



**HAL**  
open science

# Effect of photoperiod-sensitivity on yield and yield components of three sorghum varieties grown in West Africa

Benoît Clerget

► **To cite this version:**

Benoît Clerget. Effect of photoperiod-sensitivity on yield and yield components of three sorghum varieties grown in West Africa. Life Sciences [q-bio]. INAPG (AgroParisTech), 2004. English. NNT : 2004INAP0019 . pastel-00001186

**HAL Id: pastel-00001186**

**<https://pastel.hal.science/pastel-00001186>**

Submitted on 31 May 2005

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE  
PARIS-GRIGNON



Centre  
de coopération  
internationale  
en recherche  
agronomique  
pour le  
développement



Ecole Doctorale ABIES



International Crops  
Research Institute for  
the Semi-Arid Tropics

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

présentée et soutenue publiquement par

Benoît CLERGET

le 3 juin 2004

Le rôle du photopériodisme dans l'élaboration du rendement  
de trois variétés de sorgho cultivées en Afrique de l'Ouest

Effect of photoperiod-sensitivity on yield and yield components  
of three sorghum varieties grown in West Africa

Directeur de thèse  
Bertrand NEY

Jury

M. Bertrand NEY

M. Jean-François LEDENT

M. Peter CRAUFURD

Mme Nadine BRISSON

M. Alain CAPILLON

M. Michael DINGKUH

Professeur, INA-PG

Professeur, Université de Louvain

Chercheur, Université de Reading

Directrice de Recherche, INRA

Professeur, INA-PG

Chercheur, CIRAD

Président

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

Examineur



Hugo PRATT. Mû.

A Maria, Laetitia et Fifaliana, nos filles. Que toujours elles conservent leurs yeux et leur esprit ouverts sur le monde afin d'y trouver leur voie.

## Remerciements

Il est de tradition de remercier celles et ceux grâce auxquels le travail de thèse a été réalisé. Comme il s'agit d'une activité conduite pendant 4 ans, la liste de ceux qui sont intervenus de près ou de loin est déjà longue. Mais comme c'est une épreuve de fond, elle s'inscrit largement dans la vie privée et parce qu'elle exige une réflexion dans laquelle l'impétrant tente d'intégrer de la façon la plus synthétique possible l'ensemble des connaissances qu'il a acquises dans le domaine, elle prend ses sources très loin au cours de la formation de l'homme ou de la femme.

J'atteindrai bientôt le demi-siècle d'une existence qui m'a conduit à vivre en de nombreuses places. Déjà j'ai perdu le tonus musculaire de mes vingt ans, déjà plusieurs de ceux que je citerai ont achevé leur parcours humain. Non, n'espérez pas me voir aussi évoquer un déséquilibre entre matières grises et blanches : j'ai tout fait pour (me) prouver l'inverse pendant cette thèse et j'ai la faiblesse de croire que je suis probablement moins idiot aujourd'hui qu'il y a 30 ans. Les rencontres ont été multiples, je dois mille remerciements à mille personnes. Je ne citerai que celles qui m'ont été ou me sont le plus proche, qui ont eu l'influence la plus prolongée. Je demande par avance à celles qui n'entreront pas dans cette courte liste d'avoir la gentillesse de m'en excuser.

Merci donc à ma mère, Rose Marie, et à mon père, Paul, auteurs de mes jours et bergers de mes jeunes années. Merci à mes cousins de Madagascar qui ont involontairement semé le rêve de tropiques et à mon oncle Maurice par lequel est venu celui des moissons. Merci à mes amis Paul Philippe et Paul José, si longtemps fidèles. Merci à tous mes amis du Club Nautique de Bréhat et plus particulièrement Hervé, Daniel et les Laurents, Catherine, Yvon, Henri, Emmanuel et leurs parents. Il y a 30 ans nous naviguions à l'estime au sextant, sous les étoiles du ciel breton. Il y eut des prêtres sur la route du mécréant d'aujourd'hui qui tente de ne pas oublier leurs leçons d'humanité : le père Dessanne, Pierre Vernon et Pierre Yves Quéré. Il y eut des professeurs et ma mémoire a conservé vivant le souvenir de ceux qui enseignaient les sciences de la vie : M. Gaudichon au lycée de Fontainebleau, les professeurs de l'Université d'Orsay, Nozeran, Chevaugéon, Demarly, Dathée et Pernès enfin qui, toujours vêtu de noir, nous racontait ses prospections de *Panicum* sur les bords du lac Tanganyika. Il y eut même des militaires, au temps de la conscription obligatoire. Nous n'étions pas fait pour nous entendre mais je sais que j'ai beaucoup appris au cours de cette année détestable, n'est-ce pas maréchal des logis-chef Dessagne.

Et puis il y a ma longue collaboration avec le CIRAD, depuis 1984. Elle m'a conduit successivement au Sénégal, à Madagascar, à La Réunion, au Costa Rica, en Colombie et au Mali. Une suite de découvertes avec des hauts et des bas professionnels.

Je suis plus particulièrement redevable à Guy Rouanet et à Jean Leu Marchand de la carrière de sélectionneur du maïs que j'ai menée jusqu'en 1999. Quinze ans de d'activité, de rencontres et d'amitiés à travers le monde. La jeunesse au Sénégal avec Jean-Yves, Fily, Jean-François et Martine et les nuits à regarder Orion au zénith dans le ciel de l'Air avec Jean Pierre. Le tournant à Madagascar en compagnie de Pascal, Xavier, Marie Noëlle et Jean Michel, puisque j'ai quitté l'île marié et père de 2 enfants. Une certaine maturité en Colombie, entourés de Claudine et sa famille, de Georges et Martha et de Marc.

Enfin est venu le temps de la thèse, avec la maturité et les cheveux gris. Cela aura été un long exercice de 5 ans commencé par un DEA. Une période formidable où je me suis senti

rajeunir, retrouver le plaisir d'apprendre et rencontrer -enfin !- celui de découvrir se termine aujourd'hui. Elle a commencé par la joie extraordinaire d'entrer chaque matin à l'Institut National d'Agronomie de Paris, de réaliser un rêve inachevé plus de 20 ans auparavant. Une période difficile se clôt en même temps pendant laquelle le temps a toujours été le facteur limitant. Mais j'ai définitivement pris conscience qu'il en sera désormais ainsi.

Merci à Marcel de Raissac, à Pierre Fabre, à Hubert Manichon et à Alain Capillon qui m'ont offert cette belle opportunité. Merci à l'équipe d'enseignants de l'AGER de l'INA-PG et aux chercheurs de l'UR Environnement et Grandes Cultures, parmi lesquels Marie-Odile Bancal, Bruno Andrieu et Christian Fournier. Merci tout spécialement à Bertrand Ney qui a encadré cette thèse et a pris le temps de venir découvrir l'agriculture et l'enseignement agricole malien et avec lequel nous avons partagé un peu plus que les relations professionnelles ne le nécessitent. Merci au personnel de la station ICRISAT de Samanko et plus particulièrement à Farid Walyiar dont l'accueil a été tellement chaleureux, à Eva Weltzien et à Fred Rattunde, son mari, avec lesquels nous constituons depuis 4 ans l'équipe sorgho de l'ICRISAT en Afrique de l'Ouest. Merci à mes collègues du CIRAD à Montpellier, Michael Dingkuhn et Jacques Chantreau qui ont accompagné les travaux en France et au Mali, et Eric Gozé que j'ai largement sollicité. Merci à mes collègues du CIRAD à Bamako, en particulier à Michel Vaksmann qui a porté bien avant moi l'idée de l'intérêt du photopériodisme et avec lequel nous échangeons régulièrement, le samedi matin à Sotuba ou le samedi après-midi en marchant. Merci aussi aux étudiants qui ont eu une part dans cette recherche : Ibrehima Diallo, Bakary Sidibé, Serge Diarra, Moussa Bagayoko, Jérôme Hemberger et Gaëtan Louarn. Merci mille fois à Mamourou Sidibé le technicien du programme depuis 4 ans, le plus dévoué à sa tâche qui se puisse rencontrer. Sans lui et la qualité des données qu'il a grandement contribué à acquérir, le travail présenté n'aurait pu être. Merci à mon voisin de Bamako, Bruno Sicard, de l'IRD, qui m'a le premier montré la dissymétrie des courbes d'heures de lever et de coucher du soleil.

Merci aux membres du jury de cette thèse auxquels j'espère avoir apporté à l'issue de cette étude sur les sorghos tropicaux quelques éléments d'intérêt dans leurs spécialités respectives. Merci enfin aux deux partenaires institutionnels, CIRAD et ICRISAT, qui ont assuré le financement conjoint de cette action de recherche.

# Résumé

## Le rôle du photopériodisme dans l'élaboration du rendement de trois variétés de sorgho cultivées en Afrique de l'Ouest

Les sorghos d'Afrique de l'Ouest sont très photopériodiques parce que ce caractère leur confère un important avantage évolutif en raison du climat continental de la zone, caractérisé par de fortes variations inter-annuelles du régime pluviométrique. Cette adaptation doit être maintenue dans les variétés améliorées pour la région. Mais en dehors de la variation de la durée du cycle de la phase végétative, les réponses physiologiques à la photopériode ont été peu quantifiées chez les céréales chez lesquelles ce caractère a été contre-sélectionné jusqu'à présent.

Une étude écophysiological a été conduite sur 3 variétés de sorgho représentatives du matériel cultivé en Afrique de l'Ouest afin de quantifier la physiologie du photopériodisme. Les expérimentations ont été réalisées en conditions naturelles à Samanko, Mali, pendant 2 années et demi.

Plusieurs conclusions originales sur le développement et la croissance des sorghos photopériodiques ont pu être tirées, grâce en particulier aux réponses très marquées de la variété de race guinea, originaire de la région, dont les principales sont :

- Le déclenchement de l'initiation paniculaire est sous la double dépendance de la photopériode et du sens de variation de la durée du jour ou de ses composantes, les heures de lever et de coucher du soleil.
- Le rythme de production des feuilles par l'apex varie en relation avec la photopériode et ses variations quotidiennes au moment de la levée, durée ou heures de l'aurore et du crépuscule. Il conserve ensuite la valeur initialement acquise jusqu'à un brusque ralentissement aux environs de la date de production de la 23<sup>ème</sup> feuille, lorsque débute la montaison spontanée en l'absence d'initiation paniculaire.
- Le déclenchement de l'élongation des entre-nœuds à cette date est probablement la conséquence de la rapide augmentation du LAI et par conséquent de la biosynthèse. Tous les autres rythmes de développement et de croissance ralentissent simultanément en raison de la concurrence trophique et des relations de coordination entre phytomères qui organisent la cohésion architecturale de la plante.
- Lorsque plus de 23 feuilles sont produites la concurrence trophique entre organes est minimale et la répartition de la biomasse est pilotée par la demande potentielle de chacun d'eux. En revanche, en dessous de 23 feuilles la panicule est en concurrence avec la tige pendant son développement et une part de sa croissance.
- La taille de la panicule est peu variable en raison de l'évolution antagoniste de la durée et de la vitesse de son développement sur lesquels la photopériode exerce une influence inverse.

Un modèle de croissance synthétisant ces connaissances et hypothèses a été calibré et testé pour chacune des variétés. Son utilisation couplée aux connaissances physiologiques acquises permet de conclure à destination des équipes de sélection que le tallage et la réduction de taille ne sont probablement pas de bonnes voies vers l'amélioration du potentiel de rendement des sorghos photopériodiques. L'effort doit essentiellement porter sur la décorrélation de la relation qui lie actuellement la taille potentielle de la panicule à la date de floraison de la variété.

## Summary

### Effect of photoperiod-sensitivity on yield and yield components of three sorghum varieties grown in West Africa

West African sorghums are highly photoperiod-sensitive because this character has given them a great evolutionary advantage under the continental climate of the area, with large inter-annual variation in the amount and distribution of rainfall. This adaptation must be maintained in improved varieties for the region. But with the exception of variation in the duration of the vegetative cycle, few studies have examined physiological aspects of photoperiod-sensitivity in tropical cereals and this trait has been generally discarded until now.

An ecophysiological study has been carried out on three sorghum varieties (what races?) representative of material cropped in West Africa to quantify their physiological photoperiod-sensitivity. Experiments were done at Samanko, Mali, under natural environment over 2.5 years.

Original conclusions on the development and growth of photoperiod-sensitive sorghum have been found, mainly due to the highly contrasting behaviour of the guinea race variety which originated from West Africa:

- The triggering of panicle initiation depends on both the photoperiod and the rate of change in daylength or of its components the time of sunrise or sunset.
- The rates of apical leaf production varies with photoperiod and its variation at emergence, either the rate of change of daylength or the change in the time of sunrise or sunset. Initial developmental rates acquired at emergence remain constant until a sudden slowdown occurring around the date of the initiation of the 23<sup>rd</sup> leaf. This coincides with the onset of stem elongation, which occurs before panicle initiation.
- Internode elongation is triggered by the sufficient availability of biosynthates related with a fast inherent LAI increase. All the developmental and growth rates slow down simultaneously probably as a consequence of the stem trophic competition and in respect with the co-ordination relationships between phytomers that organize the plant architectural cohesion.
- When more than 23 leaves are produced trophic competition between organs is minimum and the biomass repartition driven by the demand of organs. On the contrary, when less than 23 leaves are produced, the panicle competes with stem for biosynthates during its development and the first part of its growth.
- Panicle size has shown little variation with sowing date due to the antagonistic evolution of the duration and rate of its development varying in a contrary way in relation to photoperiod at emergence.

A growth model integrating this knowledge and hypotheses has been developed, calibrated and tested for each of the three varieties. Its utilization, coupled with the acquired physiological knowledge, suggests that tillering and height reduction are probably not the right ways to improve the yield potential of photoperiod-sensitive sorghum. Emphasis has to be put on the de-correlation of the current relation between the potential panicle size and the flowering date of the variety.

## Symboles et abréviations

<b>BVP</b>	(Basic Vegetative Phase). Durée minimale de la phase végétative entre levée et initiation paniculaire
<b>DAP</b>	Diamonium Phosphate. Engrais binaire contenant 18% de N et 46% de P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> .
<b>dPP</b>	Variation quotidienne de la photopériode
<b>dSR</b>	(d Sunrise) Variation quotidienne de l'heure de l'aube
<b>dSS</b>	(d Sunset) Variation quotidienne de l'heure du couchant
<b>ETP</b>	Evapotranspiration potentielle
<b>FA</b>	Nombre de feuilles déjà apparues dans le cornet
<b>FD</b>	Feuille-Drapeau. Apparition de la feuille drapeau dans le cornet.
<b>FI</b>	Nombre de feuilles déjà initiées
<b>FL</b>	Nombre de feuilles déjà ligulées, donc totalement déployées
<b>FS</b>	Nombre de feuilles déjà mortes
<b>FIT</b>	Front de convergence InterTropical.
<b>H%</b>	Humidité relative
<b>IP</b>	Initiation paniculaire
<b>JAL</b>	Nombre de jours après la levée
<b>JAI</b>	Nombre de jours après IP
<b>KCI</b>	Chlorure de Potassium. Engrais simple contenant 60% de K <sub>2</sub> O.
<b>PAR</b>	(Photosynthetic Active Radiation). Quantité de radiation lumineuse reçue dans l'intervalle spectral absorbé pour la photosynthèse.
<b>PIP</b>	(Photoperiod-Induced Phase). Phase Induite par la Photopériode, entre la fin de la BVP et IP.
<b>PP</b>	Photopériode
$\overline{PP}$	Photopériode moyenne pendant la PIP
<b>PP<sub>BVP</sub></b>	Photopériode à la fin de la BVP
<b>PP<sub>i</sub></b>	Photopériode à l'IP
<b>RLA</b>	(Rate of Leaf Appearance). Rythme d'apparition des feuilles dans le cornet
<b>RLI</b>	(Rate of Leaf Initiation). Rythme d'initiation des feuilles par l'apex
<b>TCH</b>	Taux de Croissance en Hauteur
<b>T<sub>b</sub></b>	Température de base au-dessous de laquelle les feuilles ne croissent plus
<b>T<sub>m</sub></b>	Température maximale au-dessus de laquelle les feuilles ne croissent plus
<b>T<sub>opt</sub></b>	Température optimale de croissance des feuilles
<b>ΔT<sub>j</sub></b>	Température moyenne active pour la croissance pour le jour j

### Variables des modèles

<b>Cycle_court</b>	Etat de la durée de la phase végétative. (si IP précoce déclenche la montaison = 1, sinon =0)
<b>dIP</b>	Progrès accumulé vers IP
<b>DL</b>	Date de levée

<b>dMS</b>	Synthèse quotidienne de biomasse par m <sup>2</sup>
<b>dMS_T_pl</b>	Synthèse de biomasse rapportée au °C.j et à la plante
<b>dMSF[1..50]</b>	Gain de biomasse quotidienne de chaque feuille en croissance
<b>dMSfeuil</b>	de l'ensemble des feuilles en croissance
<b>dMSpan</b>	de la panicule
<b>dMSrac</b>	des racines
<b>dMSrac_T_pl</b>	des racines par °C.j et par plante
<b>dMSstrpan</b>	de la structure de la panicule
<b>dMStig</b>	des tiges
<b>dMStig_T_pl</b>	des tiges par °C.j et par plante
<b>dMStot</b>	Somme de tous les gains de biomasse quotidienne
<b>DSjj</b>	Date de semis (jour julien)
<b>Feuil_dMS</b>	% de dMS conservée par les limbes foliaires
<b>HT_pl_mont</b>	Hauteur de la plante lorsque début la montaison
<b>Ht_plante</b>	Hauteur de la plante
<b>Ht_tige</b>	Longueur de la tige (sol-apex)
<b>JAI</b>	Nombres de jours après IP
<b>JAL</b>	Nombre de jours après levée
<b>kpan</b>	Coefficient linéaire de croissance de la masse de la panicule
<b>LAI</b>	(Leaf Area Index) Indice foliaire
<b>Larg[1..50]</b>	Largeur finale de chaque feuille
<b>Long[1..50]</b>	Longueur finale de chaque feuille
<b>Mont</b>	Etat de la montaison (avant = 0, commencée = 1)
<b>MS</b>	Biomasse totale synthétisée
<b>MSF[1..50]</b>	Biomasse totale acquise par chaque feuille
<b>MSfeuil</b>	par l'ensemble des feuilles
<b>MSgrain</b>	par les grains
<b>MSpan</b>	par la panicule
<b>MSrac</b>	par les racines
<b>MSstrpan</b>	par la structure de la panicule
<b>MStf</b>	tiges+feuilles
<b>MStfp</b>	tiges+feuilles+panicule
<b>MStfpg</b>	tiges+feuilles+panicule+grain
<b>MStig</b>	tige
<b>MStot</b>	Biomasse totale potentielle pour le LAI développé
<b>NBFA</b>	Nombre de feuilles apparues (valeur naturelle)
<b>NBFA_dec</b>	(valeur décimale)
<b>NBFAc</b>	au point d'inflexion
<b>NBFI</b>	initiées (valeur naturelle)
<b>NBFI_dec</b>	(valeur décimale)
<b>NBFic</b>	au point d'inflexion
<b>NBFL</b>	ligulées (valeur naturelle)
<b>NBFL_dec</b>	(valeur décimale)
<b>NBFLc</b>	au point d'inflexion
<b>NBFS</b>	sénescentes (valeur naturelle)
<b>NBFS_dec</b>	(valeur décimale)
<b>NBFS_IP</b>	au moment de IP
<b>NBFt</b>	totales émises
<b>Org_dMS</b>	% de dMS exportée hors des limbes foliaires
<b>Pan_dMS</b>	% de dMS exportée des limbes qui est captée par la panicule

<b>phyllo1</b>	Phyllochrone initial (avant inflexion)
<b>phyllo1m</b>	Phyllochrone pendant la montaison, en l'absence d'inflexion (IP précoce)
<b>phyllo2</b>	Phyllochrone secondaire (après inflexion)
<b>PIP</b>	Phase Induite par la Photopériode
<b>PIPj</b>	Durée théorique de la PIP sous les conditions d'éclairement du jour j
<b>plasto1</b>	Plastochrone initial (avant inflexion)
<b>plasto2</b>	Plastochrone secondaire (après inflexion)
<b>Pseudo_tige</b>	Distance entre l'apex et le cornet. « Tige » constituée de gaines empilées.
<b>Rac_dMS</b>	% de dMS exportée des limbes qui est captée par les racines
<b>Sdev[1..50]</b>	Surface quotidienne développée par chaque feuille en croissance
<b>Surf[1..50]</b>	Surface déjà développée par chacune des feuilles
<b>Surfsen</b>	Surface totale déjà morte
<b>Surftot</b>	Surface totale déjà développée par l'ensemble des feuilles
<b>Surfver</b>	Surface foliaire encore verte
<b>TAL</b>	Temps thermique depuis la levée
<b>TAL_aFD</b>	Temps thermique depuis la levée à l'apparition de FD
<b>TAL_FD</b>	la ligulation de FD
<b>TAL_FLO</b>	la floraison
<b>TAL_IP</b>	l'IP
<b>Tapp[1..50]</b>	l'apparition de chaque feuille
<b>Tlig[1..50]</b>	la ligulation de chaque feuille
<b>Tsen[1..50]</b>	la mort de chaque feuille
<b>Tcrois[1..50]</b>	Temps de déploiement du limbe foliaire
<b>Tig_dMS</b>	% de dMS exportée des limbes qui est captée par les tiges
<b>txht</b>	Taux linéaire de croissance en hauteur

### ***Donnée météo Samanko 2000-2003***

<b>date</b>	date
<b>Tj</b>	Température moyenne active pour la croissance pour le jour j ( $\Delta T_j$ )
<b>PP</b>	Photopériode quotidienne (h)
<b>dPP</b>	Variation quotidienne de la photopériode ( $s.j^{-1}$ )
<b>dSR</b>	Variation quotidienne de l'heure de l'aube ( $s.j^{-1}$ )
<b>dSS</b>	Variation quotidienne de l'heure du couchant ( $s.j^{-1}$ )
<b>Rg</b>	Radiation solaire globale quotidienne ( $MJ.m^{-2}$ )

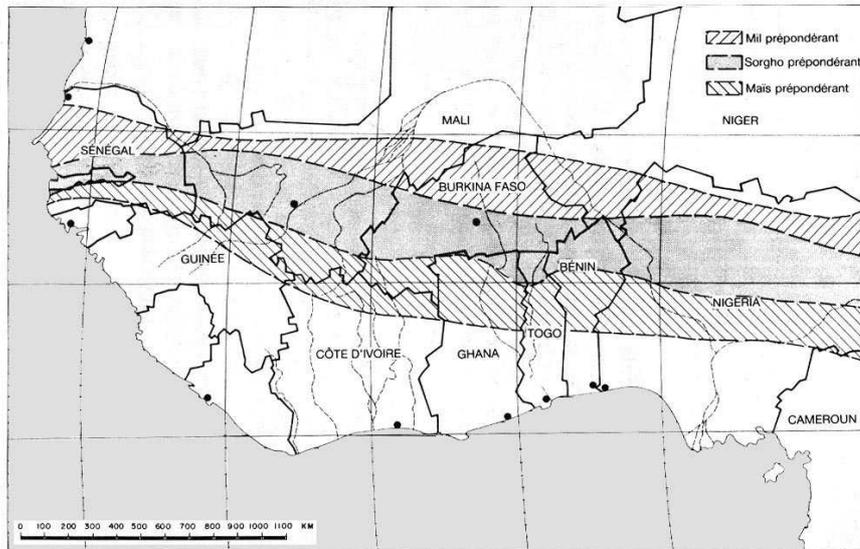
# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>1</b>
1 La culture du sorgho en Afrique de l'Ouest	1
1.1 <i>Le bassin de production</i>	1
1.2 <i>Statistiques agricoles et évolution</i>	1
1.3 <i>Echec de l'intensification du sorgho</i>	2
2 Le milieu de culture du sorgho en Afrique de l'Ouest	3
2.1 <i>Le milieu physique</i>	3
2.2 <i>L'environnement biotique</i>	5
2.3 <i>L'agriculture et les consommateurs ouest-africains</i>	6
3 L'espèce Sorgho : éléments de botanique	8
3.1 <i>Taxonomie</i>	8
3.2 <i>Origine et évolution</i>	8
3.3 <i>Morphologie et développement</i>	9
4 Le photopériodisme : la clé de l'adaptation au climat des savannes ouest-africaines	10
4.1 <i>Description du phénomène</i>	10
4.2 <i>Etat des connaissances sur la physiologie du photopériodisme</i>	11
4.3 <i>La date de floraison des sorghos ouest-africains</i>	12
5 Problématique	14
6 Démarche et plan de la thèse	16
<b>Chapitre 1 La date de l'initiation paniculaire</b>	<b>18</b>
1 Introduction	18
1.1 <i>Une plante de jours courts</i>	18
1.2 <i>La variabilité de la réaction photopériodique chez le sorgho</i>	18
1.3 <i>L'effet de la variation de la durée du jour</i>	19
1.4 <i>Modélisation de l'effet de la photopériode</i>	19
1.5 <i>Objectifs de l'étude</i>	21
2 Matériels et méthodes d'expérimentation	21
2.1 <i>Les variétés utilisées</i>	21
2.2 <i>Vérification des températures cardinales</i>	22
2.3 <i>Expérience de semis mensuels</i>	22
2.4 <i>Expériences en serre à Samanko</i>	24
2.5 <i>Expériences en milieu contrôlé au CIRAD à Montpellier</i>	24
2.6 <i>Expériences en serre au CIRAD à Montpellier</i>	25
3 Résultats expérimentaux et discussions	25
3.1 <i>Vérification des températures cardinales</i>	25
3.2 <i>Expérience de semis mensuels</i>	26
3.3 <i>Expériences en serre à Samanko</i>	28
3.4 <i>Expériences en milieu contrôlé au CIRAD à Montpellier</i>	29
4 Modélisation des résultats de l'expérience de semis mensuels	30
5 Analyse des simulations	31
6 Conclusions	34

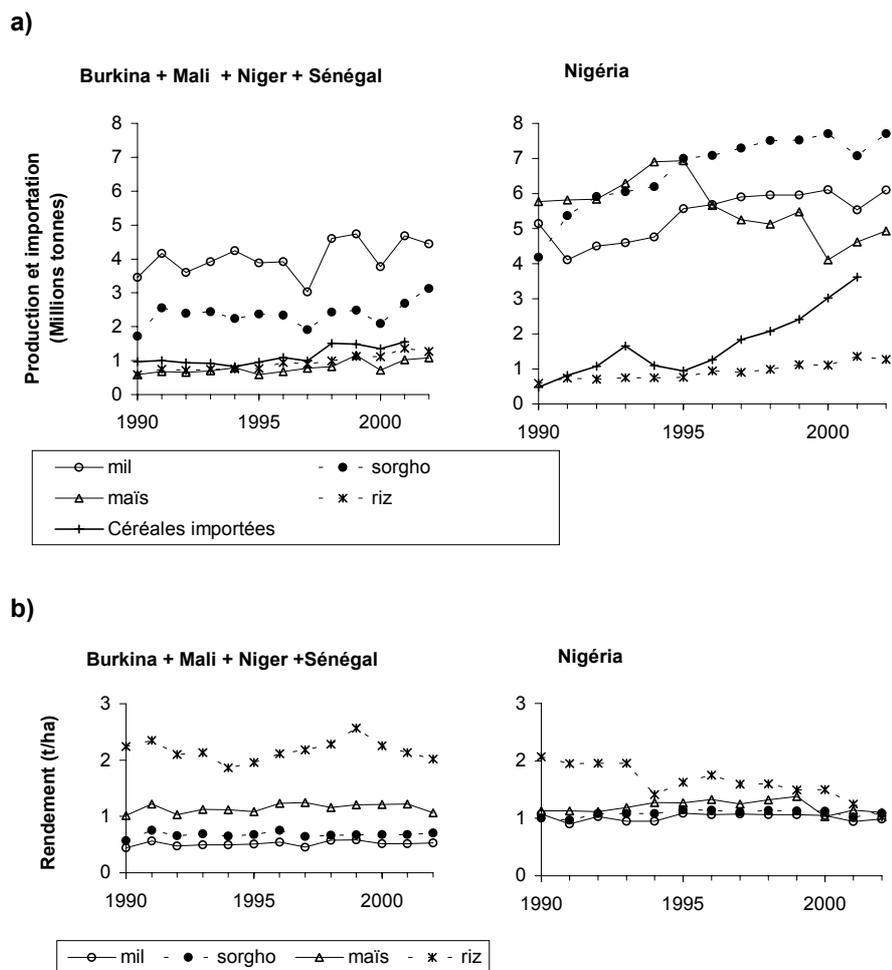
<b>Chapitre 2</b>	<b>Les rythmes de développement et de croissance</b>	<b>36</b>
1	Introduction	36
2	Matériel et méthodes	37
3	Résultats expérimentaux et discussions	38
3.1	<i>Le rythme d'apparition des feuilles</i>	38
3.2	<i>Le rythme d'initiation des feuilles</i>	39
3.3	<i>Le rythme de sénescence des feuilles</i>	39
3.4	<i>Les relations entre les rythmes du développement foliaire</i>	40
3.5	<i>Les relations internes à la plante</i>	40
3.6	<i>Les relations entre les rythmes de développement foliaire et la date de semis</i>	42
3.7	<i>Les relations entre les rythmes de développement foliaire et les facteurs environnementaux</i>	43
3.8	<i>Les relations entre la montaison et la date de changement des rythmes de développement</i>	44
3.9	<i>Les relations entre les rythmes de développement et la densité de semis</i>	45
3.10	<i>Le rythme de la croissance en hauteur</i>	45
4	La modélisation des rythmes de développement et de croissance	46
4.1	<i>Plastochrone et phyllochrones initiaux</i>	46
4.2	<i>Plastochrone et phyllochrone secondaires</i>	47
4.3	<i>Effet de la densité sur les rythmes de développement</i>	48
4.4	<i>La sénescence des feuilles</i>	48
4.5	<i>Le taux de croissance en hauteur</i>	49
5	Conclusions	49
<b>Chapitre 3</b>	<b>La surface foliaire</b>	<b>52</b>
1	Introduction	52
1.1	<i>Le tallage</i>	52
1.2	<i>La prédiction de la surface foliaire</i>	53
2	Matériel et méthodes d'expérimentation	55
2.1	<i>Le tallage</i>	55
2.2	<i>La surface des feuilles</i>	56
3	Résultats expérimentaux et discussions	56
3.1	<i>La dynamique du tallage</i>	56
3.2	<i>L'effet de la densité de culture</i>	57
3.3	<i>L'effet de la date de semis</i>	57
3.4	<i>Le rôle pratique du tallage en conditions paysannes</i>	57
3.5	<i>La biomasse des talles</i>	58
3.6	<i>Les profils de surface du limbe foliaire en fonction du rang</i>	58
3.7	<i>Les profils de longueur du limbe foliaire en fonction du rang</i>	59
3.8	<i>Les profils de largeur du limbe foliaire en fonction du rang</i>	59
3.9	<i>Les relations allométriques du limbe foliaire</i>	59
3.10	<i>La surface massique</i>	60
4	La modélisation de la surface foliaire verte	61
4.1	<i>La modélisation de la surface du limbe</i>	61
4.2	<i>La mise en place de la surface foliaire</i>	64
4.3	<i>La sénescence des feuilles</i>	65
4.4	<i>La surface foliaire verte et l'indice foliaire</i>	66

<b>5</b>	<b>Conclusions</b>	<b>66</b>
5.1	<i>L'absence de tallage dans les champs paysans</i>	66
5.2	<i>Prédiction de la surface foliaire développée</i>	67
<b>Chapitre 4 Le rendement</b>		<b>68</b>
<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>68</b>
<b>2</b>	<b>Matériels et méthodes</b>	<b>70</b>
<b>3</b>	<b>Résultats expérimentaux et discussion</b>	<b>70</b>
3.1	<i>La production de biomasse</i>	70
3.2	<i>L'estimation de la RUE</i>	73
3.3	<i>La répartition de la biomasse</i>	74
3.4	<i>Le coefficient d'égrenage</i>	78
<b>4</b>	<b>La modélisation du rendement</b>	<b>78</b>
4.1	<i>La biosynthèse</i>	78
4.2	<i>La croissance de la masse foliaire</i>	78
4.3	<i>La croissance de la masse racinaire</i>	79
4.4	<i>La répartition de la biomasse exportée par les feuilles</i>	79
<b>5</b>	<b>Analyse des simulations</b>	<b>82</b>
5.1	<i>La répartition de la biomasse</i>	82
5.2	<i>La production de biomasse en fonction de la date de semis</i>	85
5.3	<i>La production de la biomasse en fonction de la densité</i>	86
<b>6</b>	<b>Utilisation du modèle : analyse des effets climatiques inter-annuels et de la date de semis sur le rendement</b>	<b>86</b>
6.1	<i>L'effet des variations climatiques inter-annuelles</i>	87
6.2	<i>L'effet de la date de semis sur le potentiel de rendement</i>	87
<b>7</b>	<b>Conclusions</b>	<b>88</b>
<b>Conclusions et perspectives</b>		<b>90</b>
<b>1</b>	<b>Conclusions</b>	<b>90</b>
1.1	<i>La réaction photopériodique</i>	90
1.2	<i>La coordination du développement et de la croissance</i>	91
1.3	<i>Cycle long et cycle court : les conséquences du photopériodisme sur le potentiel de rendement</i>	92
1.4	<i>L'idéotype à rechercher</i>	92
<b>2</b>	<b>Perspectives</b>	<b>93</b>
2.1	<i>Vérifications et approfondissements</i>	93
2.2	<i>Nouveaux champs de recherche</i>	94
2.3	<i>L'amélioration et le développement du modèle de croissance</i>	95
<b>Références bibliographiques</b>		<b>96</b>

<b>Annexes</b>	<b>I</b>
<b>1 Résumé de l'article publié dans Field Crops Research</b>	<b>I</b>
<b>2 Programme de calcul itératif de la date d'IP, du plastochrone et du phyllochrone et du nombre de feuilles totales</b>	<b>II</b>
<b>3 Le programme du modèle de croissance</b>	<b>IV</b>
<b>4 Les paramètres du modèle de croissance</b>	<b>IX</b>



**Fig. 0-1:** Les trois ceintures céréalières en Afrique de l'Ouest. (d'après Chantereau et Nicou, 1991).



**Fig. 0-2:** Evolutions de l'approvisionnement céréaliier dans la zone de production du mil et du sorgho en Afrique de l'Ouest: **a)** Production des 4 céréales principales et importations dans les pays sahéliens et au Nigéria et **b)** rendement des 4 céréales principales. Source FAOSTAT 2003.

## **Introduction**

### **1 La culture du sorgho en Afrique de l'Ouest**

#### ***1.1 Le bassin de production***

Le sorgho est avec le mil la nourriture de base dans les zones soudanienne et sahélienne. En Afrique de l'Ouest ces céréales qui ont des besoins pluviométriques différents sont cultivées préférentiellement dans des régions distinctes qui forment des bandes grossièrement orientées d'Est en Ouest (Fig.0-1). Au Nord, à la marge du Sahara ou Sahel en langue arabe, se trouve la région de prédilection du mil, entre les isohyètes 250 et 600 mm. Au sud de cette première bande, se trouve la région de culture principale du sorgho, dans la zone soudanienne, entre les isohyètes 600 et 1100 mm. Enfin la troisième ceinture de culture céréalière, entre 1100 et 1500 mm, dans la zone soudanienne, est la région qui convient bien au maïs. Plus au sud, les conditions trop humides et les sols lessivés sont défavorables à la culture des céréales, qui sont remplacées par des tubercules (igname et manioc) dans leur fonction d'aliment de base. Le sorgho constitue donc un aliment de base au Mali, Burkina Faso et Nigéria. La population de l'Afrique de l'Ouest atteint aujourd'hui 250 millions d'habitants donc la moitié environ vit dans les régions de culture du mil ou du sorgho. L'urbanisation se poursuit et elle est passée de 35 à 41 % pour l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest au cours des 10 dernières années.

#### ***1.2 Statistiques agricoles et évolution***

Au cours de la dernière décennie, la production du sorgho et du mil a augmenté régulièrement, tandis que les rendements sont restés stables et faibles, voisins de 500 kg/ha en zone sahélienne et de 1 t/ha en zone soudanienne (Fig. 0-2). L'augmentation de production est donc assurée par l'extension des surfaces, et elle permet de compenser plus ou moins l'évolution de la demande entraînée par la forte croissance démographique, en dehors des périodes de crise climatique. L'évolution des pays de la zone CFA est différente de celle du Nigéria. Dans la première zone, la dévaluation du CFA en 1994 a été favorable aux céréales locales devenues plus compétitives en regard des importations. Les productions de riz et de maïs, céréales directement concernées par les échanges marchands, ont doublé en 1994 et 2002 (Chopin-Kuper et al., 2002). Ces productions restent toutefois modestes en regard de la part de l'alimentation assurée par le mil et le sorgho.

Au Nigéria, les évolutions de la dernière décennie ont été plus complexes en raison de leur interaction avec la levée des taxes à l'importation du riz à partir de 1994 et de la politique instable de subvention des engrais à hauteur de 25 % ou nulle, suivant les périodes (Akpokodje et al., 2001). Les rendements du riz et les superficies de maïs (à rendement sensiblement constant) ont donc fortement déclinés depuis 1995. Mil et sorgho ont remplacé le maïs sur une partie des surfaces et leur production a donc augmenté, mais à rendement toujours faible. Le résultat global a été une augmentation très importante des quantités importées.

Cette situation générale dans le bassin de production mil-sorgho montre bien qu'en face de la demande alimentaire croissante la majeure partie des agriculteurs n'a d'autre alternative que l'augmentation des superficies. Mais cette solution n'est guère envisageable au Nigéria, où la densité de population est de 135 habitants/km<sup>2</sup> ou au Niger où seule la marge sud du pays reçoit des précipitations permettant la culture. L'intensification des cultures apparaît indispensable dans ces conditions pour assurer la survie de populations dont la majeure part reste rurale et dépendante de sa propre production alimentaire. L'exemple du Nigéria montre qu'il s'agit d'un objectif difficile à tenir.

Il existe cependant des situations particulières dans lesquelles l'intensification des céréales sèches est déjà une réalité, dans les zones cotonnières et autour des villes. Dans les zones cotonnières, la fertilisation apportée à la culture d'exportation bénéficie aux céréales, tandis qu'en milieu péri-urbain le retour des déchets citadins vers la périphérie a des conséquences visibles sur la fertilité des sols qui sont connues des agriculteurs, qui payent pour recevoir les tas d'immondices. Dans les deux situations il est probable que les apports fertilisants ont permis de lever la carence en phosphate, générale dans les sols de la région (Bationo et al., 1991, Gigou, Comm. Pers.).

### ***1.3 Echec de l'intensification du sorgho***

Dans ces zones intensifiées de la région soudanienne la culture de maïs s'étend au détriment de celle du sorgho (Criado, 2002; Kouressy et al., 2003). A la périphérie des villes le maïs alimente un marché d'épis verts très rentable mais en milieu rural l'une des raisons de cette désaffection, avec la précocité de la récolte et l'absence de pression aviaire, est l'absence de réponse du sorgho à l'amélioration de la fertilité. Dans la zone cotonnière du sud du Mali, les rendements moyens mesurés dans 39 exploitations d'un même village ont été de 816 kg/ha pour le sorgho contre 2043 kg/ha pour le maïs (Bazile et al., 2003). Cette différence est pour partie due au fait que les agriculteurs réservent les meilleures parcelles au maïs, mais cette stratégie est supportée par leur expérience de la différence de rendement potentiel entre les deux espèces. Au Burkina Faso, dans la région cotonnière proche de Bobo Dioulasso le maïs a pris le pas sur le sorgho depuis déjà une vingtaine d'année. Ainsi les rendements mesurés par Wey et al. (1998) dans 456 parcelles ont montré que des rendements médians des variétés locales de maïs de 3 t/ha et de 4t/ha pour les variétés améliorées avec des maxima atteignant 7 et 10 t/ha respectivement.

Pourtant cette évolution n'offre pas que des avantages. Le maïs est beaucoup plus sensible à la sécheresse que le sorgho et le choix de cette culture s'accompagne donc d'une augmentation du risque d'une récolte nulle. Le grain de maïs, dont la teneur en lipide est plus élevée que celle du sorgho, est plus difficile à conserver, d'une part à l'abri des prédateurs des stocks et d'autre part comme semence. Il est difficile de conserver cette semence pendant la saison des pluies alors que des stocks de semences de mil et de sorgho sont traditionnellement maintenus pendant quatre à cinq ans. Enfin le prix de vente du grain de maïs, céréale non-traditionnelle, est généralement inférieur à celui des céréales locales. Ces réserves au succès observé du maïs devraient laisser une place pour la culture du sorgho, y compris sur les terres intensifiées, s'il pouvait parvenir aux mêmes rendements en grain que le maïs. C'est un objectif potentiellement réalisable au vu du potentiel supérieur à 15 t de grain par hectare mesuré dans d'autres régions du monde (Peacock et Wilson, 1984).

Cette situation met en exergue l'échec des travaux d'amélioration variétale du sorgho conduits en Afrique de l'Ouest jusqu'en 1995. Initialement orientés vers la création de variétés pouvant répondre à l'intensification, ils ne sont pas parvenus à cet objectif et les

variétés qui ont été proposées dans les régions en cours d'intensification ont été rejetées par les agriculteurs. Les enquêtes réalisées par Yapi et Debrah (1997) au Mali sur un échantillon de 600 paysans ont ainsi montré qu'en dehors des écotypes locaux retenus pour diffusion, l'impact des créations variétales impliquant un germplasm exogène est très faible, nul dans les régions de culture extensive et inférieur à 5% dans les zones intensifiées.

