Résumé

A partir de l'hypothèse que la production de matière sèche est une fonction de l'intégrale des valeurs instantanées de l'évapotranspiration relative, ETR/ETP, l'auteur procède à une formulation du rendement susceptible de rendre compte des importances respectives de la production de nombre et de la production de masse des organes de la plante, compte tenu des effets des conditions énergétiques.

Mots-clés : Production de nombre - Production de masse - Matière sèche - Evapotranspiration relative - Température - Photopériode - Développement phasique - Rendement.

Abstract

MASS AND NUMBER PRODUCTION AND YIELD

Given the hypothesis that the production of dry matter depend upon the integral of the instantaneous values in relative evapotranspiration, ETR/ETP, the author tries to give a formulation of the yield which should evaluate the importance of the number production and the mass production of plant components, in addition to the energy conditions.

Key words : Number production - Mass production - Dry matter - Relative evapotranspiration - Temperature - Photoperiod - Phase development - Yield.

En dernière analyse, la productivité d'une plante ou le rendement d'une culture (productivité à l'unité de surface) est le produit du *nombre* d'organes utiles par leur *masse pondérale moyenne*. En régions de grande variabilité climatique, ces deux facteurs du produit peuvent n'être pas étroitement corrélés entre eux, non plus qu'avec la matière sèche totale.

Notre propos est de parvenir à une formulation du rendement susceptible de rendre compte des importances respectives de ces deux facteurs, en rapport avec les variations des conditions hydriques et des conditions énergétiques.

FONDEMENTS AGROPHYSIOLOGIQUES

L'accroissement de masse d'un organe, végétatif ou fructifère, résulte de la composition des processus de

multiplication cellulaire (mérésis) au niveau des méristèmes *secondaires* (méristèmes résiduels et assises génératrices) et de *grandissement* cellulaire (auxésis) par production protoplasmique mais surtout par accumulation de substances de réserve. La vitesse de ces phénomènes est fonction de celle de la photosynthèse, dont on sait qu'elle est en rapport très étroit, abstraction faite des conditions énergétiques, avec la satisfaction des besoins hydriques à tout instant, c'est-à-dire avec l'évapotranspiration relative instantanée ETR/ETP. Une *bonne figuration* de la production de masse des organes, qui est une expression de la croissance, est donnée par le poids ou les dimensions des feuilles ou des entrenœuds.

L'accroissement de nombre est affaire de développement car il ressortit à la différenciation. Il résulte du seul phénomène de *multiplication* cellulaire (mérésis) au niveau des méristèmes *primaires*, dans les apex des

tiges et des racines. Cette production de nombre est liée à la *durée* de certaines phases du développement. Sous un éclaircissement donné (en particulier à saturation de lumière), et pourvu que la production de matière sèche ne soit pas trop limitée par la consommation hydrique, un même nombre de jours, à température constante, sépare l'émission de deux nœuds ou feuilles successifs. Dans ces mêmes conditions, le nombre est donc fonction du temps et de la température, c'est-à-dire de la durée, mesurée en « somme de températures », de certaines phases du développement. Cette proposition reste vraie en température variable (REBISCHUNG 1962 ; FRANQUIN 1966 ; GALLAGHER 1979, etc.). Ainsi, plus est longue (jusqu'à une certaine limite), en raison d'un semis précoce, la durée de la phase *végétative* d'une plante photopériodique à floraison déterminée (graminée, colza, soja déterminé...), plus pourront être nombreux les points de fructification, sur l'inflorescence ou sur les rameaux, susceptibles de porter un fruit à maturité. Il en va de même concernant la durée de la phase *fructifère* d'une plante, photopériodique ou non, à floraison axillaire ou indéterminée (cotonnier, arachide, soja déterminé...).

