Ecophysiologie du sorgho

Rapport de campagne d'hivernage 2003

B. Clerget, M. Sidibe

Projet de recherche ICRISAT/CIRAD

[2005]

CIRAD

ICRISAT

Table des matières

Introduction *1*

Matériels et méthodes *2*

Résultats et discussions *5*

1. Considérations générales *5*

1.1. La pluviométrie 5

1.2. Données parcellaires 5

2. Phénologie et coordination du développement et de la croissance *7*

2.1. Les rythmes de développement et de croissance 7

2.2. La croissance en hauteur 11

2.3. La dynamique du tallage 13

3. Production et répartition de la biomasse *15*

3.1. Cinétique de production de la biomasse totale 15

3.2. Effet de la date de semis et de la densité sur les biomasses totale et de grain 17

3.3. Répartition de la biomasse entre organes 19

3.4. Répartition de la biomasse entre la tige principale et les talles 21

3.5. Cinétique de la croissance massique de la panicule 23

3.6. Effet de la date de semis et de la densité sur les cinétiques de croissance en masse 25

4. Les dimensions des organes *27*

4.1. Le limbe des feuilles 27

4.2. La longueur des gaines foliaires 31

4.3. La longueur des entre-nœuds 31

4.4. Les relations allométriques entre organes 33

4.5. L'architecture de la panicule 35

Conclusions *37*

Ecophysiologie du sorgho
Rapport de campagne d'hivernage 2003

B. Clerget, M. Sidibe
Bamako, Mali. Novembre 2005

Introduction

Ce projet d'étude de l'écophysiologie du sorgho, conjoint CIRAD et ICRISAT, a débuté en juin 2000. Il a pour objectifs **(1)** de quantifier et de modéliser les interactions du photopériodisme sur la croissance du sorgho en Afrique de l'Ouest en mettant particulièrement l'accent sur les sorghos locaux de race guinea, pour lesquels il n'a pas été publié de modèle opérationnel. **(2)** de proposer à l'aide de simulation un compromis architectural optimal pour une variété de sorgho améliorée et photosensible en fonction de la variabilité du climat par zone d'adaptation.
Ce projet s'inscrit dans une démarche large visant une meilleure utilisation de la biodiversité des sorghos locaux dans les processus régionaux d'intensification des cultures de céréale, en zone de production cotonnière en particulier. Il intéresse plusieurs équipes de sélection, d'agronomie, d'agro-météorologie et de technologie à l'IER (Mali), à l'ICRISAT, au CERAAS (Sénégal) et au CIRAD.

Cette quatrième campagne d'essais pluviaux a été semée à partir du 3 juin 2003. Elle s'est déroulée dans de bonnes conditions pluviométriques avec un cumul annuel de 1097 mm, un début de saison précoce autorisant le semis dès le 5 juin et une fin de saison tardive avec 2 pluies finales le 20 octobre et le 8 novembre. Préparée par B. Clerget, chercheur du CIRAD en charge de ce projet, elle a été très largement conduite et suivie par Mamourou Sidibé, technicien du programme, qui a aussi eu la charge de la saisie informatique de l'ensemble des données.

Un seul essai, comportant trois variétés, trois densités et deux dates de semis a été conduit au cours de cette campagne d'hivernage. Il avait pour objectif premier la mesure de la cinétique du développement et de la croissance de la panicule afin de compléter et confirmer les mesures réalisées au cours des saisons précédentes et il était la répétition d'un essai identique déjà conduit en 2002. Cet objectif comportait une série lourde de mesures destructives entre la date de l'initiation paniculaire et la maturité. Les conditions de l'essai et les résultats des observations sont consignés dans le présent rapport afin d'en conserver la mémoire, en l'absence d'analyses statistiques de ces résultats. Les données sur la production et la répartition de la biomasse ont été utilisées dans la thèse soutenue en juin 2004.

Matériels et méthodes

L'essai a été semé à la station de Samanko, Mali (12°32N, 8°04W). Un hectare de terrain a été labouré le 26 mai. Le 27 mai, 100 kg de plâtre + 100 kg de DAP + 100 kg de KCL ont été successivement épandus puis enfouis mécaniquement. Des billons distants de 0.75 m ont été tracés. Les semis manuels ont été effectué le 3 Juin et le 8 Juillet, à 10 grains/poquet. Les dates des principales opérations culturales sont reportées dans le tableau 1. La levée a toujours eu lieu 4 à 5 jours plus tard. Le démariage à 1 plant/poquet a été effectué 2 semaines après la levée. Les sarclages et les apports d'engrais étaient généralement combinés. Un mois après la levée on apportait 100 kg/ha d'urée + 100 kg/ha de DAP, puis 100 kg/ha d'urée après 2-3 semaines et de nouveau après 1 mois.

Tableau 1 : Dates des opérations culturales effectuées dans les essais

Labour	Engrais, billons	Semis	Levée	Démariage	Urée + DAP	Urée 2	Urée 3	Récolte
24-juin	25-juin	3-juin	8-juin	17-juin	24-juin	18-août	15-sept.	26-sept. au 31-oct.
24-juin	25-juin	8-juil.	12-juil.	22-juil.	13-août	15-sept.		12-nov. au 13-nov.

L'essai comportait les 3 variétés habituelles (CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174), 3 niveaux de densité : 33000, 67000 et 133000 plants/ha (0.75 x 0.40, 0.20 ou 0.10 m) et 2 dates de semis : 3 juin et 8 juillet. Le dispositif était un split-plot à 3 étages, date de semis/densité/variétés, et à 3 répétitions, soit 54 parcelles. Les parcelles élémentaires comportaient 14 lignes de 5 mètres.
Les dates des stades feuille-drapeau, floraison et maturité ont été enregistrées par parcelle comme la date à laquelle 50% des plantes d'une des lignes de la parcelle avaient atteint le stade concerné (feuille-drapeau déployée, floraison de la moitié de la panicule et point noir sur les grains de la base de la panicule qui sont les derniers à franchir ce stade).
La croissance phénologique a été mesurée chaque semaine sur 10 plantes par parcelle, repérées de 1 à 10, pour les mesures non-destructives et 1 plante par parcelle pour les mesures destructives. A partir de l'initiation paniculaire, des mesures de masse sèche par organe ont été effectuées sur des échantillons de 5 plantes adjacentes d'une même ligne par parcelle. La longueur et largeur du limbe et la longueur de la gaine de chacune des feuilles de la tige principale de ces 10 plantes ont été mesurées au champ, en plusieurs fois au cours de la saison en raison du renouvellement permanent des feuilles.

A la récolte, deux lignes sont échantillonnées dans chaque parcelle. Les nombres de plants et de panicules étaient comptés puis les masses fraîches tiges + feuilles et panicules étaient pesées. Un échantillon de 10 plantes successives d'une même ligne était préalablement isolé de l'une des deux lignes, traité comme précédemment, puis mis à sécher afin de déterminer les masses sèches de tige, feuille, axes de la panicule et grain et de mesurer les hauteurs d'entre-nœuds ainsi que le nombre de nœuds et de branches de la panicule.

Les données météorologiques étaient enregistrées automatiquement (Centrale Campbell 21X) au pas de temps horaire dans le parc météo de la station de Samanko, à 500 m de la parcelle.

L'ensemble des données a été traité à l'aide du logiciel SAS. En particulier de nombreuses régressions non-linéaires de la croissance sur le temps thermique ont été effectuées, sur la base du modèle bilinéaire suivant :

A = min(Somme_T,seuil1)

B = min (seuil2-seuil1, max(0,Somme_T - seuil1))

Observation = b0 + b1 * A + b2 * B

avec Somme_T : le temps thermique ; seuil1 et seuil2 : le temps thermique aux points d'inflexion du modèle ; b0, b1 et b2 les coefficients de la régression, estimés par itération.

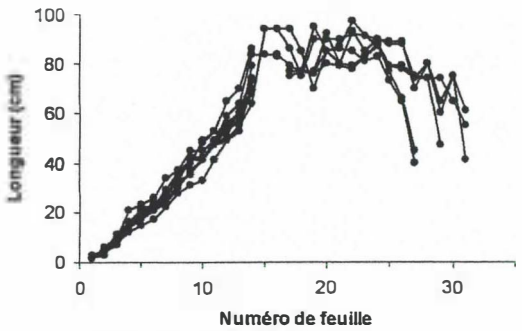

Fig. 1 : Données brutes de longueur des limbes des feuilles de 10 plantes d'une des parcelles de CSM 335 semée en juin à 33 000 pl/ha

Le calcul de la moyenne des mesures de longueur effectuées sur les plantes pose un problème en raison de la variabilité du nombre total de feuilles émises. Que ce soit pour les limbes et les gaines des feuilles ou les entre-nœuds, les derniers organes produits ont des dimensions très différentes de celles des organes précédents (Fig. 1). En conséquence, l'homogénéité suffisante des mesures autorise le calcul d'une moyenne des dimensions pour chaque phytomère à l'exception des derniers pour lesquels la variabilité du nombre total de phytomères induit une forte hétérogénéité des mesures, qui est artéfactuelle. Afin de remédier à cette situation, la numérotation des quatre dernières mesures de chaque organe pour chaque plante a été modifiée en affectant à la dernière mesure le numéro de la valeur arrondie de la moyenne par traitement du nombre total de feuilles apparues. Ce qui revient à déplacer vers la droite les 4 dernières mesures des plantes qui ont produit moins de feuille que la moyenne et vers la gauche dans le cas opposé, en supprimant alors les valeurs devenues redondantes.

La surface des feuilles a été estimée à partir de leur longueur et largeur au moyen du coefficient déterminé comme invariant au cours des années précédentes :

Surface = Longueur x Largeur x 0.7224

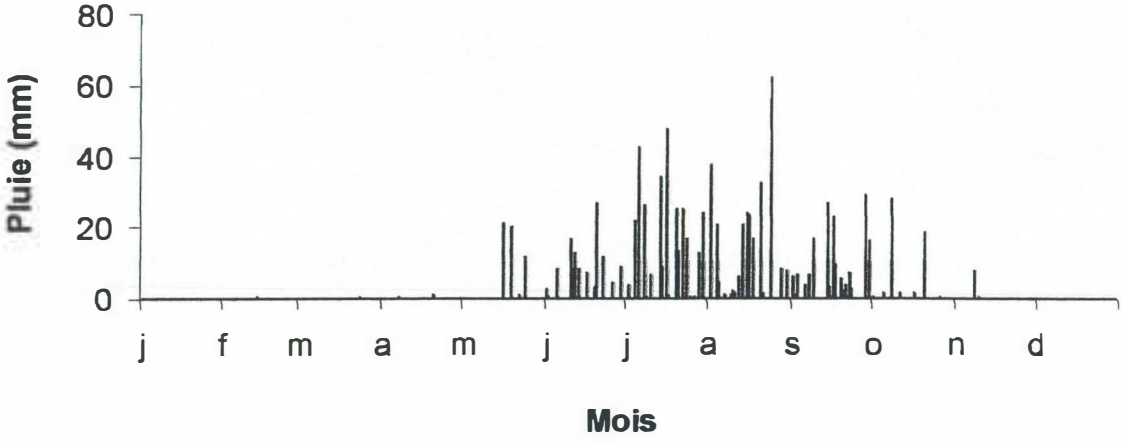

Fig. 2 : Pluies quotidiennes de l'année 2003 à la station de Samanko

Tableau 2 : Dates des évènements physiologiques et données de rendements à la récolte, à l'échelle de la parcelle

Variété	Date de semis	Densité (pl/ha)	Date des évènements				Récolte		
			Feuille-drapeau	Floraison	Maturité	Récolte	Biomasse aérienne ($t.ha^{-1}$)	Grain ($t.ha^{-1}$)	Indice de récolte (%)
CSM 335	3-juin	33 000	4-sept.	15-sept.	20-oct.	31-oct.	20.1	3.1	15
	3-juin	67 000	3-sept.	13-sept.	20-oct.	31-oct.	18.9	2.9	16
	3-juin	133 000	4-sept.	15-sept.	20-oct.	31-oct.	19.5	3.4	17
	8-juil.	33 000	16-sept.	3-oct.	31-oct.	12-nov.	6.9	1.1	15
	8-juil.	67 000	15-sept.	30-sept.	31-oct.	12-nov.	9.4	1.3	13
	8-juil.	133 000	16-sept.	3-oct.	1-nov.	12-nov.	10.7	1.8	17
Sariaso 10	3-juin	33 000	10-août	23-août	21-sept.	26-sept.	16.2	3.4	21
	3-juin	67 000	10-août	22-août	22-sept.	26-sept.	15.7	2.8	18
	3-juin	133 000	10-août	22-août	20-sept.	26-sept.	16.0	2.7	17
	8-juil.	33 000	10-sept.	22-sept.	22-oct.	12-nov.	9.5	2.2	22
	8-juil.	67 000	10-sept.	22-sept.	22-oct.	12-nov.	10.5	1.8	16
	8-juil.	133 000	9-sept.	21-sept.	21-oct.	12-nov.	14.1	3.1	22
IRAT 174	3-juin	33 000	27-août	9-sept.	8-oct.	16-oct.	12.6	1.6	12
	3-juin	67 000	27-août	8-sept.	7-oct.	20-oct.	12.4	1.2	10
	3-juin	133 000	27-août	8-sept.	7-oct.	20-oct.	13.7	1.5	11
	8-juil.	33 000	15-sept.	29-sept.	28-oct.	12-nov.	3.7	0.2	6
	8-juil.	67 000	14-sept.	27-sept.	26-oct.	12-nov.	5.0	0.3	7
	8-juil.	133 000	16-sept.	30-sept.	28-oct.	12-nov.	5.6	0.7	13

Résultats et discussions

1. Considérations générales

1.1. La pluviométrie

Les conditions pluviométriques à Samanko ont été exceptionnellement favorables en 2003, alliant un cumul de 1097 mm à une bonne répartition des précipitations durant une longue saison débutée le 5 juin et achevée le 20 octobre (Fig. 2). Et de plus, deux pluies de 20 mm au cours de la 2ème quinzaine du mois de mai ont permis la réalisation des opérations culturales.