S'appuyant sur les idées qui ont fait le succès des blés et riz de la révolution verte, variétés à paille courte et non-photopériodisme afin de couvrir une vaste aire d'adaptation, négligeant la biodiversité locale qui s'était révélée difficile à améliorer, au profit de variétés introduites déjà très travaillées en Inde ou aux USA et issues de races est- et sud-africaines (caudatum et kafir pour l'essentiel), ces travaux d'amélioration ont créé des variétés qui se sont malheureusement révélées inadaptées à l'usage. Les analyses de cet échec montrent à présent que des critères d'adaptation et d'utilisation essentiels n'ont pas été perçus et suffisamment pris en compte, parmi lesquels figurent le photopériodisme et la qualité organoleptique du grain (Fliedel, 1994; Vaksman et al., 1996; Ouattara et al., 1998; Reyniers et al., 1998).

## **2 Le milieu de culture du sorgho en Afrique de l'Ouest**

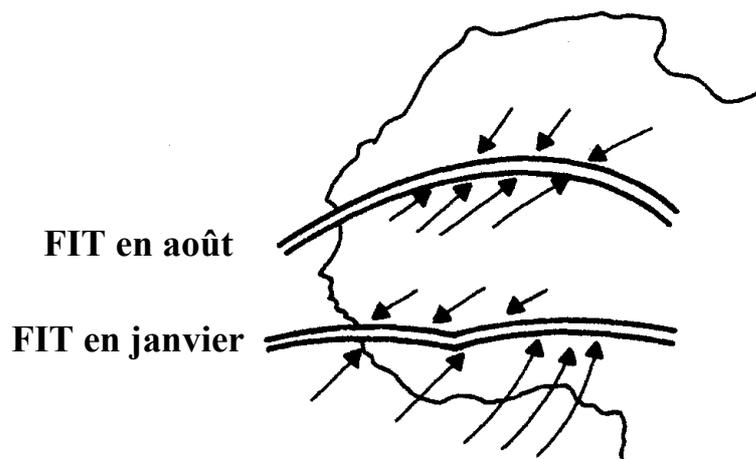
En raison de sa présence ancienne dans la région l'espèce a co-évolué dans son environnement local avec de multiples espèces prédatrices. Les écotypes locaux possèdent donc des mécanismes de résistance ou d'échappement aux stress abiotiques et biotiques qui ont assuré sa survie dans l'écosystème. Ces mécanismes sont souvent tellement efficaces qu'ils cachent les pressions exercées par le milieu ou les prédateurs jusqu'à l'introduction d'une variété exogène qui les révèlent alors de façon dramatique. L'histoire, courte et récente, de l'amélioration du sorgho en Afrique de l'Ouest est très révélatrice de ce type de difficulté. Nous allons passer en revue ici les principales contraintes exercées par le milieu sur les plantes de sorgho au cours de leur cycle annuel en Afrique de l'Ouest.

### **2.1 Le milieu physique**

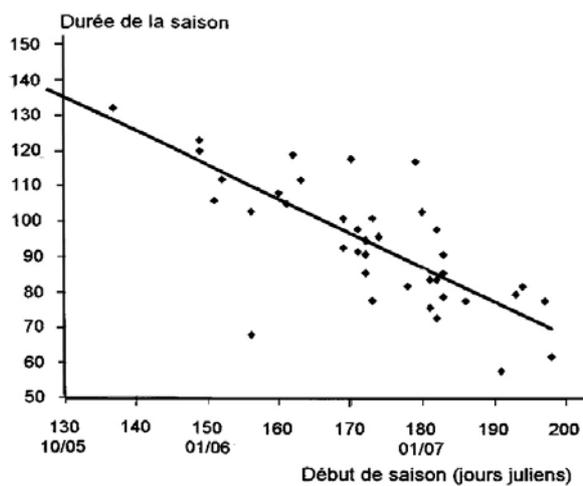
#### **2.1.1 Le climat**

Le sorgho est cultivé dans la zone centrale d'Afrique de l'Ouest entre le 7<sup>ème</sup> et le 14<sup>ème</sup> parallèle nord, en climat continental avec des pluviométries comprises entre 900 et 1250 mm dans la zone soudano-guinéenne et entre 500 et 900 mm dans la zone sahélo-soudanienne. Le climat est caractérisé par deux saisons très tranchées, la première totalement sèche pendant laquelle les températures peuvent atteindre des valeurs très élevées. La vie des organismes supérieurs comme de leurs parasites est très ralentie ou suspendue pendant cette période. A l'inverse la deuxième saison est chaude et très humide, très favorable à l'expression de la vie, sous toutes ses formes. Après les premières pluies tous les organismes vivants commencent une exubérante course vers la croissance et la multiplication qui les entraîne dans une intense compétition inter-spécifique. Ce mouvement s'achèvera quelques mois plus tard au cours d'un rapide dessèchement de l'ensemble du territoire, en quelques semaines après l'ultime pluie. De cette situation découle le rôle central du régime pluviométrique de la zone de culture qui va induire le calendrier de toutes les pressions exercées sur la culture et, à long terme, l'évolution des sols.

Les précipitations de cette région sont apportées par un courant de mousson Sud-Ouest issu de l'anticyclone de Sainte Hélène (Konaté 1982). Sur le front de convergence intertropical (FIT), où s'affrontent l'anticyclone de Sainte Hélène au sud et les deux



**Fig. 0-3 :** Positions extrêmes du front intertropical (FIT) sur l'Afrique occidentale (d'après Konaté,1982).



**Fig. 0-4 :** Variabilité interannuelle du début et de la durée de la saison des pluies, à Ségou, pendant la période 1960-1990 (d'après Ouatarra et al. 1998)

anticyclones des Açores et de Lybie au Nord, des turbulences actives constituées de bandes longitudinales de cumulonimbus se déplacent de l'Est vers l'Ouest, apportant la majeure part des pluies. Le FIT se déplace du sud vers le nord pendant la première partie de l'année, en suivant approximativement la course du soleil mais avec 6 semaines de retard (Fig. 0-3). Puis il retourne vers le sud. La date de passage du FIT en un lieu détermine le début et la fin de la saison des pluies. Par conséquent cette saison est plus courte avec de plus grandes variations inter-annuelles de la pluviométrie totale à mesure que la latitude croît. Ainsi au Mali la durée moyenne de la saison des pluies entre 1959 et 1998 a été de 146 jours à Bougouni (11°24'N), 103 jours à Kolokani (13°30'N) et 60 jours à Nara (15°06'N), sans changement significatif lié aux saisons plus sèches enregistrées de la fin des années soixante au début des années quatre-vingt (Traoré, 2002). La pluviométrie totale et la durée de la saison des pluies sont très liées. Dans la zone soudano-sahélienne, les variations inter-annuelles sont plus importantes sur la date de début de cette saison que sur celle de la fin (Sivakumar, 1990). Par exemple, à Ségou au Mali (13°34'N, 6°09'W), sur une série de quarante ans, la majorité des débuts de saison pluvieuse est intervenue dans un intervalle de 50 jours, tandis que les fins de saison ont été groupés dans un intervalle de 25-30 jours (Fig. 0-4). En conséquence, dans cette région, les meilleures saisons pluviales commencent tôt et durent environ 120 jours avec un total des précipitations de 950 mm, tandis que lors des années de sécheresse la saison des pluies commence tard, ne dure que 70 jours avec un total des précipitations de 450 mm.

Cette variation de la durée de la saison des pluies exerce une forte pression de sélection sur les variétés annuelles qui doivent assurer la maturation du grain au bon moment. Il sera décrit dans le paragraphe 4 comment le photopériodisme a permis l'adaptation à cette situation.

### 2.1.2 Les sols

Les sols de la région se sont développés en relation avec les conditions climatiques et la topographie mais représentent aussi un héritage des paléoclimats caractérisés par une alternance de climats secs et humides aux ères tertiaires et quaternaires (Konate, 1982). Au nord de l'isohyète 500 mm prédominent les sols bruns semi-arides, surtout sableux. Leur humidité volumétrique à la capacité au champ varie entre 12 et 15 % et au point de flétrissement entre 3 et 4 %. Ces sols conviennent particulièrement au mil en raison de leur texture grossière. Les sols ferrugineux ou sols peu évolués d'apport, dominant entre les isohyètes 500 et 1000 mm, région de culture dominante du sorgho. Ces sols ont subi une migration des éléments sous l'effet des pluies et une accumulation d'argile et de fer forment une couche moins perméable à faible profondeur. Une partie d'entre eux présentent donc des difficultés de drainage, fonction de la topographie et de la distribution des pluies. L'humidité volumétrique est de l'ordre de 17-22% à la capacité au champ et de 7-8% au point de flétrissement permanent. Enfin dans les régions situées plus au sud, peu concernées par le sorgho, se rencontrent les sols ferralitiques, fortement remaniés par le lessivage.

Les déficiences en phosphore sont très répandues dans les sols lessivés tropicaux (Bationo et al., 1991). Les analyses de la station de Samanko révèlent des teneurs totales comprises entre 60 et 200 mg.kg<sup>-1</sup> et des teneurs assimilables (Bray I) comprises entre 1 et 10 mg.kg<sup>-1</sup>, fonctions de la topographie et de l'histoire des parcelles. Un certain nombre de parcelles se situent donc au voisinage du seuil de déficience estimé à 2 mg.kg<sup>-1</sup> sur ce type de sol, malgré des apports en fertilisants minéraux nettement supérieurs à ceux pratiqués par les paysans de la zone. Cette situation peut donc être considérée comme représentative pour la région.

## 2.2 L'environnement biotique

### 2.2.1 Les pathogènes

Trois pathogènes exercent une pression majeure sur les cultures de sorgho de la région (Doggett, 1988; Chantereau et Nicou, 1991) :

- l'antracnose : il s'agit d'une maladie foliaire provoquée par un champignon, *Colletotrichum graminicola*. Favorisée par les conditions chaudes et humides elle provoque des lésions brun-rouges qui peuvent s'étendre à l'ensemble de la plante chez les variétés non résistantes.
- le mildiou du sorgho : il s'agit d'une maladie fongique provoquée par *Perenosclerospora sorghi* qui se transmet dans le sol aux jeunes plantules et gagne les méristèmes, provoquant la décoloration par bande des feuilles jusqu'à devenir blanches. Cette maladie est partout présente mais ne s'exprime que lors de l'introduction de variétés non résistantes, démontrant ainsi la résistance des écotypes locaux.
- les moisissures du grain : elles sont provoquées par un complexe fongique (*Fusarium*, *Curvularia*, *Alternaria* et *Helminthosporium*) et sont favorisées par l'association de l'humidité et de la chaleur. L'ampleur des attaques de moisissures sont corrélées à celle des infestations de punaises des panicules, qui pourraient faciliter leur dissémination au cours de la piqûre du grain (Ratnadass et al., 1997)

### 2.2.2 Les insectes

Les insectes les plus nuisibles au sorgho dans la région sont (Dolumbia, 1988; Ajayi and Ratnadass, 1998) :

- la mouche des semis, *Atherigona soccata*, qui s'attaque aux jeunes plantules. Une génération dure 3 à 4 semaines en saison des pluies de sorte que la multiplication des insectes est rapide et qu'ils peuvent affecter gravement les semis tardifs.
- la cécidomyie, *Stenodiplosis sorghicola*, qui se nourrit des organes floraux et des jeunes grains. Comme pour le précédent le cycle de reproduction est très rapide dès que l'insecte trouve des conditions favorables. Les plantes qui fleurissent en retard sur les précédentes, soit parce qu'elles sont tardives, soit parce que des variétés précoces ont été introduites dans leur environnement, courent des risques de destruction totale des épis.
- les punaises des panicules. *Euristylus oldi* est l'espèce la plus importante. Elles provoquent par leurs piqûres des malformations et des colorations anthocyanées du grain qui le déprécie. Elles infestent beaucoup plus fortement les panicules compactes que les panicules lâches des guinea.

### 2.2.3 Les mauvaises herbes

La lutte contre les adventices est une contrainte majeure des cultures des savanes soudanaises. Après les premières pluies lèvent des adventices extrêmement agressives (*Digitaria*, *Bracharia*, *Echinochloa*, *Setaria*, *Rottboellia*, *Pennisetum*) dont la végétation naturelle à floraison dépasse 2 mètres de haut. Cette très forte concurrence entraîne la nécessité absolue de semer les cultures le plus rapidement possible après les premières pluies de la saison (Ramaiah and Parker, 1982).

Le striga (*Striga hermontica*), espèce parasite fixée aux racines des céréales, est très présent dans toute la région. Il lève pendant la montaison du sorgho et fleurit pendant sa maturation. Il est associé aux conditions de faible fertilité des sols. Certains écotypes locaux (Séguétana) sont beaucoup plus résistants que d'autres variétés à ce parasite qui ne parvient pas à se fixer sur leurs racines.

#### 2.2.4 Les oiseaux

Les oiseaux granivores constituent un risque majeur pour les cultures de sorgho et de mil. Dans le Sahel le quelea à bec rouge (*Quelea quelea*) est considéré comme l'un des plus nombreux et dangereux prédateur aviaire du monde (Bruggers et Jaeger, 1982). Ces oiseaux se nourrissent normalement des semences de graminées sauvages, mais peuvent provoquer d'importants dégâts dans les cultures de sorgho en cours de maturation. Cela sera d'autant plus vrai que cette maturation sera décalée, avant ou après, celle de la flore sauvage et des champs environnants.

### 2.3 *L'agriculture et les consommateurs ouest-africains*

#### 2.3.1 *Les pratiques culturales*

La production principale du sorgho est assurée pendant la saison des pluies et c'est d'elle qu'il sera question. Il existe toutefois une production de décrue, le long des fleuves Niger et Sénégal, sur les bords du lac Tchad et de ses affluents centre-africains le Logone et le Chari, radicalement différente quant à son calendrier, aux variétés et aux techniques utilisées, dont il ne sera pas traité ici.

La préparation du sol est fonction du précédent cultural, de la texture du sol et de l'équipement dont dispose l'agriculteur. Après une jachère, la parcelle est défrichée pendant la saison sèche, sans dessouchage. Derrière une culture, les résidus de récolte sont rassemblés en tas et brûlés sur place à la fin de la saison sèche. Immédiatement après la première grosse pluie, supérieure à 20 mm, commence la préparation des parcelles. Dans les terrains légers un grattage et un billonage sont souvent effectués à l'aide d'une houe ou d'un multicutteur à traction asine. Dans les terrains plus lourds il n'y souvent pas de travail du sol. En zone cotonnière le niveau d'équipement est plus important : le labour et le billonage tendent à devenir la règle. Ils sont réalisés en traction bovine ou motorisée.

Lorsqu'elle est disponible la fumure organique a été transportée et épandue à la fin de la saison sèche. Aux abords des villes elle est constituée des immondices transportées hors de la ville que l'agriculteur trient à la fin de la saison sèche pour brûler la partie non-organique (essentiellement constituée de plastiques). Elle constitue généralement la seule fumure des cultures de céréale, avec les fécès laissés par le bétail au début de la saison sèche lorsqu'il a pâturé dans les tiges de la culture précédente. Dans la zone cotonnière la culture peut recevoir un engrais minéral, un demi-sac ou un sac d'urée par hectare, qui est appliqué si le développement végétatif de la culture est très bon.

Le semis est effectué en lignes distantes d'environ 80 cm. Un trou (poquet) de 5 à 8 cm de profondeur est creusé avec un bâton et reçoit une pincée d'une dizaine de grains avant d'être partiellement rebouché. La distance entre les poquets est adaptée au type de sol, donc à sa réserve hydrique, et à la pluviométrie du lieu. Il varie entre 80 et 40 cm mais peut descendre à moins de 20 cm en zone intensifiée où des semoirs mécaniques sont disponibles. Les cultures associées avec une légumineuse -niébé ou arachide- ou une autre céréale -riz ou maïs- sont courantes.

Le désherbage est le principal facteur limitant l'augmentation des superficies cultivées par les agriculteurs africains. Ils doivent faire face à la croissance d'une végétation d'adventices très agressives dont la levée a commencé avant celle de la culture en raison du délai entre la première pluie et le semis imposé par la préparation des sols. Toute la main d'œuvre familiale est mobilisée dans cette compétition contre la nature tropicale essentiellement conduite à la daba, houe locale à manche court. La priorité est accordée aux plantes de rente dicotylédones,

coton et arachide. La stratégie commune est d'assurer le semis de ces plantes de rente puis celui des céréales vivrières, y compris sans préparation de sol, jusqu'au moment où le premier désherbage doit être assuré. Le désherbage des céréales ne commence qu'après que celui des cultures de rente soit achevé et les dernières parcelles peuvent n'être désherbées qu'un mois après la levée. Elles ont alors l'aspect habituel d'une savane, très dense et haute d'une quarantaine de centimètres. Deux désherbages sont généralement pratiqués sur chaque parcelle. L'association des cultures vivrières ne modifie guère les pratiques de désherbage.

Traditionnellement le démariage n'est pas pratiqué. L'agriculteur laisse la densité se réguler d'elle-même. Lorsqu'il est pratiqué, la densité est ramenée à 3 plants par poquet en conformité avec le message diffusé depuis longtemps par les sociétés de développement.

Le « gardiennage d'oiseaux » du sorgho est indispensable entre le début du remplissage du grain et sa maturité. Pendant le séchage il n'attire plus les oiseaux. Il est assuré par les enfants, entre 8 et 15 ans, qui passent leur journée à crier et à chasser les oiseaux avec des lance-pierres.

Comme pour les opérations précédentes la récolte des plantes de rente est prioritaire. Le grain des céréales mûrit donc longtemps sur pied. A cette époque, au cours du mois de novembre, la sécheresse revenue écarte les risques biotiques et les très hautes tiges des sorghos traditionnels ne versent ni ne cassent.

La panicule entière est récoltée et stockée dans des greniers en torchis, à l'abri des rats. Ce stockage assure une bonne conservation de la qualité semencière du grain pendant au moins 5 ans.

### 2.3.2 Les utilisations de la récolte

L'appareil végétatif trouve différents usages, fonction des régions : fourrage, mais chez les variétés guinea cela ne concerne que les feuilles car la tige est trop lignifiée pour être consommée, matériau de construction et combustible.

Le grain de sorgho récolté en Afrique est presque exclusivement destiné à la consommation humaine. Les chevaux, animaux nobles, en reçoivent aussi un peu dans leur ration. L'essentiel de la récolte est autoconsommée, dans cette région où la part de la population rurale reste voisine de 70 %. Le grain peut être consommé entier ou concassé (couscous) et bouilli, ou moulu pour donner une farine qui sera utilisée pour une préparation épaisse non fermentée (le tô), une bouillie claire plus ou moins fermentée (ogi au Nigéria et Ghana), des galettes (waisna au Nigéria) et des beignets (tubani et ganda au Nigéria). Le décortiquage et la mouture sont traditionnellement effectués au pilon par les femmes. Il sert aussi à préparer des boissons maltées non fermentées (fura au Nigéria et au Burkina Faso) et de la bière traditionnelle (dolo). L'essentiel de la production actuelle de bière industrielle du Nigéria est issu de grains de sorgho.

Consommant le sorgho depuis leur enfance les habitants ruraux de la région ont des préférences strictes pour le goût, la couleur et la consistance du plat préparé, qui peuvent varier entre régions et même entre villages (Fliedel, 1994). Les qualités recherchées sont celles des grains du guinea qui fournit la majeure part de la récolte. En ville la situation est différente : la part de l'alimentation apportée par les céréales sèches locales tend à diminuer au profit du riz et du blé, d'utilisation plus aisée. Ceci tient en partie au fait que ces deux céréales bénéficient d'un usinage qui n'est pas mis en place dans les filières de commercialisation du sorgho et du mil.

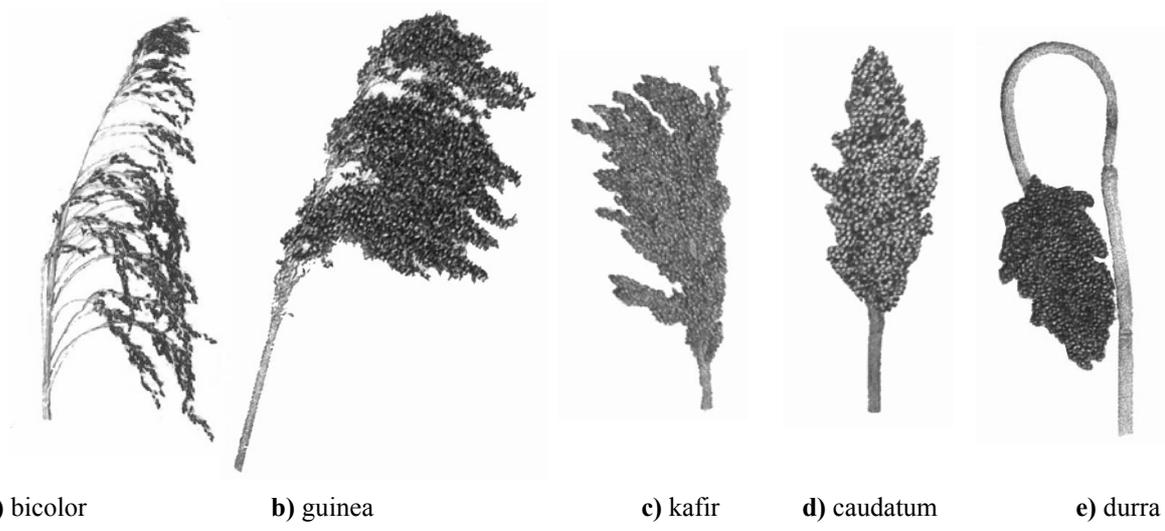


Fig. 0-5 : La panicule des cinq races de base de sorghos cultivés

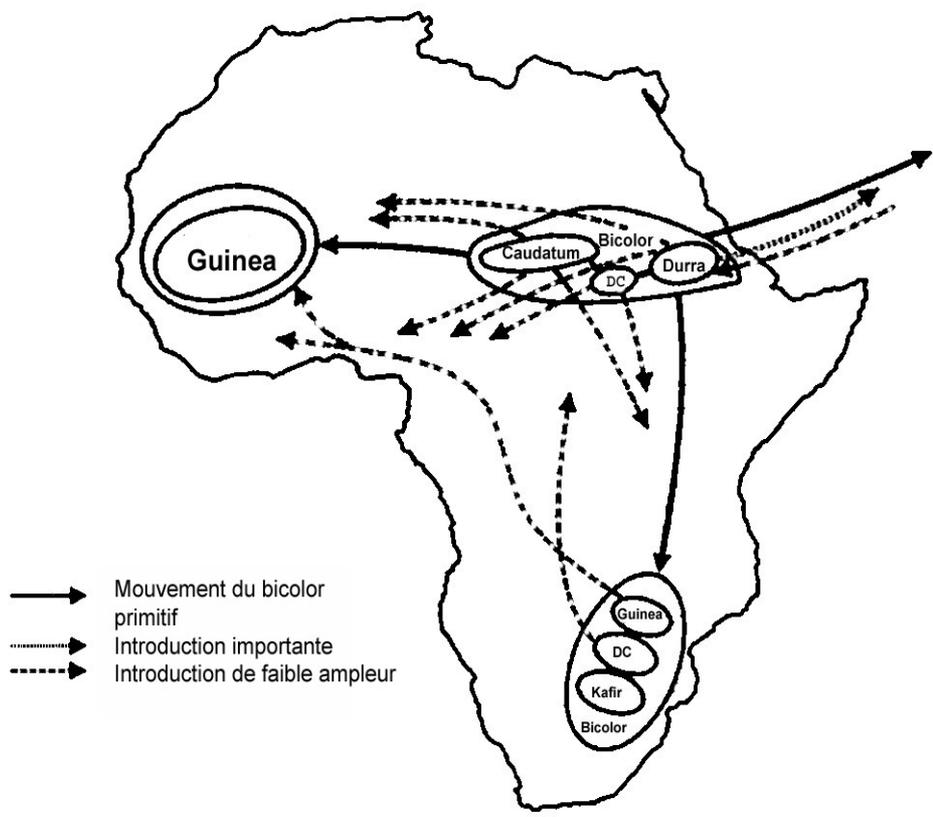


Fig. 0-6: Schéma de domestication des sorghos cultivés (d'après Ollitrault et al., 1989)

### 3 L'espèce Sorgho : éléments de botanique

#### 3.1 Taxonomie

Le sorgho (*Sorghum bicolor* L. Moench) est une Poacée (ex-graminée) appartenant à la sous-famille des Panicoïdées et à la tribu des Andropogonées. Le genre *Sorghum* se divise en cinq sections parmi lesquelles se trouve la section *sorghum* composée de 3 espèces : 2 espèces sauvages et pérennes (*S. halepense* et *S. propinquum*) et une espèce annuelle (*S. bicolor*). Cette dernière comprend les sorghos cultivés (ssp. *bicolor*), les sorghos adventices (spp. *drumondii*) et les sorghos sauvages (ssp. *arundinaceum*). *S. bicolor* et *S. propinquum* sont diploïdes ( $2n = 20$ ) et interfertiles malgré leur isolement géographique. *S. halepense* est une espèce tétraploïde ( $2n = 4x = 40$ ) qui peut s'hybrider avec les sorghos cultivés pour donner l'espèce *S. almum* (Doggett, 1988; Grenier, 2000).

Le sorgho est une plante préférentiellement autogame (avec 5 à 7% d'allogamie en moyenne) mais certaines formes présentent des taux d'allofécondation pouvant atteindre 30% (Ollitrault, 1987).

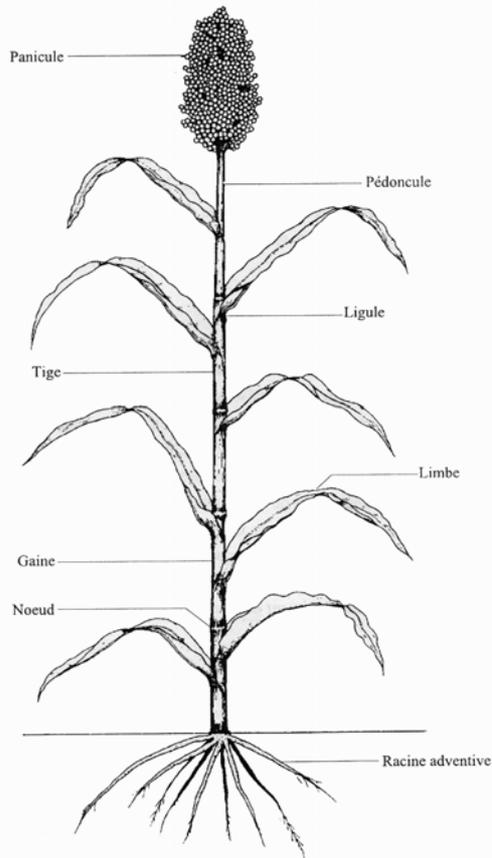
Les sorghos cultivés ont été classés en cinq races de base à l'aide de critères morphologiques, confirmés par les analyses biomoléculaires (Fig. 0-5) :

- la race *bicolor*, répartie dans l'ensemble des zones de culture du sorgho en Afrique et en Asie.
- La race *caudatum* bien représentée en Afrique Centrale (Soudan, Tchad et Nigéria) et en Afrique de l'Est (Ouganda)
- La race *durra*, majoritaire en Inde et au Moyen-Orient et très présente en Afrique de l'Est . Elle est associée au monde musulman.
- La race *guinea* est typique de l'Afrique de l'Ouest mais est également présente en Afrique de l'Est et du Sud
- La race *kafir* est essentiellement présente en Afrique du Sud et de l'Est (au sud de la Tanzanie)

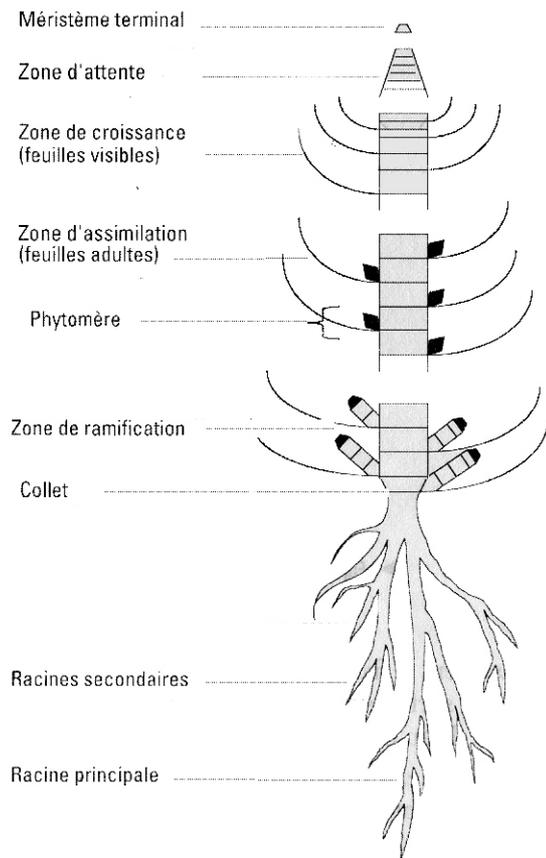
#### 3.2 Origine et évolution

La domestication du sorgho a eu lieu à la marge sud-est des déserts africains, dans une zone aujourd'hui occupée par le Soudan et l'Éthiopie, voici 5000 à 8000 ans (de Wet et Huckabay, 1967; Wendorf et al., 1992). La plante originellement domestiquée aurait donné la race *bicolor* présente dans toutes les régions de culture du sorgho. De ce centre d'origine, le sorgho a suivi les migrations humaines vers l'Ouest et le Sud de l'Afrique et aurait été temporairement isolé dans trois centres de diversifications secondaires dans lesquels il a évolué vers quatre races principales restées inter-fertiles : *caudatum* est-africain, *durra* dans la zone éthiopienne, *guinea* ouest-africaine et *kafir* sud-africain (Fig. 0-6).

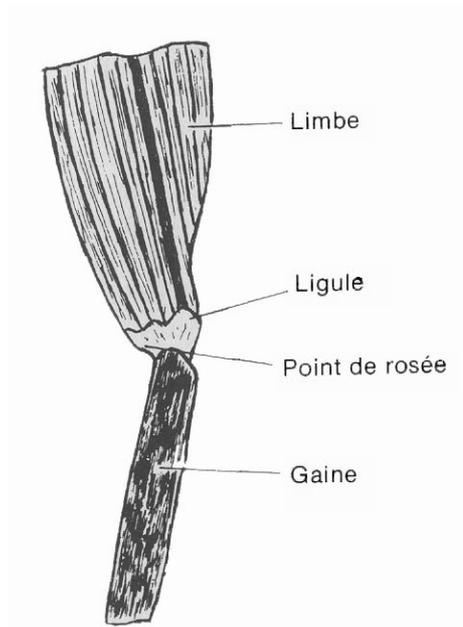
Des migrations plus récentes ont ensuite étendu l'aire de culture du sorgho vers l'Asie, en Indes et en Chine puis l'Amérique et l'Australie.



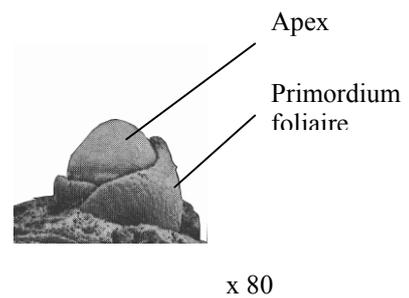
**Fig. 0-7 :** Schéma d'un plan de sorgho (d'après Lafarge, 1988)



**Fig. 0-8 :** Schéma d'organisation d'une graminée en phase végétative (d'après Crozat et Levraut, 2002).



**Fig. 0-9 :** Schéma d'une feuille de sorgho. (d'après House, 1987).



**Fig. 0-10 :** Le point apical de la tige de sorgho (Dogget, 1988)

### 3.3 Morphologie et développement

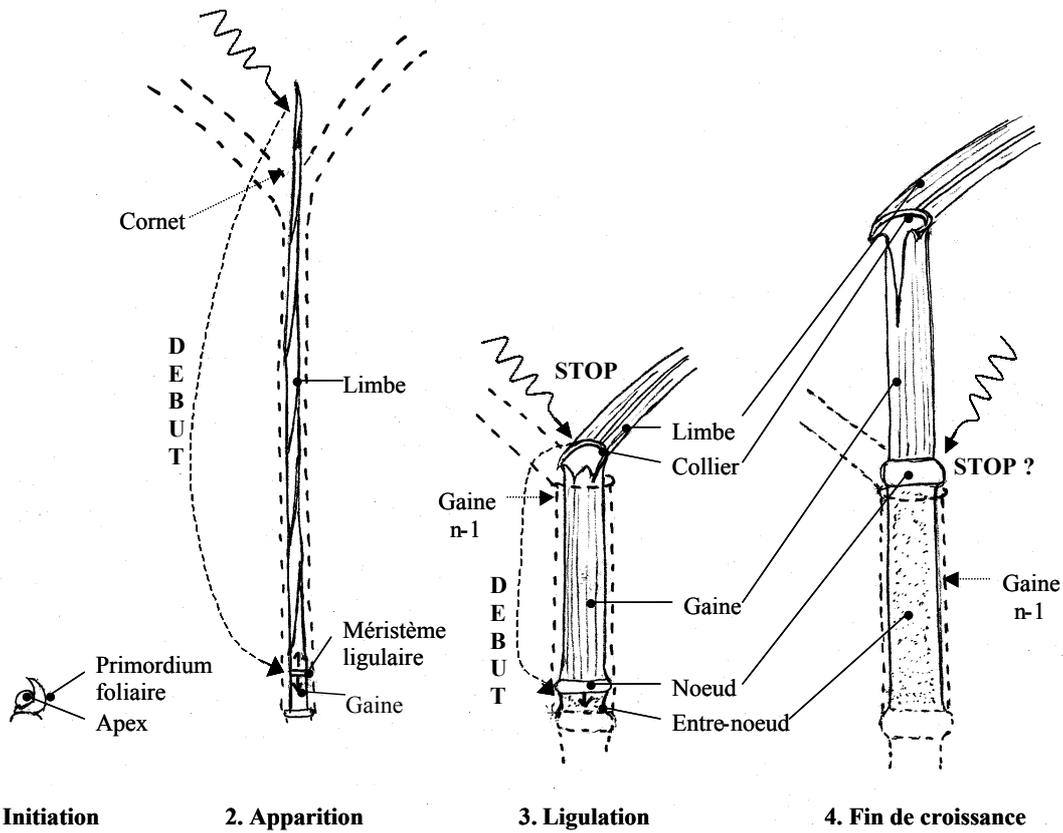
La plante de sorgho, comme toutes les graminées, est constituée d'un empilement d'unités identiques les phytomères, constitués d'une feuille, d'un nœud portant un bourgeon axillaire et d'un entre-nœud développé en dessous du nœud (Fig. 0-7 et 0-8). La feuille est elle-même constituée d'un limbe et d'une gaine enserrant la tige, reliés par la ligule (Fig. 0-9). Pendant le développement, les zones méristématiques de la feuille sont situées de part et d'autre de la ligule. Chez le maïs, Ben Haj Salah (1996) a montré que les longueurs des zones de multiplication et d'élongation du limbe de la feuille 10 ont respectivement 20 et 80 mm. Le limbe de la feuille de sorgho atteint une dimension variable en fonction du rang de la feuille et de la variété, qui peut aller jusqu'à 1,35 m de long et 0,15 m de large (House, 1987; Soontornchainaksaeng, 1995). La phyllotaxie est opposée alterne.

Le développement et la croissance du phytomère se déroulent de façon séquentielle. La particularité des graminées réside en ce que la partie basale de la feuille constitue une gaine enserrant pendant un temps les phytomères plus jeunes et assurant un rôle de soutien vertical complémentaire de celui de la tige. Au cours de son développement, chaque phytomère est en relation d'information avec celui qui l'a précédé pour le déclenchement et l'arrêt des diverses phases de ce développement et la croissance. Le signal médiateur de cette information est probablement lumineux, mais cela n'est pas définitivement établi.

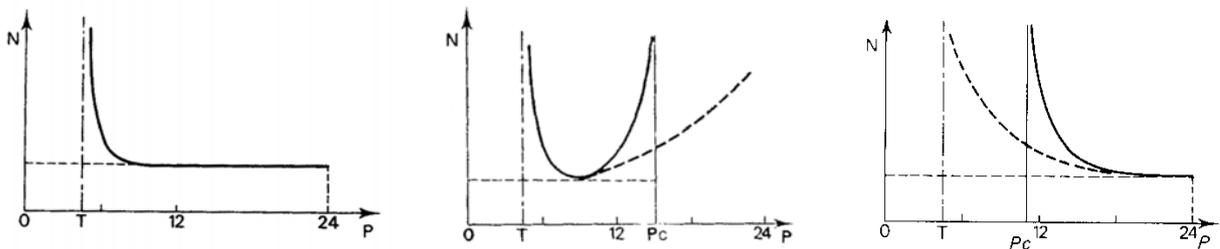
En premier lieu un nouveau limbe foliaire est initié par l'apex situé au sommet de la tige (Fig. 0-10 et 0-11-1). Ce limbe se développe et commence à croître à l'abri d'un grand nombre de structures enroulées les unes sur les autres, constituées pendant la phase de montaison de 2 à 3 gaines de feuilles déjà déployées issues de phytomères dont la croissance de l'entre-nœud est en cours, de 2 à 4 gaines et de 2 à 4 limbes enroulés de feuilles en croissance au sommet de la tige (Fig. 0-11-2). Chez le sorgho, le début de la croissance de la gaine semblerait être synchronisée avec l'apparition de la pointe du limbe hors du cornet formé par les feuilles précédemment sorties : avant cette date la longueur de la gaine est insignifiante (B. Clerget, données non publiées). La croissance et le développement du limbe et de la gaine se poursuivent jusqu'à la sortie de la ligule hors de la gaine de la feuille précédente (Fig. 0-11-3). Chez le maïs, il a été montré que cet événement est à son tour synchronisé avec le début de l'élongation de l'entre-nœud du même phytomère, lorsque celui-ci s'allonge (Robertson, 1994; Fournier et Andrieu, 2000). Il n'a pas été établi de relation claire concernant l'arrêt de la croissance de l'entre-nœud (Fig. 0-11-4). Chez les sorghos guinea, la longueur des gaines et des entre-nœuds sont du même ordre de grandeur, comprises entre 20 et 25 cm, ce qui soulève la question d'une éventuelle relation entre l'arrêt de la croissance de l'entre-nœud et la sortie du nœud foliaire hors de la gaine de la feuille précédente, éventuellement par éclatement de cette dernière. Cependant, cette relation ne peut pas exister chez les variétés porteuses de gènes de nanisme brachytique dont l'ensemble de la tige reste enserrée à l'intérieur de plusieurs gaines emboîtées.

En fonction de la variété et la date de semis, les 7 à 13 premiers entre-nœuds ne s'allongent pas et la tige conserve une longueur totale inférieure à 2 cm jusqu'au moment de la montaison. Lorsque cet événement se déclenche cette élongation des entre-nœuds entraîne une brusque accélération de la vitesse de croissance en hauteur.

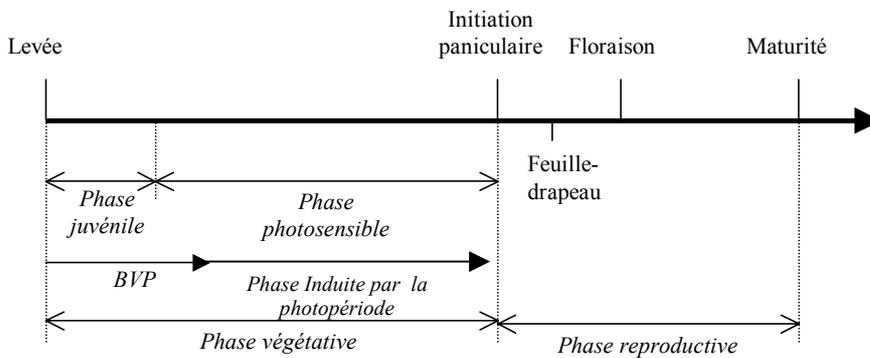
Les observations réalisées chez les sorghos guinea qui ont développé beaucoup de feuilles confirment ce mécanisme de développement séquentiel. Chez ces sorghos la période de la montaison, qui peut durer près de 6 mois, s'effectue en régime de développement stable : les vitesses d'initiation, d'apparition et de ligulation des feuilles sont identiques. Jusqu'à l'apparition de la feuille-drapeau, chacune des phases de croissance du phytomère concerne alors 3 phytomères successifs (B. Clerget, données non présentées). 7 à 8 feuilles déjà initiées



**Fig. 0-11 :** Les étapes du développement et de la croissance d'un phytomère. Les signaux perçus et leurs effets sont indiqués.



**Fig. 0-12 :** Relation entre le nombre de jours nécessaires à la floraison (N) et la photopériode (P) pour **a)** les espèces indifférentes, **b)** les espèces de jour court absolu (—) ou préférentiel (- - -) et **c)** les espèces de jour long absolu (—) ou préférentiel (- - -). T : minimum trophique, Pc : photopériode critique. D'après Heller (1982).