En dépit de la séparation des territoires (méristèmes primaires ou méristèmes secondaires) et de la spécificité des phénomènes (simple méréisis ou méréisis + auxésis), mais en raison de l'identité des causes (importance de la production de la matière sèche, en rapport notamment avec ETR/ETP), il y a normalement étroite corrélation entre production de nombre et production de masse des organes, et c'est généralement le cas dans l'appareil végétatif. Mais quand les organes considérés appartiennent à l'appareil fructifère, dont la vulnérabilité est plus grande et dont les possibilités de récupération peuvent être nulles, différentes éventualités peuvent faire que nombre et masse moyenne soient mal corrélés entre eux, et le nombre avec la matière sèche totale :

— le nombre de nœuds de l'appareil fructifère, potentiellement déterminé par le nombre de nœuds de l'appareil végétatif (FRANQUIN 1966), ne se trouvera pas réalisé si une déficience hydrique, même de courte durée (quelques heures par jour durant un ou plusieurs jours) survient lors d'une phase critique : chez une céréale, dont le potentiel de grains est déterminé après l'émission de la dernière feuille, ce sera la phase de différenciation de l'épi ou de la panicule, durant la montaison ;

— tout nœud fructifère réalisé, que la plante soit à floraison terminale ou axillaire, ne portera pas sûrement un fruit, en raison notamment des accidents pouvant survenir lors des processus de floraison-fécondation-

nouaison ou, plus tard, du fait de pertes consécutives à un déséquilibre physiologique (cotonnier, arachide...), ces accidents étant généralement déterminés par une déficience hydrique (ETR/ETP) ou une insuffisance de rayonnement ou bien une température excessive, hormis les carences d'ordre minéral éventuelles ;

— en rapport avec la fin de la période physique de végétation, tout fruit accompli ne parviendra pas nécessairement à maturité, comme ce peut être le cas pour les gousses d'une légumineuse ou les capsules d'un cotonnier : ou bien la maturité sera réalisée, mais non sans carence de remplissage : c'est, par exemple, l'échouage des céréales ;

— enfin, jusqu'à un certain niveau spécifique d'activité photosynthétique (en rapport notamment avec ETR/ETP), niveau pour lequel la production de nombre cesserait brusquement, le nombre décroîtrait moins vite que le poids moyen, dans l'appareil végétatif du moins.

Il résulte de toutes ces éventualités, auxquelles s'ajoutent les risques liés au parasitisme, que le rendement en grain d'un maïs, par exemple, peut varier du simple au double par rapport au rendement en matière sèche totale, dont il représente normalement 40 à 45 % ; de même que, chez le cotonnier, une même production de nombre de capsules pourra présenter des poids significativement différents, et inversement.

En résumé, nombre et masse des organes dépendent des valeurs instantanées de ETR/ETP ; le nombre est en outre lié à la durée des phases du développement. Aussi, lorsque la culture déroule sans accident la totalité de son cycle de développement, qu'encadrent intégralement les limites de la période climatique de végétation, comme il est fréquent avec les cultivars non-photopériodiques de cycle court, nombre et poids moyen sont bien corrélés entre eux et avec la matière sèche totale. Mais ces deux composantes du rendement sont l'une et l'autre d'autant moins bien accordées entre elles et avec cette dernière que le cycle de développement, comme il est fréquent avec les cultivars photopériodiques, est moins bien ajusté à la durée et à la position de la période physique de végétation et que, par ailleurs, les accidents de végétation ont été nombreux et plus graves.

FORMULATION

Finalement, le rendement théorique, qu'il s'agisse de la matière sèche totale ou de celle de l'appareil fructifère (rendement en grain chez une céréale, par exemple), dont on verra plus loin comment distinctement ils peuvent se formuler, le rendement, abstraction

faite des conditions énergétiques, devrait être fonction de la durée, $t_2 - t_1 = n$ jours, du développement de la culture, ainsi que des valeurs instantanées de ETR/ETP, ce qui s'écrit :

$$R = f \left(\int_{t_1}^{t_2} \frac{ETR}{ETP} dt \right) \quad (1)$$

Cette relation peut s'écrire approximativement, en prenant pour intervalle de temps le jour :

$$R \simeq f \left(\sum_{i=1}^{i=n} \left(\frac{ETR}{ETP} \right)_i \right) \quad (2)$$

Ou, plus approximativement encore (la moyenne d'un rapport n'est pas strictement égale au rapport des moyennes) :

$$R \simeq f \left(n \cdot \frac{\overline{ETR}}{\overline{ETP}} \right) \quad (3)$$