1.2. Données parcellaires

Les observations phénologiques et les données de récolte sur 2 lignes, établies au niveau parcellaire sont reportées dans le tableau 2.

Pour les 3 variétés, les dates de déploiement de la feuille-drapeau et de la floraison ont été indépendantes de la densité mais variables avec la date de semis. L'écart de 35 jours entre les semis a engendré des écarts de 16, 30 et 20 jours de la date de floraison pour CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174, respectivement. Ces dates de semis sont donc trop tardives pour mettre en évidence la réaction photopériodique absolue de CSM 335 et IRAT 174. Elles correspondent en revanche aux bornes maxi et mini de la fenêtre de semis locale conditionnée par la date variable d'arrivée des premières pluies et donnent donc une bonne estimation de l'amplitude de la fenêtre de la date de floraison de ces variétés en fonction des dates possibles pour le semis.

Les écarts entre les dates de maturité engendrés par la date de semis ont été égaux à ceux de la floraison chez Sariaso 10 et IRAT 174, mais différents chez CSM 335. La période de remplissage du grain a été de 1 mois pour les 2 premières variétés contre 35 jours pour CSM 335 lors du semis de juin et 1 mois lors du semis de juillet.

Les données de production parcellaires ont été rapportées à l'hectare. Lors du semis de juin, CSM 335 a produit les plus importantes quantités de biomasse et de grain récoltées, de l'ordre de 20 et 3 tonnes/ha, sans influence de la densité. Lors du semis de juillet, les cycles végétatifs de CSM 335 et IRAT 174 ont été réduits de 3 et 2 semaines, respectivement, et la production de biomasse de ces variétés a été très inférieure à celle de juin. Le cycle végétatif de Sariaso 10 n'a été réduit que de 5 jours et la production de cette variété a aussi diminué par rapport à juin, mais dans une moindre proportion, de sorte qu'elle a produit les meilleurs rendements pour le semis de juillet: 14 t/ha de biomasse et 3 t/ha de grain. A l'inverse du mois de juin, la densité a eu un effet important sur les productions de masses en juillet, pour les 3 variétés.

Les indices de récolte ont toujours été faibles : inférieurs à 17 % pour CSM 335 et à 22% pour Sariaso 10.
Les productions de grain très faibles de IRAT 174 ne sont pas conformes aux résultats des années précédentes. Elles ont résulté d'attaques importantes des grains par les punaises puis par les moisissures, favorisées par la prolongation de la saison des pluies jusqu'à la fin octobre.

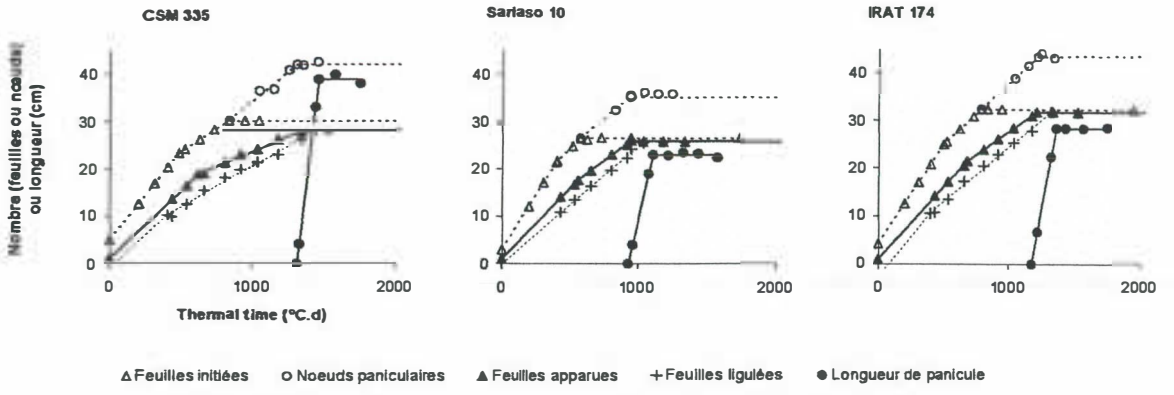

Fig. 3 : Cinétiques du développement et de la croissance en longueur de la panicule des 3 variétés en fonction pour le semis du 4 juin, à la densité de 67 000 plants/ha.

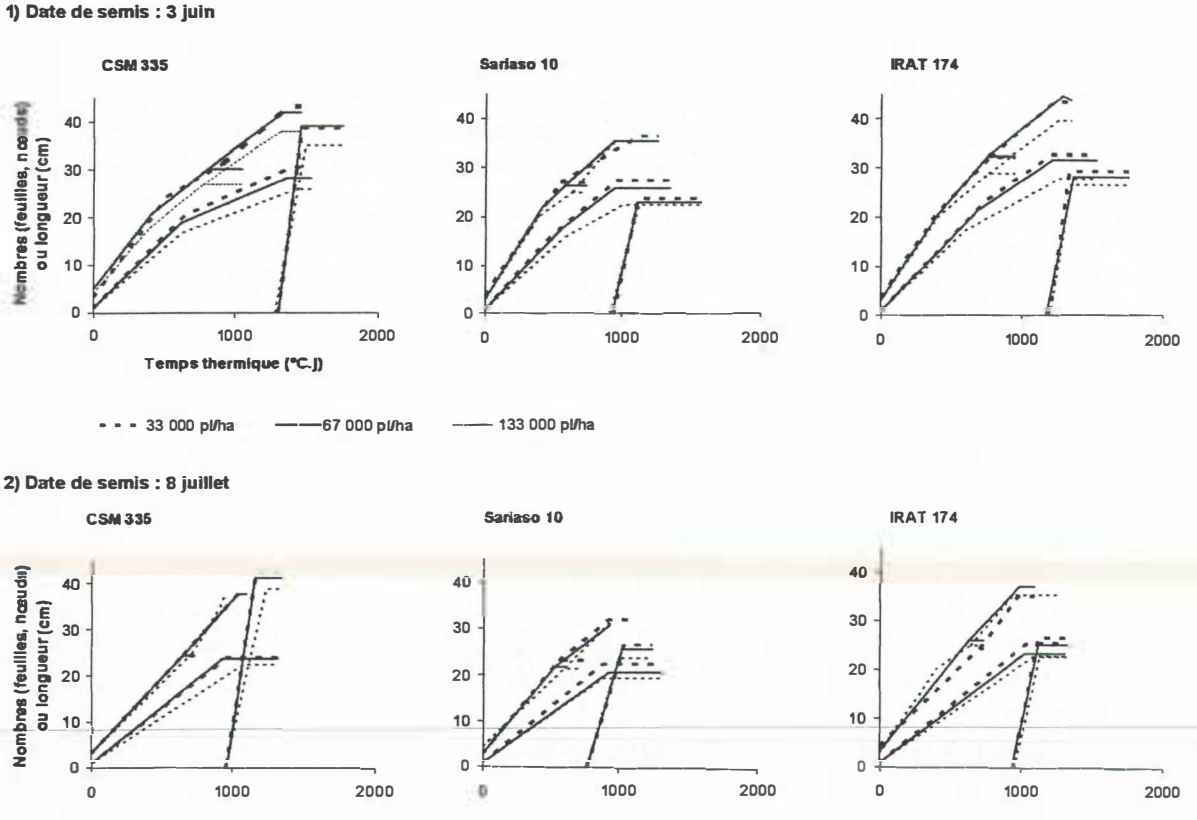

Fig. 4 : Cinétiques du développement des 3 variétés en fonction de la date de semis et de la densité, sur le modèle de la Fig. 3. De gauche à droite, les courbes représentent l'initiation des organes (feuilles puis nœuds paniculaires), l'apparition des feuilles dans le cornet et la croissance en longueur de la panicule.

2. Phénologie et coordination du développement et de la croissance

2.1. Les rythmes de développement et de croissance

Ainsi que les années précédentes, les rythmes d'initiation, d'apparition, de ligulation et de sénescence des feuilles ont été suivis, mais une nouvelle variable a été ajoutée. Il s'agit du rythme de production des nœuds de la panicule. L'axe de la panicule est en effet constitué de 10 à 15 nœuds, suivant la variété et la date de semis, portant chacun de 5 à 10 branches paniculaires, elles-mêmes ramifiées en éléments de troisième niveau qui portent les épillets. Après l'initiation florale, le bourgeon apical cesse de produire des feuilles pour produire des nœuds paniculaires à partir desquels les branches paniculaires émergent très rapidement. Il est aisé de compter sous la loupe binoculaire le nombre de couronnes de branches paniculaires déjà formées sur la panicule. Le nombre de nœuds paniculaires déjà produit a été additionné aux nombres de feuilles initiées précédemment, afin de visualiser et comparer les cinétiques apicales tout au long du cycle de développement (Fig. 3).

L'essai de 2003 confirme les observations antérieures :

- Lors du semis effectué au début du mois de juin, la cinétique de développement des 3 variétés a été bilinéaire : peu après l'initiation de la 20ème feuille les rythmes de développement ont ralenti très fortement et simultanément (Fig. 3 et 4). En revanche ces cinétiques sont restées stables lors du semis de début juillet, pour les 3 variétés.
- L'augmentation de la densité a provoqué un ralentissement de la vitesse d'apparition des feuilles aux deux dates de semis, tandis que les dates de la mise à fleur sont restées invariantes (Fig. 4). Ce ralentissement est surtout sensible après le point d'inflexion pour le semis de juin. Il semble qu'en ce qui concerne la cinétique de production des feuilles, l'augmentation de la densité a avancé la date du point d'inflexion plus qu'il n'a modifié les vitesses de production. Ainsi le point d'inflexion est passé de 529 à 400 °C.j avec l'augmentation de densité chez CSM 335 semé en juin. Il en est résulté une diminution de plusieurs unités du nombre de phytomères constituant les plantes cultivées à haute densité. Ce phénomène n'est pas sensible pour la densité de semis intermédiaire, de 67 000 plants/ha, mais il s'exprime très nettement pour la densité supérieure de 133 000 plants/ha.

Il met en évidence deux nouvelles relations :

- Le rythme de production des noeuds de la panicule a été égal à celui qu'avait le rythme de production des feuilles au moment de l'initiation florale, pour toutes les dates et densité de semis (Fig. 3 et 4).
- Le début de la croissance en longueur de la panicule, résultant de l'élongation des entre-nœuds qui la constitue, a été synchrone à la fois de l'apparition de la pointe de la feuille-drapeau dans le cornet et de la fin de la production des nœuds paniculaires. Cette croissance en longueur a été rapide et s'est achevée peu après l'apparition de la ligule de la feuille-drapeau. Le développement et la croissance de l'axe de la panicule apparaît donc séquentiel : le développement s'interrompt lorsque apparaît la feuille-drapeau pour laisser place à une phase de croissance en longueur très rapide qui concerne simultanément la gaine de la feuille-drapeau et la panicule. Cette phase s'achève lorsque la panicule atteint sa longueur totale. Elle est alors encore insérée dans la gaine de la feuille-drapeau qui atteint une longueur très supérieure à celle des gaines des feuilles précédentes. L'épiaison débute à ce moment : la pointe de la panicule sort de la partie supérieure de la gaine de la feuille-drapeau, au dessous du collier qui reste fermé, poussée par le pédoncule dont la croissance en longueur démarre. Plus tard, lorsque la panicule est entièrement au dessus du collier de la feuille-drapeau, ce collier se referme autour du pédoncule qu'il enserre alors comme pour les entre-noeuds des étages inférieurs de la tige.

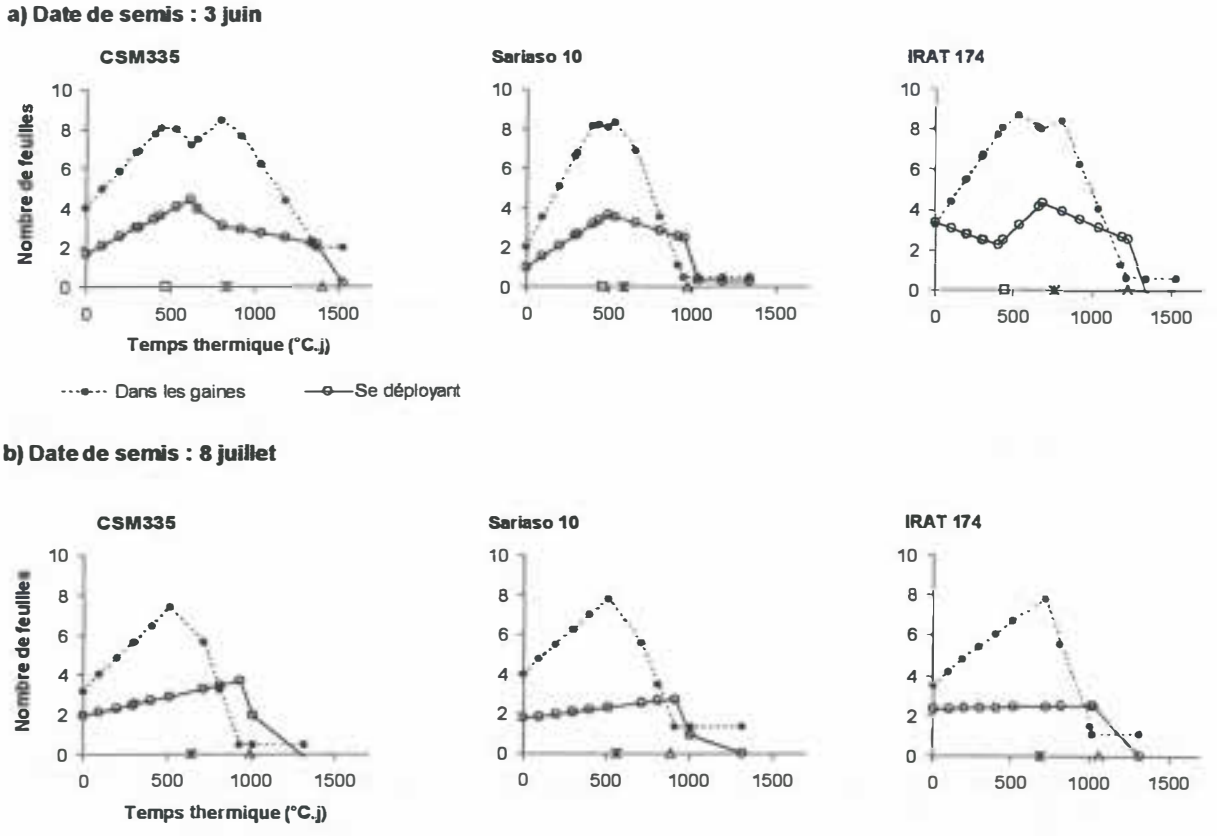

Fig. 5 : Evolution des nombres de feuilles en croissance dans les gaines et non encore apparues et en cours de déploiement. Les dates d'inflexion du rythme de développement (□), d'initiation paniculaire (✳) et de sortie de la feuille-drapeau (Δ) sont indiquées sur l'axe horizontal.