**Fig. 0-13 :** Schéma de développement des céréales.

restent cachées au sein des gaines, 4 à 5 d'entre-elles enserrent l'apex tandis que les 3 plus anciennes ont démarré leur croissance linéaire vers le cornet, distant d'environ 50 cm du sommet de la tige. Trois feuilles dont le limbe et la gaine sont en croissance simultanée constituent le cornet et enfin 3 entre-nœuds de phytomères antérieurs sont en croissance. La zone de croissance de la tige concerne donc simultanément 9 phytomères. Les précédents ont achevé leur cycle de maturation, tandis que les suivants ne sont encore qu'en phase de multiplication cellulaire.

Enfin les bourgeons axillaires des premiers phytomères peuvent donner naissance à des talles. En conditions favorables, les plantes de sorgho peuvent développer jusqu'à 7 ou 8 talles dont la majorité disparaîtra avant la maturité (Clerget, 1999; Lafarge et al., 2002).

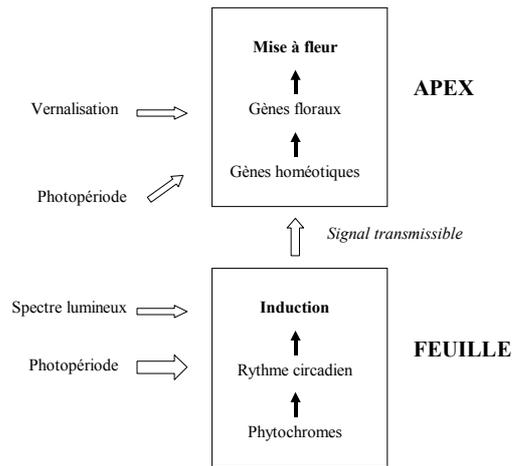
Le système racinaire séminal mis en place au moment de la germination est rapidement remplacé par des racines adventives, néoformations développées par les premiers nœuds. Le système racinaire du sorgho est extrêmement puissant et s'enfoncent jusqu'à 2 mètres de profondeur (Medeiros, 1997). Le système adventif d'ancrage des sorghos guinea est très développé afin d'assurer la tenue de tiges dont la hauteur peut dépasser 5 m. Les racines d'ancrage sont émises par des nœuds situés jusqu'à 0,25-0,30 m de haut qui sont les numéros 14 ou 15. D'après Doggett (1988) ces racines ont une histologie complète qui doit leur permettre d'être fonctionnelles, mais House (1987) écrit le contraire.

## **4 Le photopériodisme : la clé de l'adaptation au climat des savannes ouest-africaines**

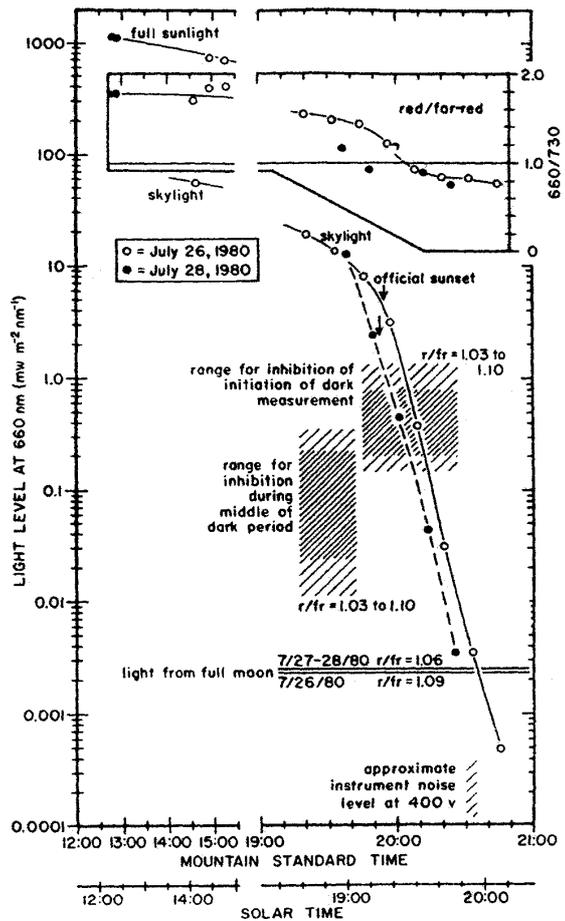
### **4.1 Description du phénomène**

La synchronisation des organismes avec les saisons est une manifestation spectaculaire de leur interaction avec l'environnement (Salisbury et Ross, 1985). Cette synchronisation concerne souvent la reproduction : il est approprié pour les jeunes animaux de naître lorsque la nourriture est abondante, pour les plantes allogames de fleurir toutes à la même date afin que la pollinisation croisée soit assurée et pour beaucoup d'espèces de tous les règnes de former les structures reproductives à une saison précise. Mais beaucoup d'autres fonctions physiologiques des plantes ont aussi une activité rythmée par les saisons : l'élongation des tiges, la croissance des feuilles, la dormance, la formation d'organes de stockage, la chute des feuilles et le développement de la résistance au froid font partie de cette liste. Beaucoup de ces variations saisonnières sont synchronisées par le photopériodisme, c'est à dire la perception et la réaction aux changements de la durée quotidienne du jour et de la nuit. Ces changements de la durée du jour, plutôt que la durée du jour seule qui peut être ambiguë au printemps ou en automne, fournissent l'unique signal environnemental certain du passage des saisons (Thomas, 1998).

Le phénomène a été compris au cours du dernier siècle. A la fin du 19<sup>ème</sup> siècle l'invention des ampoules électriques a permis la conduite d'expériences d'allongement de la durée du jour naturelle et de montrer ainsi l'accélération de la floraison des espèces annuelles estivales. La relation entre le développement des plantes et la durée du jour plutôt qu'avec la quantité de lumière reçue a été démontrée simultanément par Tournois (1912) et Klebs (1913). Garner et Allard (1920) ont été les premiers à clairement comprendre que la floraison et de nombreuses réactions physiologiques étaient accélérées soit par les jours longs soit par les jours courts, en fonction des variétés considérées. Les plantes peuvent ainsi être classées d'après leur réponse à la photopériode en 3 grandes catégories, souvent caractérisée par la durée nécessaire jusqu'à la floraison. Chez les variétés indifférentes, le temps nécessaire à la floraison est fixe quelque soit la durée du jour, au-dessus d'un seuil minimal correspondant à



**Fig. 0-14 :** Schéma de l'induction photopériodique de la floraison chez les plantes de jour court. D'après Lumdsen (1998)



**Fig. 0-15 :** L'intensité lumineuse à 660 nm en fonction de l'heure les 26 et 28 juillet 1980 à Logan, Utah, USA. La lumière de la lune est aussi reportée. Les zones hachurées représentent l'intervalle d'intensité lumineuse suffisante pour inhiber l'initiation de la mesure de la période sombre chez le *Xanthium* ou pour inhiber la floraison lorsqu'il est appliqué 2 heures après le début d'une période obscure de 16 heures. Les graphes insérés représentent les rapports entre les intensités lumineuses à 660 et 730 nm pour le plein-soleil et le crépuscule ; les autres rapport R/FR sont exprimés numériquement. (Salisbury, 1985)

une exigence trophique minimale généralement de 4 à 5 heures (Heller, 1982) (Fig. 0-12). Chez les variétés de jour court absolu la floraison ne peut se produire que pour des durées de jour inférieures à un seuil critique  $P_c$  et chez les variétés de jour court préférentiel le temps nécessaire à la floraison s'allonge en proportion de la photopériode. Chez les variétés de jour long absolu, la floraison ne peut se produire que pour des durées de jours supérieures au seuil critique, tandis que chez les variétés de jour long préférentiel le temps nécessaire à la floraison augmente en proportion inverse de la photopériode.

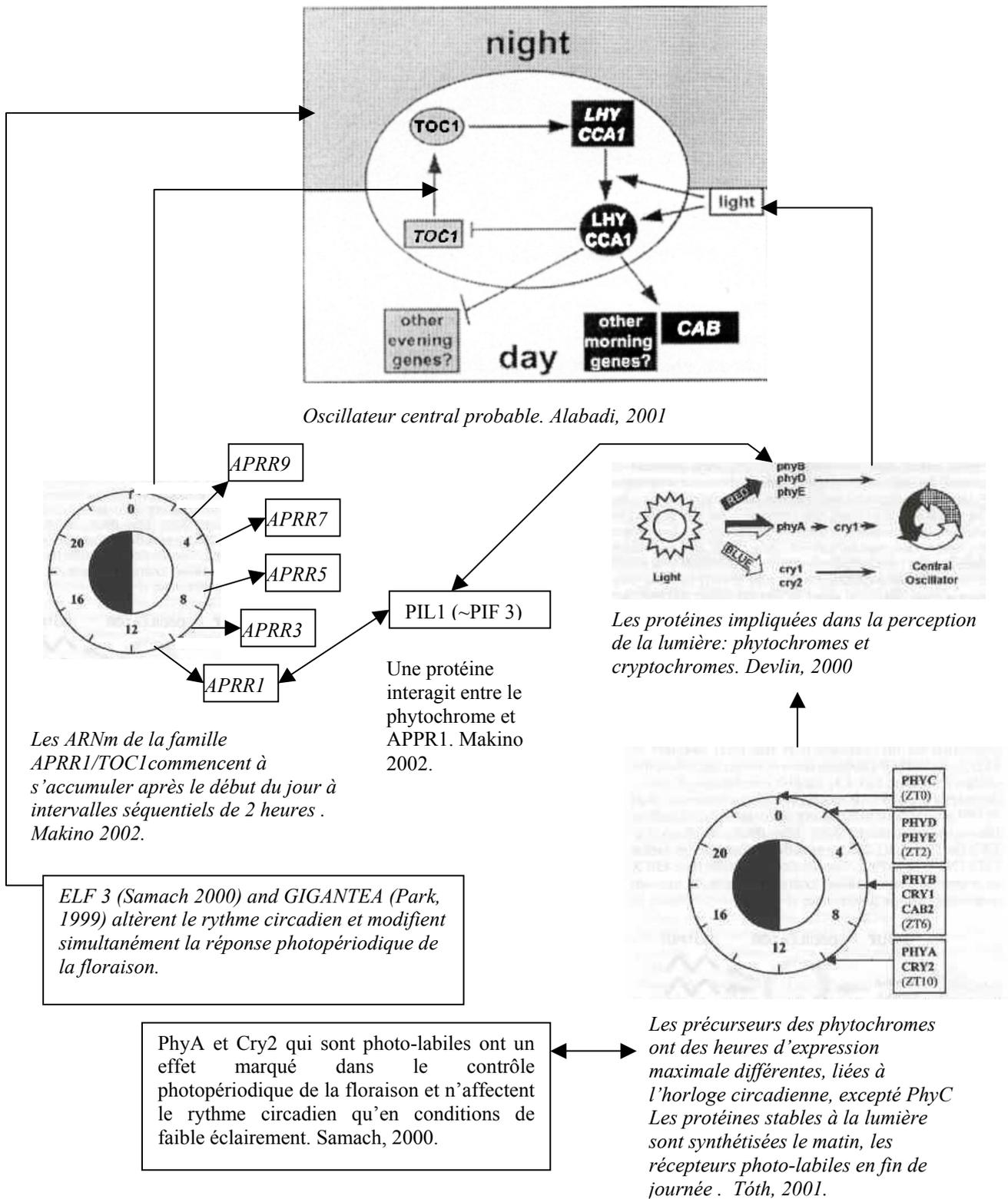
Le type de réponse des variétés à la photopériode n'est pas lié à leur appartenance à un genre ni même à une espèce, mais à leur origine géographique : les plantes des hautes latitudes sont de jours longs, tandis que celles des tropiques sont de jours courts. A l'intérieur d'une même espèce peuvent exister des cultivars appartenant à chacun des groupes, lorsqu'elle a une répartition pangéographique (*Bouteloua curtipendula*). Mais plus régulièrement les cultivars d'une espèce appartiennent au même groupe et montrent une large variabilité de réponse à la photopériode du lieu d'expérimentation en raison de la variabilité du seuil de réponse  $P_c$  (coton, soja, riz, blé, sorgho).

Chez les céréales la variation de la durée du cycle concerne principalement la phase photosensible. Leur cycle de développement peut être divisé en 3 grandes phases comprises entre les 4 événements physiologiques majeurs que sont la levée, l'initiation paniculaire (IP), la floraison et la maturité (Fig. 0-13). La première phase ou phase végétative, de la levée à IP, comporte deux phases physiologiques distinctes : la phase juvénile pendant les premiers jours du développement et la phase photosensible. La photopériode régnante pendant cette phase n'a pas d'influence sur la durée de la phase végétative (Ellis et al., 1997; Alagarswamy et al., 1998). La durée de la phase juvénile est variable au sein de l'espèce mais elle est fixe pour une variété. Chez le sorgho elle est comprise entre 5 et 15 jours en fonction de la variété et de la température de culture. La phase photosensible à l'inverse a une durée qui peut varier de quelques jours à plusieurs mois en fonction de la photopériode perçue. La BVP (Basic Vegetative Phase ou durée minimale de la phase végétative) est constituée de l'addition de la phase juvénile et de la durée minimale observée de la phase photosensible, tandis que la période restante jusqu'à IP est appelée phase induite par la photopériode (PIP).

#### 4.2 *Etat des connaissances sur la physiologie du photopériodisme*

En dépit du fait que nombre d'éléments en sont connus, le mécanisme physiologique de la réaction photopériodique reste à découvrir. Chez les plantes de jours courts le schéma est le suivant : une période suffisamment longue d'obscurité ou nuit critique entraîne l'induction au niveau foliaire et un signal (le stimulus floral) est transmis des feuilles à l'apex où il déclenche une série de processus qui aboutissent à la mise à fleur (Fig. 0-14) (Lumdsen, 1998). Le phytochrome a été reconnu comme le récepteur du signal lumineux en 1946 et les études de sensibilité ont montré qu'il percevait la lumière rouge (660nm) jusqu'à des intensités comprises entre 0,2 et 1  $mW \cdot m^{-2} \cdot nm^{-1}$  ce qui correspond à une position du soleil de 4° au-dessous de l'horizon (Fig. 0-15). La transmission d'un signal, dominant puisqu'une seule feuille suffit, et persistant puisqu'il continue d'être transmis après une greffe et même d'extraits de tissus injectés a été mise en évidence à partir des années 30. Le support de ce signal, « l'hormone florigène », a été recherché en vain dans de nombreux laboratoires.

La nécessité d'une mesure du temps est inhérente au phénomène et la rythmicité de la réponse au signal lumineux a été étudiée. Bünning (1936) a émis l'hypothèse de « coïncidence externe » : les plantes ont un rythme interne faisant alterner 2 phases



**Fig. 0-16** : Schéma des interactions connues chez *Arabidopsis thaliana* entre l'oscillateur central, les photorécepteurs et la réponse photopériodique de la floraison.

photophile/scatophile. La perception d'un signal lumineux pendant la phase scatophile indique que la photopériode est longue, de durée supérieure à la phase photophile, et ralentit ou interdit la mise à fleur. Une hypothèse de « coïncidence interne » a été émise ultérieurement : 2 rythmes coexistent dans la plante, l'un est entraîné par l'aube et l'autre par le couchant et leur mise en phase détermine la mise à fleur. Cependant une grande partie des études et les modèles de simulation de l'effet photopériodique ont privilégié la notion d'information accumulée au cours de la journée, correspondant à une mesure du temps faite avec un sablier ou une clepsydre. La situation a rapidement évolué depuis la mise en évidence de l'universalité des rythmes circadiens intracellulaires et la découverte des mécanismes biochimiques qui gouvernent ces « horloges cellulaires », différents dans les diverses classes du règne vivant (Johnson et al., 1998).

Les recherches sur les oscillateurs cellulaires ont fait de rapides progrès grâce aux techniques de la biologie moléculaire (Fig. 0-16). Le mécanisme central de l'horloge cellulaire semble maintenant complètement décrit chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana* (Alabadi et al., 2001). Il met en œuvre 3 gènes principaux exerçant entre-eux une régulation réciproque : *LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)*, *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1)*, et *TIMING of CAB EXPRESSION 1 (TOC1)*. Les facteurs de transcription *LHY* et *CCA1* régulent négativement l'expression de *TOC1* et inversement *TOC1* participe à la régulation positive de l'expression de *LHY* et *CCA1*. Ces interactions forment la boucle critique d'une fonction d'horloge. Il a aussi été montré que le gène *TOC1* ou *TOC1/APRR1* appartient à une famille de 5 gènes dont l'expression démarre séquentiellement toutes les 2 heures après l'aube dans l'ordre : *APRR9-APRR7-APRR5-APRR3-APRR1/TOC1* (Makino et al., 2002). Ce qui signifie que l'horloge interne divise le jour expérimental de 12 heures en 6 intervalles égaux de 2 heures.

Des expériences plus anciennes ont montré que l'horloge circadienne est synchronisée dans la nature par le lever et le coucher du soleil : des éclairs lumineux au petit matin provoquent une avance des phases, et un retard lorsqu'ils sont appliqués le soir (Daan et Pittendrigh, 1976; Aschoff, 1979). Les plantes utilisent deux familles de photorécepteurs pour percevoir et transmettre l'information sur l'environnement lumineux à l'horloge circadienne : les phytochromes, connus de longue date, et les cytochromes découverts plus récemment (Ahmad, 1993; Hoffman, 1996). *Arabidopsis* a 5 phytochromes de phyA à phyE qui absorbent principalement les radiations lumineuses dans le rouge et le rouge lointain, et 2 cytochromes, cry1 et cry2, qui absorbent essentiellement dans le bleu.

PhyA et cry2, qui codent pour des protéines photo-labiles, ont un effet marqué sur le contrôle de la floraison et ne modifient le rythme circadien qu'en conditions de faible éclairage (Samach et Coupland, 2000). Ils apparaissent donc candidat pour la perception de la lumière à l'aube et au crépuscule. De plus il a été montré que leur synthèse obéit à un rythme circadien et intervient en fin de journée, alors que les autres photorécepteurs photostables sont produits plus tôt dans la journée (Tóth et al., 2001). Enfin il a été montré que plusieurs gènes altèrent le rythme circadien et modifient la réponse photopériodique de la mise à fleur : *GIGANTEA* (Park et al., 1999), *FKFI* (Nelson et al., 2000), *ELF3*, *CONSTANS*, *FT* et *FWA* (Samach et Coupland, 2000). Ce double effet montre l'étroite relation entre l'induction florale et le rythme circadien interne.

### 4.3 La date de floraison des sorghos ouest-africains

Au Tchad, Bezot (1963) a montré que les variétés de sorgho cultivées en plein-champ pendant la saison des pluies avaient une date d'épiaison très constante. Semées entre le 30

mars et le 30 juin elles avaient toutes épiées entre le 15 et le 20 octobre après une phase végétative (*sensu lato*) qui avait varié de 198 à 112 jours. A l'inverse le cycle végétatif d'une variété caudatum précoce utilisée dans les champs de case avait déçu de 65 à 60 jours pour les mêmes dates de semis.

Au Nigéria, Curtis (1968a et 1968b) a démontré par des essais conduits dans 5 zones climatiques réalisant une partition du territoire suivant un axe sud-nord entre 7 et 12° de latitude nord, avec des écotypes collectés dans chacune des 5 zones que :

- A l'intérieur de chaque zone climatique le rendement et la date d'épiaison ont été corrélés. Les écotypes cultivés dans leur zone d'origine atteignaient les meilleurs rendements.
- A l'intérieur de chaque zone, la date d'épiaison des variétés locales était identique d'une année à l'autre et proche de la date moyenne de la fin de la saison humide définie comme la date à laquelle l'évapotranspiration potentielle (ETP) devient supérieure aux précipitations.
- En règle générale, les variétés issues des latitudes les plus au nord fleurissaient plus tôt que celles qui provenaient de régions situées plus au sud.
- Une variété plantée hors de sa zone d'origine continuait de fleurir à la date de la fin de la saison pluviale de sa zone d'origine, indépendamment de la latitude et de la date de semis pourvu que celle-ci soit intervenue avant le début du mois de juillet
- La date d'épiaison n'était pas influencée par des variables climatiques annuelles telles que la quantité et la distribution des précipitations. Il en a donc logiquement conclu que le déclenchement de l'initiation paniculaire de ces écotypes devait être déterminé par une réaction photopériodique.

Au Mali, Ouattara et al. (1998) ont montré sur une collection de 56 écotypes locaux que la situation était identique à celle du Nigéria : la date de floraison des écotypes était corrélée à celle de la latitude d'origine, elle-même corrélée avec la date de la fin de la saison pluviale.

Les avantages évolutifs du calage de la floraison à la fin probable de la saison des pluies sont évidents : pour une espèce sauvage déhiscente, les semences tombent sur le sol peu après leur maturité et leur germination intervient lors de la pluie suivante, en l'absence d'un mécanisme de dormance. Pour la survie des espèces annuelles les semences ne doivent donc pas tomber sur le sol avant que la saison sèche n'ait commencé, ce qui est assuré avec une date de floraison suffisamment tardive. Mais cette floraison doit aussi intervenir avant la pleine saison sèche, défavorable à la pollinisation et à la maturation des grains. La période charnière entre les saisons humides et sèches apparaît donc comme un bon compromis. Cette date de floraison apporte de nombreux autres avantages sélectifs ou agronomiques lorsqu'ils concernent l'agriculteur : les plantes semées tôt sont en position de compétition équitable avec les mauvaises herbes, elles bénéficient du flash d'azote du début de saison, elles sont déjà bien développées lorsqu'elles rencontrent les conditions d'engorgement des sols de la mi-saison, elles échappent aux insectes dont les cycles multiplicatifs dépendent de la saison des pluies, principalement la mouche des semis (*Atherigona spp.*), les cecidomyies (*Stenodiplosis sorghicola*) et les punaises des panicules, elles échappent à la moisissure des grains liée aux pullulations de punaises et à l'humidité de l'air pendant la maturation et finalement elles échappent à des dégâts d'oiseaux excessifs puisque la maturation du grain se fait simultanément avec celles de toutes les graminées sauvages en utilisant la réserve d'eau restant dans le sol (Bezot, 1963; Curtis, 1968a; Andrews, 1973; Vaksman et al., 1996).

Le calage de la floraison des écotypes photopériodiques est bien une clé d'adaptation indispensable pour l'agriculture dans les savanes continentales d'Afrique de l'Ouest dans lesquelles le régime pluviométrique est très variable d'une année à l'autre. Elle ne doit plus être oubliée dans les tentatives d'améliorer la productivité agricole de ces régions.

## 5 Problématique

En réponse au constat d'échec de l'amélioration de la productivité du sorgho en Afrique de l'Ouest décrit dans les paragraphes précédents, les équipes de recherche actuelles ont pris le parti de repartir de la diversité régionale afin d'utiliser ses qualités d'adaptation intrinsèque. Ces équipes multidisciplinaires travaillent en association afin de mettre en commun leurs compétences. Le CIRAD y participe avec l'ICRISAT, l'IER du Mali, l'INERA du Burkina Faso, l'INRAN du Niger et de nombreuses associations paysannes et des ONG dans ces pays. Le processus engagé couvre la collecte des écotypes, leur caractérisation, l'étude du brassage génétique entre formes cultivées et sauvages et du rôle des agriculteurs dans ce processus, la sélection de variétés réellement plus productives dans la région incluant la possibilité de développement de formes hybrides et en associant les agriculteurs tout au long du procédé afin de s'assurer de son adéquation à la demande, l'étude socio-économique et régionalisée des conditions de production, l'étude des débouchés commerciaux possibles et la mise au point des technologies nécessaires pour les atteindre et enfin l'expérimentation de systèmes décentralisés de production de semences paysannes.

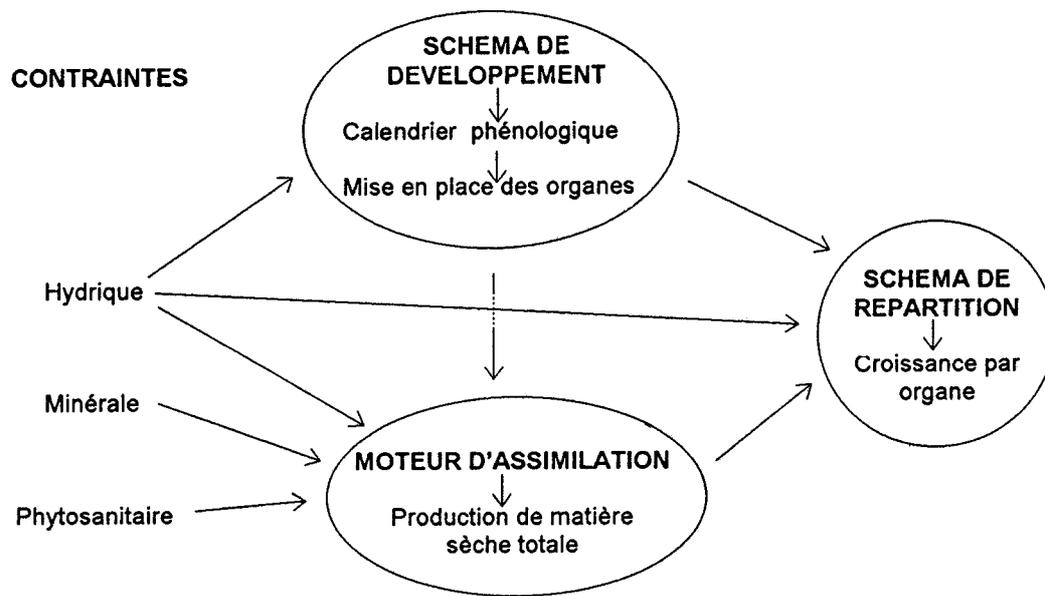
Ainsi qu'il a été montré, la sensibilité qualitative (ou absolue) à la photopériode, qui provoque le déclenchement de la mise à fleur à une date précise, est l'un des caractères d'adaptation recherchés dans cette démarche. L'amélioration de céréales photopériodiques a été peu pratiquée jusqu'à présent. Le photopériodisme a été systématiquement éliminé par les programmes de sélection pour la zone tropicale parce qu'ils étaient à la recherche d'une large adaptation géographique de leurs variétés et parce qu'il était associé à des caractères limitant le rendement, en particulier des indices de récolte faibles. En effet, les conséquences de son maintien dans les variétés améliorées sont d'une part la nécessité de créer des variétés adaptées à chacune des zones climatiques ciblées, à l'image de zonage basé sur l'indice de précocité utilisé dans les zones tempérées. Et d'autre part l'augmentation inévitable de la variance génotype x environnement (GxE) dans les essais de sélection par suite des effets de la date de semis et de la latitude.

La démarche nouvelle de création de variétés photopériodiques doit donc résoudre ces deux questions pour lesquelles peu de références sont disponibles et plus encore analyser les interactions qui se jouent entre la réaction photopériodique et l'élaboration du rendement afin de savoir déterminer les critères-clé qui permettront d'atteindre une amélioration optimale du rendement sur toute la gamme des dates de semis envisageables dans une région.

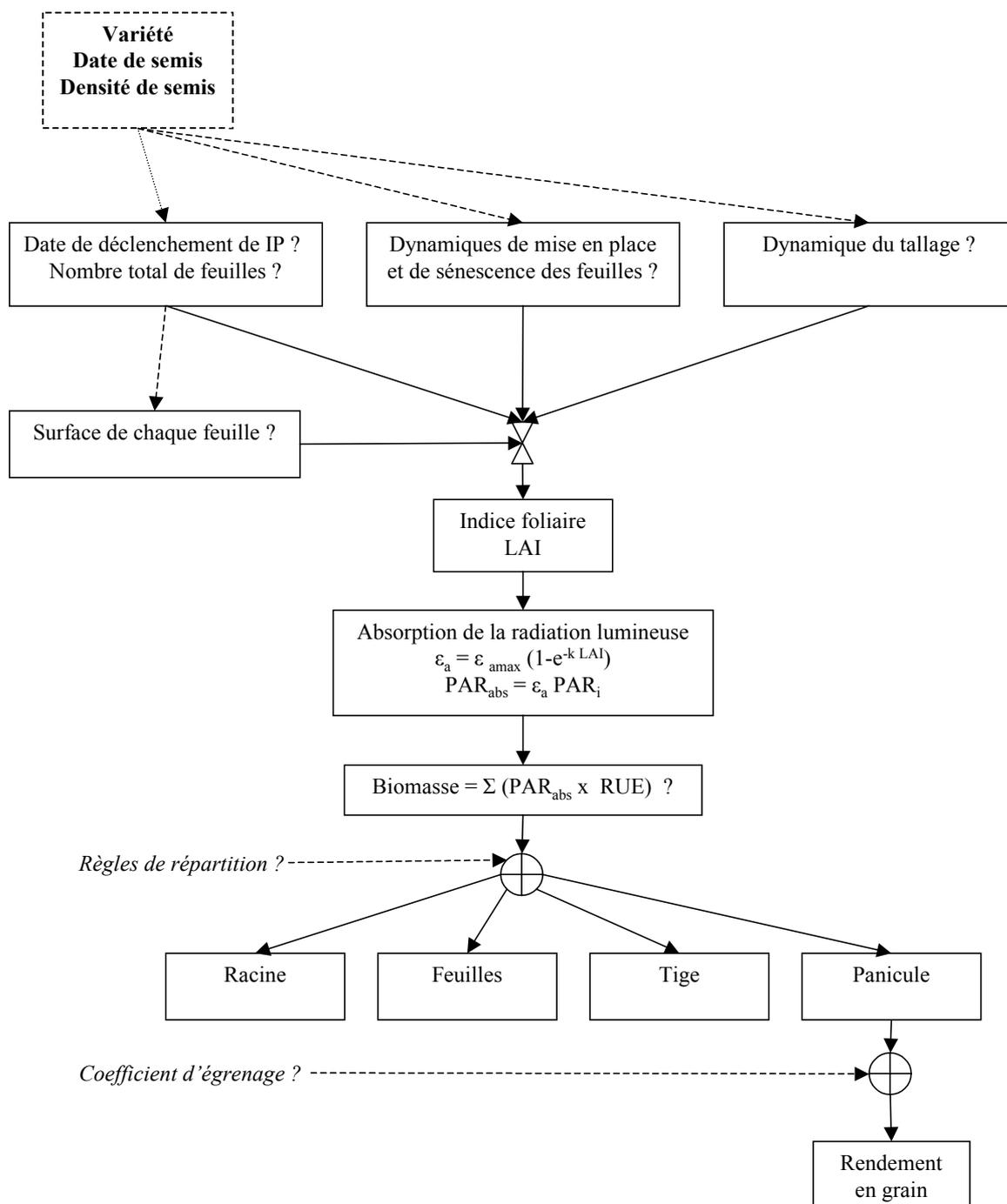
Cette thèse avait pour double objectif cette analyse cognitive des interactions entre photopériode et potentiel de rendement et leur modélisation afin de mettre la synthèse de ces connaissances à disposition de différents types d'usagers. Les sélectionneurs étaient à ce stade les destinataires prioritaires : il s'agissait avant tout de conclure à leur intention quelle est la composante du rendement à viser spécifiquement pour améliorer le rendement de ce type de céréales.

Ensuite il est espéré que la description et la quantification des interactions GxE et la mise au point d'un modèle de croissance de la culture intégrant ces paramètres permettront à terme d'améliorer l'analyse des résultats d'essai. En effet, la valeur d'un génotype ne peut en effet pas être mesurée directement et seules sont accessibles par l'expérimentation les différences entre les phénotypes, résultant de différences entre génotypes mais aussi entre les environnements d'observation et éventuellement des corrélations ou des interactions entre génotype et environnement. Ce qui peut se formaliser par l'addition des variances :

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{GxE}^2 + \sigma_e^2 \quad \text{Eq. 0-1}$$



**Fig. 0-17** : Principe de fonctionnement des modèles de simulation des cultures (d'après Bonhomme et Ruget 1991, Medeiros 1997).



**Fig. 0-18 :** Organigramme du modèle de croissance du sorgho. Les questions qui ont été traitées au cours de la thèse sont indiquées par des points d'interrogation.

avec  $\sigma_P^2$  : variance phénotypique,  $\sigma_G^2$  : variance génétique,  $\sigma_E^2$  : variance de l'environnement,  $\sigma_{GxE}^2$  : variance de l'interaction GXE et  $\sigma_e^2$  : variance résiduelle. Dans un même environnement le modèle de réaction à la photopériode permet de prédire une partie des différences entre génotypes, donc  $\sigma_G^2 = \sigma_{G/PP}^2 + \sigma_{G\perp PP}^2$  et une partie de l'interaction GxE, d'où  $\sigma_{GxE}^2 = \sigma_{GxE/PP}^2 + \sigma_{GxE\perp PP}^2$  en réduisant simultanément la variance résiduelle.

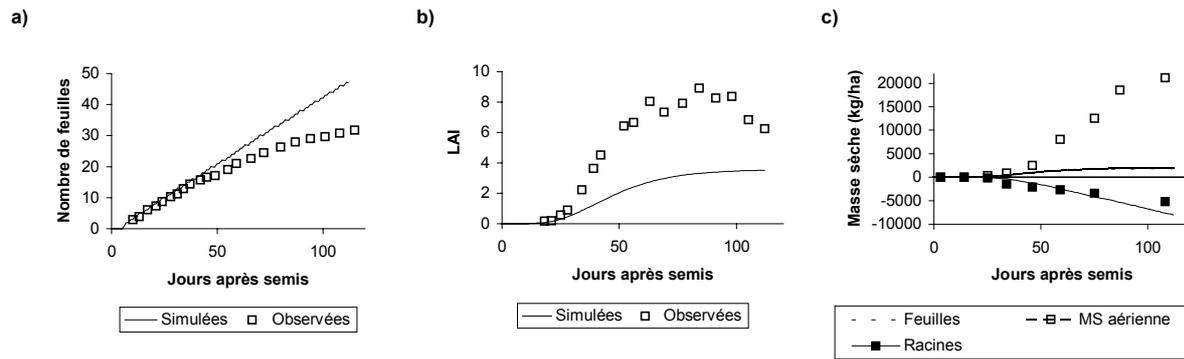
Un modèle permettant la prédiction de la réaction photopériodique aux variations du milieu permettra donc d'augmenter la puissance des essais de sélection, c'est à dire leur capacité à classer sans erreur les génotypes. En outre, s'il est capable de prédire l'effet de la latitude il permettra à la fois d'agréger des essais conduits à différentes latitudes et de prédire le comportement potentiel d'une variété à toutes les latitudes à partir d'essais à une seule latitude.

Les modèles de simulation de la croissance des plantes font la synthèse des mécanismes de production connus et les représentent par des lois mathématiques (Bonhomme et Ruget, 1991). Ces lois mathématiques sont regroupées en modules qui ont pour objectif de simuler les processus biologiques qui surviennent au cours du cycle de culture. Les principaux modules de croissance de la plante sont le schéma de développement, le moteur d'assimilation du carbone et le schéma de répartition de la biomasse (Fig. 0-17). *In fine* les équations de transformation des variables d'entrée qui préludent à chacune des composantes du rendement sont décrites et permettent de simuler ce rendement (Fig. 0-18). Dans le cas de la réaction photopériodique, la photopériode sera introduite comme variable d'entrée chaque fois que son effet sur l'une des composantes du rendement aura été montré et quantifié. Ce faisant, il deviendra possible d'analyser séparément la réaction simulée de chacune des composantes du rendement à la variation de la photopériode afin d'essayer de dégager celle(s) sur lesquelles devra porter la priorité au cours des travaux d'amélioration de variétés photopériodiques et proposer une projection de l'idéotype à rechercher.

De nombreux modèles ont été développés pour la simulation de la croissance du sorgho que Medeiros (1997) a inventorié dans une revue bibliographique. Deux d'entre eux bénéficient d'une diffusion et d'une reconnaissance internationale : CERES-Sorghum intégré à la plateforme DSSAT, développée aux USA, et Sorghum intégré à la plateforme APSIM, développée en Australie. La philosophie d'évolution de ces deux modèles est très différente.

DSSAT est un modèle public dont les codes sources sont ouverts à l'acheteur ce qui lui donne la possibilité de les consulter, de les faire éventuellement évoluer et finalement de proposer ses modifications à la communauté au travers d'une cellule théoriquement encore en veille à l'Université de Floride. La plateforme est constituée de modules communs de gestion des données et de calcul du bilan hydrique et du bilan azoté, y compris en conditions submergées dans les rizières. Le module de nutrition phosphatée est en cours de réalisation. Le module de développement et de croissance de chaque grande culture a été développé séparément et utilise les sorties des modules communs de DSSAT. Le modèle CERES-Sorghum a été calibré par Alagarswamy et Ritchie (1991) à partir d'expériences conduites aux USA et en Inde.

A l'inverse, APSIM est un modèle fermé, qui offre un large interface permettant de modifier un très grand nombre de paramètres, mais dont les modules de calcul sont inaccessibles. Il a été calibré à partir d'expériences réalisées en Australie (Carberry et al., 1993a; Carberry et al., 1993b; Hammer et al., 1993).



**Fig. 0-19 :** Comparaisons entre les données de culture observées pour la variété de sorgho guinea Nazongala semée le 15 avril 1999 à Bambey, Sénégal, et les données simulées par DSSAT 3.5 pour **a)** la cinétique d'apparition des feuilles, **b)** l'évolution du LAI et **c)** la production de biomasse racinaire et aérienne.

Ces modèles ont été calibrés sur des variétés non ou peu photopériodiques et sont incapables de simuler le comportement des sorghos très photopériodiques d'Afrique de L'Ouest. L'expérience a été tentée à partir des données recueillies à Bambey, Sénégal, au cours du DEA qui a précédé cette thèse (Clerget, 1999). Les observations faites sur la variété de sorgho de race guinea, Nazongala, ont été comparées avec une simulation conduite avec DSSAT 3.5. Le semis avait eu lieu très tôt, le 15 avril, et l'épiaison n'était pas intervenue lorsque l'expérience a été interrompue, le 15 août, 120 jours après semis. Le rythme d'apparition des feuilles a suivi une cinétique bi-linéaire, ignorée du modèle (Fig. 0-19-a). Jusqu'à 8 talles ont été produits, qui ont en grande partie disparu au cours de la montaison pour finir à une moyenne de une demi-talle par plante. Associée au grand nombre de feuilles, ce tallage a conduit à un LAI supérieur à 8 à son maximum. Le modèle n'a pas simulé de tallage et a simulé une surface foliaire très sous-estimée en raison de la limite de 6000 cm<sup>2</sup> imposée par la courbe de Gompertz utilisée et probablement d'un effet additionnel des hautes températures (Fig. 0-19-b). Le modèle n'a pas non plus simulé de sénescence des feuilles parce que c'est un calcul qui ne commence qu'après l'initiation paniculaire. De même les simulations de répartition de la biomasse sont totalement erronées en raison de la prolongation de la phase végétative (Fig. 0-19-c). Les règles de croissance du modèle APSIM sont proches de celles de DSSAT et conduisent aux mêmes divergences.

Cette première tentative montrait donc sans ambiguïté la nécessité de construire un modèle spécifiquement calibré pour les sorghos très photopériodiques avant de pouvoir développer les applications d'assistance à la création variétale proposées. Il apparaissait aussi que des points clés comme l'évolution du rythme d'apparition des feuilles et le tallage et leurs relations avec la réaction photopériodique devraient être élucidées pour être en mesure de bâtir ce modèle.

## 6 Démarche et plan de la thèse

De nombreux essais ont été conduits en milieu naturel au Mali, en majorité sur la station de Samanko, proche de Bamako, au cœur de la région de culture du sorgho (Tableau 0-1). Des essais au champ ont aussi été conduits à Bougouni, Mali, à 160 km au sud de Bamako et à Bambey au Sénégal. Ils ont été complétés par des essais en serre à Samanko et par des essais en serre, en milieu contrôlé et en plein-champ au CIRAD de Montpellier (Tableau 0-2). Ils ont essentiellement porté sur trois variétés de sorgho choisies pour représenter le plus largement possible la diversité présente dans la région. La phénologie et la croissance de ces variétés ont été enregistrées à des pas de temps réguliers en fonction de la date et de la densité de semis. La variation de la date de semis modifie, en conditions naturelles, la photopériode pendant le cycle de culture.

En s'appuyant sur le modèle d'élaboration du rendement de la fig. 0-18, les effets de la date de semis sur les différentes composantes du rendement ont été étudiés et quantifiés. A partir des données recueillies et des interprétations proposées pour définir les relations entre les variations mesurées sur le développement et la croissance et celles de la photopériode au cours de l'année, un modèle de croissance des sorghos Ouest-africains a été construit étape par étape.

Ainsi chaque chapitre comporte une première partie de présentation et discussion des résultats expérimentaux suivie d'une partie de modélisation des résultats acquis.

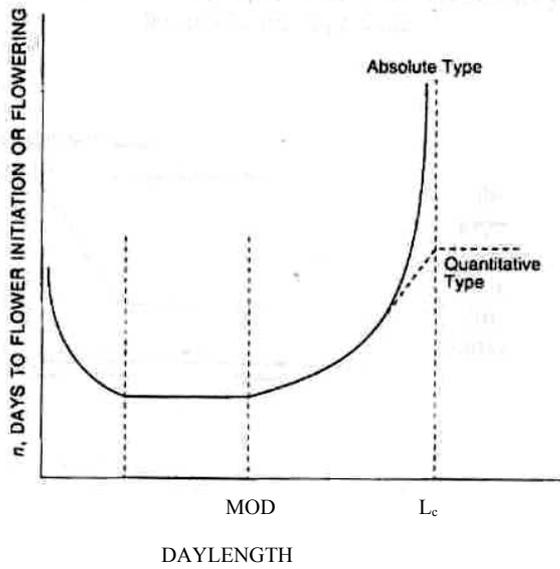
**Tableau 0-1 :** Liste des essais principaux de plein-champ conduits entre 2000 et 2002 dans le cadre de cette thèse, avec l'indication des mesures réalisées.