La validation de cette relation présumée, ainsi que son explicitation au niveau de la fonction, sont possibles si on la rapproche de la relation empirique observée par de WIT (1958) pour la production de matière sèche :

$$Y = m \cdot \frac{T_c}{E_0} \quad (4)$$

où Y est le rendement, T_c la transpiration cumulée, E_0 l'évaporation moyenne de la surface d'eau libre d'un bac ; m est alors un paramètre caractéristique du cultivar pour les conditions autres que hydriques (énergétiques et nutritionnelles) de l'environnement, avec la dimension d'un poids/jour de matière sèche.

Cette expression (4) étant donnée pour n'être qu'approximative, on peut substituer respectivement à T_c et E_0 l'évapotranspiration réelle cumulée ETR_c et l'évapotranspiration potentielle moyenne \overline{ETP} :

$$Y \simeq m \cdot \frac{ETR_c}{\overline{ETP}} \quad (5)$$

Mais $ETR_c = n \cdot \overline{ETR}$, d'où :

$$Y \simeq mn \cdot \frac{\overline{ETR}}{\overline{ETP}} \quad (6)$$

Si alors on admet que (6) est identique à (3) et si l'on remonte en (1), on peut écrire :

$$R = m \cdot \int_{t_1}^{t_2} \frac{ETR}{ETP} dt = \int_{t_1}^{t_2} m \cdot \frac{ETR}{ETP} dt \quad (7)$$

où m représente une quantité de matière sèche produite par intervalle de temps dt.

La formulation initiale se trouvant validée et explicitée, revenons à :

$$R \simeq f \left(n \cdot \frac{\overline{ETR}}{\overline{ETP}} \right) \simeq Y \simeq mn \cdot \frac{\overline{ETR}}{\overline{ETP}} \quad (8)$$

Soit un cultivar donné, dans une année donnée, conditions pour lesquelles m et n sont fixés : raisonnant sur le produit mn comme le fait HANKS (1974) sur m, on peut dire que ce produit représente le rendement potentiel R_0 qui eût été atteint cette année-là pour $ETR = ETP$ (ce qui suppose qu'à tout instant $ETR = ETP$), d'où :

$$R/mn = R/R_0 = \frac{\overline{ETR}}{\overline{ETP}} \quad (9)$$

D'une année à l'autre, par contre, m et n vont varier parce que dépendant de la nutrition minérale, des conditions énergétiques et de la photopériode (si le cultivar est photopériodique) :

— m, taux journalier de production de la matière sèche, varie avec la radiation globale R_g (plus précisément avec la radiation photosynthétiquement active) et avec la température T, selon une relation : $m = a \cdot P(R_g, T)$ dans laquelle (P pour « photosynthèse ») la fonction de radiation $P(R_g)$ est une courbe de saturation et la fonction de température $P(T)$ une courbe à maximum. Ayant explicité m, on peut écrire le rendement comme suit :

$$R = a \cdot P(R_g, T) n \frac{\overline{ETR}}{\overline{ETP}} \quad (10)$$

Le coefficient a mesure les effets du sol en général, hormis caractéristiques hydriques qu'intègre ETR. En particulier, ce paramètre a devrait rendre compte des effets limitants relatifs aux éléments chimiques (N particulièrement). En régions tropicales, R_g et T varient très peu d'une année à l'autre (à moins que les saisons de culture soient significativement distinctes) : m ne peut donc guère changer qu'avec le paramètre a.

— n, nombre de jours du cycle de développement, se comporte différemment selon que le cultivar est ou n'est pas photopériodique. Dans ce dernier cas, à saturation de lumière (pour le développement), n ne dépend que de la température. La durée du cycle, mesurée en somme de températures ou en nombre équivalent d'entre-nœuds, est alors constante :

$$\Sigma(T_i - T_0) = K \simeq n(\bar{T}_i - T_0)$$

D'après cette relation, quand la température croît, le nombre de jours n disponible pour la production de

matière sèche décroît. Par contre, la vitesse de la photosynthèse nette augmente d'abord pour atteindre son maximum puis diminue : il y a une valeur de T pour laquelle le produit mn est *maximal*.