La conséquence de la différence entre les rythmes initiaux de production et d'apparition des feuilles puis de la modification de ces rythmes est que le nombre des feuilles en croissance à l'intérieur des gaines a été variable (Fig. 5). Pour le semis de juin et pour les 3 variétés, il a augmenté régulièrement entre la levée et le point d'inflexion d'un nombre voisin de 4 à un nombre compris entre 8 et 8,5. Ce nombre est resté voisin de 8 pendant la phase suivante, jusqu'à l'initiation paniculaire et l'arrêt de la production de feuilles. Il a ensuite décru régulièrement à mesure de l'apparition des feuilles jusqu'à s'annuler au moment de l'apparition de la feuille-drapeau, sauf chez la variété CSM 335. Chez cette variété il a été régulièrement constaté que le nombre de feuilles initiées avait été supérieur de une ou deux unités au nombre total de feuilles apparues. Une ou deux ébauches foliaires antérieures à la feuille-drapeau avortent donc pendant la croissance de la panicule, probablement pour des raisons mécaniques. En effet des limbes chiffonnés et écrasés par la panicule et sa gaine contre les gaines extérieures ont parfois été observés.
Pour le semis de juillet, l'évolution du nombre de feuilles enfermées dans les gaines a été similaire à celle du mois de juin, excepté le fait qu'en raison du déclenchement plus rapide de la mise à fleur, ce nombre est passé par un maximum compris entre 7 et 8 suivant les variétés, légèrement inférieur à celui du mois de juin, puis a décru immédiatement après avoir atteint ce maximum, sans marquer de pallier.

L'évolution du nombre des feuilles en cours de déploiement, qui constituent le cornet, a été nettement plus contrastée entre les 2 dates de semis. Lors du semis de juin, ce nombre de feuille a cru régulièrement pour les variétés CSM 335 et Sariaso 10 et brusquement pour la variété IRAT 174, jusqu'à atteindre un maximum compris entre 3,7 et 4,4 quelque temps après l'inflexion du rythme de production des feuilles. Ce maximum a été atteint au moment du point d'inflexion du rythme d'apparition des feuilles. Il a ensuite tendu lentement vers une valeur voisine de 2, pour s'annuler rapidement après l'apparition des deux dernières feuilles de la tige.
Lors du semis du mois de Juillet, en l'absence d'inflexion des cinétiques de développement, le nombre de feuilles du cornet a été plus stable, augmentant régulièrement d'une valeur initiale de 2 à une valeur finale de 3,7 et 2,7 pour CSM 335 et Sariaso 10, respectivement, et conservant une valeur moyenne de 2,4 pour IRAT 174.

Les feuilles du cornet sont aussi celles dont la gaine est en cours de croissance. On sait que pour chaque phytomère l'exertion de la ligule hors de la gaine de la feuille précédente est synchrone du démarrage de l'élongation de l'entre-nœud. La variabilité du nombre de gaines foliaires simultanément en croissance soulève par conséquent la question de la variabilité du nombre d'entre-nœuds simultanément en croissance. Cette question ne pourra être levée que par une étude qui permette de déterminer la date de la fin de l'élongation de chaque entre-nœud.

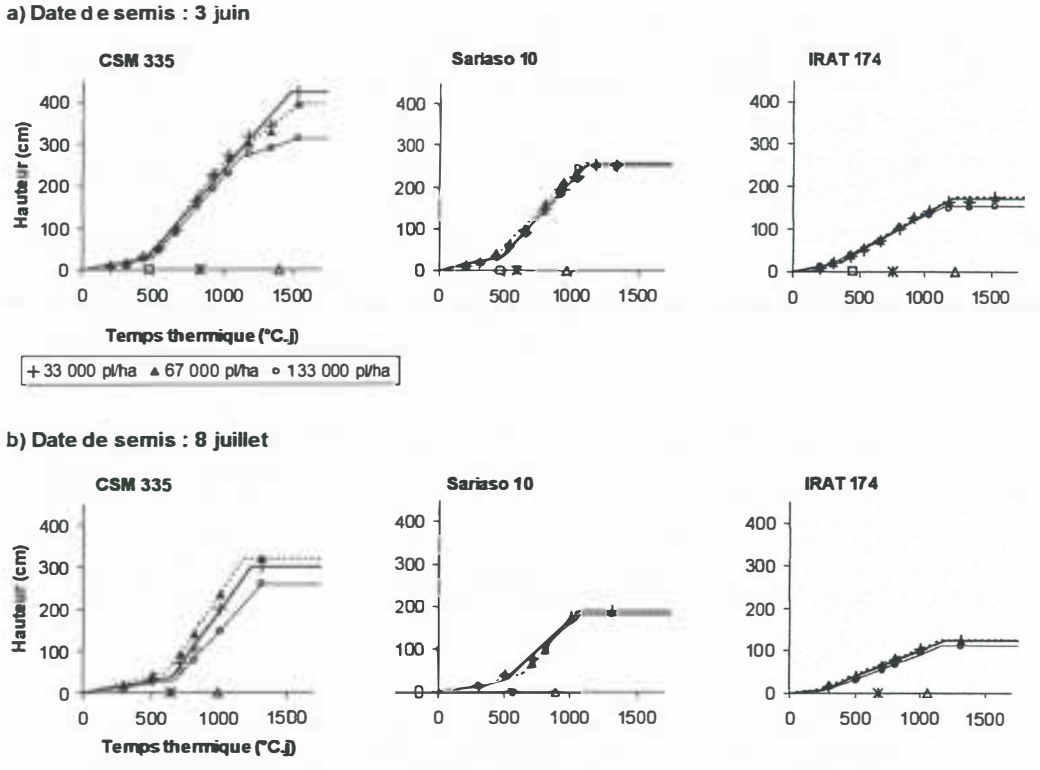

Fig. 6 : Croissance en hauteur des plantes en fonction de la date de semis et de la densité. Les dates d'inflexion du rythme de développement (□), d'initiation paniculaire (✳) et de sortie de la feuille-drapeau (Δ) sont indiquées sur l'axe horizontal.

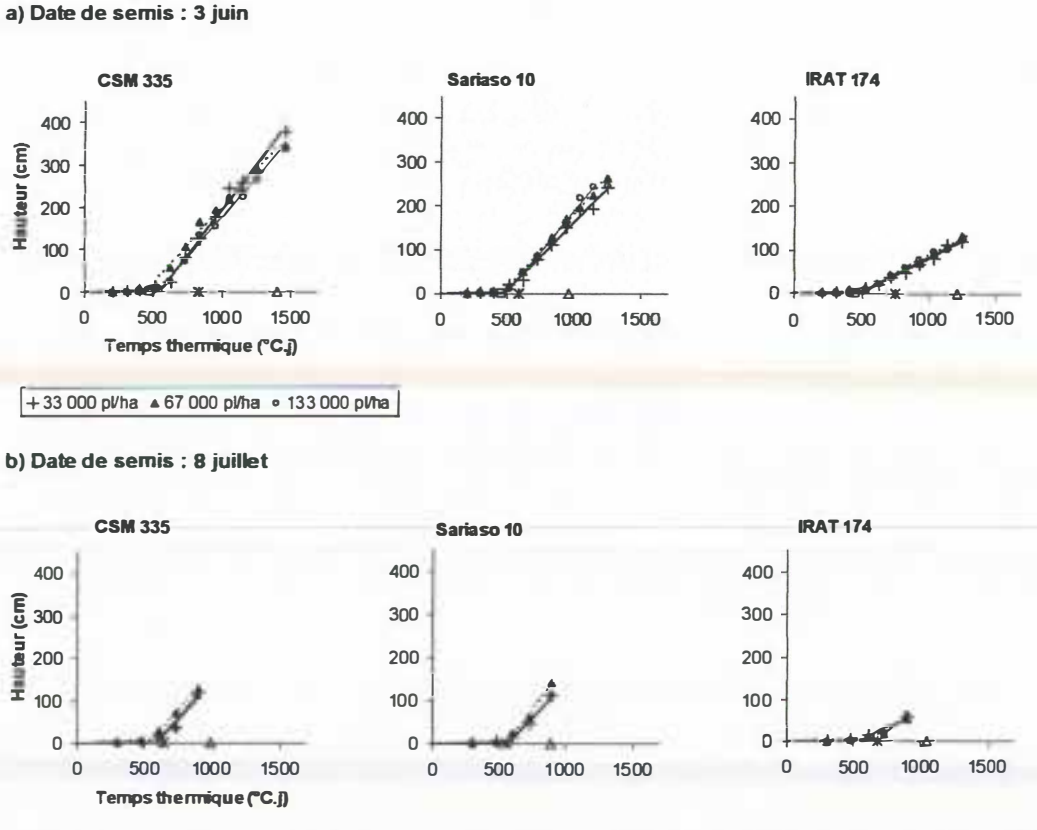

Fig. 7 : Croissance en hauteur des tiges en fonction de la date de semis et de la densité. Les dates d'inflexion du rythme de développement (□), d'initiation paniculaire (✳) et de sortie de la feuille-drapeau (Δ) sont indiquées sur l'axe horizontal.

2.2. La croissance en hauteur

La croissance en hauteur des plantes pendant la montaison (période de croissance en hauteur rapide due à l'allongement des entre-nœuds) a été clairement linéaire au cours du temps pour toutes les variétés et traitements, à l'exception de la variété CSM 335 semée au mois de juin (Fig. 6). Pour cette variété semée en juin, la croissance en hauteur a été bilinéaire pour les densités de 67 000 et 133 000 pl/ha, avec un ralentissement en fin de montaison. La densité de culture a eu peu d'effet sur la croissance en hauteur des plantes des variétés Sariaso 10 et IRAT 174 et des effets importants pour la variété CSM 335. Chez cette dernière les plantes cultivées à forte densité ont eu une croissance en hauteur plus lente et ont atteint une hauteur finale significativement moindre que les plantes cultivées à moindre densité. Ce résultat, opposé à l'idée courante d'étiolement provoqué par les hautes densités, est lié à la diminution du nombre de phytomères produits sous haute densité, mise en évidence au paragraphe précédent.

Pour CSM 335 et Sariaso 10, le début de la montaison est clairement synchrone de l'inflexion du rythme de production des feuilles pour le semis de juin et de l'initiation paniculaire pour le semis de juillet. Cette relation, non apparente sur la mesure de hauteur du cornet chez IRAT 174 en raison de sa petite taille, est confirmée pour les 3 variétés par les observations destructives faites sur la longueur de la tige (Fig. 7)

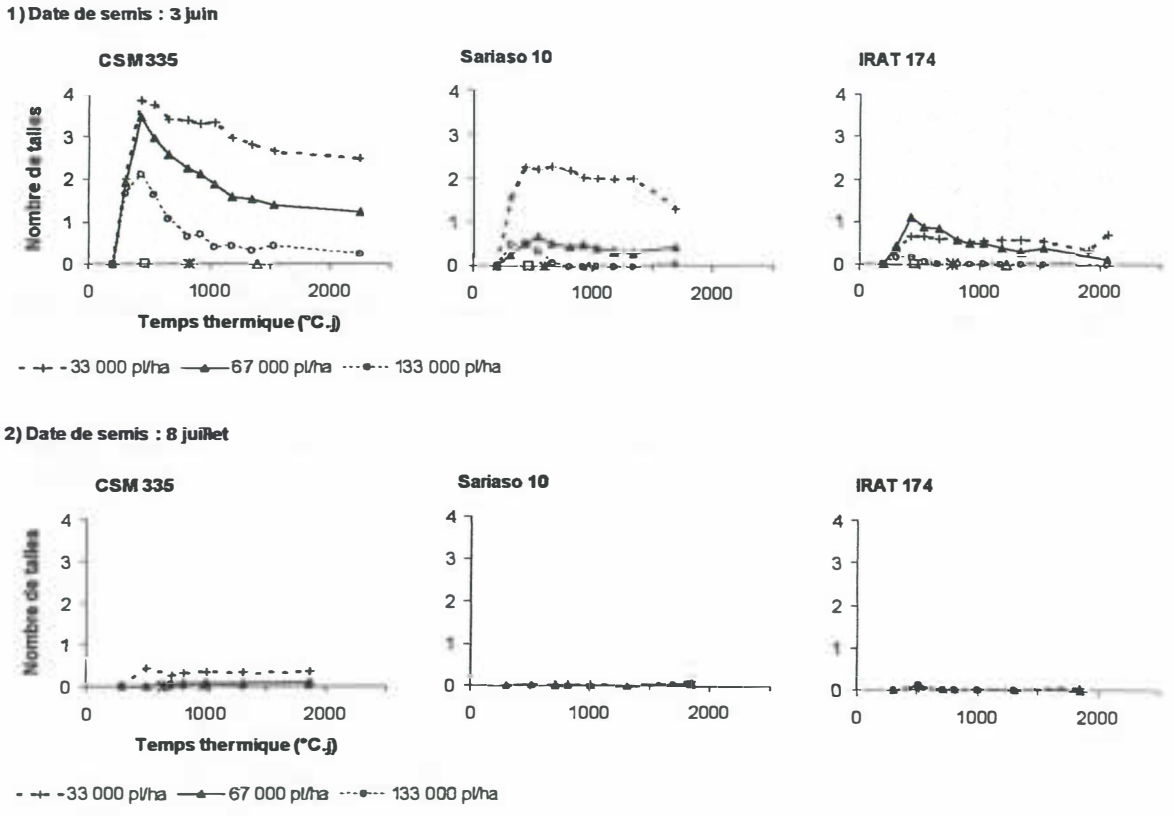

Fig. 8 : Evolution du tallage des 3 variétés en fonction de la date de semis et de la densité de culture. Les dates d'inflexion du rythme de développement (□), d'initiation paniculaire (✳) et de sortie de la feuille-drapeau (Δ) sont indiquées sur l'axe horizontal.