Essai	Année	Traitements			Mesures						
		Variété	Densité (pl.m-2)	Date semis	Phénologie et hauteur	Tallage	Surface feuilles	Longueur entre-nœuds	Croissance massique plante	panicule	Récolte
<b>Station de Samanko, Mali</b>											
26 semis mensuels	2000 à 2002	3	6,7	5/7/2000 au 8/8/2002	+	+	+	+			
Var x date semis	2000	3	6,7	5/7 et 11/8	+	+	+	+	+		+
	2001	3	6,7	8/6, 2/7, 8/8	+	+	+	+	+		+
Var x date semis (2)	2000	8	6,7	5/7 et 11/8				+			+
	2001	8	6,7	25/6, 8/8							+
Var. x densité	2000	3	3,3 6,7 13,3	8/7	+	+	+	+	+		+
	2001	3	3,3 6,7 13,3	9/7	+	+	+	+	+		+
	2002	6	3,3 6,7 13,3 20	26/6	+	+	+	+			+
Var x dens x date semis	2002	3	3,3 6,7 13,3	11/6, 11/7	+	+	+		+	+	
Semis paysan	2002	1	6,7 20 67	26/6	+	+					+
Var x P (2)	2001	3	6,7	1/3	+						
Var x P (2)	2001	3	6,7	9/7	+						
Var x P (3) x K (2)	2002	3	6,7	11/6	+				+		+
<b>Bougouni, Mali</b>											
Var. x densité	2001	3	3,3 6,7 13,3	25/6	+	+	+	+			+
<b>Bambey, Sénégal</b>											
Var. x 2 tt hydrique	2000	3	6,7	26/6	+	+	+		+		+

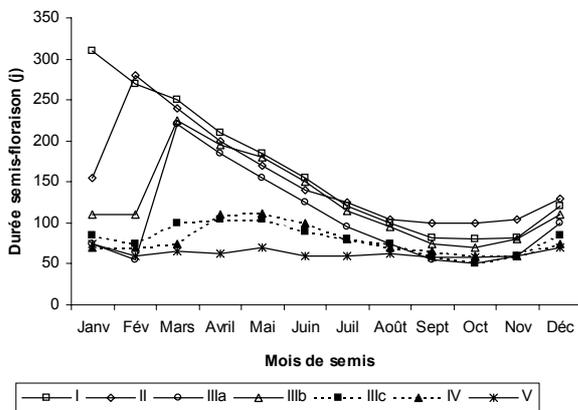
**Tableau 0-2 :** Liste d'essais complémentaires conduits entre 1999 et 2003 dans le cadre de cette thèse, avec l'indication des mesures réalisées.

Essai	Année	Traitements		Mesures
		Variétés	Date semis	
<b>Milieu contrôlé, CIRAD-Montpellier</b>				
BVP, qualité de la lumière,	1999-2000	3	23/11, 17/1, 10/3, 28/4	Phénologie, hauteur, vitesse de croissance des feuilles
croissance foliaire	2000-2001	3	10/11, 15/1	
Effet du sens de variation de la photopériode	2001	3	1 date	Phénologie, hauteur "
	2002	1	2 dates	
<b>Plein champ, CIRAD-Montpellier</b>				
Var. x date de semis	2001	3	1/5, 7/6, 3/7	Phénologie, hauteur
<b>Serre, Samanko-Mali</b>				
Effet des températures hivernales fraîches	2001-2002	3		Phénologie, hauteur "
	2002-2003	3		
<b>Plein champ, Samanko-Mali</b>				
Effet de l'évolution du sol sous pluie/ sol conservé au sec	2001	3	8/8	Phénologie, hauteur

Dans le premier chapitre sont reportés les travaux et résultats concernant le déclenchement de la date d'initiation paniculaire et l'établissement corrélatif du nombre de feuilles total. Le deuxième chapitre traite de la dynamique de la mise en place et de la sénescence du couvert foliaire. Il y est montré comment les rythmes de développement et de croissance du sorgho varient à la fois au cours du cycle de culture, en fonction de la date de semis et en fonction de la densité. Le troisième chapitre s'intéresse au tallage dont le rôle dans le système de production ouest-africain du sorgho sera examiné et à la surface de chacune des feuilles. A l'issue de ce chapitre, la synthèse des informations présentées dans les trois premiers chapitres permet d'établir un modèle de prédiction de l'évolution au cours du temps de la surface foliaire et par conséquent de l'indice foliaire, utilisé ensuite pour l'estimation de la quantité de biomasse synthétisée par la culture. Enfin le quatrième chapitre traite de l'élaboration du rendement en grain, résultat de la synthèse de la biomasse dans les feuilles vertes et de sa répartition vers les différents organes de la plante.



**Fig. I-1 :** Relation entre la durée de la phase semis-initiation ou semis-floraison et la durée du jour pour des cultures de jour court avec un besoin absolu ou quantitatif. MOD et  $L_c$  indiquent les durées de jour seuil et critique pour le développement (Horie, 1994).



**Fig. I-2 :** Durée moyenne de la phase semis-floraison pour les 7 catégories de réponses à la photopériode observées lors d'une expérience de semis mensuels portant sur 15 variétés réalisée à Porto Rico (Miller, 1968)

## **Chapitre 1 La date de l'initiation paniculaire**

*Ce chapitre a fait l'objet d'un article publié dans Field Crop Research (Clerget et al., 2004). Le résumé est reproduit en annexe 1.*

### **1 Introduction**

#### **1.1 Une plante de jours courts**

Ainsi que de nombreuses espèces tropicales, le sorgho est une plante de jours courts qui fleurit seulement ou plus rapidement, quand elle reçoit un éclairage quotidien inférieur à une durée critique (Thomas et Vince-Prue, 1997).

Les relations entre la longueur du jour et la durée de la phase végétative, qui s'achève avec l'initiation florale, sont complexes et interagissent avec la température. Horie (1994) a résumé pour le riz, espèce de jours courts, les effets de la longueur du jour comme suit. La durée de la phase végétative est augmentée par des photopériodes inférieures à 8 heures probablement en raison de contraintes trophiques. Elle atteint son minimum entre 8 h et un premier seuil « critique ». Entre ce premier seuil et un second seuil « plafond », la durée de la phase végétative augmente proportionnellement à la photopériode (PP). Pour des éclairages de durée supérieure au seuil « plafond », la durée de la phase végétative reste constante et maximale pour les plantes de type quantitatif, tandis que pour les plantes de type absolu ou qualitatif, l'initiation florale est alors totalement inhibée et la durée de la phase végétative devient théoriquement infinie (Fig. I-1).

#### **1.2 La variabilité de la réaction photopériodique chez le sorgho**

Pour le sorgho la réaction qualitative a été mise en évidence par plusieurs auteurs (Major, 1980; Ritchie et Alagarswamy, 1989; Alagarswamy et Ritchie, 1991). L'existence de réponses qualitatives et quantitatives au sein de l'espèce a été bien montrée par une expérience de semis mensuel sur 15 variétés conduite à Porto Rico par Miller (1968) (Fig. I-2). Utilisant des données recueillies au Tchad par Bezot (1963), Franquin (1976) a proposé une réponse hyperbolique à la photopériode en place de l'effet seuil de Horie.

Curtis (1968b) a observé que la date d'épiaison des variétés locales de sorgho du Nigéria était essentiellement une caractéristique variétale presque indépendante de la latitude du lieu de culture au Nigéria entre 7°30' et 12°N, pour les semis effectués avant juillet. Comme cela signifiait que l'initiation paniculaire et l'épiaison étaient intervenues à des longueurs de jour différentes d'une latitude à une autre il a suggéré que le facteur important était peut-être le nombre de jours écoulés après le solstice d'été, le 21 juin, indépendamment de la valeur absolue de la photopériode. Craufurd et Qi (2001) ont testé l'hypothèse d'un effet de la variation de la durée du jour (dPP) sur les données d'une expérience réalisée au Nigéria en 1975 dans laquelle une variété nigériane avait été semée chaque semaine entre le 12 mai et le 21 juillet (Kassam et Andrews, 1975). Il a conclu que la relation entre la photopériode moyenne pendant la phase végétative et la durée de cette phase (levée-IP) était identique pour les deux séries de semis intervenues avant ou après le jour le plus long (21 juin) et que le modèle CERES basé sur la relation linéaire de Major paramétrée avec un seuil de 13 h et une pente très forte était capable de prédire correctement la durée de la phase inductive pour les deux séries.

Quatre séries annuelles indépendantes de semis réguliers de sorgho (Bezot, 1963; Miller et al., 1968; Pandusastry et Krishna Murthy, 1984; Vaksman et al., 1997) conduites dans l'hémisphère nord, montrent clairement que les phases végétatives les plus longues interviennent pour les semis effectués pendant la première partie de l'année (en jours croissants) et les plus courtes durant la deuxième moitié de l'année (en jours décroissants). De plus les variétés de type qualitatif atteignent la durée maximale de la phase végétative pour les semis effectués de mars à mai (peu après l'équinoxe de printemps) et la durée minimale lorsqu'elles sont semées en septembre-octobre (au moment de l'équinoxe d'automne). Les maxima observés dès le mois de mars sont compatibles avec l'hypothèse du seuil « plafond » mais le minimum est attendu plus tard, pour les semis dont la phase végétative se déroule en novembre et décembre. Franquin (1974) et Vaksman (1997) ont expliqué que ce décalage avec la théorie est la conséquence des faibles températures nocturnes pendant l'hiver. Effectivement ils ont obtenu une meilleure relation entre la photopériode moyenne et la durée thermique jusqu'à floraison calculée comme la seule somme des températures minimales quotidiennes. Cependant cette explication ne peut pas s'appliquer aux résultats des expériences de Miller (1968) conduites à Puerto Rico en conditions thermiques particulièrement stables et une relation apparaît assez clairement pour les variétés de type quantitatif de ces quatre études entre la durée de la phase végétative et le sens de la variation quotidienne de PP au moment du semis, maximum en fin mars et minimum en fin septembre.

### 1.3 L'effet de la variation de la durée du jour

Jusqu'à présent la possibilité que les plantes puissent répondre au changement quotidien de la photopériode (dPP) plutôt qu'à la photopériode elle-même a été peu explorée (Thomas et Vince-Prue, 1997). Quand cette hypothèse « dynamique » a été étudiée, cela a été sur la base de dates de semis décalées, avec la difficulté inhérente de distinguer entre les différents effets de la photopériode (dynamique, quantitatif, absolu) et entre le photopériodisme et d'autres effets environnementaux. Baker (1980) a trouvé chez le blé d'hiver une solide relation linéaire positive entre dPP au moment de la levée et la vitesse d'apparition des feuilles. Kirby (1982) a trouvé le même type de relation chez l'orge et l'a confirmée ensuite sur plusieurs variétés de blé d'hiver (Kirby et al., 1985). Cependant le même auteur a conclu dix ans plus tard qu'une hypothèse supplémentaire sur l'acclimatation au froid donnait un meilleur ajustement des modèles que l'hypothèse utilisant la dynamique de la photopériode (Kirby, 1995). Une année plus tôt, Slafer (1994) avait conclu que dPP n'affectait ni la vitesse de développement ni le nombre total de feuilles émises chez le blé.

### 1.4 Modélisation de l'effet de la photopériode

Major (1980) a proposé de modéliser la réponse photopériodique de deux variétés de sorgho cultivées au Canada par une relation linéaire croissante au dessus du seuil de photopériode optimale (MOP). Les équations du modèle sont les suivantes :

$$\begin{aligned}
 & - \text{durée semis-floraison} = \text{BVP} + \text{PIP} && \text{Eq. I-1} \\
 & - \text{si } (\text{PP} < \text{MOP}), \quad \text{PIP} = 0 \\
 & - \text{si } (\text{PP} \geq \text{MOP}), \quad \text{PIP} = \text{PS} * (\text{PP} - \text{MOP})
 \end{aligned}$$

avec BVP (phase végétative de base) égale à la durée minimale observée entre semis et floraison, PIP (Phase Induite par la Photopériode) égale à la durée écoulée entre la fin de la BVP et IP, et PS (coefficient de sensibilité à la photopériode) égal à la pente de la relation linéaire.

Les modèles de croissance de plante DSSAT-CERES et APSIM utilisent cette approche, en supposant l'accumulation d'un progrès quotidien ( $\Delta IP$ ) vers l'initiation paniculaire (IP), calculé comme le rapport entre la température biologique  $\Delta T = (T_{moyenne} - T_{base})$  et la durée totale qu'aurait la Phase Induite par la Photopériode (PIPj) sous la photopériode du jour (PP) estimée à l'aide de la relation linéaire proposée par Major (Eq. I-1) (McCown et al., 1996; Jones et al., 1998).

$$- \Delta IP = \Delta T / PIPj \quad \text{et} \quad IP = \Sigma (\Delta IP) \quad \text{Eq. I-2}$$

- si ( $IP \geq 1$ ), la panicule est initiée, PIP est achevée.

BVP et PS sont des caractéristiques propres à chaque variété.

Ces modèles ne sont pas capables de prédire les délais de floraison parfois très longs observés chez les variétés de type qualitatif, telles de nombreux sorghos guinea, lorsqu'elles sont cultivées en jours courts sous les tropiques.

Franquin, (1976) et Vaksman et al. (1996) ont proposé une relation hyperbolique pour PIP en place de la relation linéaire pour modéliser la réaction photopériodique sans seuil critique (ou plafond) :

$$- \text{si } (PP \geq MOP), \quad PIP = 1 / (a + b * PP) \quad \text{Eq. I-3}$$

Cette relation est établit entre PIP et PP au moment de IP ( $P_i$ ). En jours décroissants, IP est donc déclenchée lorsque PP devient inférieure à  $P_i$  et cette valeur de  $P_i$  est mobile, fonction linéaire inverse du temps déjà écoulé depuis la levée, assumant que les plantes les plus âgées fleurissent plus rapidement, à PP supérieure (Vaksman et al., 1998).

Carberry (2001) a introduit dans le modèle utilisé pour le pois d'Angole (*Cajanus cajan*) le seuil maximal. Les équations de son modèle sont donc les suivantes :

$$\begin{aligned}
 & - \text{Durée semis-floraison} = BVP + PIP \quad \text{Eq. I-4} \\
 & - \text{si } (PP < P_b), \quad PIP = 0, IP = 1 \\
 & - \text{si } (P_b \leq PP \leq P_c), \quad PIP = P_s * (PP - P_b) \\
 & - \text{si } (PP > P_c), \quad \left\{ \begin{array}{l} PIP = P_s * (P_c - P_b) \text{ pour les variétés quantitatives} \\ PIP = \infty \text{ pour les variétés qualitatives. Dans ce cas IP ne peut se} \\ \text{produire tant que } PP > P_c, \text{ mais se déclenche immédiatement dès que} \\ \text{PP redescend au dessous de } P_c \end{array} \right.
 \end{aligned}$$

avec  $P_b$ , seuil photopériodique base (= MOP de Major)

$P_c$ , seuil photopériodique critique (= maximal ou  $L_c$  de Horie)

$P_s$ , coefficient de sensibilité à la photopériode

Pour calculer ces paramètres cet auteur a utilisé une procédure d'optimisation de modèle à pas de temps quotidien à partir des données de terrain recueillies en conditions de lumière naturelle, en place des expériences en photopériode stable ou du calcul d'une photopériode moyenne sur la durée de PIP généralement pratiqués jusque là.

### 1.5 Objectifs de l'étude

L'étude qui est présentée ici avait donc pour objectifs de mesurer précisément la réponse photopériodique des variétés utilisées afin d'être en mesure de calibrer un modèle précis d'estimation de la date d'IP. La date d'IP détermine le nombre de feuilles émises par les plantes qui est très variable pour les variétés guinea, puisqu'il peut varier entre une dizaine et plus de 40 en fonction de la date de semis, et entraîne donc une grande variation de l'architecture des plantes, de sa hauteur en particulier.

D'autre part le mécanisme de la réponse photopériodique de ces sorghos très sensibles ne semblait pas définitivement élucidé. Or l'objectif final majeur des travaux de l'équipe de recherche sur l'utilisation de la biodiversité de l'espèce en Afrique de l'Ouest est la création de nouvelles variétés photopériodiques. Il est donc important de bien décrire et connaître cette réponse photopériodique et sa variabilité dans le complexe variétal régional afin d'être par la suite en mesure d'effectuer des choix de sélection correctement documentés.

## 2 Matériels et méthodes d'expérimentation

L'expérimentation principale a consisté en un protocole classique de semis mensuels conduit pendant plus de 2 ans à Bamako, Mali. Elle a été accompagnée d'expériences plus courtes destinées à tester quelques hypothèses issues des premiers résultats des semis mensuels, soit en serre à Bamako, soit en milieu contrôlé, dans un phytotron du CIRAD à Montpellier, France.

### 2.1 Les variétés utilisées

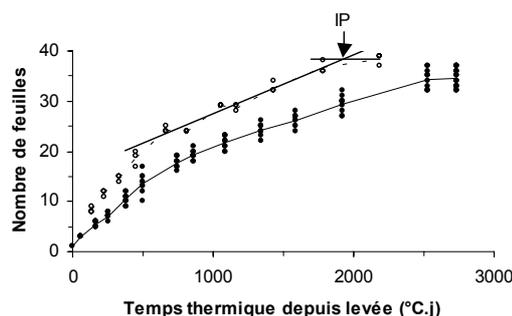
Trois variétés ont été initialement retenues et utilisées dans toutes les expériences présentées dans cette étude. Leur choix, qui devait satisfaire de nombreuses contraintes, a fait été longuement réfléchi et discuté avant le début des expériences. La taille des expérimentations et le nombre de mesures programmées imposait de ne travailler qu'avec un petit nombre de variétés. Et ces variétés devaient permettre en final un groupement par paires contrastées permettant de tester les effets de la sensibilité à la photopériode, à la réduction de hauteur et de la race guinea opposée aux autres races ayant servies de base à production des variétés améliorées proposées en Afrique de l'Ouest. Les variétés retenues ont été les suivantes :

**CMS 335** : Il s'agit d'un écotype de race guinea prospecté au Mali (CSM : Collection Sorgho du Mali) et retenu comme variété élite à la suite de tests entre les écotypes. Bien adaptée dans la région de Bamako, elle est la variété témoin du programme de sélection de l'ICRISAT. C'est un guinea typique, choisi pour représenter la race, à paille très haute, panicule lâche à petit grain blanc et très forte réponse à la photopériode. Les semences ont été fournies par le programme de sélection du sorgho de l'ICRISAT au Mali.

**Sariaso 10** : Lignée de race caudatum, co-obtenue en 1989 par le programme de sélection IRAT/INERA au Burkina-Faso pour la région au sud de Ouagadougou (IRAT 378 dans le catalogue CIRAD). C'est une variété semi-naine, de type tan (exempte d'anthocyanes), à panicule compacte et considérée comme peu photopériodique. Les semences ont été fournies par le Laboratoire des Ressources Génétiques du CIRAD à Montpellier.

**Tableau I-1** : Moyennes mensuelles des températures maximales et minimales et de la pluviométrie à Bamako, 1941-1980. Données extraites de ICRISAT N°19, 1984, Bamako.

Mois	Maxi (°C)	Mini (°C)	Pluviométrie (mm)
janvier	33.5	16.9	0
février	36.2	19.4	1.6
mars	37.5	22.8	0.2
avril	38.6	23.7	8.4
mai	38	25.2	63
juin	37.1	23.4	173.9
juillet	34.2	22.1	275.4
août	30.5	21.7	336.6
septembre	31.7	21.6	229.6
octobre	33.1	21.3	97.4
novembre	34.8	18.5	10.1
décembre	33	16.8	1.7



**Fig. I-3** : Cinétiques de l'initiation des feuilles par l'apex (cercles ouverts) et de leur apparition dans le cornet (cercles fermés) pour le semis de mars 2001. la date d'initiation de la panicule est estimée par l'intersection entre la régression linéaire sur les feuilles initiées et leur nombre final après IP.

**Tableau I-2** : Analyses texturales et chimiques du sol de la parcelle d'essai de Samanko

**Parcelle pluviale. Sol ferrugineux tropical lessivé (Classification française)**

**a) Etude pédologique de 1988 :**

Prof (cm)	argile	limon	sable	texture	C%	N%	C/N	pHH2O	pHKCl	OM%
0-20	7.8	33.1	59.5	LS	0.2	0.03	6.6	5.2	4.4	0.39
20-70	23.6	39.9	37.5	LS	0.18	0.03	5.1	5.3	3.8	0.31
70-120	29.7	42.7	27.6	LA	0.12	0.03	3	5.1	3.7	0.2

**b) Analyse chimique de juin 2000**

Prof (cm)	pH-H2O (1:2.5)	H+ cmol+/Kg	Al3+ cmol+/Kg	Na+ cmol+/Kg	K+ cmol+/Kg	Ca2+ cmol+/Kg	Mg2+ cmol+/Kg	CEC-Ag cmol+/Kg	Bray P1 mg-P/Kg	C Org. % C.O	Total N mg-N/Kg
0-20	4.5	0.11	0.07	0.07	0.21	0.92	0.38	1.9	2.72	0.37	311
20-40	4.6	0.12	0.08	0.08	0.13	1.48	0.60	2.9	1.02	0.30	284

**Parcelle irriguée. Sol ferrugineux tropical lessivé à pseudogley de profondeur (Classification française)**

**a) Etude pédologique de 1988 :**

Prof (cm)	argile	limon	sable	texture	C%	N%	C/N	pHH2O	pHKCl	OM%
0-20	21.4	53.9	25	Lf	0.47	0.06	7.3	4	3.5	0.81
20-70	26.8	49.8	23.3	Lf	0.41	0.03	14	4.1	3.5	0.7
70-120	32.8	44.5	22.7	LA	0.24	0.03	7	4.5	3.7	0.41

**b) Analyse chimique de juin 2000**

Prof (cm)	pH-H2O (1:2.5)	H+ cmol+/Kg	Al3+ cmol+/Kg	Na+ cmol+/Kg	K+ cmol+/Kg	Ca2+ cmol+/Kg	Mg2+ cmol+/Kg	CEC-Ag cmol+/Kg	Bray P1 mg-P/Kg	C Org. % C.O	Total N mg-N/Kg
0-20	4.4	0.49	1.10	0.13	0.20	1.08	0.34	3.5	0.80	0.70	629
20-40	4.7	0.61	2.63	0.18	0.11	1.16	0.27	5.6	0.28	0.57	619

**IRAT 174** : Lignée d'origine Kafir-Durra, obtenue en 1978 par le programme de sélection IRAT/INERA au Burkina-Faso pour la région au sud de Ouagadougou. C'est une variété naine, à panicule compacte, photopériodique.

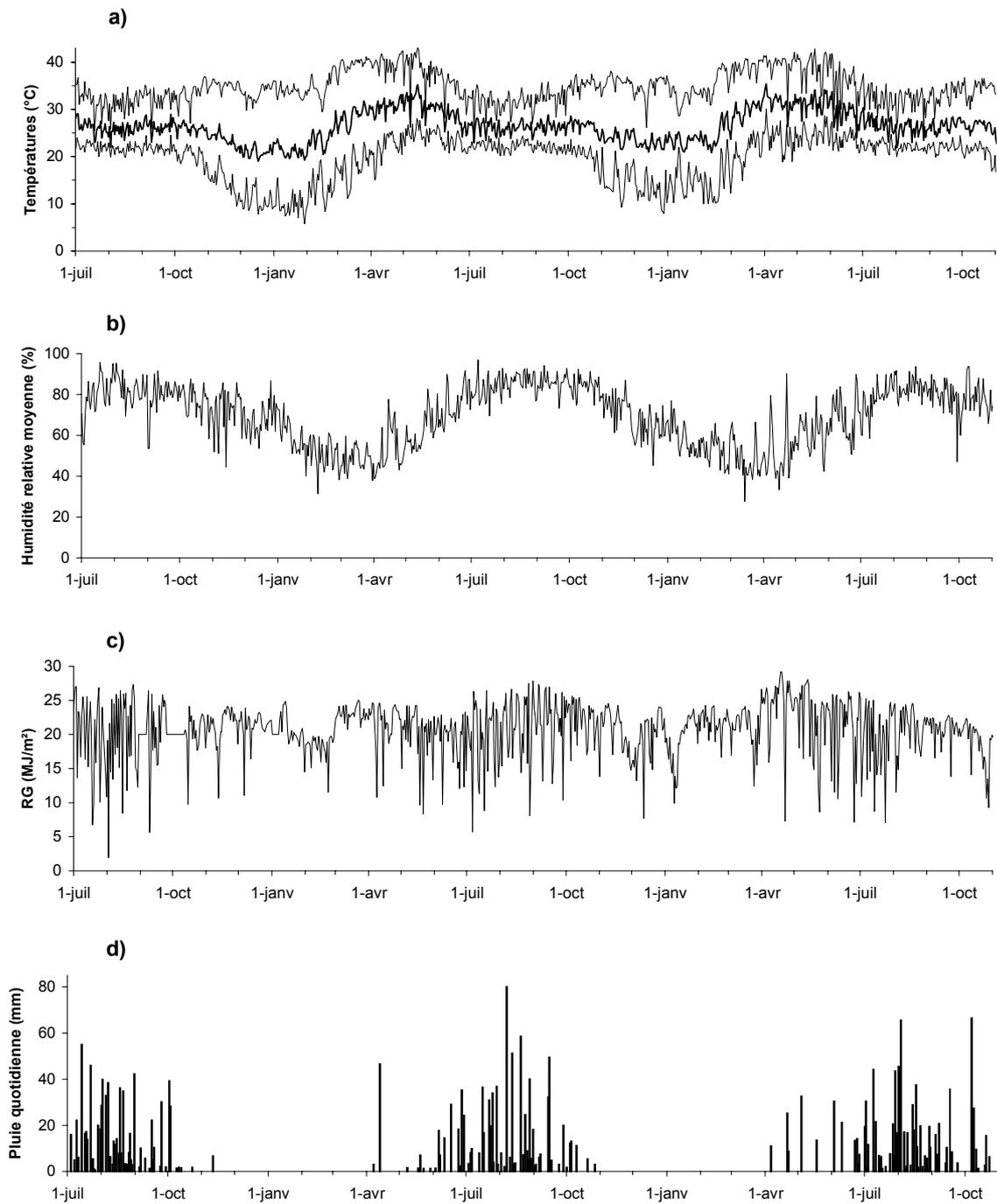
## 2.2 *Vérification des températures cardinales*

Cette expérience a été conduite dans le phytotron du CIRAD à Montpellier entre le 10 mars et le 20 avril 2000. Cent grains des variétés Nazongala et de Sarioso 10 et IRAT 174 ont été mis à germer dans des bacs remplis de terreau et placés au phytotron à 27/23 °C par cycle de 12 heures. Nazongala est un sorgho de race guinea originaire du Burkina Faso, légèrement plus précoce que CSM 335 mais assez voisine de cette variété pour l'ensemble des caractères architecturaux. Cette variété originellement pressentie pour représenter la race guinea dans les expérimentations a ensuite été remplacée par CSM 335, mieux adaptée à la région de Bamako. Après 4 jours, 20 plantules de chaque variété ont été repiquées dans des pots de 2 l, remplis d'un mélange 2/3 terreau, 1/3 terre de Lavalette + pouzolane et 2.5 g/pot d'un engrais ternaire N,P,K-12,10,18. Les pots ont alors été placés au phytotron à 27/23°C, humidité relative de 70% et photopériode de 10 heures, avec un éclairage par des lampes HQI fournissant 600 micromoles.m<sup>2</sup>.s<sup>-1</sup> à 1 m des lampes (soit 4,7 MJ.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>). Des applications de 2.5 g/pot de 12.10.18 et 2.5 g/pot d'ammono-nitrate (33% N) ont été faites les 24 mars et 10 avril.

A partir de l'apparition de la 5<sup>ème</sup> feuille, 1 plante de chaque variété a été placée dans une étuve à porte vitrée éclairée par 2 lampes HQI 150 W apportant aux plantes une énergie de 400 micromoles.m<sup>2</sup>.s<sup>-1</sup>. La pointe de la feuille a été reliée à un capteur magnétique (LVDT) au moment de son apparition hors du cornet, afin de mesurer sa vitesse de croissance. La température et l'humidité relative à l'intérieur de l'étuve étaient aussi mesurées. Les mesures ont été effectuées toutes les 10 mn et stockées dans un datalogger (Campbell 10X). L'étuve disposait à la fois d'un système de chauffage et de refroidissement. On a réalisé des cycles d'une dizaine d'heures de variation de la température à partir de la température nocturne de 25°C, soit jusqu'à une température voisine de 60°C, soit jusqu'à 12°C. Un système d'apport d'humidité, constitué par un récipient d'eau chauffé par une résistance électrique, a été installé lors des cycles à haute température. Les cycles d'échauffement correspondent assez bien aux conditions rencontrées par les plantes croissant en milieu tropical pendant la saison sèche. La croissance des feuilles 5, 6, 7 et 9 ont ainsi été mesurées, en utilisant de nouvelles plantes venues du phytotron pour chaque nouvelle feuille. La durée de croissance plus longue de la feuille 7 a chevauché l'apparition de la feuille 8 et donc interdit les mesures à cet étage foliaire et la hauteur atteinte par les plantes ne permettait pas de mesure ultérieure en raison des dimensions de l'étuve utilisée.

## 2.3 *Expérience de semis mensuels*

L'expérience a été conduite sur la station de recherche de l'ICRISAT à Samanko, située à 15 km de Bamako, Mali (12°34'N, 8°04'W, 330 m d'altitude). Le climat est typique des savanes soudaniennes, avec trois saisons distinctes : une saison chaude et humide de juin à octobre durant laquelle interviennent les cultures, puis une saison sèche et fraîche de novembre à février suivie d'une saison sèche et très chaude de mars à mai (Tableau I-1). La durée du jour astronomique varie de 11 h 15 mn à 12 h 45 mn et celle du jour civil de 12 h 10 mn à 13 h 38 mn. Pour des raisons hydrologiques il était inévitable que les essais de saisons sèche et humide soient plantés dans des champs différents, afin d'éviter l'enneigement en



**Fig. I-4 :** Enregistrements quotidiens des conditions climatiques à la station de Samanko du 1er juillet 2000 au 31 octobre 2002; **a)** températures mini, maxi et moyenne, **b)** humidité relative moyenne, **c)** radiation globale et **d)** pluviométrie.

saison humide et de permettre l'irrigation en saison sèche. Le sol du site pluvial (saison humide) était un sol ferrugineux tropical lessivé à faciès rouge (Tableau I-2). Le sol du site irrigué (saison sèche), situé sur le bourrelet de berge du fleuve Niger, était un sol ferrugineux lessivé hydromorphe à pseudogley de profondeur. Les possibles différences de fertilité entre les sols ont été minimisées par l'application d'engrais (200, 100 et 200 kg/ha de Diamonium Phosphate, KCl et urée respectivement). L'humidité du sol n'a jamais été limitante pendant la saison sèche en raison d'irrigations bi-hebdomadaires, conservant le sol proche de la capacité au champ. Les sites étaient distants entre eux de 1000 m et chacun à moins de 800 m de la station climatique.

Les semis mensuels ont été initiés le 5 juillet 2000 et effectués ensuite à des dates aussi proches que possible du 10 de chaque mois, jusqu'au 9 août 2002. Le champ irrigué était labouré et billonné chaque année en septembre, le champ pluvial en juin ou juillet en fonction de la date d'arrivée des pluies. Un désherbant chimique (glyphosate à 5l/ha) était appliqué une dizaine de jours avant chaque nouveau semis sur la superficie concernée. Les parcelles comportaient 4 lignes de 5 m, semées sur le billon avec 10 grains/poquet à 0,75 x 0,20 m et démarquées à 1 plant/poquet. Le désherbage en cours de culture était effectué manuellement et une protection insecticide préventive appliquée chaque semaine (carbofuran dans le cornet des plantes).

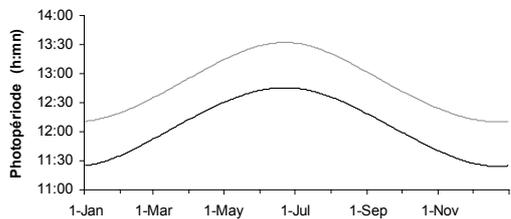
De la levée à l'initiation paniculaire (IP), 3 plantes par parcelle étaient prélevées et disséquées chaque semaine pendant les 6 premières semaines puis toutes les 2-3 semaines ensuite afin de compter le nombre de feuilles déjà initiées par l'apex et d'enregistrer la réalisation de l'IP. La hauteur de la tige était mesurée dans le même temps, puis à des intervalles plus larges après IP. Dix plantes par parcelle et par variété étaient marquées et le nombre de feuilles apparues, ligulées et sénescentes était compté chaque semaine pour chaque tige. Les dates de l'apparition de la feuille drapeau et de la floraison étaient enregistrées. La date précise de IP a été calculée par extrapolation linéaire, comme située à l'intersection de la droite de régression reliant le nombre de feuilles initiées au cours du temps et la droite horizontale tracée à partir du nombre de feuilles totales initiées comptées après l'IP (Fig. I-3).

La température de l'air à 2 m était mesurée à l'aide d'une sonde hygrométrique combinée (Vassala HMP 35D) et celle du sol à 10 cm à l'aide d'un thermocouple cuivre-constantan. La radiation solaire globale était mesurée à l'aide d'un pyranomètre (Li-200SA). Les mesures étaient réalisées chaque minute, moyennées chaque heure et stockées par une centrale de mesure (Campbell 21X). L'humidité relative de l'air était aussi mesurée à l'aide d'un psychromètre chaque jour à 8 et 18 heures. La pluviométrie était relevée chaque jour à 8 et 18 heures. Les températures quotidiennes maximale, minimale et moyenne, les moyennes quotidiennes de radiation globale et d'humidité relative et la pluviométrie quotidienne ont été reportées (Fig. I-4).

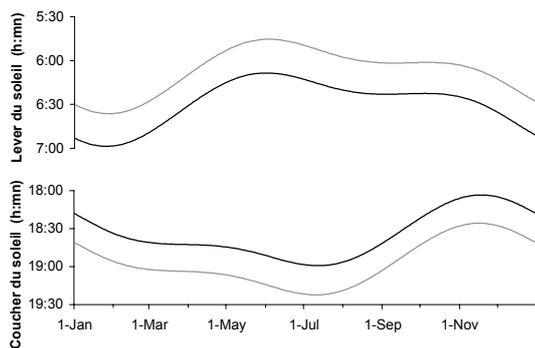
Le temps thermique horaire ( $\Delta T_h$ ) a été calculé comme une fonction linéaire brisée en utilisant les enregistrements de la température horaire moyenne ( $T_h$ ) et les valeurs 11, 34 et 52 °C comme températures de base ( $T_b$ ), optimale ( $T_{opt}$ ) et maximale ( $T_m$ ).

$$\begin{aligned} \text{si } T_h < T_b \text{ ou } T_h > T_m, & \quad \Delta T_h = 0 & \quad \text{(Eq. I-5)} \\ \text{si } T_b \leq T_h \leq T_{opt}, & \quad \Delta T_h = T_h - T_b \\ \text{si } T_{opt} < T_h \leq T_m, & \quad \Delta T_h = (T_{opt} - T_b) (1 - (T_h - T_{opt}) / (T_m - T_{opt})) \end{aligned}$$

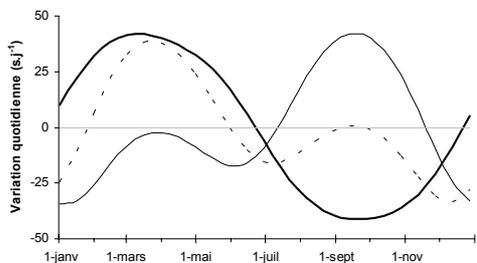
Le temps thermique quotidien ( $\Delta T_j$ ) est alors calculé comme la moyenne des  $\Delta T_h$  de la journée.



**Fig. I-5 :** Evolution de la durée du jour astronomique (—) et civile (---) à Samanko au cours de l'année



**Fig. I-6 :** Heures astronomiques (—) et civiles (---) du lever et du coucher du soleil à Samanko au cours de l'année



**Fig. I-7 :** Variations quotidiennes des heures du lever (...), du coucher (---) du soleil et de la photopériode résultante (—).

**Tableau I,3 :** Dates des semis effectués dans les serres de la station de Samnko

Date de semis	Serre chauffée	Serre froide
10 décembre 2001	+	
11 Janvier 2002	+	+
12 mars 2002	+	
2 décembre 2002	+	+
6 janvier 2003	+	+
10 février 2003	+	+

**Tableau I,4 :** Les différents traitements photopériodiques commencés deux semaines après la levée dans les expériences en milieu contrôlé.

2001		2002	
PP initiale	Traitements	PP initiale	Traitements
		13h00	→
		12h40	→
12h15	→	12h20	→ →
12h00	→ →	12h00	→ → →
11h45	→	11h40	→ →

Les durées de jour astronomique ou civil ( $\pm 6^\circ$  au dessous de l'horizon) ont été calculées à l'aide des équations proposées par Keisling (1982) (Fig. I-5). Les heures du lever et du coucher du soleil ont été calculées avec les algorithmes proposés par Laureanno (1992) (Fig. I-6). Enfin les variations quotidiennes de la durée du jour et des heures de lever et coucher du soleil ont été calculées par différence entre leur valeur du jour et celle de la veille (Fig. I-7).

#### 2.4 Expériences en serre à Samanko

Deux séries de semis ont été effectués dans la serre de la station de Samanko, entre décembre 2001 et mars 2002 puis entre décembre 2002 et février 2003 (Tableau I-3). Dans chaque compartiment de la serre, 60 pots en plastiques ont été remplis pour chaque semis de 8 kg d'un mélange comportant 9/10 de sol de la partie pluviale de la station (ferrugineux tropical lessivé) et 1/10 de terreau végétal. Chaque pot a reçu initialement 2 g de DAP et 2 g de KCl puis 2 g d'urée après 30 jours de culture. Chacune des 3 variétés était semée dans 20 pots. Au cours de la 2<sup>ème</sup> série de semis, le nombre de pots a été réduit à 10 par variété en raison de la floraison rapide et de la possibilité de pratiquer un démariage progressif dans les pots à l'occasion des prélèvements hebdomadaires.

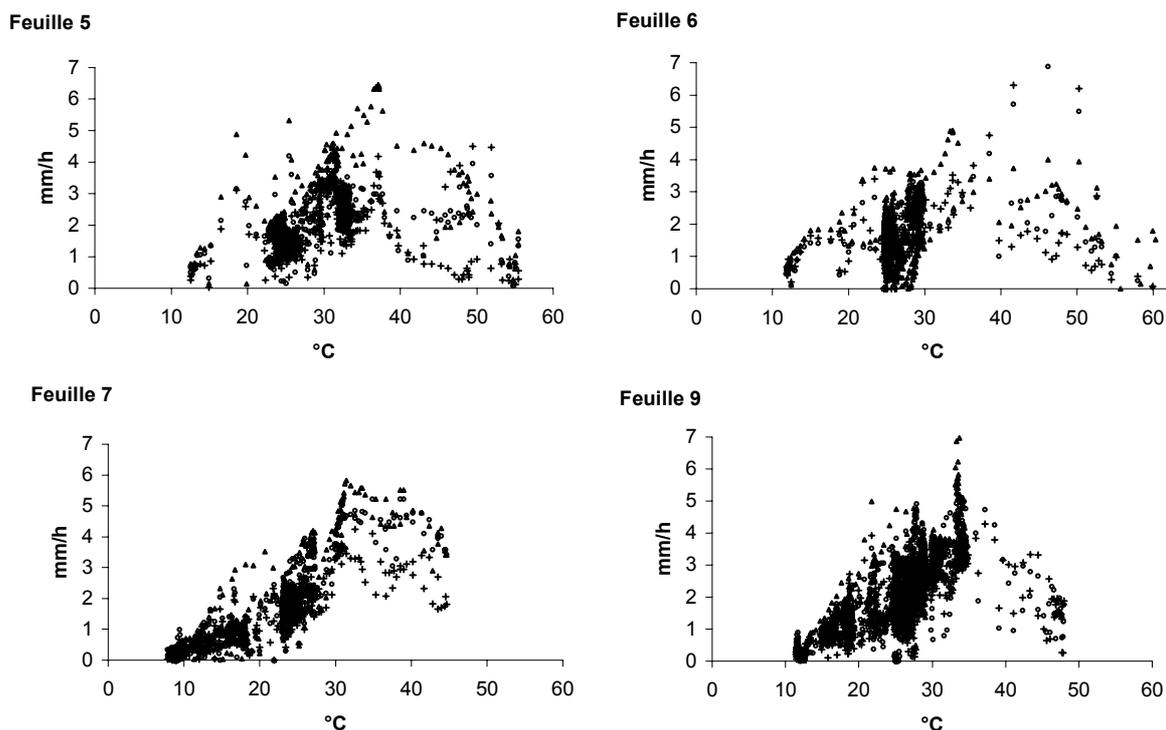
Deux compartiments distincts de la serre ont été utilisés, nommés « serre chaude » et « serre froide ». La serre chaude était réchauffée pendant la nuit par un générateur d'air chaud (Kongskilde KA 20) muni d'un thermostat qui se déclenchait lorsque la température à 1 m du sol descendait au-dessous de 23 °C. Les deux serres étaient refroidies pendant le jour, entre 8 et 18 heures, par des climatiseurs à circulation d'eau dont la ventilation était réglée dans le but de maintenir la température à l'intérieur des serres proche de la température externe. La climatisation était arrêtée pendant la nuit dans la serre chaude.