Soit maintenant un cultivar strictement photopériodique (présentant une héméropériode H_0 ou une nyctipériode N_0 critique). Pour une culture sous héméropériodes H_i (ou nyctipériodes N_i) inductives dès que passée la phase juvénile k_0 , le nombre de jours n à l'initiation de la floraison, à l'épiaison ou à la floraison (l'anthese, par ex., chez une céréale) est donnée par la relation simplifiée (FRANQUIN 1976) :

$$\Sigma(T_i - T_0) = k_0 + \frac{k}{1 - \frac{H_0}{\bar{H}_i}} \simeq n(\bar{T}_i - T_0)$$

où ($k_0 + k = K$
(k : durée du plastochrone mesurée en somme de températures.

On voit qu'ici n , le nombre de jours, dépend à la fois de la photopériode (surtout) et de la température. Il y a vraisemblablement plusieurs combinaisons de H_i et de T_i pour lesquelles le produit mn est maximal. Quand les héméropériodes ne sont pas inductives alors qu'est passée la phase juvénile, il se déroule une phase d'attente faite d'un certain nombre d'entrenœuds végétatifs et dont le nombre de jours équivalent s'ajoute à n . On conçoit que, chez une plante photopériodique, le nombre de jours du cycle puisse varier d'une année à l'autre avec la date du semis.

La situation reste mal connue concernant les cultivars photopériodiques non-stricts (sans photopériode critique, désignés comme étant « préférentiels »). Dans ce cas, ni la durée du cycle ni la date de floraison ne sont fixes. L'importance de la photopériode, relativement à la température, dans la détermination du nombre de jours, est plus ou moins atténuée.

En fait, les conditions hydriques (ETR/ETP) et les conditions énergétiques qui déterminent m et n varient au cours du développement, qu'il convient donc de considérer non pas globalement mais dans chacune de ses phases. Selon la phase, l'ordre d'importance des trois variables ETR/ETP, m et n de l'équation (8) sera différent.

Ainsi, chez une céréale, le nombre de talles et le nombre d'épillets sur chaque talle dépend de la durée (n jours), plus ou moins variable avec la photopériode et/ou la température, de la phase végétative ; les condi-

tions hydriques n'ont pas à être optimales (ETR = ETP), sauf peut-être pour le riz. A la fin de cette phase, le nombre *potentiel* de grains est fixé. Des conditions hydriques instantanées (ETR/ETP) et secondairement des conditions énergétiques (Rg et T, dont résulte m) de la phase suivante qui voit la différenciation des épillets, dépend le taux de ce potentiel de nombre qui sera réalisé à l'épiaison. Ce taux constitue un potentiel au second degré dont la réalisation est commandée à la fois par les conditions hydriques et les conditions énergétique de la phase de floraison-fécondation-nouaison, de durée peu variable. A l'issue de cette phase, le nombre *réel* de grains est définitif. Vient alors la phase de fructification-maturation, de durée variable avec les conditions énergétiques et les disponibilités hydriques qui déterminent le taux de remplissage des grains dont résulte leur masse moyenne : une insuffisance d'eau est cause d'échaudage et une température excessive est dépressive.

Ainsi, dans cet exemple relatif à la production de l'appareil fructifère, les phases présentent une certaine spécificité quant au nombre et à la masse. Il apparaît d'autre part que les phases ne procèdent pas de façon indépendante, ce qui se passe dans l'une compromettant de façon irréversible ce qui se passe dans les autres : il n'y a pas de rattrapage possible. Alors, selon JENSEN (1968), l'expression du rendement, en rapport avec les p phases du développement, doit s'écrire sous forme d'un *produit* de fonctions. On écrira donc comme suit la relation (8) :

$$R \simeq (m_1 n_1 (\overline{ETR/ETP})_1)^{k_1} (m_2 n_2 (\overline{ETR/ETP})_2)^{k_2}$$

$$a = p$$

$$= \Pi (m_a n_a (\overline{ETR/ETP})_a)^{k_a} \quad (11)$$

$$a = 1$$

Dans cette formulation, les coefficients k_a , en exposant, notent l'importance relative de la phase considérée dans le déterminisme du rendement.