2.3. La dynamique du tallage

Les 3 variétés ont émis des talles lors du semis de juin, tandis que seules quelques plantes de CSM 335 ont émis une talle lors du semis de juillet (Fig. 8). Les conditions de croissance initiale pour ces deux dates de semis sont donc perçues très différemment par les plantes, alors que les données climatiques sont proches. Les rythmes de développement initiaux des plantes ont différents entre les deux dates, les plastochrones passant en moyenne de 27, 23 et 24 °C.j en juin à 30, 31 et 33 °C.j en juillet pour CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174, respectivement. Le facteur responsable de cette large différence entre juin et juillet réside probablement dans les conditions d'éclairement : les photopériodes sont identiques, les variations de photopériodes sont faibles, mais à partir de début juillet l'heure du coucher du soleil est avancée d'un jour au suivant.

Pour le semis de juin, les talles ont été émises pendant un cours intervalle de temps, commençant vers 250 °C.j, lorsque la 8ème feuille apparaît et s'achevant au moment de l'inflexion du rythme de production des feuilles, synchrone du début de la montaison.

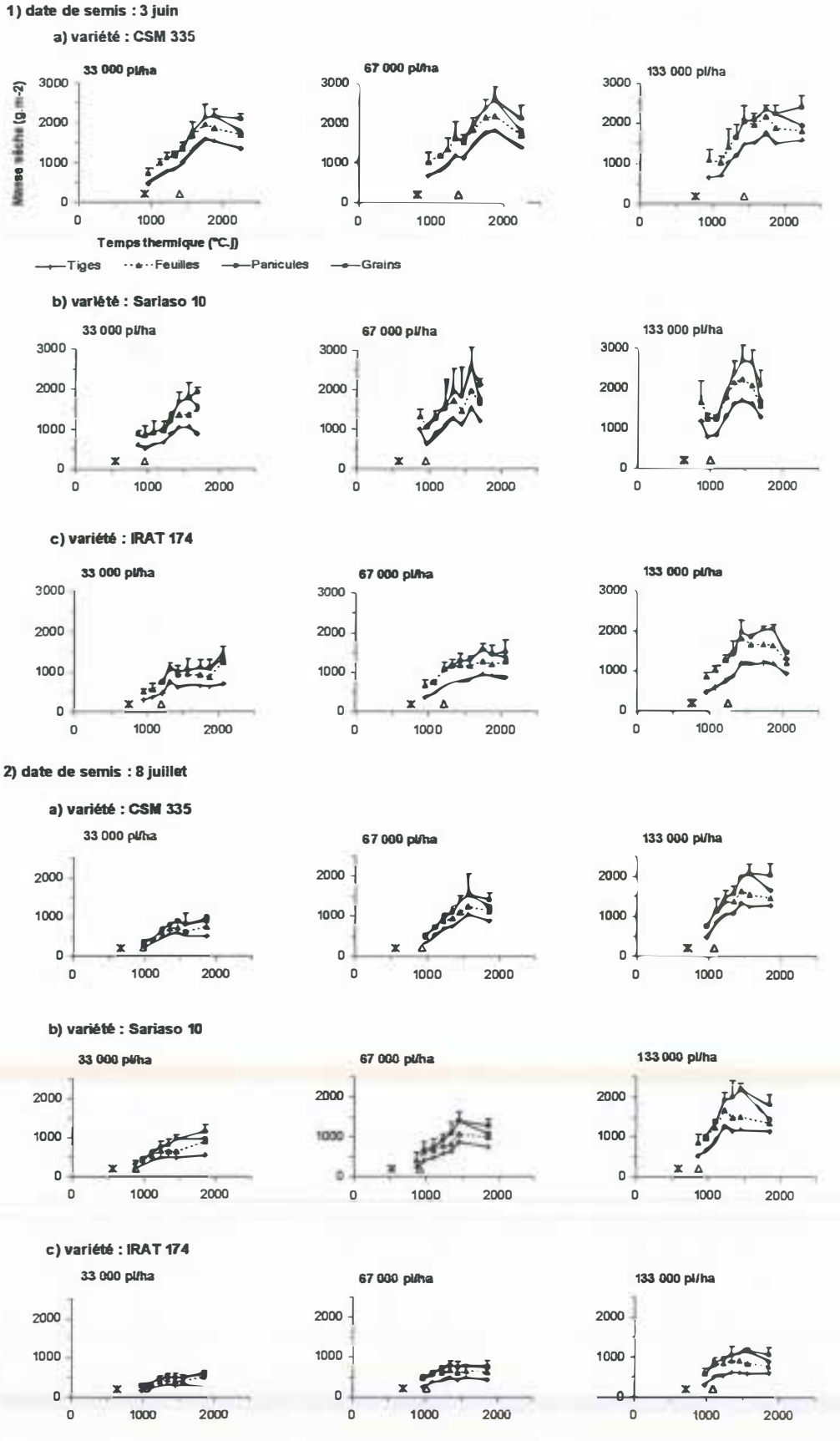

Fig. 9 : Croissance massique cumulée pour les 3 variétés en fonction de la date de semis et de la densité. Les dates d'initiation paniculaire (✳) et d'apparition de la feuille-drapeau (Δ) sont repérées sur les graphiques. Les barres indiquent l'écart-type de la moyenne de la masse aérienne totale par date d'observation.

3. Production et répartition de la biomasse

3.1. Cinétique de production de la biomasse totale

La biomasse a été mesurée par organe, chaque semaine entre l'initiation paniculaire et la maturité du grain. La dernière mesure, plus tardive, a été effectuée à la récolte, deux à trois semaines après la maturité. La biomasse totale a généralement été inférieure lors de la récolte à ce qu'elle était à la maturité, essentiellement en raison d'une masse de tiges moindre (Fig. 9). Cette perte de masse des tiges entre maturité et récolte ne peut être liée à une réallocation et elle est donc la conséquence d'une décomposition très rapide de la matière organique sénescente dans les conditions chaudes et humides de la fin de saison des pluies.

Les variétés CSM 335 et Sariaso 10 ont produit une biomasse aérienne maximale de 26 tonnes/ha en 127 et 107 jours respectivement lors du semis de juin contre 21 et 22 tonnes/ha en 117 et 110 jours pour le semis de juillet. La variété naine IRAT 174 a toujours produit une biomasse inférieure à celle des 2 premières variétés.

Pendant la phase observée, la croissance de biomasse totale a été linéaire avec le temps et très généralement dominée par l'acquisition de masse des tiges

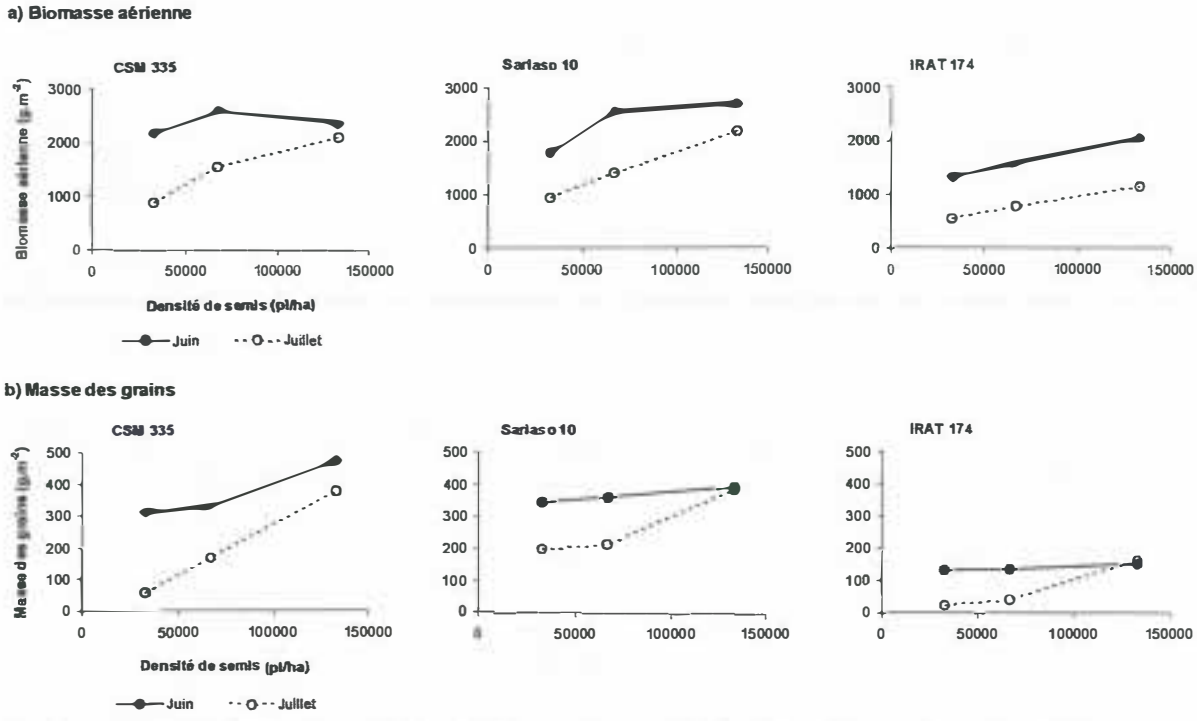

Fig. 10 : Productions de **a)** biomasse aérienne totale et **b)** masse de grains en fonction de la densité et de la date de semis.

3.2. Effet de la date de semis et de la densité sur les biomasses totale et de grain

Lors du semis de juin, les productions totales de biomasse des variétés CSM 335 et Sariaso 10 ont été égales aux densités moyenne et forte, et moindre à la densité inférieure. En revanche, pour IRAT 174 en juin et pour les 3 variétés lors du semis de juillet, la production totale de biomasse a été sensiblement proportionnelle à la densité (Fig. 10-a). Cela signifie que le tallage, significatif en juin chez CSM 335 et Sariaso 10, a compensé l'effet de la densité sur la production totale de biomasse entre les densités moyennes et élevées, mais n'a pas été suffisant pour assurer cette compensation à la densité la plus faible. En juillet, en l'absence de tallage, chaque plante s'est comportée comme une plante isolée et la biomasse totale est l'addition de la biomasse de plantes toutes identiques, sans interaction entre-elles à toutes les densités.

Ces effets du tallage ne s'appliquent pas pour le rendement en grains, comme le montre la Fig. 10-b. Pour la variété CSM 335, les meilleurs rendements en grain ont été obtenus à la plus forte densité aux deux dates de semis, alors que pour Sariaso 10 et IRAT 174 le rendement en grain a été quasi-indépendant de la densité pour le semis de juin et pour les densités inférieures lors du semis de juillet.