Les mesures hebdomadaires étaient identiques à celles de l'expérience des semis mensuels. Les moyennes horaires des températures de l'air à 2 m du sol et du sol à 10 cm de profondeur dans les pots étaient enregistrées automatiquement à l'aide de thermocouples et d'un datalogger (Campbell 21X). La somme de température a été calculée ainsi que décrit pour l'expérience de semis mensuel.

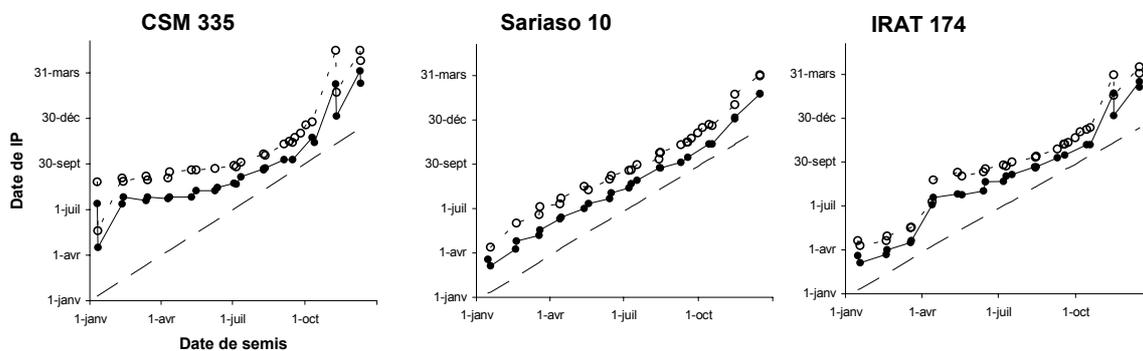
#### 2.5 Expériences en milieu contrôlé au CIRAD à Montpellier

Quatre cellules photo-isolées de 1 x 0.7 x 1.8 m sont installées dans une salle de culture de grande dimension au sous-sol d'un bâtiment du CIRAD à Montpellier. La température et l'hygrométrie sont régulées au niveau de la chambre de culture tandis que la photopériode est contrôlée, cellule par cellule, par un programmeur (précision de 1 mn). L'éclairage de chaque cellule est assuré par trois lampes à iodure métallique (Alaska HQI 150W) à spectre relativement proche de celui du soleil dans les régions d'absorption photosynthétique (PAR), et une lampe à incandescence (PAR38 120W) apportant un complément d'énergie dans le rouge lointain ayant pour effet de favoriser la floraison des végétaux. Chaque cellule est équipée d'un extracteur d'air à grand débit de façon à minimiser l'élévation de température entraînée par les lampes (max 2°C) et d'une table élévatrice permettant de maintenir le sommet de la canopée à distance constante des lampes (1 m). A cette distance, l'intensité lumineuse dans la PAR est égale à  $300 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (ou  $2,3 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ).

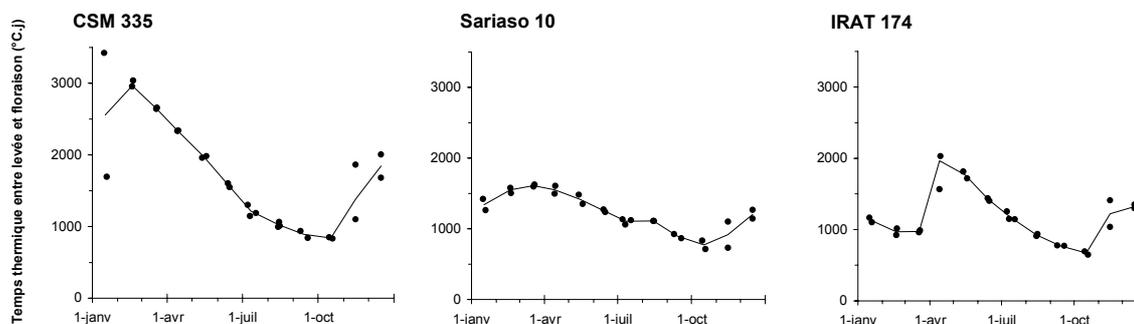
La culture a été effectuée en pots ( de 2 l en 2001 et 1 l en 2002) remplis d'un mélange composé de terreau universel, de terre de Lavalette et de podzolane selon un ratio de 9 : 5 : 1.



**Fig. I-8 :** Vitesse de croissance des feuilles 5,6,7 et 9 Nazongala (+), Sarioso 10 (o) et IRAT 174 (Δ) au cours de cycle de réchauffement ou de refroidissement d'une journée à partir de la température nocturne de 25°C.



**Fig. I-9 :** Dates d'initiation paniculaire (cercles fermés) et de floraison (cercles ouverts) en fonction de la date de semis. Les lignes joignent les moyennes mensuelles des 2 années d'enregistrement.



**Fig. I-10 :** Durée de la phase levée-floraison en fonction de la date de semis. Les lignes joignent les moyennes mensuelles des 2 années d'enregistrement.

Le semis a été réalisé en poquets (3 graines par poquet), le démariage intervenant 10 jours après la levée. L'arrosage était apporté à la demande, avec de l'eau déminéralisée jusqu'à 10 jours après la levée, puis avec une solution nutritive. Les plantes ont été cultivées dans les cellules dès le semis en 2001, tandis qu'en 2002 la culture pendant la phase juvénile s'est déroulée dans la grande salle de culture sous lampes à iode métallique (HRI-T, 250W). En 2001, 12 pots de chacune des 3 variétés ont été cultivés dans chaque cellule, tandis qu'en 2002 seule la variété Sarioso 10 a été conservée et cultivée à 35 pots par cellule.

Jusqu'à deux semaines après la levée ou 200 °C.j, durée minimale observée pour la phase végétative (BVP), les plantes ont reçu un éclairage de 13 heures quotidiennes non-inductif chez cette espèce de jours courts. Puis les traitements commençaient, avec des photopériodes constantes et croissantes ou décroissantes de 1 mn.j<sup>-1</sup>, à partir de trois photopériodes initiales distinctes (Tableau I-4).

En 2001, 3 plants de chaque variété ont été prélevés après 0, 1, 2 et 4 semaines de traitements et disséqués afin de compter le nombre de feuilles initiées et de repérer l'initiation paniculaire. En 2002, des prélèvements de 9 plants par cellule commençant 2 semaines après le début du traitement étaient prévus, mais après 3 semaines tous les traitements étaient parvenus à IP et toutes les plantes ont été disséquées à la même date.

## 2.6 Expériences en serre au CIRAD à Montpellier

Des expériences destinées à mesurer la durée de la BVP ont été conduites en serre à Montpellier pendant les hivers 1999-2000 et 200-2001, avec des photopériodes voisines de 10 heures. Dix plantes de chacune des 3 variétés ont été semées les 17 janvier et 10 novembre 2000 et le 15 janvier 2001 dans des pots remplis du mélange décrit en 2.5 et placées dans une serre chauffée à 30°C pendant le jour et 20°C pendant la nuit. Un éclairage complémentaire était apporté pour compenser la faiblesse de la radiation solaire à cette période, par des lampes HQL (haute pression de mercure) fournissant 300 micromoles.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> à 1 m de distance. La phénologie et la croissance en hauteur des plantes étaient suivies deux fois par semaine. Les résultats ne seront pas reportés ici, mais les valeurs de BVP issus de ces expériences seront utilisées dans les modèles.

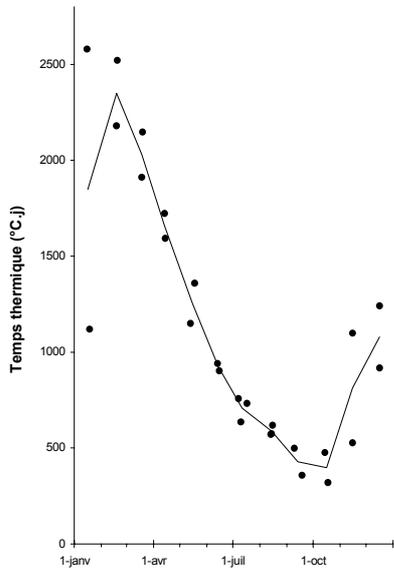
## 3 Résultats expérimentaux et discussions

### 3.1 Vérification des températures cardinales

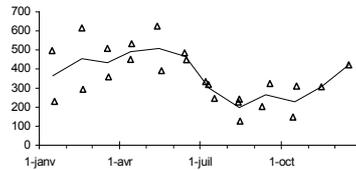
Les trois variétés ont montré des réactions voisines pour la croissance des feuilles aux variations de la température (Fig. I-8). Les points de la partie centrale des figures, entre 20 et 30°C indiquent des fluctuations nocturnes de la croissance, quand la température est maintenue à 25°C. Les enregistrements obtenus permettent de confirmer visuellement une température de base de 10 à 11°C et une température optimale comprise entre 30 et 35 °C, chiffres conformes aux publications précédentes. Les sorghos utilisés ont montré une résistance étonnante de la croissance foliaire à l'augmentation de température, dans ces conditions temporaires. La croissance nulle n'a été atteinte qu'à 57°C, pour la feuille 6. Ce chiffre est en conformité avec la température maximale de 52°C publiée par Alagarswamy et Ritchie (1991) sur la base d'une extrapolation linéaire à partir de mesures faites jusqu'à 42°C. Un important phénomène d'hystérésis a été observé au moment du refroidissement après

**CSM 335**

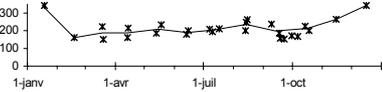
**a) Levée - IP**



**b) IP - feuille drapeau**

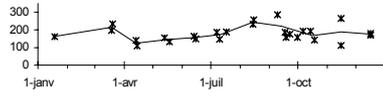
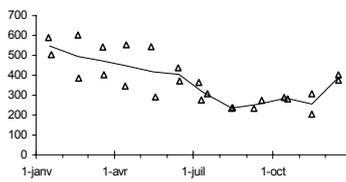
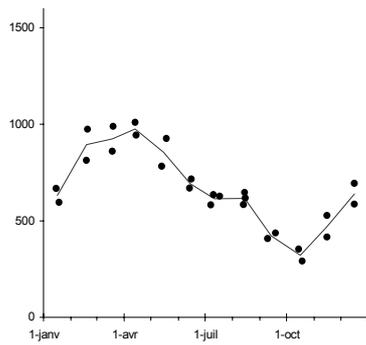


**c) Feuille drapeau-floraison**

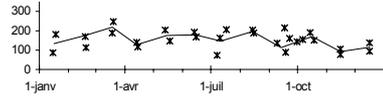
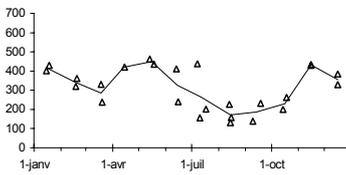
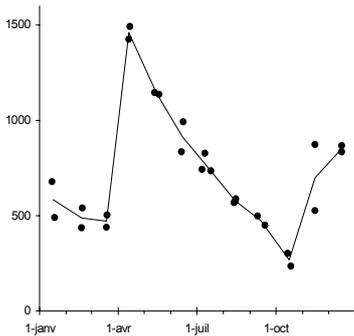


Date de semis

**Sariaso 10**



**IRAT 174**



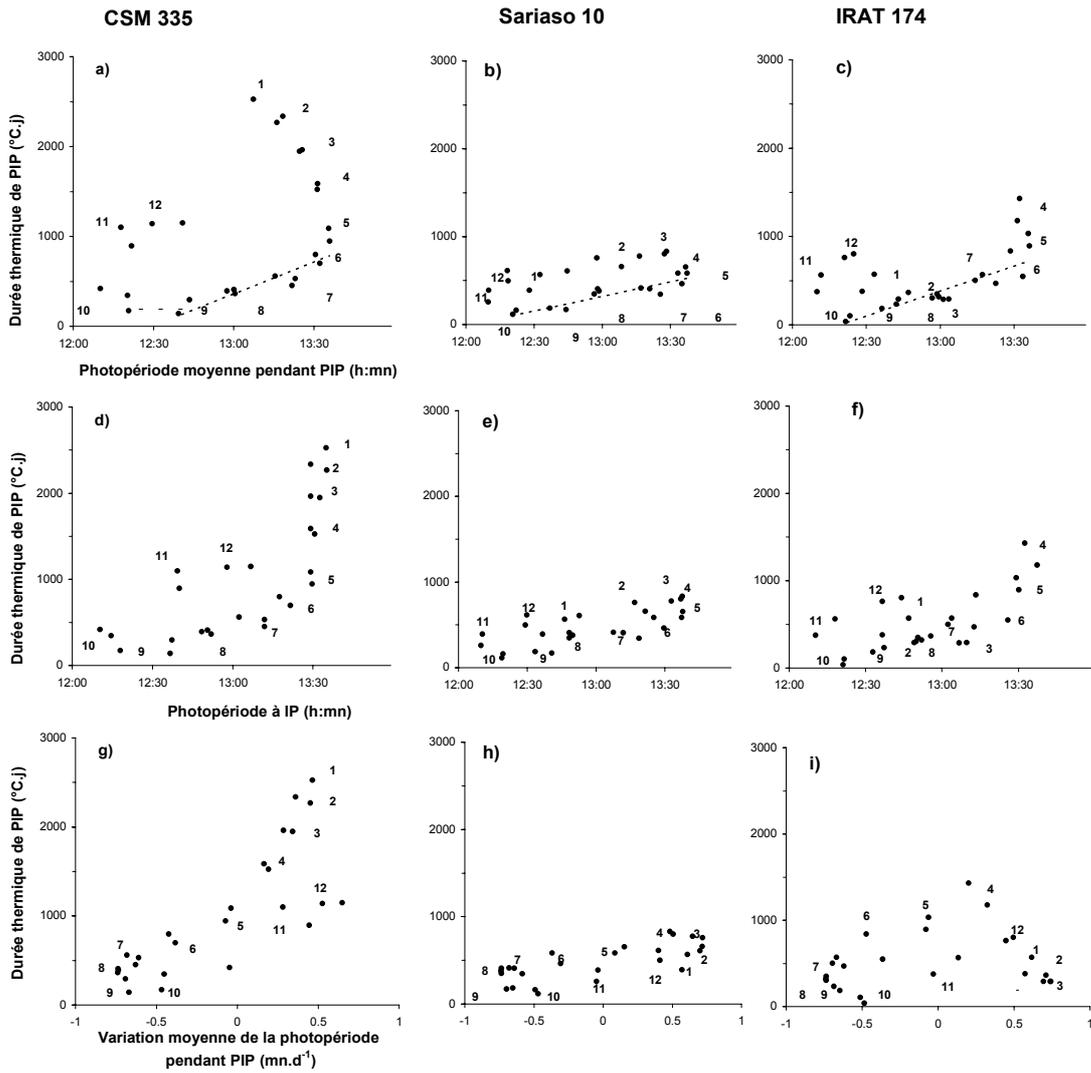
**Fig. I-11** : Durée des trois phases consécutives de la levée à la floraison, en passant par IP et l'apparition de la feuille-drapeau. Les lignes joignent les moyennes mensuelles des 2 années d'enregistrement.

l'exposition temporaire à une température élevée : la vitesse de croissance a alors fortement cru de sorte que le retard de croissance pris pendant la période chaude a été rattrapé en grande partie. A l'inverse après l'exposition au froid, l'hystérésis a retardé la reprise de la croissance pendant la période de réchauffement.

On utilisera donc au cours de cette étude les valeurs de températures cardinales précédemment publiées et confirmées pour les variétés de l'étude : 11, 34 et 52 °C. La similitude des réponses observées pour la croissance des feuilles des trois variétés testées permet de prédire avec confiance le même comportement pour la variété CSM 335, non testée. Il est assumé dans le même temps que ces températures cardinales mesurées pour la croissance des feuilles sont égales à celles des phénomènes de développement. Cette hypothèse a été confirmée sur le sorgho par Craufurd (1998) pour la vitesse d'apparition des feuilles à l'issue d'une étude conduite sur 9 variétés de sorgho d'origines et de races très différentes choisies à cet effet dans la collection ICRISAT.

### 3.2 *Expérience de semis mensuels*

Comme attendu, la durée du cycle levée-floraison de la variété guinea CSM 335 a été beaucoup plus variable que celles de Sarioso 10 et IRAT 174. CSM 335 et IRAT 174 ont montré une réponse qualitative : toutes les plantes semées entre février et juillet pour CSM 335 ou avril et juillet pour IRAT 174 ont fleuri dans un intervalle de un mois de fin août à fin septembre (Fig. I-9). Cette floraison groupée a été précédée par des initiations paniculaires groupées intervenues entre la mi-juillet et la mi-août, alors que la durée du jour restait encore voisine de son maximum annuel. Sarioso 10 a montré à l'inverse une réponse quantitative continue : la durée du cycle végétatif a varié régulièrement en fonction de la date de semis et des photopériodes rencontrées par les plantes pendant leur croissance. En terme de durée thermique de la phase végétative, les 3 variétés ont montré 3 comportements distincts en réponse à la date de semis (Fig. I, 10) Elles ont toutes atteint la durée minimale pour les semis de septembre-octobre, au moment de l'équinoxe d'automne. A l'inverse, la durée maximale a été atteinte en février pour CSM 335, mars pour Sarioso 10 et avril pour IRAT 174. Ces courbes de réponse à la date de semis montrent une valeur maximale et une valeur minimale annuelles pour CSM 335 et Sarioso 10, contre 2 maximales, en avril et décembre, et 2 minimales, en mars et octobre, pour IRAT 174. Pour la plupart des semis les résultats ont été très cohérents d'une année à l'autre, à l'exception des semis effectués de novembre à janvier pour CSM 335 en particulier et du semis du mois d'avril pour IRAT 174. Deux seuils de réponse à la date de semis sont ainsi mis en évidence chez les variétés qualitatives à la fois par la rupture de continuité entre deux dates de semis et par la forte augmentation de la variation inter-annuelle de la réponse. Au passage de ces seuils la durée de la phase végétative a augmenté brusquement, mais les variations des conditions annuelles de température en particulier apportent une incertitude de un mois, entre deux dates de semis successives, qui peuvent appartenir soit à la série précédant soit à la série suivant le franchissement du seuil. Le premier seuil, en janvier pour CSM 335 et mars pour IRAT 174 peut être relié au seuil photopériodique traditionnel attendu quand les jours croissent. Le deuxième seuil, en octobre-novembre pourrait être lié soit aux photopériodes courtes, soit à la fraîcheur des nuits pendant cette période de l'année, de novembre à février. Des températures minimales légèrement inférieures à 10°C sont en effet régulièrement enregistrées pendant les dernières heures de la nuit pendant les mois de décembre et de janvier. Le minimum absolu au cours de ces expériences a été de 6°C.



**Fig. I-12** : Relations entre la durée thermique de PIP et **a), b) et c)** la photopériode moyenne pendant PIP ou **d), e) et f)** la photopériode au moment de IP ou **g), h) et i)** la variation moyenne de la durée du jour pendant PIP. Les mois des semis sont indiqués près des points correspondants sur le graphique. Les relations linéaires observées pour les semis de la saison pluviale sont tracées avec des lignes pointillées.

**Tableau I-5** : Régressions linéaires calculées pour la série des 26 dates de semis mensuels réalisées à Samanko entre 2000 et 2002.

Régressions linéaires	r <sup>2</sup>	P
<b>CMS 335</b>		
1) $PIP = 604 \overline{PP} - 6878$	0.16	0.040
1') De juin à septembre : $PIP = 561 \overline{PP} - 6907$	0.85	0.000
2) $PIP = 19.6 \overline{dPP} + 1147$	0.64	0.000
3) $PIP = 635 \overline{PP} + 19.8 \overline{dPP} - 7128$	0.81	0.000
4) $1/PIP = -2.5 \cdot 10^{-3} PP_i + 34.4 \cdot 10^{-3}$	0.47	0.000
4') De février à août: $1/PIP = -2.9 \cdot 10^{-3} PP_i + 39.6 \cdot 10^{-3}$	0.90	0.000
<b>Sarioso 10</b>		
1) $PIP = 209 \overline{PP} - 2233$	0.25	0.008
1') De mai à octobre : $PIP = 337 \overline{PP} - 4047$	0.83	0.000
2) $PIP = 4.6 \overline{dPP} + 488$	0.55	0.000
3) $PIP = 227 \overline{PP} + 4.7 \overline{dPP} - 2451$	0.85	0.000
<b>IRAT 174</b>		
1) $PIP = 393 \overline{PP} - 4548$	0.31	0.003
1') De mai à octobre: $PIP = 627 \overline{PP} - 7778$	0.84	0.000
2) $PIP = 2.3 \overline{dPP} + 537$	0.05	0.000
3) $PIP = 444 \overline{PP} + 3.6 \overline{dPP} - 5195$	0.43	0.002
4) $1/PIP = -5.4 \cdot 10^{-3} PP_i + 73.6 \cdot 10^{-3}$	0.20	0.021
4') D'avril à août : $1/PIP = -2.8 \cdot 10^{-3} PP_i + 39 \cdot 10^{-3}$	0.83	0.000
PIP exprimé en °C.j, $\overline{PP}$ en heures décimales et $\overline{dPP}$ en s.j <sup>-1</sup>		

**Tableau I,6** : Matrice de corrélation entre PIP et 9 facteurs de l'environnement. \*, \*\* et \*\*\* significatifs à P < 0,05, 0,01 et 0,001.

<b>CSM 335</b>										
	PIP	$\overline{PP}$	$\overline{dPP}$	$\overline{T}$	$\overline{H\%}$	$\overline{SR}$	$PP_{BVP}$	$dPP_{BVP}$	$PP_{PI}$	dPP
PIP	1.00									
$\overline{PP}$	0.40 *	1.00								
$\overline{dPP}$	0.80 ***	-0.03	1.00							
$\overline{T}$	0.47 *	0.84 ***	0.06	1.00						
$\overline{H\%}$	-0.61 ***	0.34	-0.93 ***	0.17	1.00					
$\overline{SR}$	0.23	-0.11	0.19	0.19	-0.19	1.00				
$PP_{BVP}$	-0.21	0.80 ***	-0.55 **	0.54 **	0.76 ***	-0.27	1.00			
$dPP_{BVP}$	0.87 ***	0.47 **	0.84 ***	0.51 **	-0.62 ***	0.08	-0.08	1.00		
$PP_{PI}$	0.74 ***	0.88 ***	0.41 **	0.79 ***	-0.11	0.04	0.46 *	0.75 ***	1.00	
$dPP_{PI}$	0.14	-0.63 ***	0.67 ***	-0.59 ***	-0.82 ***	0.12	-0.75 ***	0.22	-0.27	1.00
<b>Sariaso 10</b>										
	PIP	$\overline{PP}$	$\overline{dPP}$	$\overline{T}$	$\overline{H\%}$	$\overline{SR}$	$PP_{BVP}$	$dPP_{BVP}$	$PP_{PI}$	dPP
PIP	1.00									
$\overline{PP}$	0.51 **	1.00								
$\overline{dPP}$	0.70 ***	-0.06	1.00							
$\overline{T}$	0.51 **	0.83 ***	0.12	1.00						
$\overline{H\%}$	-0.51 **	0.32	-0.94 ***	0.08	1.00					
$\overline{SR}$	0.12	-0.04	0.27	0.27	-0.25	1.00				
$PP_{BVP}$	0.25	0.95 ***	-0.35	0.72 ***	0.58 **	-0.14	1.00			
$dPP_{BVP}$	0.80 ***	0.22	0.96 ***	0.35	-0.82 ***	0.25	-0.08	1.00		
$PP_{PI}$	0.71 ***	0.95 ***	0.23	0.85 ***	0.04	0.06	0.81 ***	0.49 **	1.00	
$dPP_{PI}$	0.53 **	-0.32	0.96 ***	-0.11	-0.98 ***	0.25	-0.57 **	0.84 ***	-0.03	1.00
<b>IRAT 174</b>										
	PIP	$\overline{PP}$	$\overline{dPP}$	$\overline{T}$	$\overline{H\%}$	$\overline{SR}$	$PP_{BVP}$	$dPP_{BVP}$	$PP_{PI}$	dPP
PIP	1.00									
$\overline{PP}$	0.55 **	1.00								
$\overline{dPP}$	0.23	-0.20	1.00							
$\overline{T}$	0.27	0.78 ***	0.00	1.00						
$\overline{H\%}$	-0.05	0.42 *	-0.95 ***	0.15	1.00					
$\overline{SR}$	-0.29	-0.17	0.36	0.22	-0.38 *	1.00				
$PP_{BVP}$	0.37	0.96 ***	-0.44 *	0.71 ***	0.62 ***	-0.21	1.00			
$dPP_{BVP}$	0.48 *	0.19	0.91 ***	0.31	-0.77 ***	0.26	-0.08	1.00		
$PP_{PI}$	0.67 ***	0.95 ***	0.08	0.78 ***	0.16	-0.09	0.83 ***	0.44 *	1.00	
$dPP_{PI}$	-0.05	-0.50 **	0.93 ***	-0.27	-0.96 ***	0.39	-0.67 ***	0.69 ***	-0.25	1.00
PIP	: durée thermique de PIP									
$\overline{PP}$	: photopériode moyenne durant PIP									
$\overline{dPP}$	: variation moyenne de la photopériode durant PIP									
$\overline{T}$	: température moyenne durant PIP									
$\overline{H\%}$	: humidité relative moyenne durant PIP									
$\overline{SR}$	: radiation solaire moyenne durant PIP									
$PP_{BVP}$	: photopériode à la fin de la BVP									
$dPP_{BVP}$	: variation moyenne de la photopériode à la fin de la BVP									
$PP_{PI}$	: photopériode au moment de IP									
$dPP_{PI}$	: variation de la photopériode au moment de IP									

L'expérience a donné accès à la durée de trois phases séquentielles entre la levée et la floraison : la phase végétative, entre levée et IP, la phase reproductive divisée entre la durée entre IP et l'apparition de la feuille-drapeau (FD) et la durée entre FD et floraison (Fig. I-11). Les résultats confirment que la majeure part de la variation de la durée entre levée et montaison est due à la variation de la durée de la phase végétative, qui a toujours été la plus longue, couvrant entre 40 et 80 % de la durée totale jusqu'à la floraison. Mais il est aussi apparu que la deuxième phase, entre IP et FD, était aussi variable et que sa durée était légèrement corrélée avec celle de la phase précédente ( $r^2 = 0,31$  ; 0,25 et 0,19 avec  $P = 0,0046$  ; 0,0105 et 0,0271 pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174 respectivement). Cette phase a duré de l'initiation de l'ultime feuille jusqu'à son apparition dans le cornet. La principale raison de la variation de sa durée réside dans la forte réduction de la vitesse d'apparition des feuilles observée lorsque plus de 22-23 feuilles ont été produites par l'apex, ainsi qu'il sera montré au chapitre suivant (Fig. II-3). Enfin la durée de la 3<sup>ème</sup> phase entre FD et floraison a été constante et donc indépendante de la date de semis, égale en moyenne à 229, 179 et 145 °C.j pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174 respectivement.

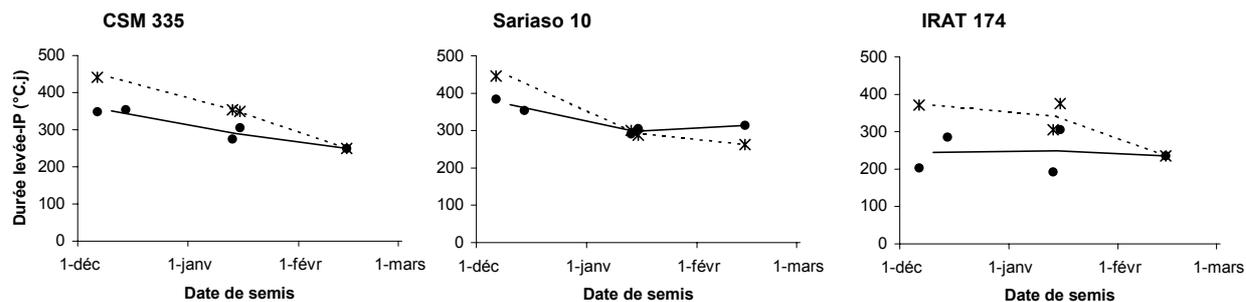
Pour CSM 335, il y a seulement une faible corrélation entre la durée de la phase induite par la photopériode (PIP), de la fin de la BVP à IP, et la photopériode moyenne ( $\overline{PP}$ ) pendant la phase (Fig. I-12 et tableau I-5). Cependant, en n'utilisant que les semis faits entre mai et octobre, une relation linéaire approximative entre PIP et  $\overline{PP}$  est observée, indiquant un seuil photoperiodique de base  $P_b$  d'environ 12 h 40 mn ( $r^2 = 0,87$  pour le modèle). Pour la même variété une relation hyperbolique pourrait être tracée entre PIP et PP à IP (PPi), similaire à celle proposée par Franquin (1974) pour les sorghos du Tchad, à condition d'ignorer les semis de novembre et décembre. Mais cette observation est factuelle, non explicative : pour les semis du début de l'année qui ont d'abord rencontré des jours courts, IP intervient en jours longs simultanément avec des semis de mai qui n'ont vu que des jours longs. Elle appuie cependant l'hypothèse d'un seuil en dessous duquel IP s'est déclenché rapidement pour tous les semis jusque là en attente.

Pour Sarioso 10, il y a une forte relation linéaire positive entre PIP et  $\overline{PP}$  pour les semis de mai à octobre ( $r^2=0,94$ ,  $P=0,002$ ) avec un  $P_b$  d'environ 12 h 20 mn (Fig I-12-b) mais les semis des six autres mois ne partagent pas cette relation. La relation linéaire entre PIP et PPi avec la même sélection de date de semis montre le même niveau de corrélation ( $r^2=0,95$  ;  $P=0,002$ ).

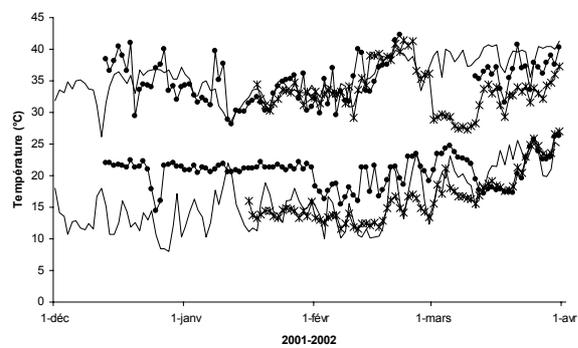
Les mêmes corrélations existent pour IRAT 174 entre PIP et  $\overline{PP}$  ( $r^2=0,88$  ;  $P=0,006$ ) et entre PIP et PPi ( $r^2=0,89$  ;  $P=0,006$ ).

Ces résultats montrent clairement que le concept usuel d'une réponse graduelle (linéaire ou quantitative) de PIP à  $\overline{PP}$  ou à PPi (cas de Sarioso 10) ou de type seuil (hyperbolique ou qualitative, cas de CSM 335 et IRAT 174) peut être appliqué pour les semis effectués pendant la saison des pluies (de mai à septembre) et permettra donc une prédiction satisfaisante de la date de l'initiation paniculaire pendant cette période. Mais il apparaît tout aussi clairement que ce concept n'est pas adapté à la réaction des cultures semées pendant les autres périodes de l'année. Les courbes PIP en fonction de  $\overline{PP}$  montrent un fort hystérésis dû au retard de l'initiation paniculaire pour les semis de saison sèche entre novembre et avril. Cette hystérésis est cependant nettement réduite pour CSM 335 et Sarioso 10 si en place de  $\overline{PP}$  la relation entre PIP et le taux moyen de changement quotidien de la photopériode ( $d\overline{PP}$ ) est étudiée.

La matrice de corrélation entre PIP et 9 facteurs environnementaux susceptibles d'avoir une influence sur sa durée a été calculée (Tableau I-6). Il apparaît que PIP est fortement corrélé avec  $\overline{PP}$ ,  $d\overline{PP}$  à la fin de la BVP ( $d\overline{PP}_{BVP}$ ) et PPi pour les trois variétés. Il apparaît aussi que de nombreux facteurs sont corrélés entre eux, en particulier pour CSM 335 et



**Fig. I-13 :** Durée de la phase levée-IP en fonction de la date de semis lors des expériences de culture en serres froide (\*) ou chauffée la nuit (●) à Bamako pendant la saison fraîche en 2001-2002 et en 2002-2003.



**Fig. I-14 :** Enregistrements des températures maximales et minimales quotidiennes au champ (—), dans la serre froide (\*) et dans la serre chaude (●) lors des expériences en serres de 2001-2002.

Sarioso 10 qui ont une réponse plus régulière que IRAT 174 à la date de semis. La première partie de l'année, quand les jours sont croissants, est plus chaude et sèche en moyenne, ce qui induit une corrélation entre  $\overline{dPP}$ , la température moyenne ( $\overline{T}$ ) et l'humidité moyenne ( $\overline{H\%}$ ). Par conséquent cela rend difficile la distinction entre les facteurs actifs et ceux qui sont corrélés, mais pour les trois variétés les facteurs les mieux corrélés sont toujours reliés avec l'éclairement, que ce soit  $dPP_{BVP}$  pour CSM 335 et Sarioso 10 ou  $PP_{IP}$  pour IRAT 174.

Puisque ces relations s'accordent bien avec celles faites antérieurement au Nigéria (Kassam 1975) ou à Porto Rico (Miller 1968) où l'amplitude des variations de température et d'humidité était moindre qu'au Mali, il semble légitime de privilégier après eux le rôle de la photopériode dans la détermination de la durée de PIP. Mais à l'effet de la photopériode il convient d'ajouter, après la première observation de Curtis (1968b), celui de la variation quotidienne de cette photopériode, régulièrement corrélée à PIP et seul apte à rendre compte de la mise à fleur rapide après le solstice d'été. Le sorgho serait donc une plante de jour décroissant autant que de jour court.

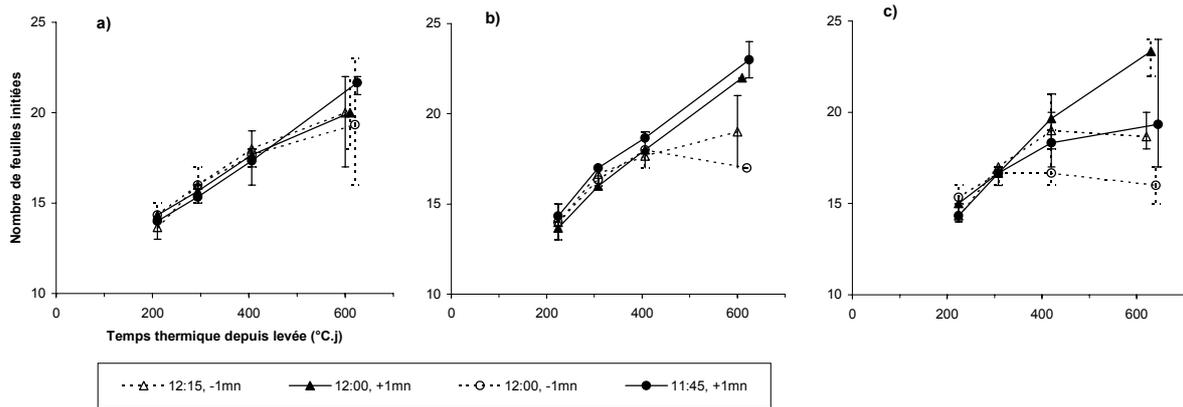
### 3.3 Expériences en serre à Samanko

Les températures nocturnes plus fraîches dans la serre non-chauffée ont provoqué un allongement de la durée thermique de la phase levée-IP pour les semis des mois de décembre et janvier (Fig. I-13). La différence entre les serres a disparu pour le semis du mois de février en raison de la remontée rapide des températures de la nuit à cette période. Le retard de l'IP dans la serre froide ne peut donc s'expliquer par le seul effet des moindres températures moyennes journalières. Les températures nocturnes inférieures à la température de base ont eu un effet direct sur le décalage de la date d'IP.

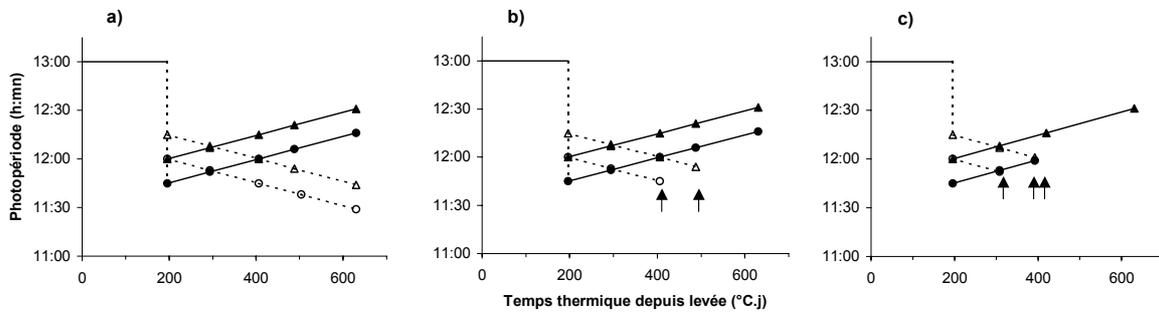
Mais le résultat majeur de ces expériences est la mise en évidence d'une large différence pour la durée de la phase végétative entre les plantes semées en serre ou au champ. En effet dans les serres l'IP est intervenue rapidement pour les 3 dates de semis et a été plus précoce pour les semis de janvier et février que pour celui de décembre. Dans les champs, la durée de la phase végétative, sujette à des variations pendant la période considérée, était en moyenne bien supérieure avec une nette tendance à augmenter de novembre à février (Fig. I-11). Pourtant les sommes de température acquises dans les champs étaient intermédiaires entre celles des deux types de serre, dans toutes les expériences (Fig. I-14). Il apparaît donc un effet spécifique de la culture en serre. Plusieurs facteurs peuvent avoir été modifiés, parmi lesquels : une différence de fertilité entre les substrats utilisés, une amplitude thermique du sol plus importante dans les pots et la réduction d'intensité associée à une modification du spectre de l'éclairement.

Cette observation inattendue est une preuve supplémentaire de la subtilité de la réaction photopériodique et de la difficulté qu'il y a à l'étudier en conditions artificielles. Elle a remis en cause la validité d'une expérience de semis réguliers conduite à Montpellier, où les cultures hivernales étaient évidemment pratiquées en serre.

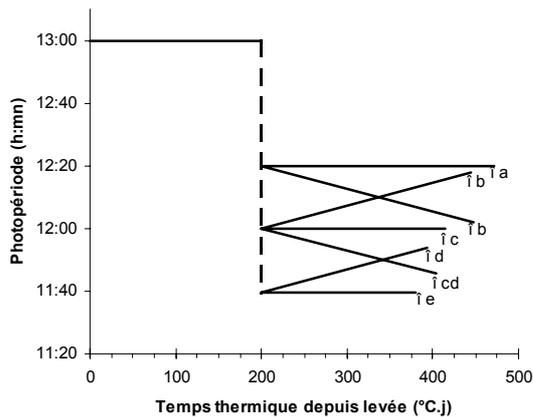
De plus les observations faites au champ sur la variété CSM 335 en 2002-2003 ont montré pour les semis de janvier et février des durées de la phase végétative égales à celles observées en novembre et décembre dans la serre et beaucoup plus courtes que celles des deux années précédentes. Un semis de la même variété fait dans un jardin de la station de Bambey au Sénégal (14°42'N) en décembre 2002 a aussi montré une courte durée de PIP identique à celle du semis dans la serre.



**Fig. I-15 :** Cinétique moyenne d'initiation des feuilles par l'apex pour a) CSM 335, b) Sariaso 10 and c) IRAT 174 en fonction de la photopériode et de son sens de variation en milieu contrôlé en 2001. Trois plantes ont été disséquées à chaque mesure et la moyenne ainsi que les valeurs minimales et maximales sont représentées. Après IP le nombre de feuilles reste stable.



**Fig. I-16 :** Evolution vers IP de a) CSM 335, b) Sariaso 10 and c) IRAT 174 en fonction de la photopériode et de son sens de variation en milieu contrôlé en 2001. La droite représentant la photopériode quotidienne pour chaque traitement est interrompue lorsque IP a été observée, à la date indiquée par une flèche.



**Fig. I-17 :** Evolution vers IP de la variété Sariaso 10 en fonction de la photopériode et de son sens de variation en milieu contrôlé en 2002. La droite représentant la photopériode quotidienne pour chaque traitement est interrompue à la date estimée pour IP, indiquée par une flèche. Les dates d'IP repérées par une même lettre appartiennent au même groupe pour le test Newmann et Keuls ( $\alpha=5\%$ ).