Dans le cas d'une culture dont on utiliserait, non pas comme ci-dessus un produit de l'appareil fructifère mais un produit de l'appareil végétatif ou la production totale de matière sèche (canne à sucre, betterave, fourrage...), les phases se déroulent de façon relativement indépendante, la production de matière sèche dans l'une n'affectant que peu la production dans les autres : il y a possibilité de récupération. Alors l'expression du rendement en rapport avec les p phases du développement peut se mettre sous forme d'une *somme* de fonctions :

$$R \approx k_1 m_1 n_1 (\overline{ETR}/\overline{ETP})_1 + k_2 m_2 n_2 (\overline{ETR}/\overline{ETP})_2 + \dots$$

$$\begin{aligned} & a=p \\ & = \sum_{a=1}^{a=p} (k_a m_a n_a (\overline{ETR}/\overline{ETP})_a) \end{aligned} \quad (12)$$

Les coefficients k_a , ici encore, notent l'importance relative de chacune des p phases en question dans le déterminisme du rendement.

Supposons maintenant que l'on ait affaire à un cultivar non photopériodique ou à un cultivar photopériodique dont le semis se ferait approximativement toujours à la même date. Si les conditions énergétiques varient peu d'une année à l'autre et si la fertilité du sol reste stable, on pourra récrire comme suit, en rapport avec les p phases du développement, la relation (9) :

— Produit de l'appareil fructifère :

$$R/mn = R/R_0 \approx \prod_{a=1}^{a=p} (\overline{ETR}/\overline{ETP})_a^{k_a} \quad (13)$$

— Produit de l'appareil végétatif :

$$R/mn = R/R_0 \approx \sum_{a=1}^{a=p} k_a (\overline{ETR}/\overline{ETP})_a \quad (14)$$

Les coefficients k_a obtenus par calcul de régression linéaire (ajustement statistique), noteront l'importance relative des conditions hydriques à l'égard de chacune des phases. Dans une expérience sur sorgho rapportée aux trois phases suivantes : « levée-montaison », « montaison-stade laiteux », « stade laiteux-maturité », JENSEN et SLETTEN (1965) indiquent avoir obtenu, pour chaque phase respectivement, des exposants k_a égaux à 0,5 - 1,5 - 0,5.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'ORSTOM, le 23 juillet 80.

BIBLIOGRAPHIE

- WIT (C.T. de), 1958. — Transpiration and crop yields. Institute of Biological and Chemical Research on Field Crops and Herbage. Wageningen, the Netherlands, Verse-Lanbouwk, onder Z. n° 64. 6-S Gravenhage.
- FRANQUIN (P.), 1966. — Le développement chez des espèces cultivées de jour court. Equations et déterminisme climatique. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 2 : 73-90.
- FRANQUIN (P.), 1976. — Formulation des phénomènes apparents de photopériodisme en conditions naturelles. Des modèles progressifs. *Physiol. Vég.*, 14 (1) : 179-191.
- GALLAGHER (J.N.), 1979. — Fields studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *Jour. Exptl. Bot.*, 30 (117) : 625-636.
- HANKS (R. J.), 1974. - Model for predicting plant yield as influenced by water use. *Agron. Jour.* 66 (sept. -octob.) : 660-665.
- JENSEN (M.E), 1968. - Water consumption by agricultural plants. *In Water Deficits and Plant Growth*, vol. II, 1-22, Academic Press, N. Y and London.
- JENSEN (M.E.) and SLETTEN (W.H.), 1965. — Evapotranspiration and soil moisturefertilizer interrelations with irrigated grain sorghum in th Southern High Plains. *U.S. Dpt. Zgr. Conserv. Rest. Rept.*, 5, 27 p.
- REBISCHUNG (J.), 1962. — Etude sur la croissance et le développement du Dactyle (*Dactylis glomerata L.*) *Ann. Amel. Pl.*, 12 (3) : 175-196.