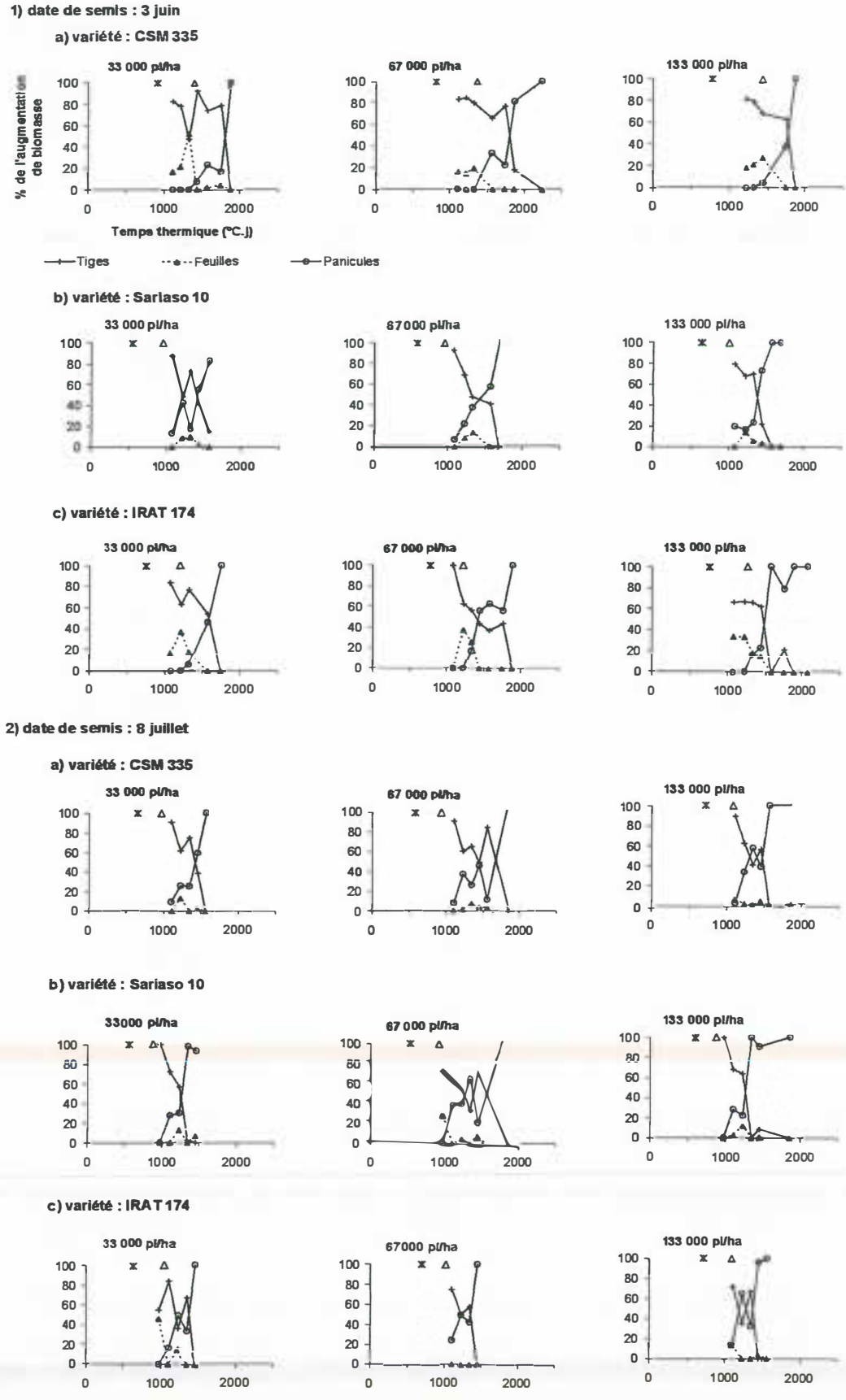

Fig. 11 : Répartition de l'augmentation de biomasse entre l'initiation paniculaire et la maturité pour les 3 variétés en fonction de la date de semis et de la densité. Les dates d'initiation paniculaire (✳) et d'apparition de la feuille-drapeau (Δ) sont repérées sur les graphiques.

3.3. Répartition de la biomasse entre organes

Les diagrammes de répartition de la biomasse généralement utilisés dans les modèles de croissance de plantes ont été tracés (Fig. 11). L'information est homogène, peu dépendante de la variété ou de la densité :

- Peu après l'apparition de la feuille-drapeau, la croissance massique des feuilles s'achève lorsque la feuille drapeau termine son déploiement.
- Au moment de l'apparition de la feuille-drapeau, les tiges utilisent de l'ordre de 85% de la biomasse accumulée, contre 15% pour les feuilles.
- A partir de l'apparition de la feuille-drapeau la part de la biomasse totale intégrée dans la panicule augmente régulièrement pour atteindre 100% à l'approche de la maturité du grain.

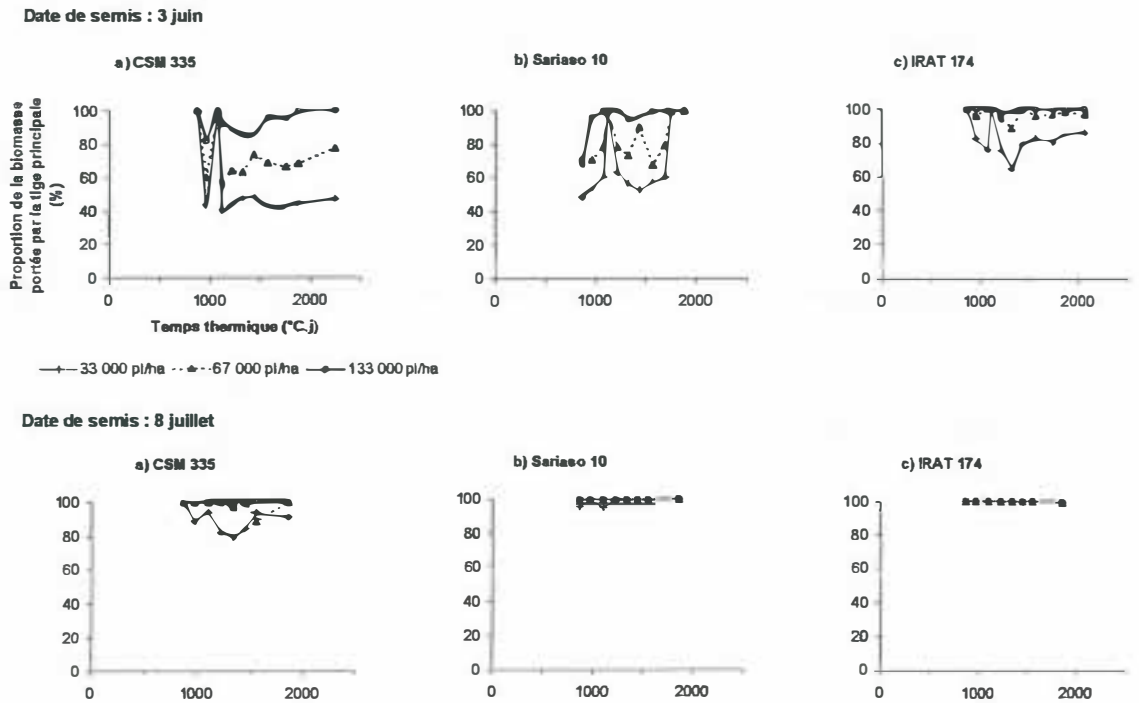

Fig. 12 : Evolution de la proportion de biomasse totale portée par la tige principale, le reste étant porté par les talles.

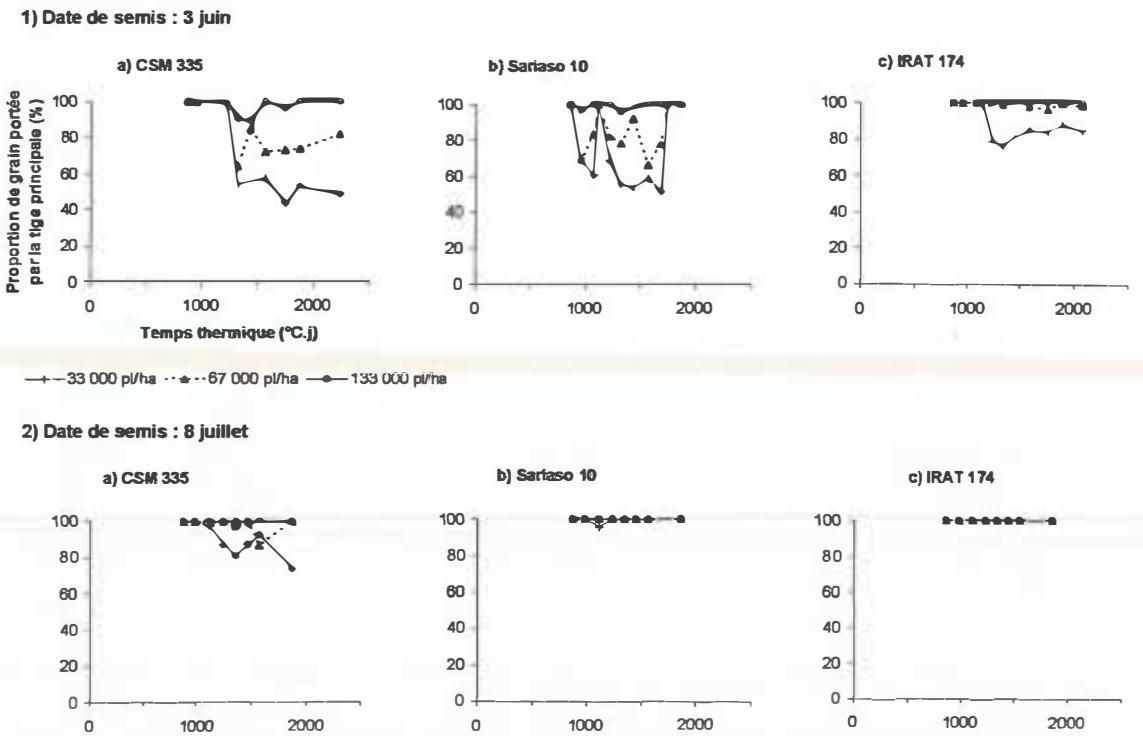

Fig. 13 : Evolution de la proportion de biomasse portée par la panicule de la tige principale, la part restante étant portée par les panicules des talles.

3.4. Répartition de la biomasse entre la tige principale et les talles

Les proportions de biomasse et de grain portées par la tige principale ont été calculées. Ces deux proportions sont proches pour une même combinaison de facteurs, indiquant un rapport stable entre le grain et la biomasse chez les tiges principales et les talles (Fig. 12 et 13).
Pour CSM 335 et Sariaso 10 semés en juin, la biomasse portée par la tige principale a été de 40 % à faible densité, 70% à moyenne densité et 95% à forte densité, contre 80% à faible densité chez IRAT 174 et 100% aux densités supérieures.
Pour le semis de juillet seul la variété CSM 335 a conservé un tallage significatif à faible densité et la part de biomasse porté par la tige principale a alors été de 80%.

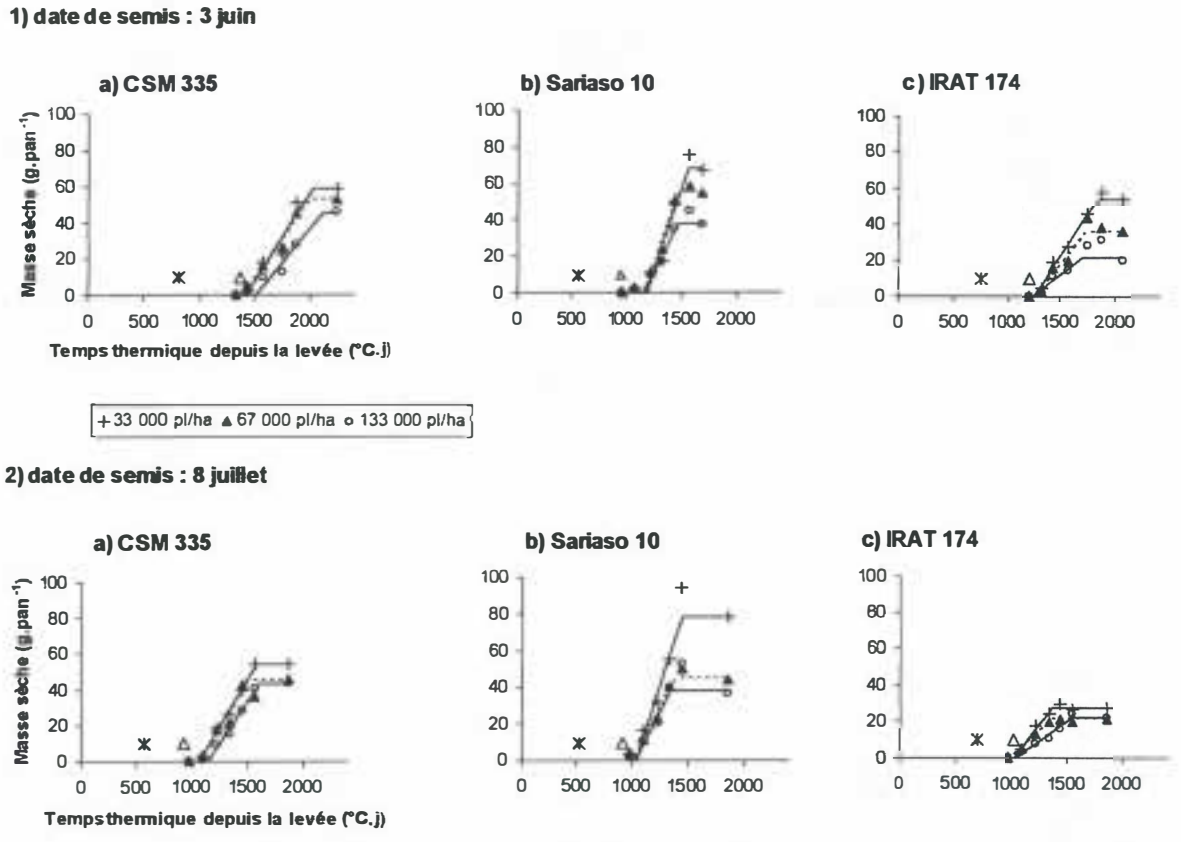

Fig. 14 : Croissance en masse de la panicule de la tige principale des 3 variétés en fonction de la date de semis et de la densité. Les dates d'initiation paniculaire (✳) et d'apparition de la feuille-drapeau (Δ) sont repérées sur les graphiques.

3.5. Cinétique de la croissance massique de la panicule

Le déclenchement de la croissance massique de la panicule, en lien avec celui de la croissance en longueur, a été synchrone de l'apparition de la pointe de la feuille-drapeau (Fig. 14). La cinétique de l'acquisition de masse a été alors proportionnelle au temps thermique, jusqu'à la maturité du grain.

La densité de semis a eu un effet net sur la masse finale des panicules qui a diminué avec l'accroissement de la densité. Cet effet a été en général plus marqué chez les variétés améliorées Sariaso 10 et IRAT 174 que pour l'écotype CSM 335. Cette situation explique pourquoi le rendement en grain a été quasi-indépendant de la densité chez Sariaso 10 et IRAT 174 : pour le semis de juin, la diminution de la masse de la panicule a été proportionnelle à la densité, conduisant à une récolte indépendante de la densité en l'absence de compensation par le tallage. En juillet les masses individuelles des panicules ont été égales pour les 2 densités les plus élevées, réintroduisant ainsi un effet de la densité sur le rendement en grain.