Il convient donc de rester prudent sur l'interprétation des phénomènes observés pour les dates de semis comprises entre novembre et février. Il existe clairement un seuil dans les premiers mois de l'année qui interdit toute mise à fleur des variétés qualitative du type de CSM 335 une fois qu'il a été franchi. Mais la date de franchissement de ce seuil apparaît variable d'une année à l'autre, donc probablement sensible à des facteurs environnementaux autres que la photopériode. La température est l'un d'entre eux, mais non le seul. Ainsi, un léger allongement de la durée de PIP a effectivement été observé dans la serre froide, comparée à la serre chauffée, mais il a été bien inférieur à celui observé pour les semis au champ de novembre 2001, décembre 2001 et décembre 2002 pour CSM 335. L'hypothèse d'un blocage de l'IP par les températures nocturnes fraîches doit donc être écartée, puisque IP a pu intervenir dans la serre froide au mois de janvier. Si l'éclairement est le facteur essentiel, il se pourrait donc qu'une partie du signal lumineux perçu par les plantes dans les champs échappe aux plantes cultivées en serre, provoquant les grandes différences de durée de la phase végétative observée non-expliquée par le seul effet température.

### 3.4 Expériences en milieu contrôlé au CIRAD à Montpellier

En 2001, les résultats ont été très contrastés pour la variété Sariaso 10 puisque les deux traitements avec photopériode décroissante ont atteint IP à 400 et 500 °C.j après la levée, tandis que les 2 traitements avec photopériode croissante ne l'avaient pas atteinte à la fin de l'expérience à 630 °C.j. (Fig. I-15 et 16). Pour IRAT 174, le contraste est un peu moins net : toutes les plantes des deux traitements décroissants ont atteint IP rapidement, mais une partie des plantes du traitement 11h45 + 1mn a aussi atteint IP, tandis qu'une plante restait végétative lors du dernier prélèvement. Enfin le dernier traitement croissant, 12h00 + 1mn restait végétatif à la fin de l'expérience. Enfin pour CSM 335, toutes les plantes des traitements croissants restaient végétatives à la fin de l'expérience, tandis que certaines plantes des traitements décroissants avait atteint IP assez tôt, après la production de 15-16 feuilles, donc vers 400°C.j.

En 2002, les modifications apportées aux conditions de culture et en particulier l'augmentation de l'intensité d'éclairement dans le rouge, ont uniformisé les résultats pour la variété Sariaso 10 et supprimé le contraste entre les traitements en jours croissants ou décroissants. Les traitements en jours décroissants sont parvenus à IP sensiblement au même moment qu'en 2001, mais les traitements opposés de chacune des paires sont parvenus à IP au même moment, avec des  $\overline{PP}$  sensiblement identiques (Fig. I-17). Dans cette expérience les différences significatives entre traitements sont entièrement explicables par les différences entre  $\overline{PP}$  pendant PIP.

Ces expériences en phytotron n'ont donc pas permis d'appuyer ainsi qu'il était espéré l'hypothèse du rôle de la variation quotidienne de la longueur du jour sur la date de déclenchement de l'initiation paniculaire. Les résultats des deux expériences sont contradictoires pour ce facteur. Ce que rappellent ces expériences est le rôle capital du spectre lumineux perçu par les plantes pour le déclenchement de IP. Les radiations rouges permettent et favorisent cette IP (Lane, 1963; Thomas et Vince-Prue, 1997). En milieu contrôlé, la difficulté de ces études sur la réaction photopériodique sera de choisir un éclairement dont les effets puissent être assimilés à ceux de la lumière naturelle.

**Tableau I,7** : Equations des modèles de réponse à la photopériode testées sur les données de l'expérience de semis mensuels.

- 
- *Modèle 1* - si  $(PP < PP_b)$ ,  $PIP_j = 0$ ,  $IP = 1$   
- si  $(PP \geq PP_b)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b)$
  - *Modèle 2* - si  $(dPP < dPP_b)$ ,  $PIP_j = 0$ ,  $IP = 1$   
- si  $(dPP \geq dPP_b)$ ,  $PIP_j = dP_s * (dPP - dP_b)$
  - *Modèle 3* - si  $(PP < PP_b)$ ,  $PIP_j = 0$ ,  $IP = 1$   
- si  $(PP_b \leq PP \leq PP_c)$ ,  $PIP_j = dP_s * (dPP - dP_b)$   
- si  $(PP > P_c)$ ,  $\begin{cases} PIP_j = P_s * (P_c - P_b) & \text{pour les variétés quantitatives} \\ PIP_j = \infty & \text{pour les variétés qualitatives. Dans ce cas IP ne} \\ & \text{peut se produire tant que } PP > P_c, \text{ mais se déclenche immédiatement dès que} \\ & \text{PP redescend au dessous de } P_c \end{cases}$
  - *Modèle 4* - si  $(PP < PP_b)$ ,  $PIP_j = 0$ ,  $IP = 1$   
- si  $(PP \geq PP_b \text{ et } dPP < dPP_b)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b)$   
- si  $(PP \geq PP_b \text{ et } dPP \geq dPP_b)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b) + dP_s * (dPP - dP_b)$
  - *Modèle 5* - si  $(PP < P_b)$ ,  $PIP_j = 0$ ,  $IP = 1$   
- si  $(PP \geq P_b \text{ et } dPP < dP_b)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b)$   
- si  $(P_b \leq PP < P_c \text{ et } dPP \geq dP_b)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b) + dP_s * (dPP - dP_b)$   
- si  $(PP \geq P_c \text{ et } dP_b \leq dPP < dP_c)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b) + dP_s * (dPP - dP_b)$   
- si  $(PP \geq P_c \text{ et } dPP \geq dP_c)$ ,  $PIP_j = \infty$
  - *Modèle 6* - si  $(PP < P_b)$ ,  $PIP_j = 0$ ,  $IP = 1$   
- si  $(PP \geq P_b \text{ et } dSR < dR_b)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b)$   
- si  $(PP \geq P_b \text{ et } dSR \geq dR_b)$ ,  $PIP_j = \infty$
  - *Modèle 7* - si  $(PP < P_b)$ ,  $PIP_j = 0$ ,  $IP = 1$   
- si  $(PP \geq P_b \text{ et } dSS < dS_b)$ ,  $PIP_j = P_s * (PP - P_b)$   
- si  $(PP \geq P_b \text{ et } dSS \geq dS_b)$ ,  $PIP_j = \infty$
-

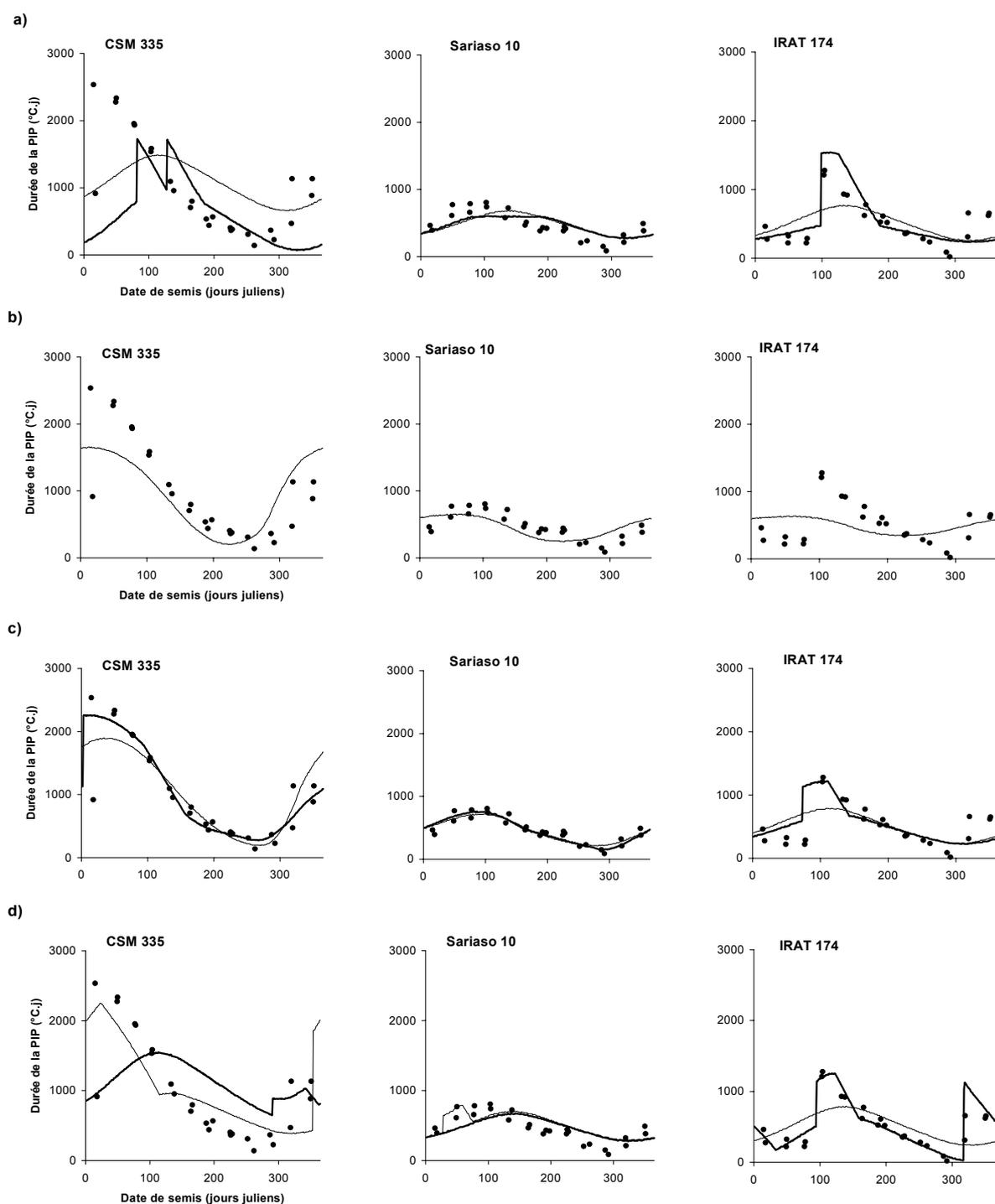
#### 4 Modélisation des résultats de l'expérience de semis mensuels

Les durées de BVP ont été estimées à partir d'une expérience réalisée au mois de décembre 2000 dans une serre de Montpellier au cours de laquelle IP s'était déclenchée après la production de 10-11 feuilles totales. Les valeurs de BVP utilisées ont donc été 165, 204 et 216°C.j pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174, respectivement. Toutefois les valeurs de BVP ont été réestimées à la fin du processus d'optimisation des paramètres lorsqu'un bon niveau d'ajustement était atteint après l'optimisation des autres paramètres ( $r^2 > 0,90$ ).

Sept modèles d'estimation de la PIP utilisant deux voies principales de calcul ont été testés sur la base des données expérimentales. Tous les modèles ont en commun le principe d'accumulation quotidienne d'une fraction de progrès ( $\Delta IP$ ) vers l'initiation paniculaire (IP), calculée comme  $\Delta IP = \Delta TT / PIP_j$  avec  $\Delta TT$ , température biologique du jour égale à la température moyenne moins la température de base et  $PIP_j$  l'estimation par les diverses formules de calcul proposées ci-dessous de la durée théorique qu'aurait la PIP sous des conditions de photopériode stables, égales à celle du jour.

Les notations employées sont celles définies par Carberry et al. (2001) dont le modèle a été présenté dans l'introduction du chapitre (Eq. I-4). Les équations des modèles sont reportées dans le tableau I-7.

- *Modèle 1.* Ce modèle suit le concept de réponse photopériodique quantitative décrit par Major (1980). La prolongation de la phase végétative résultant de l'augmentation de la photopériode,  $PIP_j$ , est calculée sous l'hypothèse d'une photopériode critique  $P_b$  (h), en dessous de laquelle IP est déclenché immédiatement après la fin de la BVP et au dessus de laquelle la durée de PIP est proportionnelle à la différence entre la photopériode (PP) et le seuil  $P_b$  et peut donc être décrite par un coefficient de sensibilité  $P_s$  (°C.j.h<sup>-1</sup>).
- *Modèle 1'.* Le même modèle est paramétré avec les seules données des semis de la saison des pluies, de mai à octobre pour Sarioso 10 et IRAT 174, de mai à septembre pour CSM 335.
- *Modèle 2.* C'est l'exacte réplique du modèle 1 mais en utilisant le taux quotidien de variation de la durée du jour (dPP) et un seuil critique de cette variable ( $dP_b$ ) au-dessus duquel la durée de  $PIP_j$  serait linéairement corrélée à l'augmentation de dPP par un coefficient de sensibilité  $dP_s$ .
- *Modèle 3.* Ce modèle suit le concept de seuil plafond  $P_c$  proposé sur le pois d'Angole (*Cajanus cajan*) par Carberry et al. (2001) en sus du seuil de base. Il utilise la même formule que le modèle 1 entre les deux seuils. Mais lorsque PP est supérieure à  $P_c$ , soit  $PIP_j$  n'augmente plus et conserve la valeur atteinte au seuil  $P_c$  dans le cas des variétés quantitatives, soit  $PIP_j$  devient infini dans le cas des variétés qualitatives (ou absolues). Il n'y a alors plus de progrès vers IP, jusqu'au moment où PP redevient inférieure à  $P_c$  ce qui déclenche IP pour toutes les dates de semis différées jusqu'alors.
- *Modèle 4.* Ce modèle utilise les mêmes principes de base que les précédents mais  $PIP_j$  est maintenant calculée comme une fonction linéaire additive de PP et dPP au dessus des seuils de base  $P_b$  et  $dP_b$ . Il s'agit donc d'une généralisation du modèle 1.



**Fig. I-18 :** Prédiction de la durée de la phase végétative pour des semis effectués en 2001 avec **a)** un modèle basé sur une relation linéaire avec la photopériode quotidienne (**modèle 1, —**), avec addition d'un seuil critique  $P_c$  (**modèle 3, —**), **b)** un modèle basé sur une relation linéaire avec la variation quotidienne de la photopériode (**modèle 2, —**), **c)** un modèle combinant des relations linéaires additives avec la photopériode et sa variation quotidienne (**modèle 4, —**), avec addition de 2 seuils critiques  $P_c$  et  $dP_c$  (**modèle 5, —**) et **d)** un modèle basé sur une relation linéaire avec la photopériode tant que la variation quotidienne de l'heure du lever du soleil est inférieure au seuil  $dS_b$  (**modèle 6, —**) ou que la variation de l'heure du coucher du soleil est supérieure au seuil  $dS_b$  (**modèle 7, —**).

- *Modèle 5.* Deux seuils plafonds,  $P_c$  et  $dP_c$ , sont ajoutés au modèle 4. Lorsque  $PP$  et  $dPP$  sont simultanément supérieurs aux seuils plafonds,  $PIP_j$  est infini, sinon  $PIP_j$  est calculé comme dans le modèle 4. Cette combinaison des deux seuils a été testée pour rendre compte de la grande différence de comportement observée entre les semis réalisés avant ou après le solstice d'été, en jours croissants ( $dPP > 0$ ) ou décroissants ( $dPP < 0$ ). C'est une généralisation du modèle 3.
- *Modèle 6.* Ce modèle utilise les principes de base du modèle 1 auquel on ajoute un effet très simple de la variation quotidienne de l'heure du lever du soleil ( $dSR$ ) : quand  $dSR$  est supérieure au seuil  $dR_b$ ,  $PIP_j$  devient infinie, il n'y a plus aucun progrès vers la floraison.
- *Modèle 7.* Ce dernier modèle est identique au modèle 6, après remplacement de  $dSR$  par la variation quotidienne de l'heure du coucher de soleil ( $dSS$ ) : quand  $dSS$  est inférieure ( $dSR$  et  $dSS$  jouent des rôles symétriques) au seuil  $dS_b$ ,  $PIP_j$  devient infinie, il n'y a plus aucun progrès vers la floraison.

Tous les modèles ont été paramétrisés par optimisation contre les données mesurées pour les 26 dates de semis à l'aide de l'algorithme génétique du Microsoft Evolutionary Solver 1997, macro associée à Excel. Bien que ce processus d'optimisation ne converge pas vers un minimum absolu de la somme des carrés, il a été retenu parce que les données ne remplissaient pas les conditions d'utilisation des modèles linéaires ou quadratiques. On a vérifié par des calculs répétés qu'ils aboutissaient à des estimations voisines des paramètres pourvu que les limites de recherche de ces paramètres aient été fixées à l'intérieur d'un intervalle de longueur raisonnable. Le niveau d'ajustement aux données de chaque modèle est indiqué par le coefficient de corrélation ( $r^2$ ) entre données observées ( $O$ ) et prédites ( $P$ ) et par la racine de la moyenne de la somme des carrés des écarts (RMSD) calculé comme

$$RMSD = \left[ \frac{\sum (O - P)^2}{n} \right]^{0.5} \quad (\text{Eq. I-6})$$

Les paramètres optimisés ont ensuite été utilisés pour calculer à l'aide de ModelMaker 4 une estimation de  $PIP$  pour des semis quotidiens à Samanko au cours de l'année 2001, basée sur les données météorologiques disponibles pour la totalité de cette année (Annexe 2). Les données calculées ont alors été comparées graphiquement aux données observées. Il s'agit d'une vérification de la construction et de la calibration du modèle, non de sa validation qui demandera une année supplémentaire d'expérimentation pour l'obtention d'un nouveau jeu de données.

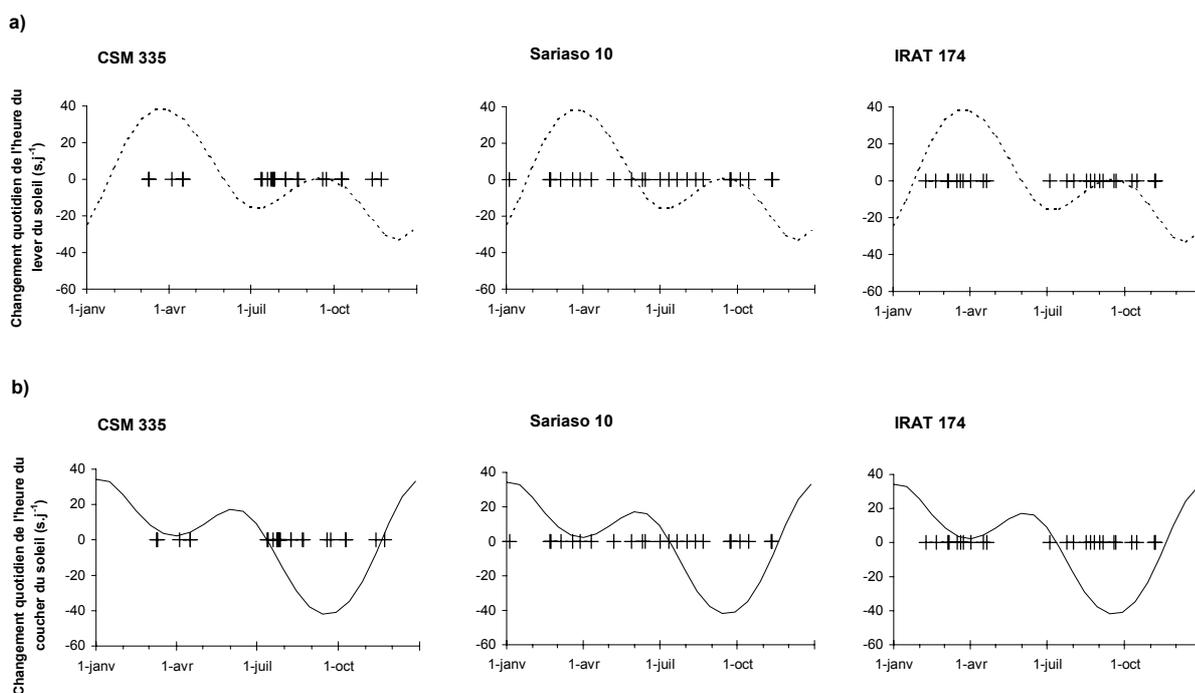
## 5 Analyse des simulations

Les deux modèles basés sur le calcul quotidien de la  $PIP$  fonction de  $PP$ , avec ou sans seuil critique  $P_c$ , ne peuvent pas être ajustés à la variation de la durée de la  $PIP$  observée sur le sorgho tout au long de l'année. Les graphiques montrent que les simulations de la  $PIP$  en fonction de la date de semis sont en décalage de phase avec les données observées (Fig. I-18-a).

Il convient pourtant de noter que le modèle le plus simple, utilisant 2 paramètres  $PP$  et  $P_b$  optimisés sur le sous-ensemble correspondant des données, permet d'ajuster de façon très satisfaisante les  $PIP$  estimées aux observations réalisées pour les semis effectués entre mai et

**Tableau I,8** : Paramètres des modèles après optimisation et estimations de l'ajustement des modèles.

Modèle	Variété	BVP (°C.j)	Pb (h)	Ps (°C.j.h <sup>-1</sup> )	Pc (h)	dPb (s)	dPs (°C.j.s <sup>-1</sup> )	dPc (s)	dRb (s)	dSb (s)	r <sup>2</sup>	RMSD (°Cd)
<b>Modèle 1</b>												
PIP = Ps*(PP-Pb)	CSM 335	165	11.05	602							0.14	656
si (PP>Pb)	Sarioso 10	204	11.16	273							0.37	158
	IRAT 174	216	11.43	346							0.34	254
<b>Modèle 1'</b>												
mai à septembre	CSM 335	299	12.46	806							0.91	83
mai à octobre	Sarioso 10	267	11.92	323							0.82	65
mai à octobre	IRAT 174	289	12.31	637							0.95	58
<b>Modèle 2</b>												
PIP = dPs*(dPP-dPb)	CSM 335					-48	17.3				0.72	445
si (dPP>dPb)	Sarioso 10					98	4.5				0.46	147
	IRAT 174					152	3.2				0.07	302
<b>Modèle 3</b>												
PIP = Ps*(PP-Pb)	CSM 335		11.03	428	13.5						0.13	700
si (Pb<=PP<Pc)	Sarioso 10		11.31	316	13.17						0.40	154
	IRAT 174		10.94	192	13.5						0.72	243
<b>Modèle 4</b>												
PIP = Ps*(PP-Pb)+dPs*(dPP-dPb)	CSM 335		12.11	493		-34	18.9				0.82	308
si (PP>Pb et dPP>dPb)	Sarioso 10	193	11.69	253		-28	4.9				0.88	67
	IRAT 174		11.46	359		88	16.8				0.35	253
<b>Modèle 5</b>												
PIP = Ps*(PP-Pb)+dPs*(dPP-dPb)	CSM 335	191	11.57	244	13.17	-38	12.1	1			0.95	149
si (Pb<=PP<Pc et dPb<=dPP<dPc)	Sarioso 10		11.76	248	13.89	-26	5.6	10			0.88	71
	IRAT 174		11.72	307	13.36	-79	1.2	16			0.65	189
<b>Modèle 6</b>												
PIP = Ps*(PP-Pb)	CSM 335		11.19	395					18		0.67	409
si (dSR<dRb)	Sarioso 10		11.24	291					38		0.52	145
	IRAT 174		11.52	370					50		0.34	253
<b>Modèle 7</b>												
PIP = Ps*(PP-Pb)	CSM 335		11.27	677						-33	0.16	653
si (dSS<dSb)	Sarioso 10		11.08	260						-60	0.37	158
	IRAT 174	193	12.15	434						-14	0.89	109



**Fig. I-19** : Relations entre la date d'occurrence de IP (+) au cours de l'année et **a)** la variation quotidienne de l'heure du lever du soleil ou **b)** la variation quotidienne de l'heure du coucher du soleil.

septembre-octobre (suivant les variétés), pendant la saison des pluies, période normale de culture (Tableau I-8). Ce résultat confirme donc l'intérêt et la validité du modèle de réponse de PIP à la photopériode inclut actuellement dans les modèles de croissance des plantes, dès lors qu'il reste strictement utilisé à l'intérieur de l'intervalle de calibration, pendant la saison normale de semis. Dans ce cadre strict, la réponse de la variété guinea peut aussi être correctement paramétrée. On notera toutefois que les valeurs de la BVP trouvées à l'issue du processus d'optimisation sont de l'ordre de  $300^{\circ}\text{C}\cdot\text{j}$  pour les trois variétés, effectivement proches des valeurs minimales pour les dates de semis « pluviales », mais nettement supérieures aux durées minimales observées dans d'autres conditions.

L'utilisation de la variable dPP permet de construire des modèles nettement mieux ajustés aux données observées pendant toute l'année. Le modèle utilisant cette seule variable montre un meilleur ajustement avec les observations pour les variétés CSM 335 et Sarioso 10 en relation avec une meilleure relation entre phases (Fig. I-18-b). En réalité, les phases de ce modèle sont légèrement en avance sur celle du phénomène naturel, alors que celle des modèles construits sur une fonction linéaire de PP sont en retard. Cela explique pourquoi une combinaison additive des deux modèles permet de construire un modèle exactement en phase, et donc mieux ajusté, avec les observations (Fig. I-18-c).

Cependant la réponse de la PIP de IRAT 174 à la date de semis, avec 2 maxima et 2 minima annuels, semblent entrer dans une catégorie différente de celle des deux autres variétés et obéir à d'autres règles. De nouvelles tentatives de corrélations avec d'autres facteurs de l'environnement ont donc été faites. Il est apparu que les dates d'IP des variétés CSM 335 et IRAT 174 étaient groupées en deux périodes de l'année et que ces périodes pouvaient être corrélées aux phases de la variation quotidienne de l'heure du coucher du soleil (dSS) : IP ne se déclenche jamais lorsque la variation de dSS est positive, c'est à dire lorsque l'heure du coucher du soleil est plus tardive d'un jour au suivant. (Fig. I-19). En effet les heures du lever et du coucher du soleil ne varient pas de façon continue au cours de l'année, à l'inverse de leurs résultantes la durée du jour et sa variation quotidienne (Fig. I-7). Cet effet est particulièrement sensible à l'intérieur de la ceinture inter-tropicale. Ainsi à la latitude de Bamako, au moment de l'équinoxe de printemps la rapide croissance du jour n'est le fait que du décalage quotidien de l'heure du lever du soleil et inversement au moment de l'équinoxe d'automne la décroissance du jour n'est due qu'au décalage de l'heure du coucher du soleil. Ces deux composantes de l'éclairement perçu par les plantes ont des cycles annuels très différents de ceux de PP et dPP pris en compte jusqu'à présent.

Pour IRAT 174 un modèle simple faisant intervenir l'évolution quotidienne de l'heure du coucher du soleil a permis d'atteindre un niveau d'ajustement aux données observées non accessible à l'aide des autres variables (Fig. I-18-d). Le même modèle ne s'ajuste pas correctement pour CSM 335.

On dispose donc à la fin du processus d'optimisation des paramètres de 2 types de modèles calibrés pour les 3 variétés et utilisables pour une estimation de la date d'IP de ces 3 variétés à la latitude de Bamako.

Le premier est le modèle déjà proposé par Major (1980), basé sur une simple relation linéaire entre PIP et PP au-dessus d'un seuil minimal de PP,  $P_b$ , largement utilisé dans tous les modèles de croissance de plante. C'est le modèle dont les prédictions sont les mieux ajustées pour des semis effectués pendant la saison des pluies, entre début juin et septembre. Dans la région de Bamako ce modèle convient parfaitement, mais il pourrait s'avérer inadapté dans des régions plus septentrionales où les semis sont effectués dès le mois de mai.

En tout état de cause, l'effet de la latitude n'a pas été pris en compte à ce stade, par manque de données expérimentales et ce modèle n'est donc validé que pour la latitude de Bamako, 12°30'N. Il est en effet communément admis au Mali et au Burkina Faso que pour une même date de semis les variétés traditionnelles ont une floraison plus précoce à mesure qu'elles sont cultivées plus au nord (Vaksmann, Chantereau, Trouche, Rattunde. *Comm. Pers.*) Au Nigéria, à l'inverse, Curtis (1968b) a montré que la date d'IP des variétés traditionnelles était indépendante de la latitude du lieu de culture quand le semis était réalisé en mai-juin et jusqu'à une latitude de 12°N. Il apparaît donc que l'effet de la latitude devra être étudié avant de pouvoir généraliser l'utilisation du modèle à l'ensemble de la région.

Les limites temporelles strictes d'utilisation de ce modèle indiquent bien qu'il est basé sur une relation empirique décrivant bien un phénomène quasi-linéaire sur l'intervalle de temps concerné, mais qu'il est conceptuellement insuffisant pour décrire l'évolution de la durée de la PIP tout au long de l'année.

Le deuxième type de modèle a, en revanche, pu être calibré avec un ajustement satisfaisant pour l'ensemble des semis effectués au long de l'année, après l'addition de nouveaux facteurs décrivant la variation quotidienne de l'éclairement reçu par les plantes. Le rôle indéniable et premier de PP qui a été montré par de multiples études depuis une centaine d'années n'est pas remis en cause, mais modulé par ces facteurs additionnels. Leur succès dans les processus de modélisation pourraient éventuellement être dû à des auto-corrélations avec la photopériode. Mais leur rôle a en réalité été prédit par plusieurs auteurs, à la suite de diverses observations. Ainsi, Salisbury (1985) soulignait que la mesure du temps par les plantes comporte des éléments de type sablier, cumulatif, mais que des éléments de type oscillateurs, avec mesure du temps exact, sont aussi clairement impliqués. Jusqu'à présent le concept du sablier est resté la base des modèles prédictifs de la réponse des plantes à la photopériode avec l'hypothèse sous-jacente d'un processus cumulatif quotidien, d'une hormone florigène ou d'une information inconnue, déclenchant par effet-seuil l'induction florale (Major, 1980; Ritchie et Alagarswamy, 1989; Summerfield et al., 1997; Carberry et al., 2001; Craufurd et Qi, 2001). Les modèles proposés dans le présent document conservent ce concept d'accumulation pour la variété quantitative et pour les variétés qualitatives en dessous du seuil Pb, mais le remplacent par un déclenchement au passage du seuil Pb dans la majorité des situations rencontrées au cours de l'année.

Ainsi qu'il a été montré dans l'introduction, le mécanisme de l'interaction entre la réponse photopériodique et le rythme circadien interne est maintenant en partie physiquement connu et le rôle capital des heures du lever et du coucher du soleil, signaux de mise à l'heure de l'horloge interne, s'est trouvé renforcé. Or ces horaires varient continûment et généralement en sens opposés en lumière naturelle, imposant une remise à l'heure bi-quotidienne et a priori contradictoire de l'horloge interne. Il est admis que les plantes tropicales sont sensibles à de très faibles différences de la photopériode, de l'ordre de quelques minutes, mais elles pourraient aussi réagir au décalage quotidien de l'heure du lever et du coucher du soleil, perçu par référence au rythme interne ou aux deux rythmes internes de l'hypothèse de coïncidence interne.

C'est cette hypothèse qui pourrait expliquer la corrélation observée entre le sens de la variation quotidienne de l'heure du coucher du soleil et l'inhibition de l'initiation paniculaire chez les variétés CSM 335 et IRAT 174 : le retard quotidien de l'heure du coucher du soleil en jours croissants aboutirait à cette inhibition. Il faudrait alors admettre des seuils de sensibilité différents entre les variétés, expliquant leur comportement différent en mars-avril et le déclenchement plus ou moins précoce de IP après le 21 juin, selon les termes de Curtis, quand la durée du jour décroît.

Il faut noter que l'amplitude maximale des variations quotidiennes des heures de lever et de coucher du soleil, qui atteint 60 secondes sous les tropiques reste de l'ordre de 30 secondes entre la latitude de Bamako ( $12^{\circ} 30'N$ ) et l'équateur, tandis que la variation de la durée du jour diminue progressivement jusqu'à s'annuler. Le signal donné par les heures de lever et de coucher du soleil est donc susceptible de continuer d'induire des réactions photopériodiques jusqu'aux très basses latitudes. Il pourrait par exemple être en relation avec la maturation précise au moment de la semaine sainte de certaines espèces de fruit de la passion cultivées dans le sud-est de la Colombie, à  $1^{\circ}$  de latitude (G. Coppens, comm. pers.). Pour le sorgho, (Curtis, 1968b) a montré la permanence de la réaction photopériodique jusqu'à  $7^{\circ}N$  au Nigéria et la perception de ce signal fournirait une explication à son observation d'un déclenchement simultané de IP pour une même variété cultivée entre  $7$  et  $12^{\circ}N$ , donc sous des longueurs de jours différentes.

## 6 Conclusions

Cette étude a confirmé la possibilité déjà explorée par de nombreux auteurs d'utiliser un modèle extrêmement simple pour prédire la date de IP des sorghos, à l'aide d'une relation linéaire entre PIP et PP au-dessus d'un seuil de base Pb tant que les semis sont effectués pendant la saison des pluies ordinaire entre mai-juin et septembre. Ce modèle a été calibré pour les trois variétés utilisées.

Dans le même temps il a aussi été confirmé que cette relation simple ne pouvait pas rendre compte de la réponse photopériodique lorsqu'elle est observée tout au cours de l'année. A l'inverse de ce qui a été reporté chez d'autres espèces, l'introduction d'un seuil critique Pc, associé à un comportement soit quantitatif soit qualitatif, n'a pas permis d'améliorer la prédiction de la date d'IP sur ces observations annuelles. En revanche des corrélations fortes entre PIP et la dPP ont été mises en évidence et l'utilisation de cette nouvelle variable a permis de calibrer précisément des modèles de prédiction de IP pour toute l'année pour les deux variétés Sarioso 10 et CSM 335. Une troisième variable, la variation quotidienne de l'heure du coucher du soleil, dSS, a finalement permis de rendre compte de l'évolution très distincte de la PIP de IRAT 174 au cours de l'année.

Les trois variétés utilisées ont donc montré trois types très différents de réponse à la date de semis lorsqu'elles ont été semées pendant toute l'année, alors qu'elles pouvaient avoir des réactions très voisines pour des semis limités à la saison des pluies. Cette variabilité du comportement est engendrée par une variabilité génétique dont la connaissance sera mise en application dans les programmes de sélection de nouvelles variétés photopériodiques.

Chaque variétés peut donc servir de référence à un type de réponse :

- le type « Sarioso 10 » qui montre une réponse quantitative linéaire et combinée à PP et dPP simultanément.
- Le type « CSM 335 » qui montre une réponse qualitative linéaire et combinée à PP et dPP simultanément avec effet de seuil combiné Pc et dPc arrêtant tout progrès vers la floraison lorsque les deux sont simultanément franchis.
- Le type « IRAT 174 » qui montre une réponse qualitative linéaire à PP avec effet de seuil quand dSS devient trop négatifs (jours croissants).

Ces trois types sont bien identifiables dans l'étude réalisée par Miller (1968) qui a utilisé la plus large gamme de variétés pour ce type de travail jusqu'à ce jour (Fig. I-2). Ils peuvent rendre compte de l'ensemble de la variabilité observée par cet auteur, à l'exception d'un

quatrième type, celui des variétés insensibles à la photopériode. Le choix initial des variétés et en particulier celui de IRAT 174 se révèle donc *a posteriori* particulièrement judicieux. A présent est faite l'hypothèse que toutes les variétés ouest-africaine pourront être classées dans l'un de ces trois groupes, à l'intérieur desquels s'exprimera la variabilité des variétés pour les différents termes de la réponse photopériodiques, sensibilité et seuils, qui règlent exactement leur date de floraison et par conséquent leur latitude d'adaptation.

## Chapitre 2 Les rythmes de développement et de croissance

### 1 Introduction

Wilhelm (1995) a défini le phyllochrone comme le temps écoulé entre l'apparition visuelle des pointes de feuilles de deux phytomères successifs et le plastochrone comme l'intervalle de temps entre la formation par l'apex de deux phytomères successifs. Rickman (1995) a synthétisé les informations disponibles concernant les graminées. Le concept de phyllochrone est basé sur le fait que le taux d'apparition des nouveaux phytomères, qui est l'inverse mathématique du phyllochrone, a été souvent trouvé presque constant depuis la levée jusqu'à l'apparition de la feuille-drapeau lorsqu'il était exprimé en unité de temps thermique (Gallagher, 1979; Kirby et al., 1982; Bauer et al., 1984; Ellis et Russell, 1984). Cependant dans d'autres cas, la relation entre le temps thermique et l'apparition des feuilles a été trouvée bi-linéaire ou non linéaire (Baker et al., 1986; Hay and Delécolle, 1989; Cao and Moss, 1991; Tivet, 2000; Itoh et al., 2001; Miralles et al., 2001; González et al., 2002). Baker (1986) a trouvé chez le blé une relation entre la formation de la double ride et le moment du changement du rythme d'apparition des feuilles. Chez le riz, Katayama (1951, cité par Tivet, 2000) et (Baker et al., 1990) ont montré que cette modification du rythme de développement intervenait après l'initiation paniculaire, tandis que Nemoto et Yamazaki (1993, cité par Tivet, 2000) ont montré qu'elle était lié au début de l'allongement des entre-nœuds. Mais Jamieson (1995) a montré à l'inverse que la linéarité de la relation pouvait être restaurée en utilisant la température de l'apex ou celle de la surface du sol jusqu'à l'apparition de la 10<sup>ème</sup> feuille et la température de la canopée ensuite. Une autre acception commune est l'existence d'une relation simple entre le plastochrone et le phyllochrone de 2 :1 ou 1 :1 (Nemoto et al., 1995; Rickman et Klepper, 1995).

Un corollaire du concept d'un taux constant du développement des feuilles exprimé en temps thermique est son indépendance vis à vis des facteurs du milieu autre que la température pendant la phase d'apparition des feuilles. Sa détermination est donc précoce et les différences observées entre dates de semis sont fonction de l'environnement pendant la phase de levée. En dehors de la température, la photopériode apparaît souvent comme un facteur modifiant le taux d'apparition des feuilles de plantes semées à des dates différentes. Plusieurs auteurs ont montré chez le blé que le taux d'apparition des feuilles était corrélé avec la photopériode moyenne entre la levée et la formation de la double ride (Masle et al., 1989; Cao et Moss, 1991; Slafer et al., 1994 a). Chez le blé et l'orge deux études ont montré une solide corrélation entre le taux d'apparition des feuilles et le taux de changement de la durée du jour au moment de la levée (Baker et al., 1980; Kirby et al., 1982). Dans ces deux travaux, conduits dans le sud de l'Angleterre, le taux d'apparition des feuilles était ralenti pour les semis d'automne en jours décroissants et accéléré lors des semis de printemps. Slafer et al. (1994 b) ont essayé au cours d'une expérimentation au champ au sud de l'Australie, d'éliminer les co-effets des dates de semis différentes en semant au même moment 2 variétés recevant 5 traitements différents pour l'éclairage : lumière naturelle et 4 photopériodes modifiées par un éclairage additionnel croissantes ou décroissantes. Dans ces conditions

expérimentales ils n'ont pas observé d'effet sur le taux d'apparition des feuilles, ni du taux de changement de la durée du jour, ni de la photopériode moyenne. En ce qui concerne le sorgho, des phyllochrones constants pendant toute la phase de développement ont été souvent rapportés (Alagarswamy et al., 1986; Muchow et Carberry, 1990; Craufurd et al., 1993). Le modèle CERES-Sorghum a été calibré avec une valeur constante du phyllochrone égale à  $49^{\circ}\text{C}\cdot\text{j}\cdot\text{feuille}^{-1}$  (Ritchie et al., 1998). Vaksman et al. (1998) ont trouvé des taux constants au cours du cycle végétatif du phyllochrone et du plastochrone lors d'une étude sur un écotype de sorgho malien, CSM 388. Les valeurs de phyllochrone, comprises entre 45 et  $57^{\circ}\text{C}\cdot\text{j}\cdot\text{feuille}^{-1}$ , étaient supérieures à celles du plastochrone, comprises entre 34 et  $39^{\circ}\text{C}\cdot\text{j}\cdot\text{feuille}^{-1}$ . Mais d'autres auteurs ont trouvé des phyllochrones variables au cours de la saison de culture (Goldsworthy, 1970a; Mantineo et al., 1996). Une expérience précédente conduite à Bambey, au Sénégal avait montré une relation bi-linéaire entre le taux d'apparition des feuilles et le temps thermique identique pour deux variétés de sorgho, l'une de race caudatum et l'autre guinea (Clerget, 1999).