Les masses finales des panicules des tiges principales ont été du même ordre aux deux dates de semis chez CSM 335 et Sariaso 10 et très différentes chez IRAT 174. Chez CSM 335, les pentes de la croissance en masse de la panicule de la tige principale ont été supérieures lors du semis de juillet, tandis qu'elles ont été du même ordre pour Sariaso 10 et IRAT 174 aux deux dates de semis.

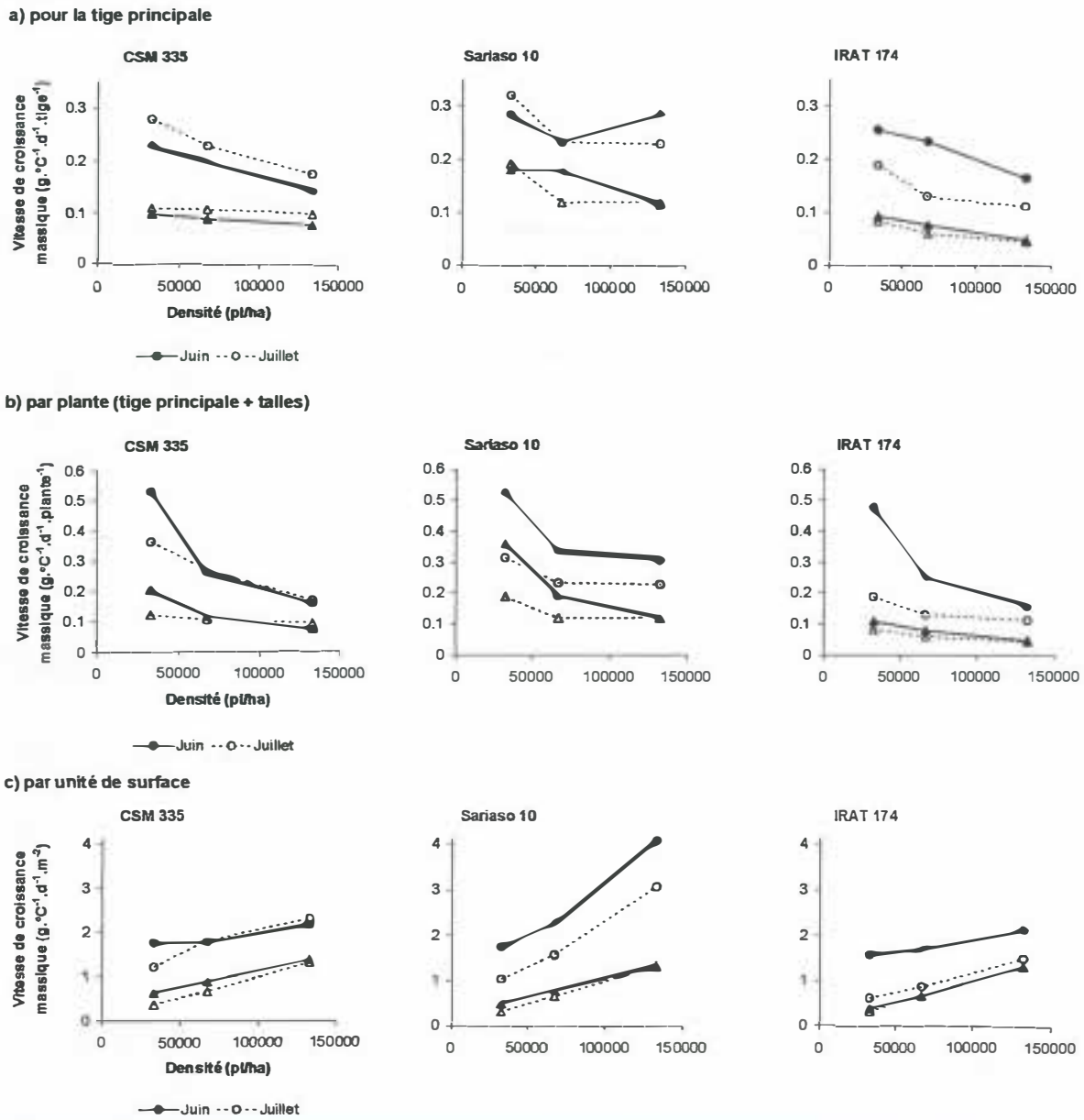

Fig. 15 : Vitesses des croissances massiques pendant la phase linéaire de la biomasse totale (Δ) et de la masse des panicules (O), en fonction de la date et de la densité de semis, **a)** de la tige principale, **b)** de la plante entière et **c)** par unité de surface.

3.6. Effet de la date de semis et de la densité sur les cinétiques de croissance en masse

Considérant la tige principale
En raison de leurs cinétiques linéaires (Fig. 9 et 14), les pentes des croissances massiques de la plante entière et de la panicule ont été déterminées par régression linéaire. Chez CSM 335 et IRAT 174 la vitesse de croissance de la biomasse aérienne de la tige principale a diminué proportionnellement à densité de semis, tandis qu'elle a été peu dépendante de la densité chez Sariaso 10 (Fig. 15.a). La vitesse de croissance de la masse de la panicule de la tige principale a été beaucoup plus rapide chez Sariaso 10 que pour les 2 autres variétés et plus sensible à la densité chez Sariaso 10 et IRAT 174 que chez CSM 335.
Enfin la croissance en biomasse de la tige principale et de sa panicule a été plus rapide lors du semis de juillet chez CSM 335 et au contraire plus lente chez IRAT 174. Cette observation est à rapprocher du fort ralentissement des rythmes de développement pendant la montaison chez CSM 335.

Considérant la plante entière
Les cinétiques de croissance en masse de la plante dépendent de celles de la tige principale mais aussi de celles des talles. A l'échelle de la plante, les vitesses de croissance de la masse totale et des panicules ont diminué de façon non linéaire avec l'augmentation de la densité (Fig. 15.b). Ces vitesses ont été nettement plus importantes à la plus faible densité par suite de la combinaison du tallage plus important et de la vitesse de croissance plus rapide de chaque tige à cette densité.

Considérant l'unité de surface
Lorsque les croissances sont rapportées à l'unité de surface (Fig. 15.C), on constate que :

1. A haute densité et aux deux dates de semis, la vitesse de croissance de la biomasse totale de Sariaso 10 a été bien supérieure à celle des 2 autres variétés. Ceci est lié à une durée de cycle moindre alors que la production de biomasse a été équivalente. Cela signifie que pendant la montaison les besoins quotidiens en eau et en minéraux d'une culture semée à une densité de 133 000 plants/ha avec la variété Sariaso 10 sont le double de ceux d'une culture semée avec CSM 335. Le ralentissement du développement pendant la montaison de CSM 335 a donc des conséquences agronomiques fondamentales : il autorise une production de masse identique dans des sols de fertilité bien inférieure.
2. En juillet, IRAT 174 a eu une croissance de biomasse totale très réduite par rapport à celle de juin et à celle des 2 autres variétés.
3. Rapportés à l'unité de surface, les vitesses de croissance des panicules ont été fonction de la densité mais peu dépendantes de la date de semis et de la variété. A l'exception du cas de IRAT 174 semé en juillet, elles ont toujours été très inférieures à la croissance de la biomasse totale de la plante : jusqu'à la maturité et alors que la croissance en hauteur a pris fin environ 200 °C.j après la sortie de la feuille-drapeau, l'essentiel de la biomasse a été dirigée vers les tiges (Fig. 9 et 11).

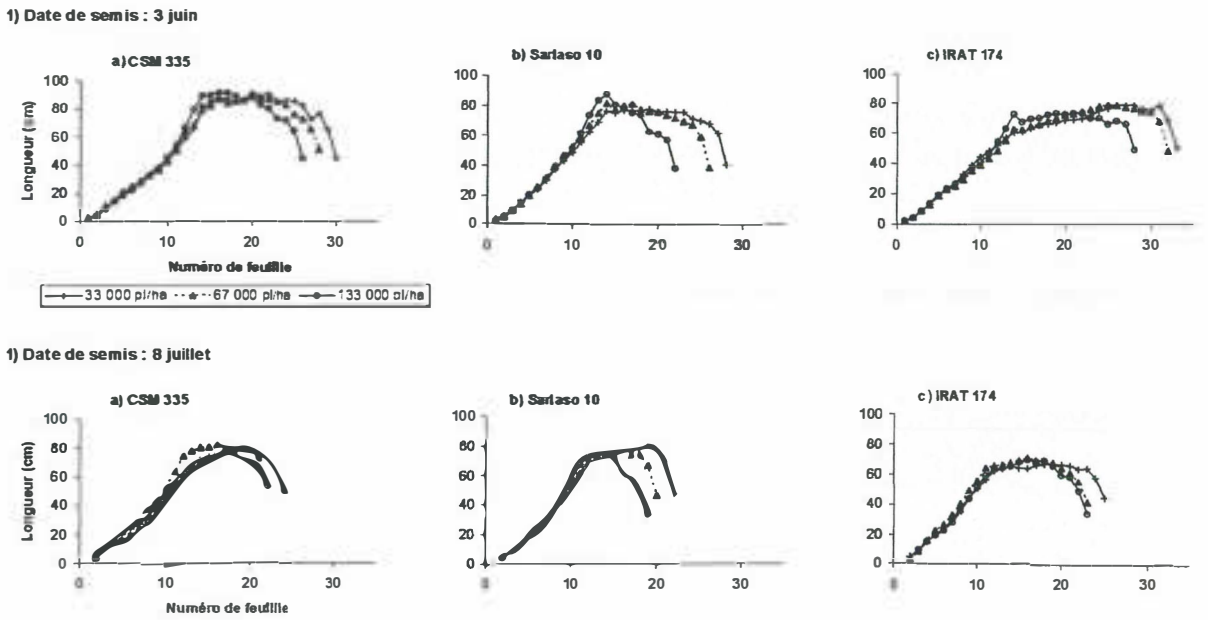

Fig. 16 : Longueur moyenne des limbes foliaires des tiges principales en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis.

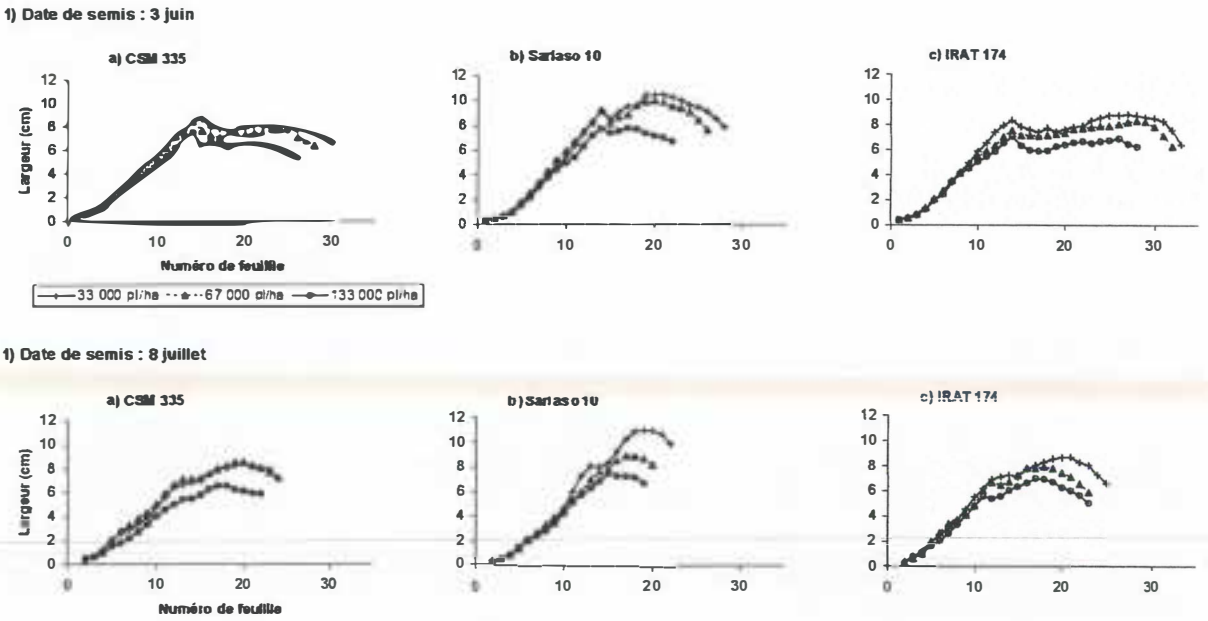

Fig. 17 : Largeur moyenne des limbes foliaires des tiges principales en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis.

4. Les dimensions des organes

4.1. Le limbe des feuilles

La longueur
Lors du semis de juin, la longueur des limbes foliaires a augmenté rapidement de la première à la 14ème feuille, est passée par un plateau plus ou moins stable pour décroître rapidement chez les dernières feuilles (Fig. 16). Le nombre de feuilles affectées par la diminution finale de longueur a été de 5, 4 et 2 chez CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174 respectivement.
La longueur maximale des limbes a varié suivant la variété : 90, 80 et 70 cm pour CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174, respectivement.

Lors du semis de juillet, les courbes ont été plus conforme à la courbe en cloche souvent mise en évidence, par suite de la réduction de la phase en plateau dû au nombre inférieur de feuilles émises. La longueur maximale a été atteinte dès la 12ème feuille et elle a été inférieure à celle du semis de juin, pour les 3 variétés.

La longueur des feuilles de chaque phytomère a été peu dépendante de la densité de semis : les courbes sont restées proches jusqu'à un point de séparation induit par le diminution de la longueur des dernières feuilles qui a concerné un nombre constant de feuilles. La séparation a donc été fonction du nombre total de feuilles, variable en fonction de la densité.