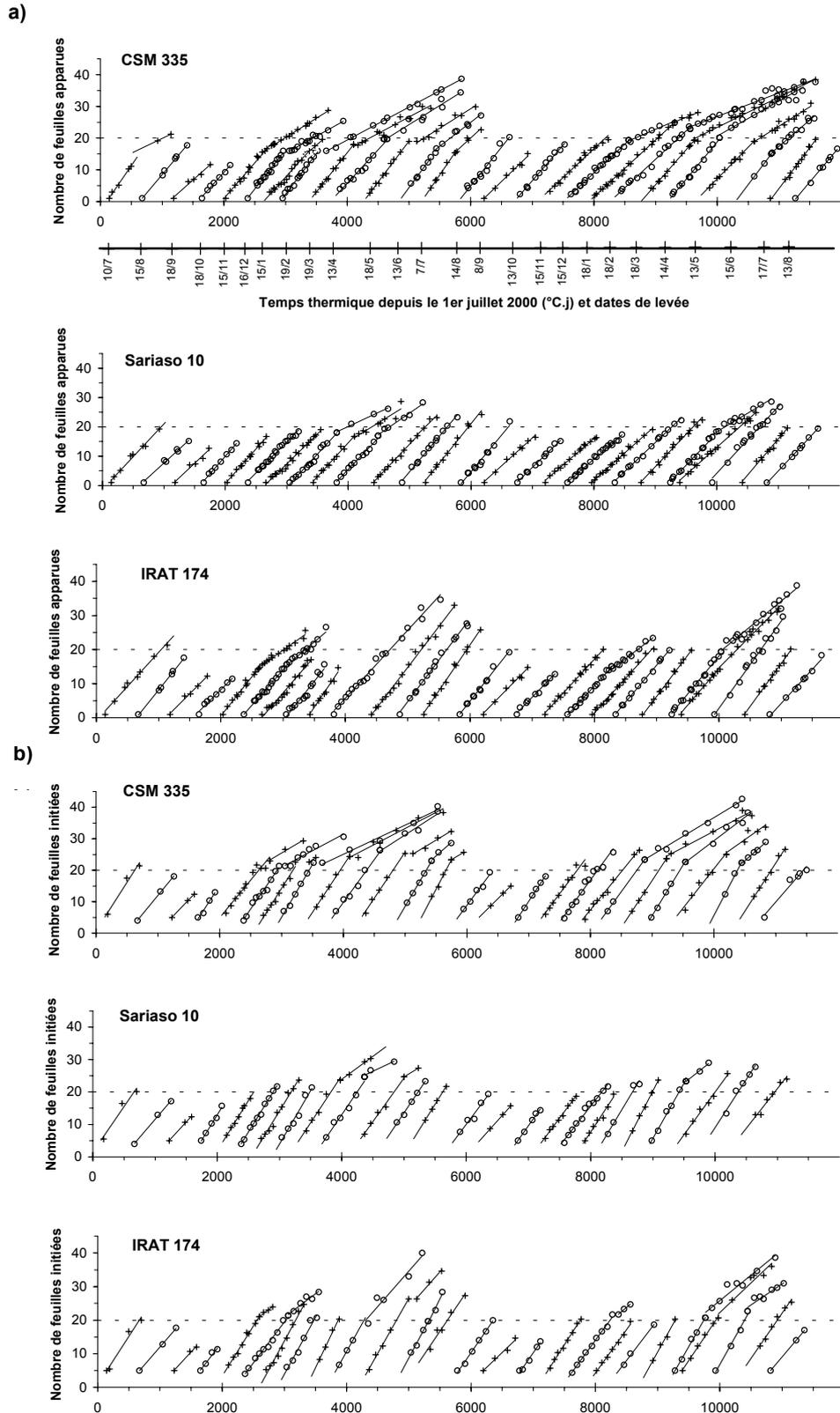
Cette étude avait donc pour objectifs de vérifier la forme de la relation entre le taux d'apparition des feuilles dans le cornet et le temps thermique, sur les trois variétés testées, et de la mettre en relation avec la cinétique de production des feuilles par l'apex. La détermination précise du phyllochrone est en effet une variable d'entrée importante pour la simulation de l'expansion de la surface foliaire mise en place par les plantes, mais celle du plastochrone est encore plus importante dans le cas des variétés photopériodiques qui vont produire un nombre de feuilles variable au cours d'une phase végétative de durée variable. Il était donc primordial de vérifier si le plastochrone était sujet à des variations, à l'image de celles du phyllochrone ou au contraire stable.

Au regard des observations antérieures, il était aussi nécessaire de mesurer l'effet de la date de semis sur ces deux paramètres et le cas échéant de corrélérer cet effet avec les facteurs du milieu. En cas de confirmation de la cinétique bi-linéaire du développement, la question du moment du changement de rythme et de sa relation avec des facteurs internes ou externes à la plante se posait naturellement. Le début de la montaison apparaissait éventuellement en relation avec cette date de changement de rythme, c'est pourquoi la croissance en hauteur de la plante et de la tige ont donc été enregistrées et mises en relation avec les cinétiques du développement foliaire.

## 2 Matériel et méthodes

Les données présentées ont été acquises au cours de l'expérience de semis mensuels dont la réalisation a été décrite dans le Chapitre 1 et dans un essai de mesure des effets de la densité conduit pendant les saisons des pluies 2000 et 2001. L'essai comportait les 3 variétés de l'étude et 3 niveaux de densité : 33 000, 67 000 et 133 000 plants/ha (0,75 x 0,40, 0,20 et 0,10 m). Il a été semé à Samanko le 5 juillet 2000 et le 9 juillet 2001 et à Bougouni le 25 juin 2001. Le dispositif était un split-plot à 3 répétitions avec la densité en sous-blocs. Les parcelles élémentaires comportaient 15 puis 12 lignes de 5 m.

En 2000, les parcelles ont reçu 100 kg/ha de SSP, de KCl et de DAP épandus et enfouis la veille du semis puis 2 applications à la ligne de 100 kg/ha d'urée à 21 et 51 JAL. En 2001, les parcelles ont reçu 400 kg/ha de chaux et 100 kg/ha de gypse, de DAP et de KCL épandus et enfouis la veille du semis, puis 100 kg/ha de DAP et d'urée à 30 JAL et enfin 100 kg/ha d'urée à 50 JAL. Les semis ont été effectués dans des poquets creusés dans des billons distants de 0,75 m. Chaque poquet a reçu entre 5 et 10 grains et le démariage à



**Fig. II-1** : Relations entre le nombre de feuilles **a)** visibles sur la tige principale ou **b)** déjà produites par le méristème et le temps thermique pour 3 variétés de sorgho (CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174) et 26 dates de semis entre juillet 2000 et août 2002. Les symboles + et o sont utilisés alternativement pour distinguer les semis successifs. Les droites sont ajustées par régression linéaire.

1 plant/poquet, associé à un repiquage lorsque nécessaire, a eu lieu 2 semaines après levée. Les parcelles étaient régulièrement désherbées et sarclées manuellement. Des traitements insecticides (Furadan) étaient appliqués afin de se prémunir de la mouche des semis.

La phénologie et la hauteur de 10 plantes spécialement marquées étaient suivies hebdomadairement.

Un essai complémentaire a été conduit à Samanko en 2001 pour mesurer l'éventuel effet de l'évolution des caractéristiques du sol au cours de la saison pluviale sur la cinétique de développement des plantes. Quelques sacs de sol de surface ont été prélevés dans la parcelle d'essai juste après la préparation des sols, en fin juin, et mis en attente sous un hangar. Le 8 août 2001, 1 ligne de 5 m de chaque variété a été semée en plein-champ, en alternance avec une ligne par variété constituée de 10 pots remplis de la terre préalablement prélevée et enterrés à raz des parcelles. Ce dispositif comportait 3 répétitions. La phénologie et la hauteur de 10 plantes par semaine étaient suivies hebdomadairement. Les résultats de cette expérience ne seront pas reportés ici, mais ils seront utilisés dans la discussion.

Les différentes cinétiques de développement ont été modélisées à l'aide d'une équation bi-linéaire du type :

$$\text{NBF} = a + b_1 * \min(\text{TAL}, \text{seuil}_1) + b_2 * \max(\text{TAL} - \text{seuil}_1, 0) \quad \text{Eq. II-1}$$

Avec NBF : le nombre de feuilles observées pour la cinétique étudiée, TAL : temps thermique depuis la levée,  $\text{seuil}_1$  : la valeur x au point d'inflexion et a,  $b_1$  et  $b_2$  : coefficients.

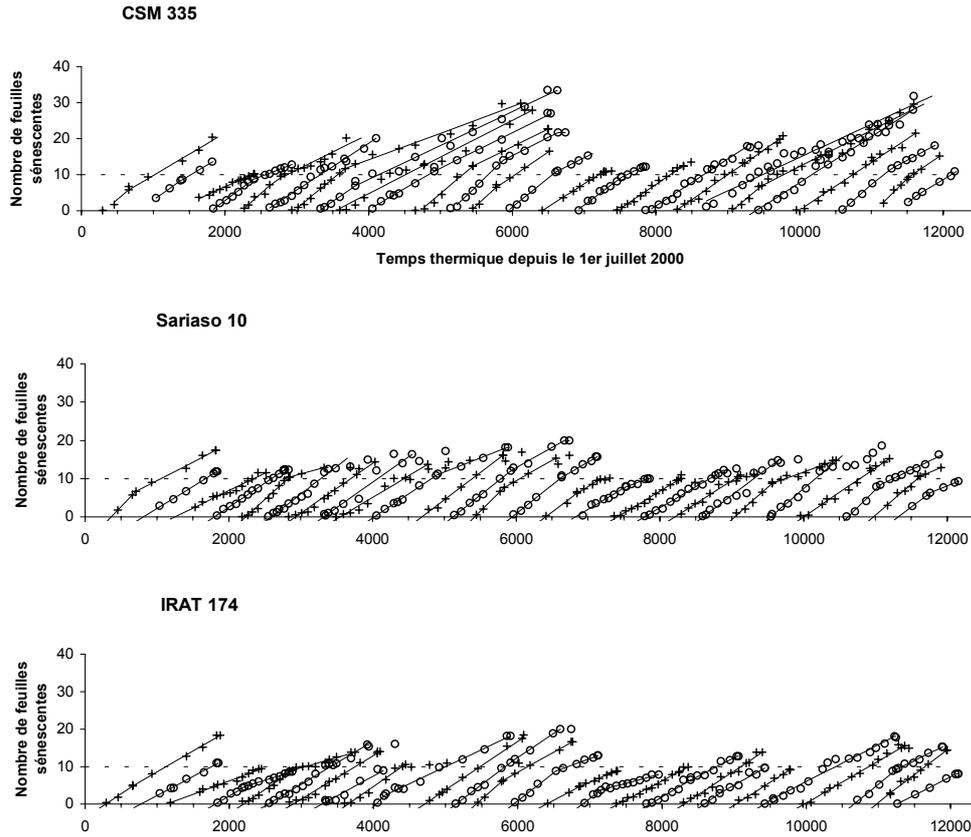
Les coefficients de ces équations ont été estimés par optimisation, soit à l'aide de la procédure PROCNLIN de SAS, soit à l'aide d'une macro « Premium Solver 3.5 (Frontline System) » pour Microsoft Excel et disposant d'un procédé d'optimisation basé sur des « algorithmes génétiques ». Dans les 2 cas les processus d'optimisation ont été sensibles aux paramètres initiaux, ce qui a entraîné des difficultés lors du traitement simultané sous SAS des 26 dates de semis, dont le comportement n'était pas homogène.

Un modèle a enfin été écrit sous ModelMaker 4.0 (Cherwell Scientific) afin de simuler pour chaque jour de l'année l'évolution des variables du développement traitées au cours du chapitre (cinétiques de développement foliaire et de croissance en hauteur) à l'aide des relations trouvées et après optimisation de leurs paramètres.

### 3 Résultats expérimentaux et discussions

#### 3.1 Le rythme d'apparition des feuilles

Le nombre total de feuilles produites a varié entre un minimum de 13, 12 et 14 et un maximum de 42, 29 et 39 pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174, respectivement. Le taux d'apparition des feuilles (RLA, Rate of leaf apparition), ou son inverse le phyllochrone, sont bien connus chez les céréales en raison de la facilité de l'observation. Les résultats présentés ici sont conformes au concept habituel de phyllochrone : RLA qui est sensible à la température a été stabilisé en une fonction linéaire lorsqu'il a été exprimé en fonction du temps thermique (Fig. II-1-a). Mais il a régulièrement varié au cours du cycle de culture quand un grand nombre de feuilles ont été produites par les deux variétés CSM 335 et Sarioso 10. Des fonctions bi-linéaires ont alors été observées, indiquant en premier lieu une grande stabilité du phyllochrone pendant des périodes qui ont duré jusqu'à 4 mois, et en second lieu



**Fig. II-2 :** Relations entre le nombre de feuilles mortes et le temps thermique pour 3 variétés de sorgho (CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174) et 26 dates de semis entre juillet 2000 et août 2002. Les symboles + et o sont utilisés alternativement pour distinguer les semis successifs. Les droites sont ajustées par régression linéaire.

**Tableau II-1 :** Moyennes des valeurs estimées du plastochrone et du phyllochrone pour l'ensemble des dates de semis.

	Plastochrone moyen (°C.j)		Phyllochrone moyen (°C.j)	
	initial	secondaire	initial	secondaire
CSM 335	37	81	45	90
Sarioso 10	37	84	47	82
IRAT 174	37	65	46	70

un ralentissement important et soudain de RLA pendant la phase végétative lorsque le nombre total de feuilles a dépassé la vingtaine.

Après ce changement de rythme le RLA a été grossièrement réduit à la moitié de sa valeur initiale chez CSM 335 et Sarioso 10, le phyllochrone passant de valeurs moyennes égales à 45 et 47°C.j.feuille<sup>-1</sup> à 90 et 82°C.j.feuille<sup>-1</sup> pour ces deux variétés (Tableau II-1). Quand ce changement est intervenu il s'est produit entre l'apparition des 15 et 20<sup>ème</sup> feuilles. Lorsque le nombre total de feuilles produites a été inférieur à 25, le RLA est resté constant jusqu'à l'apparition de la feuille-drapeau. Chez IRAT 174 en revanche le RLA est généralement resté constant ou très peu variable en dépit du fait que le nombre total de feuilles a très souvent dépassé 20. Le changement de RLA ne s'est produit que quelquefois chez cette variété dont le phyllochrone moyen est alors passé de 46 à 70°C.j.feuille<sup>-1</sup>.

Les valeurs moyennes des phyllochrones initiaux (avant l'inflexion) ont donc été identiques pour les 3 variétés, égales à 46°C.j. Cette valeur est proche de la valeur de 49°C.j.feuille<sup>-1</sup> publiée par Ritchie (1998) mais éloignée de celle de 69 °C.j.feuille<sup>-1</sup> publiée par Muchow et Carberry (1990). En revanche les valeurs moyennes des phyllochrones secondaires (après inflexion) ont été fonction de la variété.

### 3.2 Le rythme d'initiation des feuilles

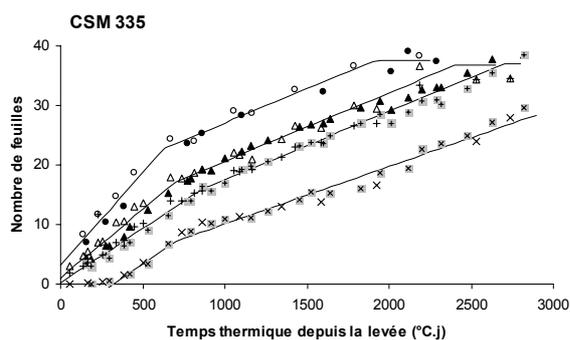
Le taux d'initiation des feuilles (RLI, rate of leaf initiation) et son inverse, le plastochrone, sont beaucoup moins bien connus que le RLA et le phyllochrone chez les céréales, en raison de la difficulté de leur détermination qui nécessite des observations destructives régulières au niveau apical, sous loupe binoculaire. Les observations qui ont été faites à Samanko ont montré une réponse de RLI à la date de semis identique à celle de RLA pour les variétés CSM 335 et Sarioso 10 (Fig. II-1-b). RLI est resté constant pendant toute la croissance végétative pour les mêmes dates de semis que RLA et a été une fonction bi-linéaire du temps thermique quand plus de 20 feuilles étaient produites, comme pour RLA. Après le changement de rythme d'initiation, RLI a ralenti d'un facteur supérieur à 2 chez les deux variétés, le plastochrone passant en moyenne de 37°C.j.feuille<sup>-1</sup> à 81 et 84 °C.j.feuille<sup>-1</sup> pour CSM 335 et Sarioso 10, respectivement.

Pour IRAT 174, RLI a été soit constant soit bi-linéaire en fonction du nombre total de feuilles émises, à l'image des deux autres variétés, mais avec un ralentissement moindre pendant la 2<sup>ème</sup> phase, puisque le plastochrone moyen est passé de 37 à 67 °C.j.feuille<sup>-1</sup>.

Les trois variétés ont donc eu un comportement commun en ce qui concerne le RLI : quand le nombre total de feuilles a été inférieur à 20, le RLI est resté constant jusqu'à l'initiation paniculaire. Quand le nombre de feuilles a été supérieur à 20, le RLI a été bi-linéaire et le changement de rythme s'est produit entre l'initiation des 20 et 25<sup>ème</sup> feuilles. Comme pour le phyllochrone, les valeurs moyennes des plastochrones ont été communes aux trois variétés, tandis que celles des plastochrones secondaires ont été propres à chacune d'elle.

### 3.3 Le rythme de sénescence des feuilles

Comme pour les 2 rythmes précédents, le rythme de sénescence des feuilles a montré des cinétiques soit linéaires soit bi-linéaires, en fonction de la date de semis et du nombre total de feuilles produites en conséquence (Fig. II-2).

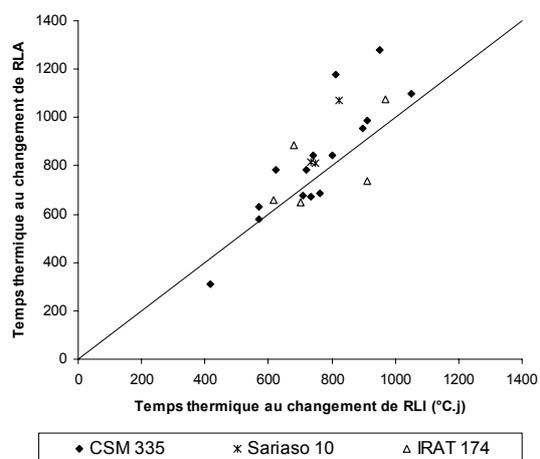


**Fig. II-3 :** Relations entre le nombre de feuilles initiées (o), apparues ( $\Delta$ ), ligulée (+) et sénescents (x) sur la tige principale et le temps thermique pour la variété CSM 335 semée en mars 2001 (symboles ouverts) et en mars 2002 (symboles fermés)

**Tableau II-2:** Paramètres optimaux de solution des équations :

$NbF = b_0 + b_1 * \min(\Sigma T, \Sigma T_1) + b_2 * \min(\Sigma T_2, \max(0, \Sigma T - \Sigma T_1))$  pour la variété CSM 335 semée en mars 2001 et 2002

		Nombre de feuilles			
		initiées	apparues	liguées	sénescents
Inflexion 1	$\Sigma T_1$ (°C.j)	631	700	861	700
	NbF	22.8	17.1	15.7	7.3
Inflexion 2	$\Sigma T_2$ (°C.j)	1923	2500	2800	-
	NbF	37.0	36.9	37.0	-
	$b_0$	3.2	1.0	0.2	-6.0
	$b_1$ (NbF*°C <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup> )	0.031	0.023	0.018	0.019
	$b_2$ (NbF*°C <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup> )	0.011	0.011	0.011	0.0097



**Fig. II-4 :** Relation entre les dates des changements de rythmes de l'initiation (RLI) ou de l'apparition (RLA) des feuilles sur la tige principale pour les 3 variétés. La droite de pente 1 a été tracée.

### 3.4 Les relations entre les rythmes du développement foliaire

A titre d'exemple, les cinétiques d'initiation et d'apparition des feuilles chez CSM 335 ont été reportées pour les semis de mars 2001 et mars 2002 pour lesquels le nombre total de feuilles a été égal à 38 (Fig. II-3). Les régressions bi-linéaires ont été tracées et utilisées pour estimer le moment du changement de rythme, à l'intersection des deux droites. Pour la cinétique d'initiation, l'estimation indique que ce changement est intervenu 631°C.j après la levée et 22.8 feuilles initiées, tandis que pour l'apparition des feuilles le changement s'est produit 700°C.j après levée et 17.1 feuilles apparues (Tableau II-2). Par conséquent les changements de rythme des deux cinétiques se sont produits sensiblement à la même date ( $\pm 70^\circ\text{C.j}$  ou 4 jours). Cela signifie que la cinétique de l'initiation des feuilles par l'apex et la vitesse d'élongation des 6-7 feuilles en cours de croissance à l'intérieur des gaines foliaires ont été fortement réduites au même moment, par le même événement. La cinétique d'apparition de la ligule paraît avoir été modifiée un peu plus tardivement (861°C.j), tandis que celle de la sénescence des feuilles a été modifiée simultanément aux 2 premières (700°C.j).

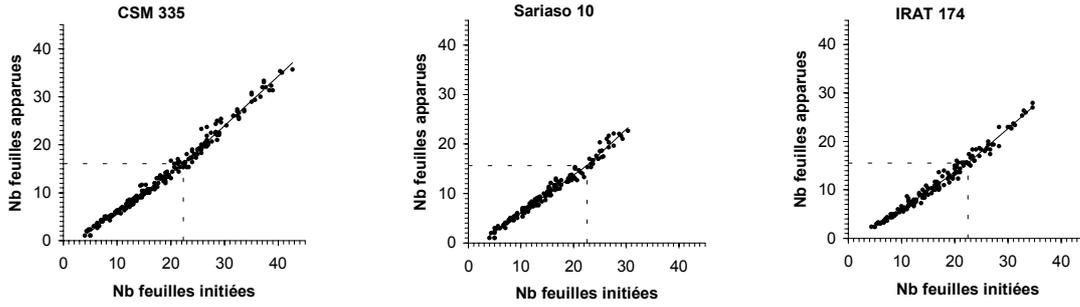
Les observations décrites pour les semis du mois de mars de CSM 335 ont été générales :

- Le plastochrone initial moyen (durant la première phase) a été le même pour les trois variétés ( $37^\circ\text{C.j.feuille}^{-1}$ ) et inférieur au phyllochrone moyen, également commun aux trois variétés ( $45, 47$  et  $46^\circ\text{C.j.feuille}^{-1}$ ). Avant cette inflexion des rythmes de développement et de croissance, le RLI est supérieur au RLA, ce qui provoque une augmentation progressive du nombre de feuilles en croissance dans les gaines qui passe de 4 à la levée (1 feuille apparue pour 5 préformées dans le germe) à environ 6 au moment de l'initiation de la 23<sup>ème</sup> feuille. Cette observation est commune chez les graminées, excepté le riz chez qui plastochrones et phyllochrones sont égaux (Nemoto et al., 1995; Rickman et Klepper, 1995; Vaksman et al., 1998). La différence moyenne entre plastochrone et phyllochrone moyens a été de 9 à  $10^\circ\text{C.j}$ .
- Le synchronisme du moment de changement des deux rythmes d'initiation et d'apparition foliaire a été la règle. En effet l'estimation des temps thermiques écoulés depuis la levée au moment des changements de RLI et de RLA donne des valeurs proches, inférieures au temps qui aurait été nécessaire entre les deux changements si celui du RLA était la conséquence de celui du RLI (Fig. II-4). Dans cette hypothèse il faudrait en effet attendre qu'apparaisse la première feuille concernée par le changement de RLI, soit environ 6 phyllochrones ou 250 à  $300^\circ\text{C.j}$ . Pour la majorité des observations le temps écoulé entre les deux changements est nettement inférieur à cette valeur. Le rythme de sénescence des feuilles est aussi modifié simultanément aux précédents.
- Pendant la deuxième phase, les plastochrones secondaires moyens ( $81, 84$  et  $65^\circ\text{C.j.feuille}^{-1}$ ) et les phyllochrones secondaires moyens ( $90, 82$  et  $70$ ) ont été différents entre les variétés et entre eux pour la variété CSM 335 chez qui la différence moyenne est restée égale à  $9^\circ\text{C.j}$ . Cette différence moyenne a diminué chez les autres variétés, mais sur un faible nombre d'évènements observés.

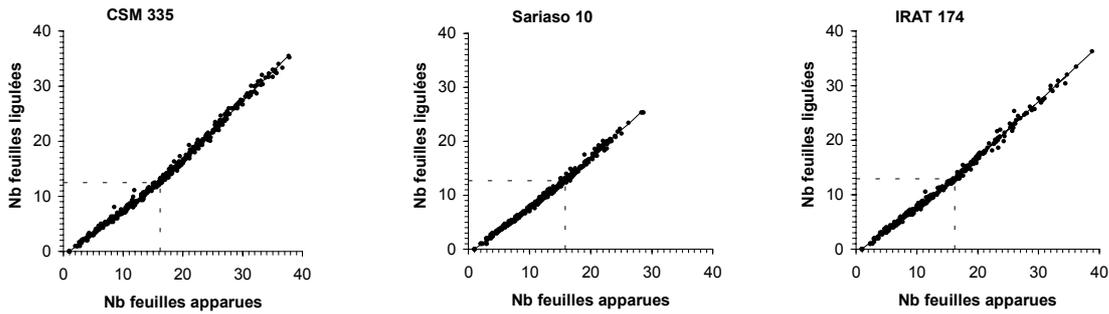
### 3.5 Les relations internes à la plante

Les cinétiques de développement ont montré des liens forts entre les rythmes d'initiation, d'apparition et de sénescence des feuilles qui varient simultanément, appelés co-ordination entre les phases du développement chez le blé par Kirby (1990). Cette co-ordination entre le nombre des feuilles initiées (FI) et apparues (FA) est apparue aussi forte chez le sorgho que chez le blé. Sur chaque plante, pour chaque observation, la relation entre FI et FA a été

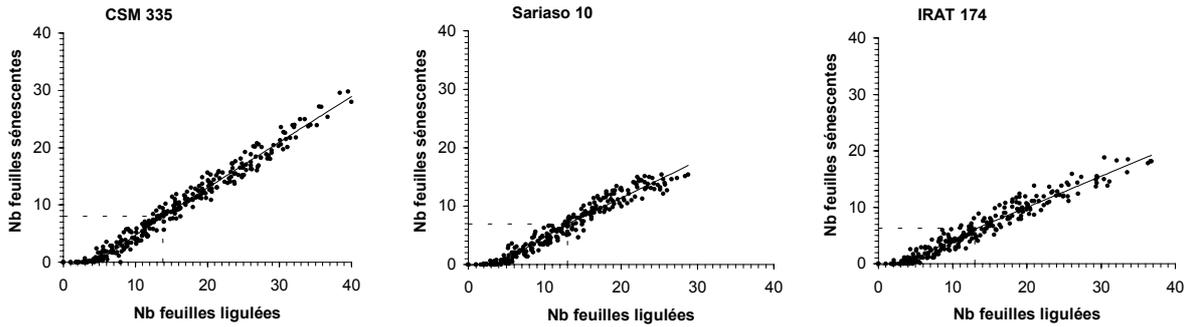
a) Relation feuilles initiées - feuilles apparues



b) Relation feuilles apparues - feuilles ligulées



c) Relation feuilles ligulées - feuilles sénescentes



**Fig. II-5 :** Relations entre les nombres de feuilles **a)** initiées-apparues avant IP, **b)** apparues-ligulées avant apparition de la feuille-drapeau et **c)** ligulées-sénescentes avant la feuille-drapeau pour les 3 variétés et les 26 dates de semis.

**Tableau II-3 :** Les équations des relations entre les nombres de feuilles initiées, apparues, ligulées et sénescentes.

Les équations initiales :

$$FA = b_0 + b_1 * \min(FI, FI_s) + b_2 * \max(0, FI - FI_s) \quad \text{Eq. II - 2}$$

$$FL = b_0 + b_1 * \min(FA, FA_s) + b_2 * \max(0, FA - FA_s) \quad \text{Eq. II - 3}$$

$$FS = b_0 + b_1 * \min(FL, FL_{s1}) + b_2 * \max(0, \min(FL - FL_{s2}, FL_{s2} - FL_{s1})) + b_3 * \max(0, FL - FL_{s2}) \quad \text{Eq. II - 4}$$

A partir de FA :

$$FI = \min\left(\frac{FA - b_0}{b_1}, \frac{FA_s - b_0}{b_1} + \frac{FA - FA_s}{b_2}\right) \quad \text{Eq. II - 5}$$

$$FL = b_0 + b_1 * \min(FA, FA_s) + b_2 * \max(0, FA - FA_s) \quad \text{Eq. II - 6}$$

$$FS = b_0 + b_1 b_0 + b_1 b_1 * \min\left(FA, \frac{FL_{s1} - b_0}{b_1}\right) + b_1 b_1 * \max\left(0, \min(FA - FA_s, FA_s - \frac{FL_{s1} - b_0}{b_1})\right) + b_3 b_2 * \max(0, FA - FA_s) \quad \text{Eq. II - 7}$$

invariante pour une variété et donc indépendante de la date de semis et des conditions environnementales (Fig. II-5-a). Cette relation est bilinéaire, de pente inférieure à 1 pour les premières feuilles, lorsque le rythme d'initiation est plus rapide que le rythme d'apparition (Eq. II-2 du tableau II-3, tableau II-4). Après le point d'inflexion, la pente de cette relation est voisine de 1, ce qui signifie que les cinétiques d'initiation et d'apparition des feuilles sont alors parallèles. Les ruptures de pente ont eu lieu à 22.3 feuilles initiées (FI) et 16.0 feuilles apparues (FA) pour CSM 335, 22.5 FI et 15.6 FA pour Sarioso 10 et 22.5 FI et 15.6 FA pour IRAT 174, donc pour des valeurs quasi-identiques pour les 3 variétés.

De la même manière, la relation entre le nombre de feuilles apparues et ligulées est apparue intangible, bilinéaire et quasi-identique pour les 3 variétés (Fig. II-5-b). La pente des relations est inférieure à 1 pour les premières feuilles dont la longueur et par conséquent le temps d'apparition augmentent régulièrement (Eq. II-3 du tableau II-3 et tableau II-4). Elle devient voisine de 1 après le point d'inflexion pour les Sarioso 10 et IRAT 174 et légèrement supérieure à 1 pour CSM 335. Les ruptures de pente ont eu lieu à 16.2 FA et 12.5 feuilles ligulées (FL) pour CSM 335, 15.9 FA et 12.7 FL pour Sarioso 10 et 16.2 FA et 12.9 FL pour IRAT 174, donc pour des valeurs quasi-identiques pour les 3 variétés. Les estimations de FA au point d'inflexion sont très proches en a et b, voisines de 16. La cinétique des feuilles ligulées, mesurée sur l'ensemble des données, a donc été modifiée au même moment que les deux autres. L'analyse des seuls résultats du mois de mars donnait un résultat différent, en raison des incertitudes de mesure (Tableau II-2).

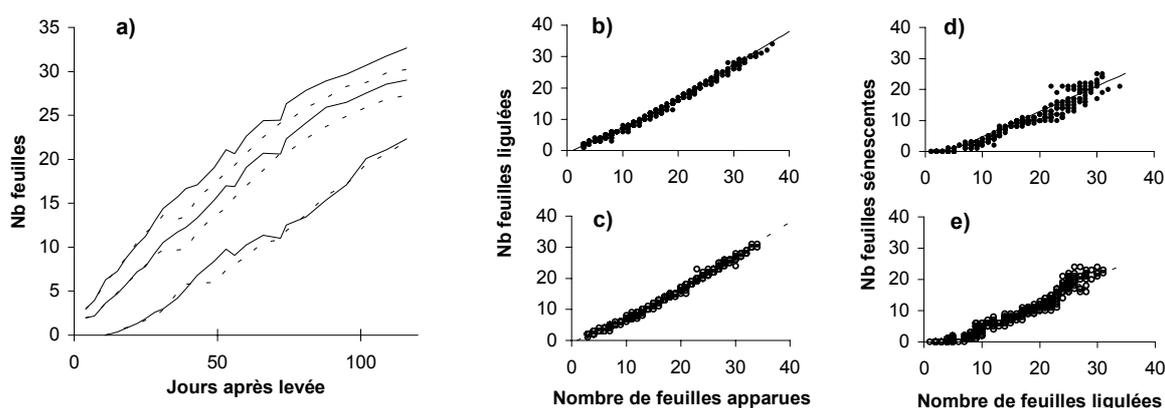
Pour résumer, il apparaît que le point d'inflexion des cinétiques de développement est intervenu au même stade de développement chez les 3 variétés, peu après l'initiation de la 22<sup>ème</sup> feuille, à l'apparition de la 16<sup>ème</sup> feuille et un peu avant que la 13<sup>ème</sup> feuille soit ligulée. Les coefficients de pentes de ces relations FI-FA et FA-FL apparaissent aussi très proches entre les 3 variétés qui ont des comportements de mise en place des feuilles quasi-identiques.

Enfin, bien que plus variable, une relation linéaire apparaît aussi entre le nombre de feuilles sénescentes et le nombre de feuilles ligulées, après un décalage de quelques feuilles avant que la sénescence ne débute (Fig. II-5-c). Les valeurs de ce décalage avant la mise en place de la relation linéaire sont différentes entre variétés, égales à 6.1 pour CSM 335 contre 3.5 ou 3.0 pour les autres variétés (Eq. II-4 du tableau II-3 et tableau II-4). La sénescence de la première feuille commence donc plus tard chez CSM 335 dont les premières feuilles vivent par conséquent plus longtemps que celles des autres variétés. Quoique moins évidente que pour les 2 premières relations, en raison de la variabilité plus importante, la forme de cette relation entre feuilles ligulées et sénescentes est de nouveau bi-linéaire. Le point d'inflexion est proche de la 13<sup>ème</sup> feuille ligulée, lié aux points d'inflexion des 2 relations précédentes : la vitesse de sénescence des feuilles ralentit en même temps que leurs rythmes d'initiation et d'apparition. Les pentes des relations toujours inférieures à 1 pour les 3 variétés indiquent que la durée de vie des feuilles après leur ligulation augmente régulièrement avec leur rang. Ces pentes sont supérieures chez CSM 335, dont les feuilles non-juvéniles ont donc une durée de vie moindre que celles des autres variétés, intermédiaires chez Sarioso 10 et inférieures chez IRAT 174. La dynamique de la sénescence des feuilles apparaît donc définie par la dynamique de leur apparition, en conditions de culture optimales.

Les résultats de l'expérience conduite à Bambey en 1999 par Clerget (1999) avec 2 variétés, Nazongala (de race guinea) et Sarioso 10, et 2 traitements hydriques, avec ou sans stress, mettent en évidence la solidité de ces relations de co-ordination internes qui n'ont pas été affectées par le très fort déficit hydrique provoqué par l'absence d'irrigation pendant trois semaines dans une partie des parcelles, en condition de forte demande évaporative. Le déficit

**Tableau II-4 :** Paramètres optimaux des régressions bi-linéaires entre feuilles initiées (FI), apparues (FA), ligulées (FL) et sénescentes (FS) d'équation II-2 à II-4 (Tableau II-3) pour les 3 variétés et les 26 dates de semis.

	CSM 335			Sariaso 10			IRAT 174		
	FA=f(FI)	FL=f(FA)	FS=f(FL)	FA=f(FI)	FL=f(FA)	FS=f(FL)	FA=f(FI)	FL=f(FA)	FS=f(FL)
NFs1	22.3	16.2	6.3	22.5	15.9	4.4	22.5	16.2	4.6
NFs2			13.8			13.0			13.0
b0	-2.10	-0.80	-0.75	-1.50	-0.90	-0.18	-1.80	-0.80	-0.43
b1	0.81	0.83	0.35	0.76	0.85	0.13	0.77	0.84	0.25
b2	1.03	1.07	0.88	0.98	1.02	0.76	0.91	1.03	0.65
b3			0.80			0.63			0.55
r2	0.99	1.00	0.98	0.98	1.00	0.95	0.99	1.00	0.96



**Fig. II-6 :** Résultats d'une expérience de croissance de la variété de race guinea Nazongala lors d'un déficit hydrique conduite à Bambey, Sénégal, en 1999 : **a)** Cinétiques, de gauche à droite, de l'apparition de la pointe puis de la ligule et de la sénescence des feuilles, dans les parcelles arrosées régulièrement (—) ou privées d'irrigation pendant 3 semaines à partir du 17<sup>ème</sup> JAL (...), relations entre le nombre de feuilles apparues et ligulées **b)** en l'absence du stress hydrique et **c)** en présence du stress hydrique temporaire et relations entre le nombre de feuilles ligulées et sénescentes **d)** en l'absence du stress hydrique et **e)** en présence du stress hydrique temporaire. Les relations linéaires ont été tracées à l'aide des équations trouvées pour la variété CSM 335.

hydrique a provoqué un arrêt momentané de l'ensemble des cinétiques du développement foliaire chez la variété Nazongala (Fig. II-6-a). Mais en dépit de ce stress très marqué, les relations internes entre FA, FL et FS n'ont pas été modifiées. (Fig. II-6-b,c,d et e). La variété Sarioso 10 a eu un comportement identique, non reporté ici.

L'existence de ces relations de co-ordination internes strictes a pour conséquence la possibilité de déduire 3 des 4 cinétiques de la dynamique foliaire à partir de la mesure de l'une d'elle (Tableau II-3, Eq. II-5 à 7). Il est donc équivalent de parler du phyllochrone ou du plastochrone et il sera possible à l'avenir de faire l'économie des dissections nécessaires à la mesure du plastochrone puisque sa valeur et la date d'IP peuvent être calculées à partir de celle de la mesure du phyllochrone et du nombre total de feuilles produites.

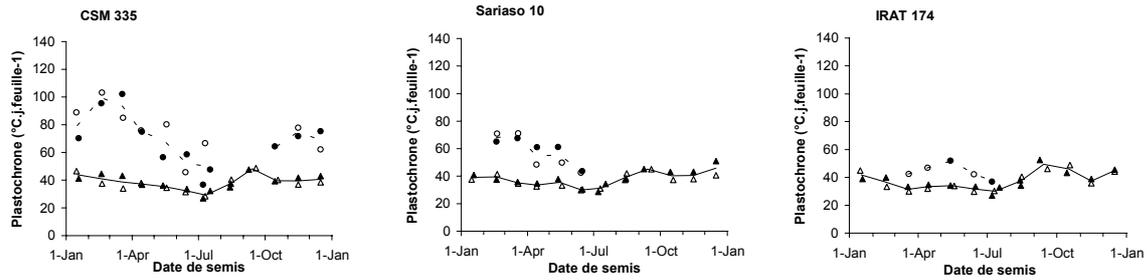
### 3.6 Les relations entre les rythmes de développement foliaire et la date de semis

Pour chaque date de semis les valeurs du RLI et du RLA ont été estimées par optimisation de l'équation I-1. Leurs inverses, les plastochrones et phyllochrones initiaux (avant inflexion) et secondaires (après inflexion) sont reportés en fonction de la date de semis (Fig. II-7). Les plastochrones et phyllochrones initiaux ont été très dépendants de la date de semis chez les 3 variétés, en particulier pour les semis effectués entre juillet et septembre pendant la période ordinaire des semis dans la région de Bamako. La forme générale de la relation entre le plastochrone et la date de semis est passée par un minimum en début juillet et des maxima en début et en fin d'année, laissant supposer une corrélation négative avec la photopériode. Mais entre juillet et septembre, la relation générale n'est plus respectée : pour CSM 335 et IRAT 174 le plastochrone a augmenté de plus de 50% pendant cette période, passant de 30 à 50 °C.j. La valeur maximale du plastochrone est atteinte pour les semis du mois de septembre, qui lèvent au moment de l'équinoxe d'automne. Sarioso 10 a montré le même type de comportement mais avec une moindre amplitude de la variation.

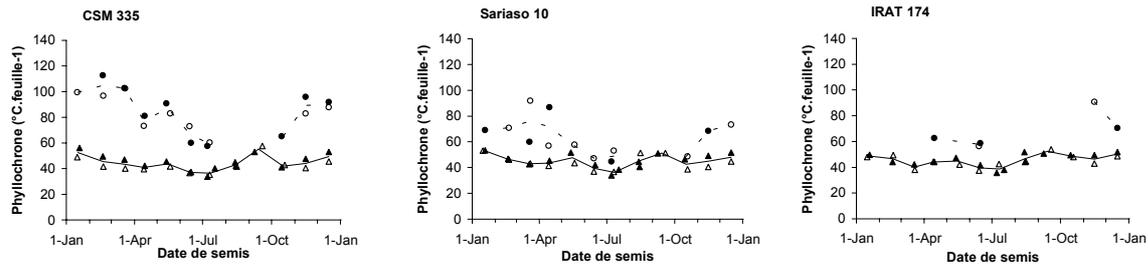
De manière identique les plastochrones et phyllochrones secondaires ont été très dépendants de la date de semis pour la variété CSM 335 chez laquelle ils ont pu être observés clairement puisque les cinétiques de développement foliaire ont été bi-linéaires pour de nombreux semis. Pour cette variété les valeurs moyennes de plastochrones et phyllochrones secondaires ont été de 81 et 90 °C.j.feuille<sup>-1</sup> mais avec de larges variations liées à la date de semis (Tableau II-1 et Fig. II-7). Les valeurs du plastochrone et du phyllochrone secondaires ont varié continûment de 100 à 60 °C.j.feuille<sup>-1</sup> pour les semis effectués de février à juin. Les observations des cinétiques secondaires ont été fragmentaires chez Sarioso 10 et IRAT 174 mais en accord avec celles qui ont été décrites chez CSM 335, avec cependant des valeurs inférieures.

Le fort accroissement du plastochrone initial entre juillet et septembre doit être mis en relation avec l'observation courante que les dates de semis tardives pénalisent fortement le rendement. La réduction de la durée du cycle en réponse à la photopériode en est en partie responsable. Mais il apparaît ici qu'elle s'accompagne d'une lenteur du développement, traduite pour l'observateur par une faible vigueur, qui risque en outre de rendre la plante plus vulnérables aux divers prédateurs. Les causes de cette chute du potentiel de rendement ont été recherchées par les agronomes dans les variations saisonnières de l'environnement : nébulosité, pluviométrie, teneur en eau des sols, disponibilité minérale et en particulier de l'azote après le lessivage du flash du début de saison. Gigou (1997) avait ainsi montré que le pH des sols dans la région cotonnière du Mali diminuait progressivement au cours de la

a) Plastochrones



b) Phyllochrones



**Fig. II-7 :** Relations entre les valeurs de plastochrone ou de phyllochrone et la date de semis. ( $\Delta$ ) sont les valeurs initiales, à partir de la levée, et (o) sont les valeurs secondaires, après le changement du rythme de développement. Les symboles ouverts représentent les semis entre juillet 2000 et juin 2001 et les symboles fermés ceux entre juillet 2001 et août 2002. Les lignes, continues pour les valeurs initiales et pointillées pour les valeurs secondaires, relient les moyennes mensuelles

**Tableau II-5 :** Corrélations linéaires et leurs probabilité entre les valeurs prises par les plastochrone et phyllochrones initiaux pour chaque date de semis et 7 indicateurs des conditions environnementales au moment de la levée. Les moyennes de T, H% et RG pendant 10 jours à partir de la levée ont été utilisées, tandis que la photopériode, sa variation et les variations des heures de lever et coucher du soleil, non dépendantes des conditions atmosphériques, sont celles du jour de la levée.