La largeur
Lors du semis de juin, la largeur des limbes foliaires a augmenté rapidement de la première à la 14ème feuille pour rester plus ou moins stable pour les feuilles suivantes (Fig. 17). Une légère diminution de la largeur a affecté les dernières feuilles produites, mais elle a été beaucoup moins sensible que la diminution de longueur. Les feuilles de CSM 335 et IRAT 174 ont eu des largeurs maximales de 8 cm tandis que celles de Sariaso 10 ont atteint 10 cm.
Lors du semis de juillet, l'effet de pallier après la 12ème feuille a été moins net que pour le semis de juin ou la longueur et la largeur des feuilles suivantes a continué d'augmenter, rapidement chez Sariaso 10, plus lentement pour les 2 autres variétés.

La largeur des feuilles de chaque phytomère a été clairement dépendante de la densité à partir de la 12ème feuille : l'augmentation de la densité a provoqué une réduction de la largeur des feuilles de rang supérieur à 12, fonction la densité. Cet effet a été plus marqué chez Sariaso 10.

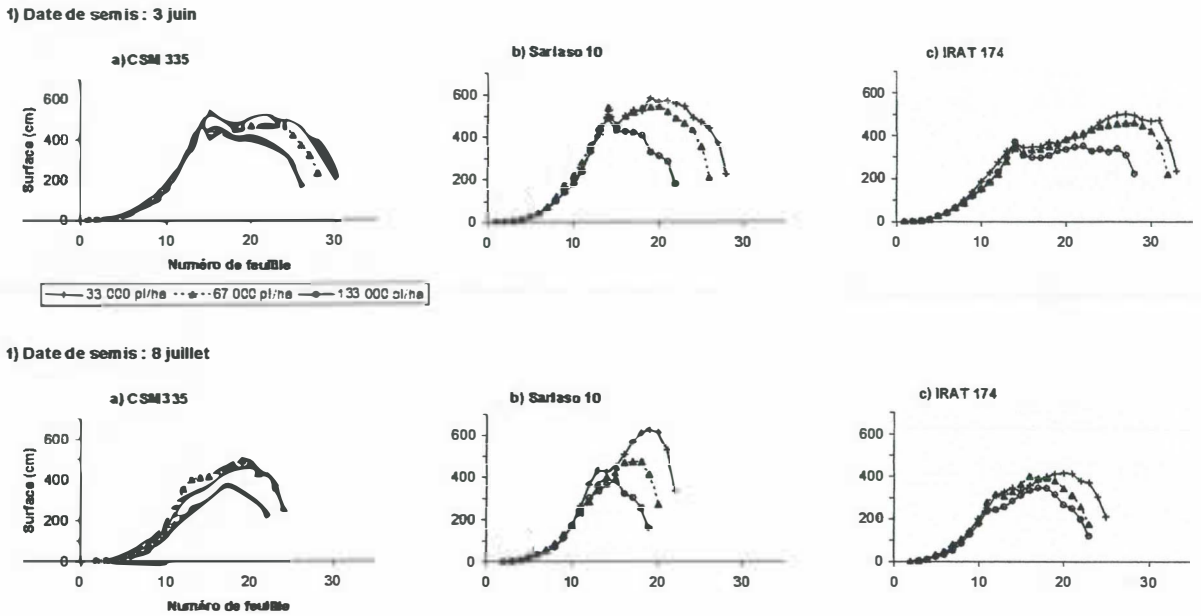

Fig. 18 : Estimation de la surface des limbes foliaires des tiges principales en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis.

La surface

Comme pour les mesures de longueur, les estimations de surface ont été proches des courbes en cloche souvent observées lors du semis de juillet mais ont montré un pallier intermédiaire entre une phase de croissance initiale et un phase de décroissance finale lorsque un plus grand nombre de feuilles ont été produites, lors du semis de juin (Fig. 18).

En juin, le passage de la phase de croissance de la surface au plateau a été marqué par une discontinuité : la 14ème feuille a eu une surface supérieure aux feuilles suivantes. La 14ème feuille a été la dernière feuille à achever sa croissance avant l'inflexion des cinétiques de développement et le début de la montaison (Fig. 4). En raison de son effet sur la largeur des limbes, la densité a affecté la surface des feuilles. Cet effet a été plus important chez Sariaso 10.

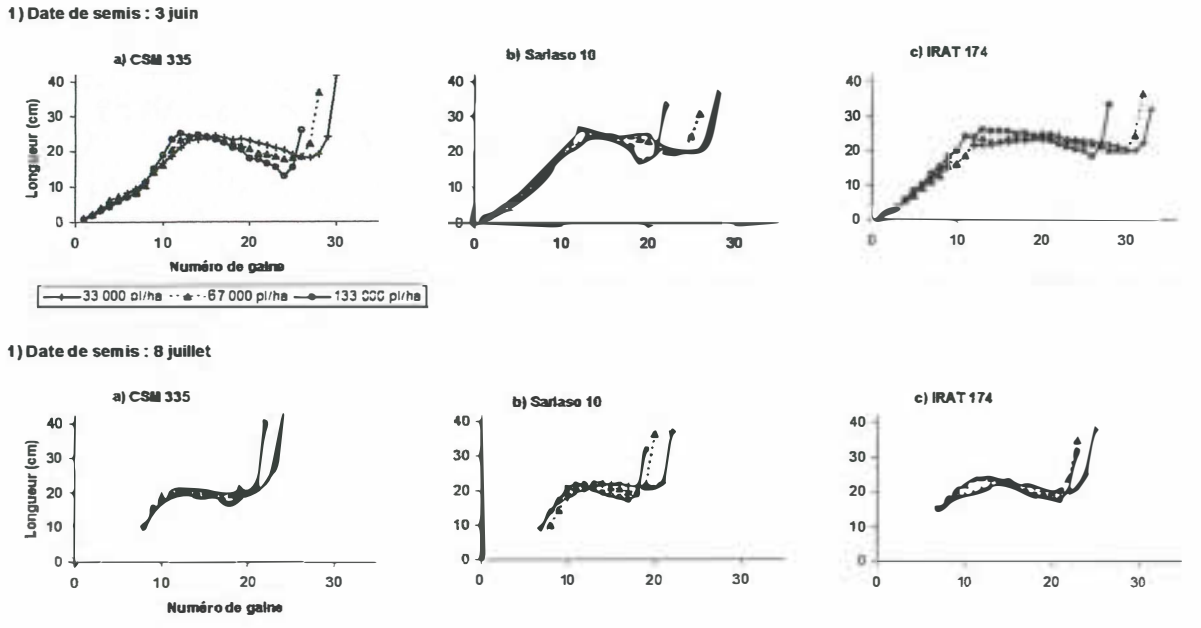

Fig. 19 : Longueur des gaines foliaires en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis.

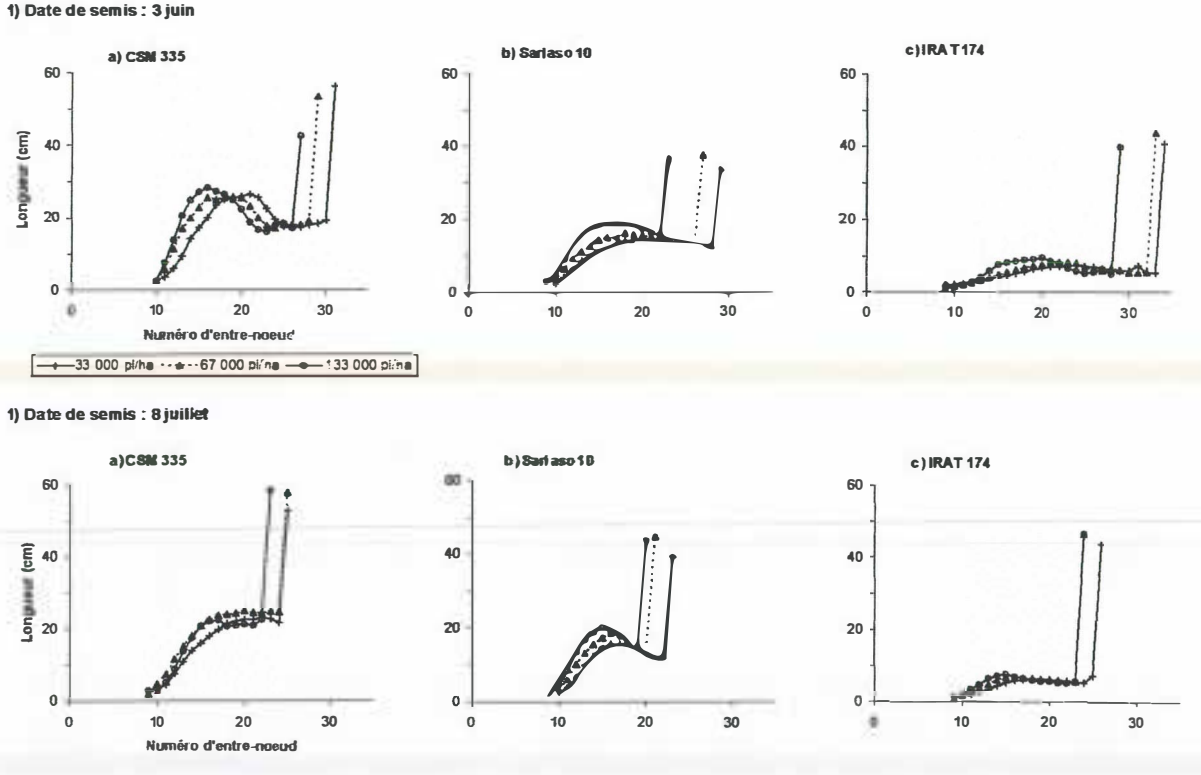

Fig. 20 : Longueur des entre-nœuds allongés en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis.

4.2. La longueur des gaines foliaires

Les 3 variétés ont eu des profils proches des longueurs des gaines foliaires le long de la tige (Fig. 19). En juin, la longueur des gaines a augmenté rapidement de 1 cm pour la 1ère feuille à 25 cm pour la 12ème feuille, puis a diminué lentement pour les feuilles de rangs suivants. Le profil de croissance entre la 1ère et la 12ème feuille a cependant été régulier chez Sariaso 10 et IRAT 174, tandis qu'il a été plus lent entre la 1ère et la 8ème feuille chez CSM 335 et plus rapide entre la 8ème et la 12ème feuille.
La dernière gaine, qui enserre la panicule pendant sa croissance en longueur a été beaucoup plus longue que les gaines précédentes, avec une longueur moyenne de 35 cm. L'avant-dernière gaine, affectée par cette différence de comportement, a aussi été un peu plus longue que les gaines précédentes.
En juillet, la longueur maximale des gaines a été inférieure à celle de juin, en particulier pour CSM 335.
La densité n'a pas eu d'effet sur la longueur des 12 premières gaines. En revanche, la pente de diminution de la longueur des gaines de rang supérieur à 12 a été plus forte lorsque la densité était plus élevée.

4.3. La longueur des entre-nœuds

Les 8 à 9 premiers entre-nœuds ne se sont pas allongés, suivant la variété et la date de semis (Fig. 20). La longueur des entre-nœuds suivants a été très différente en fonction des variétés et des dates de semis. Les longueurs maximales des entre-nœuds ont été de 28, 18 et 9,5 cm pour CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174, respectivement.
La densité de culture a modifié totalement les profils de longueur des entre-nœuds sur la tige, en les déplaçant vers la gauche : à haute densité, les premiers entre-nœuds allongés (9 à 15) ont été plus longs qu'à faible densité et l'entre-nœud de longueur maximale avait un rang inférieur. Les entre-nœuds suivant celui de longueur maximale ont une longueur décroissante avec le rang, suivant un profil indépendant de la densité, jusqu'à une longueur pallier, elle aussi indépendante de la densité, de 17, 14 et 6 cm chez CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174, respectivement.
La dernière mesure des profils est celle du pédoncule, beaucoup plus long que les entre-nœuds. Le pédoncule a été plus long chez CSM 335 que chez les 2 autres variétés.

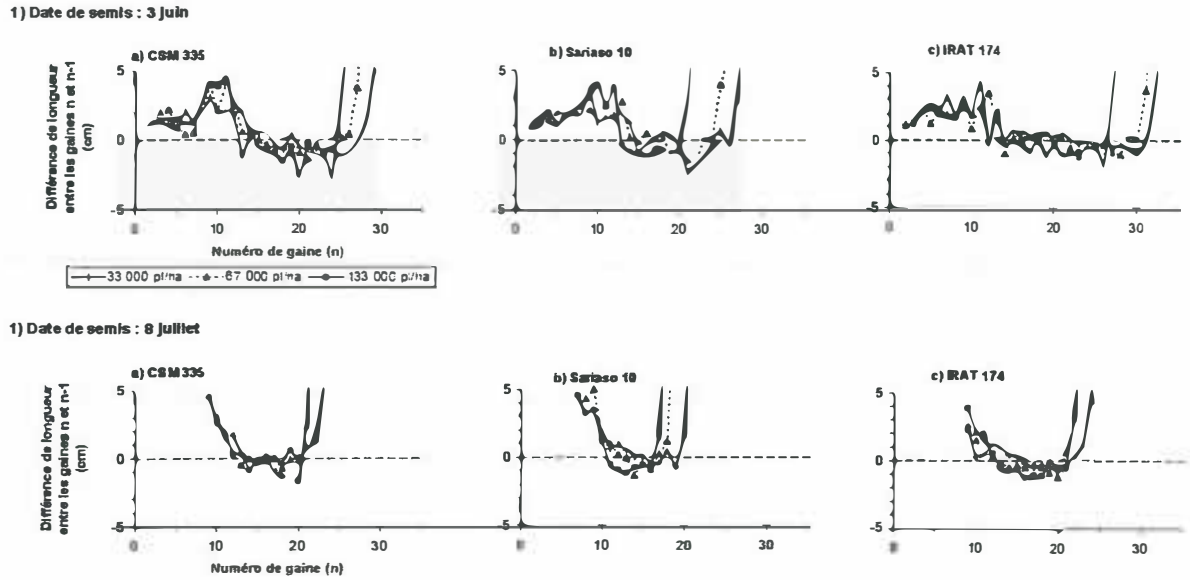

Fig. 21 : Relation entre la longueur de la gaine d'une feuille et la longueur de la gaine précédente en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis.

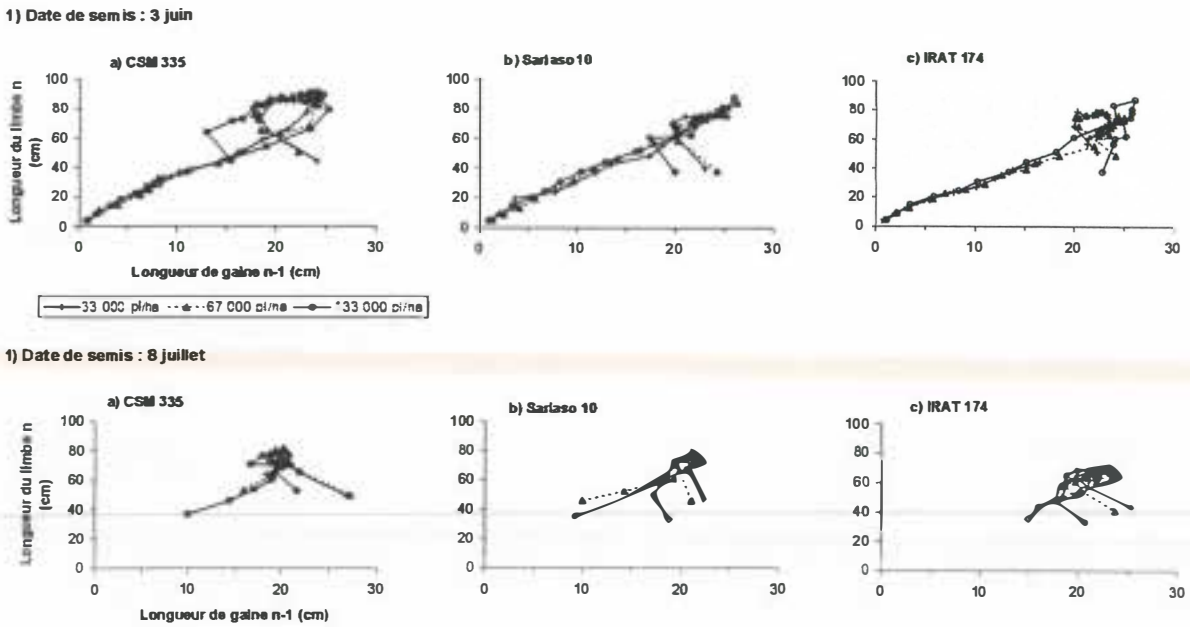

Fig. 22 : Relation entre la longueur du limbe et de la gaine des feuilles en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis.

4.4. Les relations allométriques entre organes

Entre gaines de rangs successifs
Pour chaque phytomère, la sortie du collier de la feuille hors de la gaine de la feuille précédente coïncide avec l'arrêt de la croissance de la feuille, limbe et gaine, et le début de l'élongation de l'entre-nœud. Il est probable qu'une zone photosensible située au niveau du collier foliaire soit responsable de cette synchronisation.
En conséquence, la longueur d'une gaine foliaire est fonction de la longueur de la gaine de la feuille précédente. Cette relation entre les gaines de rang n et n-1 a été variable au cours du cycle végétatif (Fig. 21). En juin, la gaine de la 2ème feuille avait 1cm de plus que celle de la gaine de la 1ère feuille. Cette différence a augmenté jusqu'à la 12ème feuille, différemment suivant les variétés : régulièrement pour Sariaso 10, brusquement entre la 7ème et la 9ème feuille pour CSM 335 et peut-être entre 3ème et la 4ème chez IRAT 174. Après la 12ème feuille cette différence a très rapidement chuté pour devenir nulle ou légèrement négative pendant le restant de la phase végétative, jusqu'aux deux dernières gaines, plus longues. Cette modification de tendance après le déploiement de la 12ème feuille s'explique probablement par le début de l'élongation des entre-nœuds : pour les feuilles suivantes l'exertion du collet hors de la gaine de la feuille précédente résulterait à la fois de la croissance de la gaine et du début de la croissance de l'entre-nœud, intervenant donc légèrement avant l'apparition du collier. Ce double mouvement de poussée du collet, alors que jusqu'à la 12ème feuille seule la croissance de la gaine assurait ce mouvement, aurait pour effet de diminuer légèrement le temps de croissance de la feuille, ce qui induirait une réduction des longueurs finales du limbe et de la gaine. Cette diminution interviendrait ensuite de façon récurrente, de gaine en gaine.

La densité a eu pour effet d'augmenter la différence de longueur entre gaines successives pour les gaines de rang inférieur ou égal à 12 et au contraire de diminuer cette différence pour les gaines de rang supérieur à 12, en relation probable avec une croissance plus forte des entre-nœuds.

En juillet la dynamique est conservée, mais avec une diminution de la différence entre gaines successives intervenant plus tôt, ce qui modifie la forme du profil et diminue la longueur maximale des gaines.

Entre la longueur du limbe et celle de la gaine
De même que la longueur d'une gaine dépend de celle de la gaine précédente et par conséquent du temps dont elle a disposé pour son développement, la longueur finale du limbe des feuilles dépend nécessairement du temps qu'il a eu pour son développement et donc de la longueur de la gaine de la feuille précédente. Le limbe franchit en effet cette distance, agrandie de celle du cornet, entre le moment de son initiation par l'apex et son apparition, puis la gaine franchit la même distance pendant son élongation tandis que le limbe poursuit sa croissance. A l'exception des dernières feuilles qui ont des longueurs de limbe réduites, il existe effectivement une relation quasi-linéaire entre la longueur du limbe d'une feuille et celle de la gaine de la feuille précédente pour les variétés Sariaso 10 et IRAT 174 (Fig. 22). Cette relation est plus complexe chez CSM 335 : elle est modifiée par le changement important des longueurs de gaine intervenu à partir de la feuille 8 et semble ne pas concerner les feuilles de rang supérieur à 12 qui ont une longueur de limbe peu variable alors que les longueurs de gaine décroissent lentement.

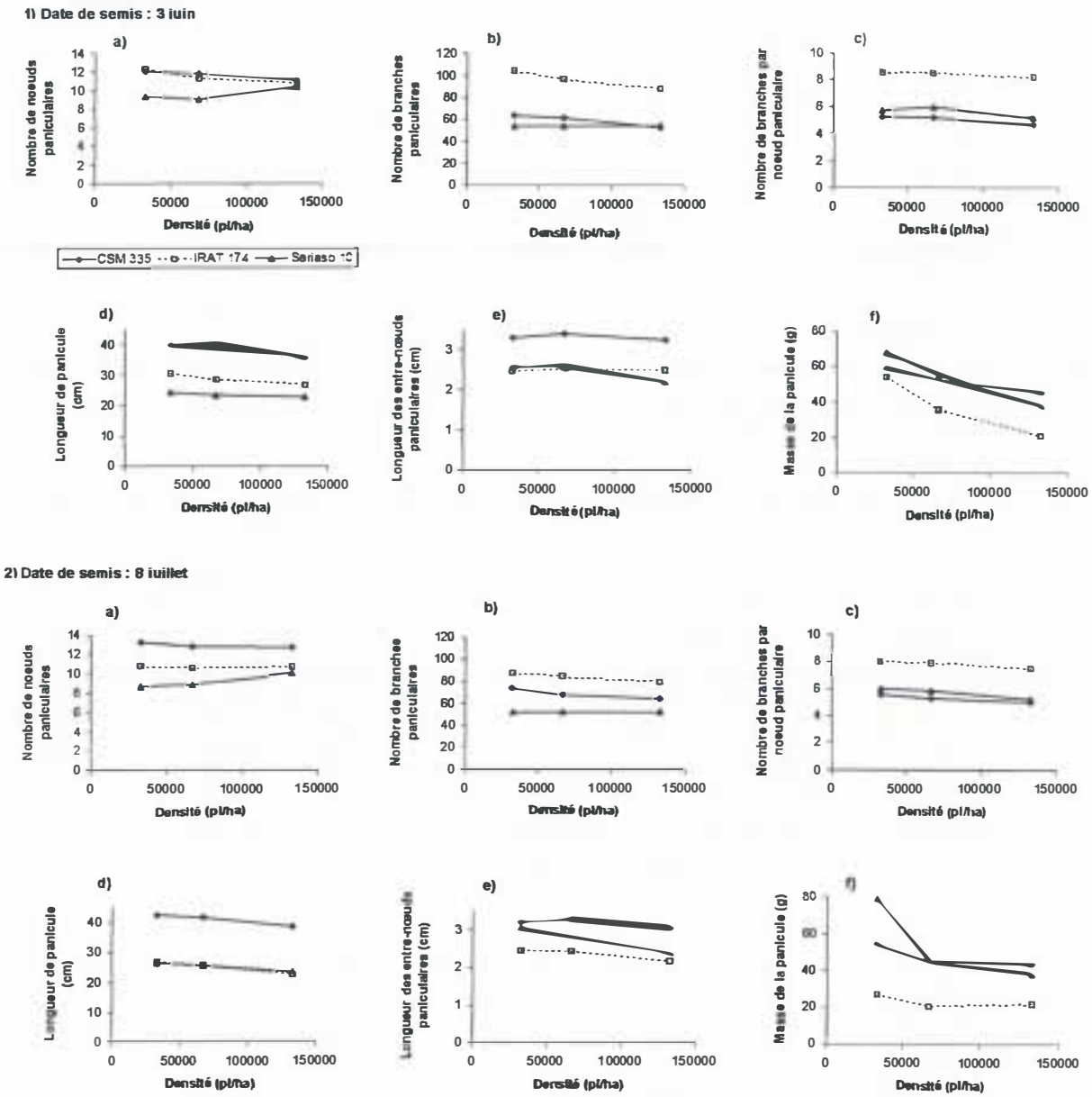

Fig. 23 : Caractéristiques des panicules des tiges principales mesurées à la récolte, en fonction de la date de semis, de la variété et de la densité de semis : **a)** nombre de nœuds, **b)** nombre total de branches, **c)** nombre moyen de branches par nœud, **d)** longueur totale, **e)** longueur moyenne des entre-nœuds et **f)** poids de grain sec

4.5. L'architecture de la panicule

Elle a été principalement fonction de la variété et a légèrement variée avec la date de semis et la densité de culture (Fig. 23). Aux deux dates de semis, les panicules de CSM 335 ont eu le plus grand nombre de nœuds (Fig. 23.a) et ont été les plus longues (Fig. 23.d), avec les entre-nœuds les plus longs (Fig. 23.e). Et les panicules de la variété IRAT 174 ont eu le plus grand nombre de branches (Fig. 23.b) parce qu'elles ont eu en moyenne 8,1 branches par nœud, contre 5,2 et 5,7 pour CSM 335 et IRAT 174, respectivement (Fig. 23.c).

En juillet, les nombres de nœuds, de branches et de branches par nœud, ainsi que la longueur totale et des entre-nœuds des panicules de IRAT 174 ont diminué par rapport au semis de juin. En revanche chez CSM 335 le nombre de nœuds et la longueur totale des panicules ont augmenté lors du semis de juillet, les autres caractères restant stables.

La densité tend à diminuer légèrement toutes les caractéristiques des panicules, à l'exception du nombre de nœuds des panicules de la variété Sariaso 10.

Le poids des grains portés par les panicules a fortement diminué entre les semis de juin et de juillet pour CSM 335 et IRAT 174 (Fig. 23.f). Il a été très dépendant de la densité de culture au mois de juin pour les 3 variétés et seulement pour Sariaso 10 au mois de juillet. Les poids de grain de IRAT 174 ont été anormalement faibles en raison d'attaques de punaises et de moisissures..

Conclusions

Cet essai confirme les conclusions de l'essai de 2002 faites sur :

- le faible indice de récolte des variétés locales ou sélectionnées pour la région
- le nombre supérieur de branches par nœud sur les panicules de IRAT 174
- les panicules de CSM 335 ont une croissance massique plus rapide lors du semis de juillet que lors de celui de juin.

Les conclusions originales de cet essai de 2003 sont :

- la vitesse de développement de la panicule est identique à celle du développement foliaire au moment de l'initiation paniculaire. Elle est donc plus rapide pour le semis de juillet que pour celle de juin.

Cette observation explique pourquoi chez CSM 335, en dépit d'un cycle végétatif plus long, les panicules des plantes semées en juin ne sont pas plus grosses que celles du semis de juillet, avec des nombres de nœuds et de branches paniculaires et des masses proches. Une plante photopériodique conservant l'inflexion du rythme de développement au début de la montaison mais retrouvant un rythme plus rapide lors de l'initiation paniculaire aurait un potentiel de rendement très augmenté tout en maintenant ses avantages adaptatifs.

- A haute densité la vitesse de croissance en biomasse par unité de surface de la variété CSM 335 est moitié moindre de celle de la variété Sariaso 10.

Par conséquent, pendant la montaison les besoins quotidiens en eau et en minéraux d'une culture bien établie de CSM 335 sont inférieur de moitié à ceux d'une culture de Sariaso 10.

- Les tiges des variétés hautes continuent d'accumuler une part supérieure ou égale à la moitié de la biomasse produite pendant la phase de remplissage du grain.

Une demande plus importante de biomasse pour la panicule pourrait donc être satisfaite, au détriment de la tige dont il faudra cependant conserver la tenue.

- Les panicules de IRAT 174 ont plus de 8 branches par nœud contre 6 pour Sariaso 10 et 5 pour CSM 335.

C'est une autre voie possible pour augmenter la taille potentielle de la panicule, pour autant que l'augmentation du nombre de branches ne soit pas indéfectiblement liée à la compacité de la panicule.