	Plastochrone						Phyllochrone					
	CSM 335		Sarioso 10		IRAT 174		CSM 335		Sarioso 10		IRAT 174	
	r <sup>2</sup>	P										
T moyenne, 10 jours	0.09	n.s.	0.04	n.s.	0.05	n.s.	0.11	n.s.	0.08	n.s.	0.15	*
H% moyenne, 10 jours	0.00	n.s.	0.12	n.s.	0.02	n.s.	0.03	n.s.	0.11	n.s.	0.01	n.s.
RG moyenne, 10 jours	0.03	n.s.	0.00	n.s.	0.04	n.s.	0.04	n.s.	0.09	n.s.	0.03	n.s.
Photopériode	0.42	***	0.44	***	0.31	**	0.34	***	0.30	***	0.23	**
Indice photo-thermique	0.00	n.s.	0.00	n.s.	0.00	n.s.	0.02	n.s.	0.01	n.s.	0.07	n.s.
Variation photopériode	0.01	n.s.	0.05	n.s.	0.00	n.s.	0.00	n.s.	0.00	n.s.	0.05	n.s.
Variation lever du soleil	0.00	n.s.	0.02	n.s.	0.00	n.s.	0.00	n.s.	0.00	n.s.	0.05	n.s.
Variation coucher du soleil	0.04	n.s.	0.03	n.s.	0.00	n.s.	0.00	n.s.	0.01	n.s.	0.01	n.s.

saison des pluies et pouvait donc jouer un rôle négatif sur la croissance de jeunes plantules issues de semis tardifs.

En ce qui concerne les facteurs climatiques, il est vrai que les conditions de germination des semis du mois d'août sont moins favorables que celles des autres mois : les pluies sont quasi-quotidiennes, la nébulosité est importante et les sols ferrugineux de la région sont totalement engorgés. En revanche, les semis du mois de septembre rencontrent une situation proche de l'idéal : pluies régulières, sol ressuyés dont la réserve hydrique est à son maximum, bon ensoleillement et forte humidité de l'air. Il est donc improbable que ces facteurs climatiques puissent être responsables du très long plastochrone des semis du mois de septembre.

En ce qui concerne les facteurs édaphiques, leur éventuel rôle a été écarté en 2001 à la suite d'une expérience de semis réalisée le 8 août pour moitié dans le champ et pour moitié dans des pots de 10 l remplis de terre prélevée au même endroit avant la saison des pluies et mise à l'abri jusqu'à la date de semis. Les pots étaient enterrés dans des lignes adjacentes aux lignes semées en plein-champ. Les phyllochrones observés ont été conformes à la moyenne mensuelle, nettement plus longs qu'en juillet, et identiques dans les deux traitements (données non reportées).

Les causes de l'évolution très particulière du plastochrone et du phyllochrone en août-septembre devront donc être cherchées dans d'autres facteurs.

### ***3.7 Les relations entre les rythmes de développement foliaire et les facteurs environnementaux***

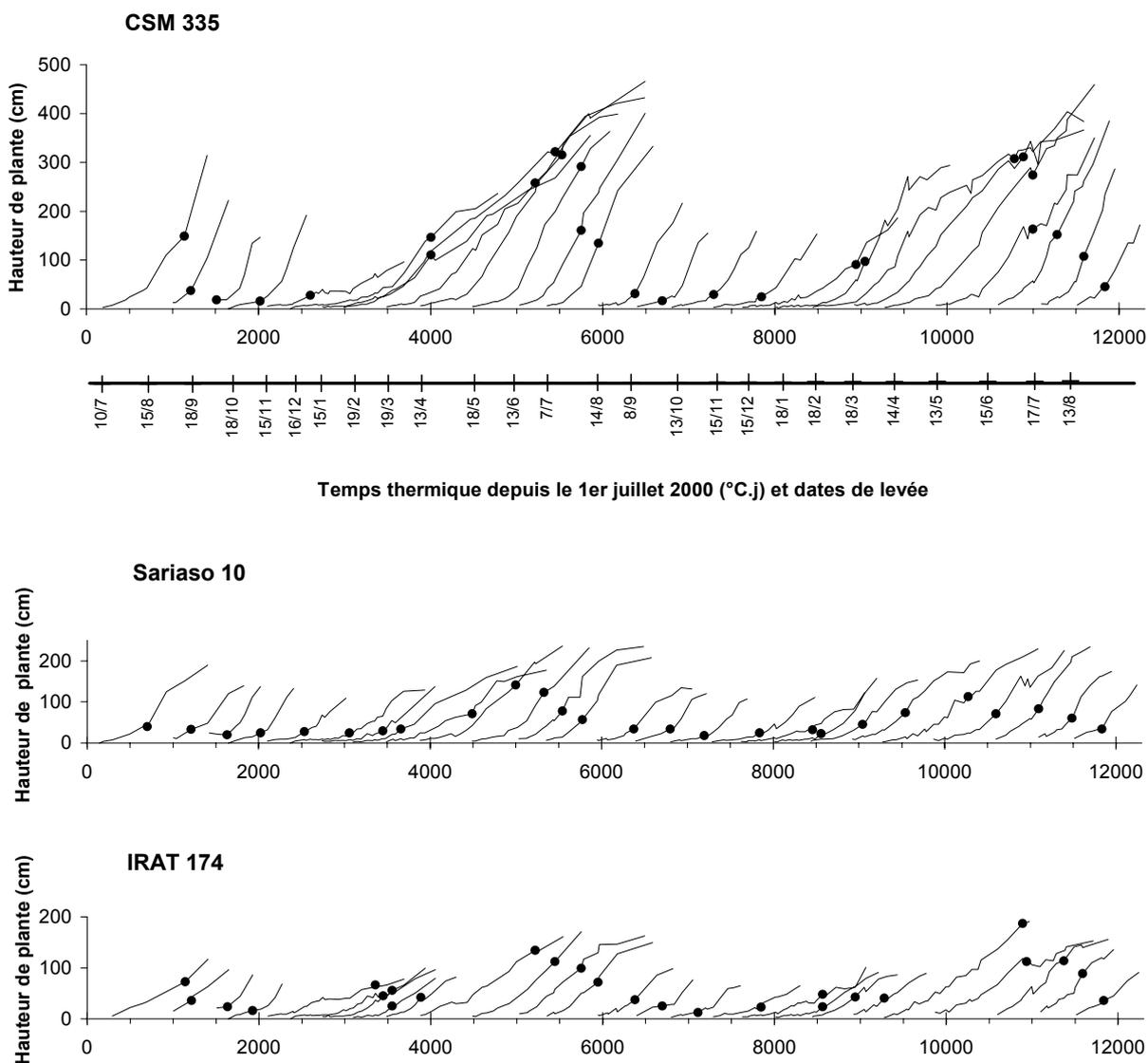
Les résultats précédents ont montré que les variétés de sorgho étudiées dans le cadre de cette étude ont eu des cinétiques de développement foliaire non seulement variables au cours du cycle végétatif et décrites par des fonctions bi-linéaires, mais aussi dépendantes de la date de semis. Cette dernière assertion est en opposition avec l'expérience réalisée par Muchow (1990) sur un hybride de sorgho cultivé dans le nord de l'Australie, qui indiquait une absence de variation du phyllochrone en fonction de la date de semis. Elle est en accord avec le résultat de Vaksman (1998) qui a observé des phyllochrones de 45 et 57°C.j.feuille<sup>-1</sup> pour les semis de fin juin et début août d'un sorgho de race guinea, CSM 388, cultivé à Bamako. Elle rejoint la discussion en cours sur le sujet pour le blé et l'orge (Baker et al., 1980; Kirby et al., 1985; Cao et Moss, 1991; Rickman et Klepper, 1995). Chez ces deux espèces le phyllochrone a été trouvé dépendant de la date de semis dans plusieurs expériences, mais le facteur causal n'a pu être définitivement déterminé à ce jour. Des corrélations avec la température, le rapport thermo-photopériodique et la variation de la durée du jour au moment de la levée ont été montrées, sans que l'une d'elle ne s'impose comme facteur causal.

Les corrélations linéaires entre les valeurs prises par le plastochrone et le phyllochrone en fonction des conditions environnementales, mesurées par 8 indicateurs, au moment de leur détermination, à la levée ou au moment du changement de rythmes de développement, ont donc été testées (Tableaux II-5 et II-6). Une relation entre la photopériode au moment de la levée et le plastochrone et le phyllochrone initiaux apparaît très clairement pour les 3 variétés. La photopériode est le seul indicateur parmi les 8 testés pour lequel une telle corrélation est mise en évidence.

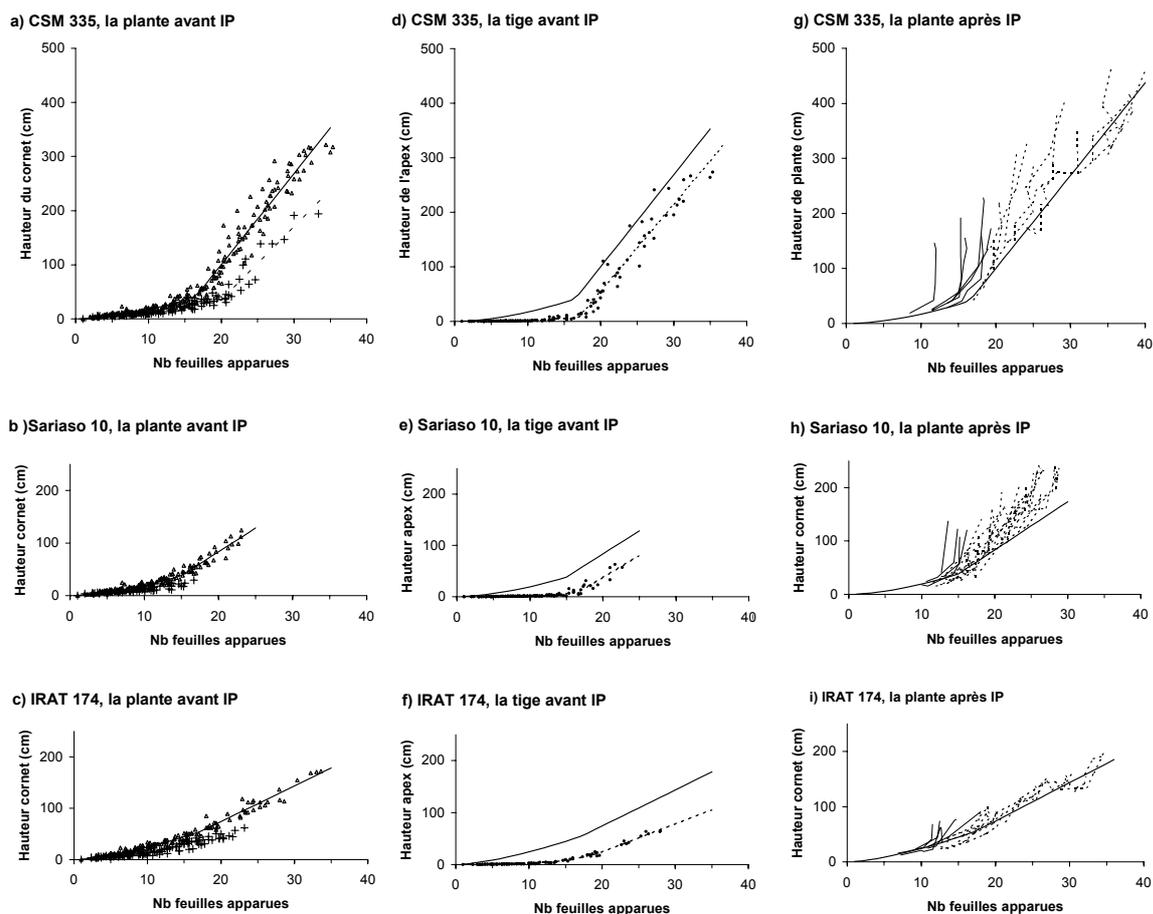
La situation est plus ambiguë en ce qui concernent les valeurs des rythmes secondaires prises par CSM 335, parce qu'elles ne se rencontrent que pendant la première moitié de l'année et peuvent ainsi être mises en corrélation avec plusieurs facteurs dont n'est prise en compte qu'une partie de l'évolution annuelle. Cette remarque est particulièrement vraie pour

**Tableau II-6 :** Corrélations linéaires et leur probabilités entre les valeurs prises par les plastochrones et phyllochrones secondaires de CSM 335 à chaque date de semis et 7 indicateurs des conditions environnementales aux moments de la levée puis du changement des rythmes de développement

	à la levée				au changement de rythme			
	plastochrone		phyllochrone		plastochrone		phyllochrone	
	r <sup>2</sup>	P	r <sup>2</sup>	P	r <sup>2</sup>	P	r <sup>2</sup>	P
T moyenne, 10 jours	0.30	*	0.08	n.s.	0.18	n.s.	0.47	**
H% moyenne, 10 jours	0.04	n.s.	0.34	**	0.42	**	0.39	**
RG moyenne, 10 jours	0.02	n.s.	0.01	n.s.	0.51	**	0.21	n.s.
Photopériode	0.57	***	0.47	**	0.38	*	0.05	n.s.
Indice photo-thermique	0.19	n.s.	0.00	n.s.	0.43	**	0.60	***
Variation photopériode	0.00	n.s.	0.21	n.s.	0.79	***	0.73	***
Variation lever du soleil	0.00	n.s.	0.14	n.s.	0.68	***	0.52	**
Variation coucher du soleil	0.04	n.s.	0.11	n.s.	0.03	n.s.	0.14	n.s.



**Fig. II-8 :** Relations entre la hauteur des plantes et le temps thermique pour les 3 variétés et 26 dates de semis de juillet 2000 à août 2002. L'occurrence de IP a été indiquée par un rond plein. Pendant la montaison le sommet de la tige est situé 40 à 50 cm au dessous de l'ouverture du cornet dont la hauteur est reportée ici.



**Fig. II-9 :** Relations entre le nombre de feuilles apparues et  
**a) b) c)** la hauteur de plante mesurée au cornet avant IP pour 22 dates de semis groupées (▲) et 4 dates de semis divergentes, Nov. et déc. 2000, janv. et déc. 2001 (+). Une régression bi-linéaire a été tracée lorsque possible.  
**d) e) f)** la hauteur de la tige avant IP pour 22 dates de semis, comparée à celle de la plante. Les régressions bi-linéaire ont été tracées.  
**g) h) i)** la hauteur de plante après IP pour 22 dates de semis. Après IP, les courbes de relation sont tracées pour chaque date de semis, en continu lorsque IP est intervenue avant le point de rupture de la relation linéaire, en pointillé dans le cas contraire.

**Tableau II-7 :** Paramètres des régressions calculées entre le nombre de feuilles apparues (FA) et la hauteur de tige ou de plante (HT) pour les 3 variétés. L'équation du modèle est :

$$HT = b_1 * \min(FA, NFs)^a + b_2 * \max(0, FA - NFs), \text{ avec } NFs = FA \text{ au point d'inflexion.}$$

	CSM 335		Sarioso 10		IRAT 174	
	tige	plante	tige	plante	tige	plante
NFs	16,9	16,5	16,7	14,9	19,7	17,3
a	2,71	1,74	4,5	1,64	3,66	1,5
b <sub>1</sub>	0,0034	0,31	2,9 10 <sup>-5</sup>	0,44	0,00042	0,77
b <sub>2</sub>	15,9	16,86	8,54	9,02	5,38	6,94
r <sup>2</sup>	0,98	0,97	0,98	0,95	1,00	0,98

les relations avec les conditions environnementales au moment de la date de changement de rythme, où la plupart des indicateurs apparaissent corrélés avec le plastochrone et le phyllochrone secondaires. On retrouve en revanche une bonne corrélation avec la photopériode au moment de la levée.

La photopériode au moment de la levée a donc été le principal facteur de variation du plastochrone et du phyllochrone des 3 variétés testées.

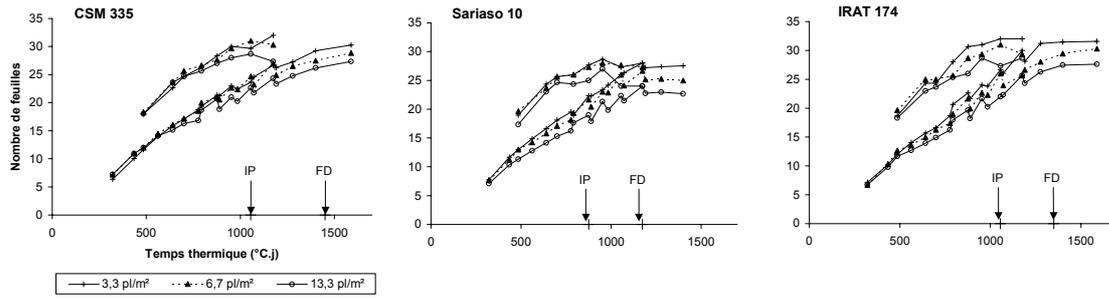
### ***3.8 Les relations entre la montaison et la date de changement des rythmes de développement***

Il est généralement admis que la montaison des céréales commence peu de temps après l'initiation paniculaire (House, 1985; Alagarswamy et Ritchie, 1991; Ritchie et al., 1998). Mais dans le cas des variétés tardives de mil ou de sorgho la montaison peut commencer avant IP (Lambert, 1983). Les deux types de situations ont été rencontrées chez les 3 variétés de sorgho de cette étude, en fonction de la date de semis (Fig. II-8). Lorsque IP est intervenue rapidement et que le nombre total de feuilles produites a été inférieur à une vingtaine, la montaison et le déclenchement de IP ont été synchrones. A l'inverse, quand IP a été tardive, l'élongation de la tige a débuté alors que la production de feuilles par l'apex se poursuivait. Ainsi pour CSM 335 la tige a pu atteindre jusqu'à 270 cm de long avant que IP ne se déclenche.

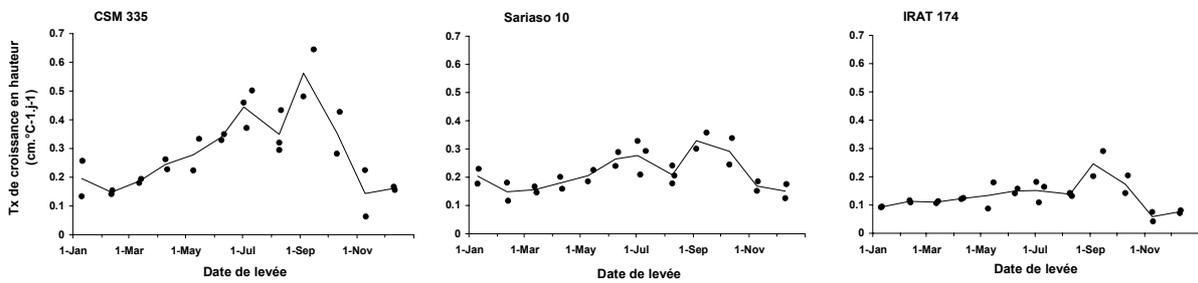
Avant IP la relation entre la hauteur de la tige et le nombre de feuilles déjà apparues a été peu dépendante de la date de semis pour tous les semis effectués entre février et octobre : pour toutes les plantes qui ont produit plus d'une vingtaine de feuilles toutes les montaisons ont débuté sensiblement au même stade phénologique, après le même nombre de feuilles apparues (Fig. II-9-a,b,c). Les semis du mois de décembre et une moitié de ceux des mois de novembre et janvier ont eu un début de montaison nettement différé et une montaison plus lente. L'observation des plantes correspondantes avait en effet montré un comportement particulier pour ces dates de semis, avec un port prostré, une forte coloration rouge des plantes de CSM 335 et l'émission de nombreuses talles à port quasi-horizontal rappelant la rosette des céréales d'hiver.

Les régressions bi-linéaires calculées par optimisation pour les hauteurs de tige et de plante avant IP ont permis d'estimer le nombre de feuilles apparues au moment du début de la montaison spontanée (Fig. II-9-d,e,f et tableau II-7). Mesurées sur la montaison de la tige, ces valeurs ont été de 16.8, 15.7 et 16.9 FA pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174, assez voisines pour les 3 variétés. Pour CSM 335 une valeur très proche de 16.1 est trouvée à partir de la mesure de la montaison apparente, mais ces valeurs sont plus faibles pour les 2 autres variétés (14.2 et 14.9), probablement en raison d'une forme différente des cornets de ces 2 variétés qui sont plus dressés chez les variétés naines. En l'absence d'IP, la montaison spontanée débute donc toujours quand 16 à 17 feuilles sont apparues. C'est à dire au même moment que celui de l'inflexion des cinétiques foliaires (Tableau II-4).

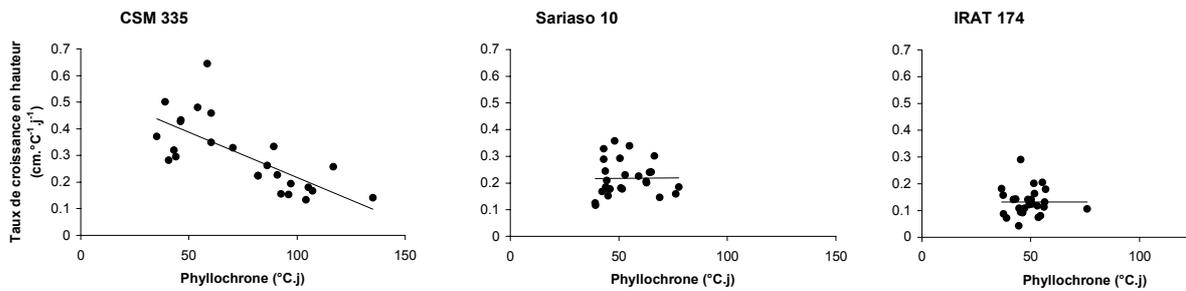
Après IP, la relation entre l'apparition des feuilles et le gain en hauteur est maintenue inchangée chez CSM 335 et IRAT 174 lorsque la montaison a été déclenchée spontanément (Fig. II-9-g,i). (La montaison s'achève après l'apparition de la feuille drapeau, donc à nombre constant de feuilles apparues). Elle semble en revanche prendre une pente plus forte chez Sarioso 10 (Fig. II-9-h). On vérifie que lorsque IP est intervenue précocement, la montaison a concerné les feuilles apparues immédiatement après celle en cours d'apparition au moment de IP. La montaison a donc commencé peu après IP, avec une relation hauteur-nombre de feuilles apparues voisine de celle de la montaison spontanée.



**Fig. II-10 :** Rythmes d'initiation (courbes supérieures) et d'apparition (courbes inférieures) des feuilles en fonction de la densité de plants au démarrage dans un essai semé le 11 juin 2002 à Samanko.



**Fig. II, 11 :** Relation entre la date de levée et le taux de croissance en hauteur pendant la montaison.



**Fig. II-12 :** Relations entre le phyllochrone et le taux de croissance en hauteur pendant la phase de montaison.

### 3.9 Les relations entre les rythmes de développement et la densité de semis

Lafarge (1998) et Goll (1999) avaient montré précédemment sur la variété de sorgho tropical E-35-1 que le phyllochrone augmentait et que le nombre total de feuilles émises diminuait lorsque la densité de culture augmentait. Les observations réalisées à Samanko au cours des essais comportant un traitement densité ont confirmé ce résultat pour les 3 variétés utilisées. Les rythmes d'initiation et d'apparition des feuilles ont été mesurés dans un essai semé le 11 juin 2002 (Fig. II-10). Les courbes présentées montrent une divergence simultanée de ces deux rythmes après 500 °C.j en fonction de la densité de semis, alors qu'ils étaient égaux auparavant. Cette date de divergence paraît être celle du début de la montaison. En revanche la densité de semis n'a pas modifié les dates d'IP ou d'apparition de FD et la différence finale entre les nombres totaux de feuilles émises en fonction de la densité est donc la conséquence de la différence entre les plastochrones du début de la montaison à IP. Le phénomène ne peut par conséquent être mis en évidence que lorsque le début de la montaison a été spontané. Plus le cycle végétatif est long, plus il apparaît clairement et plus il est aisé de mesurer la différence entre les valeurs prises par le plastochrone et le phyllochrone. Pour le semis de juin 2002, la différence entre les nombres de feuilles produites dans les parcelles à faible et à haute densité de plants a été de 3, 4,4 et 4 feuilles pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174, respectivement. La figure montre clairement que la durée de la divergence entre les rythmes d'initiation des feuilles a été beaucoup plus courte que celle de son expression au travers du rythme d'apparition. Cela signifie que le plastochrone est beaucoup plus affecté que le phyllochrone par la densité de culture pendant la phase de montaison.

### 3.10 Le rythme de la croissance en hauteur

Comme le rythme de développement, la croissance en hauteur pendant la phase de montaison a été linéaire au cours du temps exprimé en somme thermique, pendant une durée qui a atteint 6 mois pour les semis du mois de février (Fig. II-8). Seules les plantes de CSM 335 semées en février 2002 ont fait exception à cette règle et ont eu une cinétique de montaison bi-linéaire. Le taux de croissance en hauteur (TCH) constant pendant la montaison a été calculé comme la pente de la régression sur les hauteurs mesurées pendant la phase de croissance linéaire. Afin d'isoler cette phase, des seuils de début de montaison ont été fixés visuellement à 40, 30 et 25 cm pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174 respectivement et les mesures effectuées après l'arrêt de la montaison ont été éliminées. Il apparaît que TCH a varié en fonction de la date de semis (Fig. II-11). TCH a augmenté continûment entre les semis de février et ceux de septembre, pour diminuer ensuite rapidement pour les semis d'octobre et novembre. De novembre à janvier TCH a été minimal. Cette relation s'exprime évidemment plus clairement chez CSM 335 qui a des tiges très hautes que chez les autres variétés, naines et demi-naines.

Chez CSM 335 on met en évidence une relation linéaire négative entre TCH et le phyllochrone pendant la montaison, qui peut-être soit initial soit secondaire suivant les cas (Fig. II-12). Cette relation n'est pas mise en évidence chez les autres variétés chez qui les valeurs de ces deux variables, TCH et phyllochrones, sont à la fois plus faibles et incluses dans des intervalles de moindre amplitude.

Pourtant la forme générale de la relation de TCH avec la date de semis est voisine chez les 3 variétés et rappelle celle de la relation avec le plastochrone (Fig. II-7) : TCH serait d'abord proportionnel à la photopériode et ensuite perturbé par d'autres facteurs. Le rôle de l'éclairement sur TCH est connu (Lane, 1963) et la perturbation majeure intervient lors des semis de septembre-octobre, comme pour la détermination du plastochrone. Les variations du

TCH apparaissent donc généralement associées à celles du rythme de développement foliaire pour les dates de semis comprises entre février et août : plus le plastochrone est court, plus le taux de croissance est élevé. Les semis de septembre et octobre constituent une exception importante à cette règle : alors qu'ils ont des plastochrones longs, la croissance en hauteur est très rapide. A ces dates, IP intervient très rapidement, avant le déclenchement de la montaison spontanée et pourrait donc déclencher une montaison de rythme plus rapide.

Cette relation entre la date de semis et la vitesse de croissance met en évidence un nouveau facteur de croissance affecté par la réaction photopériodique. Il ne s'agit pas d'une simple conséquence de la variation du plastochrone, malgré qu'elle lui soit corrélée. Pas plus que la variation du phyllochrone, exprimant une variation du rythme de croissance du limbe à l'intérieur des gaines, n'est une conséquence de la variation du rythme de développement apical. En effet, le ralentissement du rythme d'apparition des feuilles retarde le moment du démarrage de la phase de croissance linéaire des entre-nœuds, puisque l'entre-nœud d'un phytomère commence cette phase au moment où la feuille de ce phytomère achève la sienne (Fournier et Andrieu, 2000). Mais ensuite la croissance en hauteur reste un phénomène continu et le maintien des relations architecturales de la plante signifie que chaque entre-nœud a mis plus de temps pour atteindre sa taille finale, qui est relativement constante. La vitesse de croissance des entre-nœuds est donc adaptée de manière coordonnée, de même que celle des feuilles en croissance dans le cornet, au plastochrone et par conséquent la réaction photopériodique affecte simultanément le développement de la plante, c'est à dire la date de IP mais aussi les vitesses d'initiation des feuilles et la croissance des organes, limbes et gaines foliaires et entre-nœuds.

La conséquence de cette réaction photopériodique de la croissance en hauteur est capitale : plus une variété sensible à la photopériode est semée tôt plus sa montaison sera ralentie. Or la tige est chez ces variétés tropicales l'organe le plus pondéreux de la plante, qui mobilise pour sa croissance la plus grande quantité des métabolites produits par la photosynthèse. Cette montaison lente, comparée à celle du maïs par exemple, favorise le sorgho ou le mil dans les environnements peu fertiles où la concentration minérale des sols est faible. Elle permet parallèlement le développement progressif d'un système racinaire plus développé capable d'explorer un volume de sol plus important. Les résultats produits ici montrent que ce comportement est une part de la réponse photopériodique. Et qu'il est donc perdu à la fois chez les variétés non photopériodiques et dans le cas de semis tardifs.

## 4 La modélisation des rythmes de développement et de croissance

### 4.1 *Plastochrone et phyllochrones initiaux*

Le plastochrone initial dont les variations sont relativement limitées aurait pu être considéré comme plus ou moins stable au cours du temps, à l'instar des travaux précédents, hormis pour les semis d'août-septembre. Une première tentative d'utiliser un plastochrone initial moyen a été tentée mais elle a immédiatement montré que le modèle de croissance était très sensible à ce paramètre qui détermine le nombre de feuilles totales initiées jusqu'à IP. Une petite erreur sur le plastochrone induit d'importantes erreurs sur ce nombre de feuilles totales.

Une modélisation plus fine de la variation du plastochrone au cours de l'année a donc été recherchée en utilisant les observations faites sur la relation entre cette variation et les conditions d'éclairement au moment de la levée, plutôt que de tenter une relation directe avec

**Tableau II-8** : Equations des modèles de réponse à la photopériode testés sur les données de l'expérience de semis mensuels. Les équations sont écrites ici pour le plastochrone initial (PLA1). Elles sont restées identiques pour les autres variables, plastochrone secondaire et phyllochrones.

---

**Modèle PP**

- si  $(PP < PP_a)$ ,  $plasto1 = PLAm$
- si  $(PP \geq PP_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a)$

**Modèle PP + dPP**

- si  $(PP \geq PP_a$  et  $dPP < dPP_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a) + dPP_x \cdot (dPP - dPP_a)$
- si  $(PP \geq PP_a$  et  $dPP \geq dPP_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a)$
- si  $(PP < PP_a$  et  $dPP < dPP_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + dPP_a \cdot (dPP - dPP_a)$
- si  $(PP < PP_a$  et  $dPP \geq dPP_a)$ ,  $plasto1 = PLAm$

**Modèle PP + dSR + dSS**

- si  $(PP \geq PP_a$  et  $dSR \geq dSR_a$  et  $dSS \geq dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a) + dSR_x \cdot (dSR - dSR_a) + dSS_x \cdot (dSS - dSS_a)$
- si  $(PP \geq PP_a$  et  $dSR \geq dSR_a$  et  $dSS < dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a) + dSR_x \cdot (dSR - dSR_a)$
- si  $(PP \geq PP_a$  et  $dSR < dSR_a$  et  $dSS \geq dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a) + dSS_x \cdot (dSS - dSS_a)$
- si  $(PP \geq PP_a$  et  $dSR < dSR_a$  et  $dSS < dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a)$
- si  $(PP < PP_a$  et  $dSR \geq dSR_a$  et  $dSS \geq dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + dSR_x \cdot (dSR - dSR_a) + dSS_x \cdot (dSS - dSS_a)$
- si  $(PP < PP_a$  et  $dSR \geq dSR_a$  et  $dSS < dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + dSR_x \cdot (dSR - dSR_a)$
- si  $(PP < PP_a$  et  $dSR < dSR_a$  et  $dSS \geq dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm + dSS_x \cdot (dSS - dSS_a)$
- si  $(PP < PP_a$  et  $dSR < dSR_a$  et  $dSS < dSS_a)$ ,  $plasto1 = PLAm$

**Modèle PP + dPP croissant + dPP décroissant**

- si  $(PP \geq PP_a$  et  $dPP \geq dPP_a)$   $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a) + dPP_x \cdot (dPP - dPP_a)$
  - si  $(PP \geq PP_a$  et  $dPP < dPP_a$  et  $dPP \geq dPP_b)$   $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a)$
  - si  $(PP \geq PP_a$  et  $dPP < dPP_b)$   $plasto1 = PLAm + PP_x \cdot (PP - PP_a) + dPP_y \cdot (dPP - dPP_b)$
  - si  $(PP < PP_a$  et  $dPP \geq dPP_a)$   $plasto1 = PLAm + dPP_x \cdot (dPP - dPP_a)$
  - si  $(PP < PP_a$  et  $dPP < dPP_a$  et  $dPP \geq dPP_b)$   $plasto1 = PLAm$
  - si  $(PP < PP_a$  et  $dPP < dPP_b)$   $plasto1 = PLAm + dPP_y \cdot (dPP - dPP_b)$
- 

avec :

$plasto1$  : plastochrone initial ( $^{\circ}C \cdot j \cdot feuille^{-1}$ )  
 $PLAm$  : Constante ( $^{\circ}C \cdot j \cdot feuille^{-1}$ )  
 $PP$ : photopériode (h)  
 $PP_a$ : seuil photopériodique de base (h)  
 $PP_x$ : coefficient de sensibilité à PP ( $^{\circ}C \cdot j \cdot feuille^{-1} \cdot h^{-1}$ )  
 $dPP$ : variation quotidienne de la durée du jour (s)  
 $dPP_a$  et  $dPP_b$  : seuils supérieur et inférieur de réponse à dPP (s)  
 $dPP_x$  et  $dPP_y$ : coefficients de sensibilité à dPP ( $^{\circ}C \cdot j \cdot feuille^{-1} \cdot s^{-1}$ )  
 $dSR$  : [dSunrise] variation quotidienne de l'heure du lever du soleil (s)  
 $dSR_a$  : seuil de base de réponse à dSR (s)  
 $dSR_x$  : coefficient de sensibilité à dSR ( $^{\circ}C \cdot j \cdot feuille^{-1} \cdot s^{-1}$ )

$dSS$  : [dSunset] variation quotidienne de l'heure du coucher du soleil (s)  
 $dSS_a$  : seuil de base de réponse à dSS (s)  
 $dSS_x$  : coefficient de sensibilité à dSS ( $^{\circ}C \cdot j \cdot feuille^{-1} \cdot s^{-1}$ )  
 $txht$  : taux de croissance en hauteur ( $cm \cdot ^{\circ}C^{-1} \cdot j^{-1}$ )  
 $TXm$  : Constante ( $cm \cdot ^{\circ}C^{-1} \cdot j^{-1}$ )  
 $PPm$  : PP maximal à Bamako (13.64 h)  
 $Ppe$  : seuil photopériodique de base (h)  
 $PPz$  : coefficient de sensibilité à PP ( $cm \cdot ^{\circ}C^{-1} \cdot j^{-1} \cdot h^{-1}$ )

**Tableau II-9** : Paramètres des modèles d'estimation du plastochrone initial après optimisation et estimations de l'ajustement des données estimées par rapport aux données observées (coefficient de détermination  $r^2$  et RMSD)

Modèle	Variété	PLAm (°C.j.f <sup>1</sup> )	PPa (h)	PPx (°C.j.f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	dPPa (s.j <sup>1</sup> )	dPPx (°C.j <sup>2</sup> .f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	dPPb (s.j <sup>1</sup> )	dPPy (°C.j <sup>2</sup> .f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	dSRa (s.j <sup>1</sup> )	dSRx (°C.j <sup>2</sup> .f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	dSSa (s.j <sup>1</sup> )	dSSx (°C.j <sup>2</sup> .f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	r <sup>2</sup>	RMSD (°C.j.f <sup>1</sup> )
<b>Plastochrone initial</b>														
<b>Modèle PP</b>														
	CSM 335	125	0	-6,75									0,42	4,15
	Sariaso 10	118	0	-6,25									0,44	3,67
	IRAT 174	122	0	-6,62									0,31	5,2
<b>Modèle PP + dPP</b>														
	CSM 335	130	0	-7,2			-39,5	-2,38					0,75	2,71
	Sariaso 10	119	0	-6,31			-40,5	-0,93					0,48	3,54
	IRAT 174	124	0	-6,87			-40,5	-3,05					0,54	4,21
<b>Modèle PP +dSR + dSS</b>														
	CSM 335	113	0	-6,08					-16,0	0,075	24,4	0,64	0,71	2,91
	Sariaso 10	84	0	-3,84					-16,0	0,1	35,8	0,77	0,45	3,79
	IRAT 174	113	0	-6,01					38,3	-36,2	33,6	1,45	0,58	3,88
<b>Modèle PP + dPP croissant + dPP décroissant</b>														
	CSM 335	133	0	-7,58	-14,6	0,06	-38,2	-2,14					0,8	2,41
	Sariaso 10	118	0	-6,32	10,6	0,13	-40,5	-1,31					0,57	3,15
	IRAT 174	126	0	-7,08	44,4	92,45	-40,5	-3,19					0,61	3,89

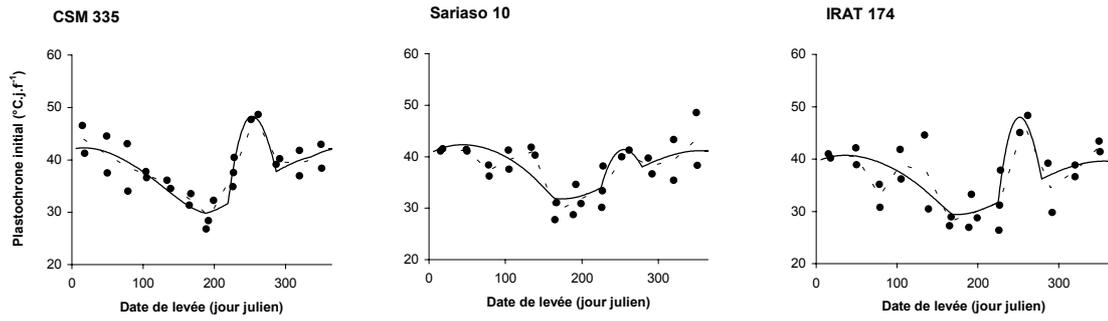
**Tableau II-10** : Coefficients de la relation linéaire entre le phyllochrone initial et la plastochrone initial et de détermination de la relation.

variété	a	b	r <sup>2</sup>
CSM 335	0,96	7,4	0,74
Sariaso 10	0,94	11,0	0,56
IRAT 174	0,72	20,0	0,71

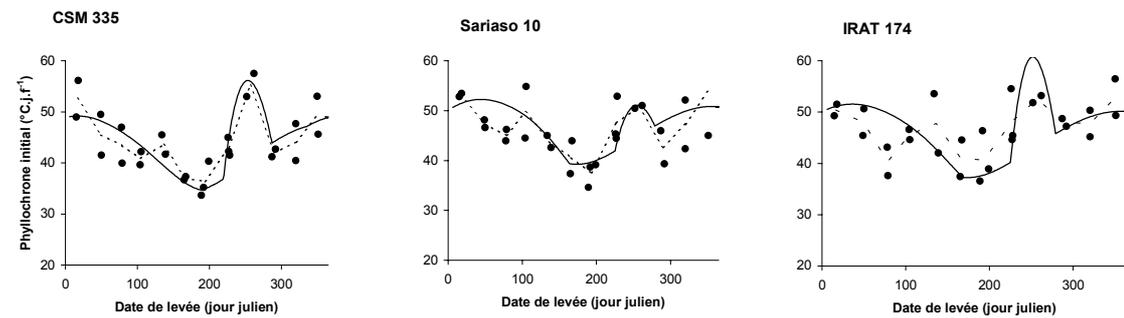
**Tableau II-11** : Paramètres des modèles d'estimation de plastochrone secondaire après optimisation et estimations de l'ajustement des données estimées par rapport aux données observées (coefficient de détermination  $r^2$  et RMSD)

Modèle	Variété	PLA2m (°C.j.f <sup>1</sup> )	Ppaa (h)	PPxx (°C.j.f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	dPPaa (s.j <sup>1</sup> )	dPPxx (°C.j <sup>2</sup> .f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	dSRaa (s.j <sup>1</sup> )	dSRxx (°C.j <sup>2</sup> .f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	dSSaa (s.j <sup>1</sup> )	dSSxx (°C.j <sup>2</sup> .f <sup>1</sup> .h <sup>1</sup> )	r <sup>2</sup>	RMSD (°C.j.f <sup>1</sup> )
<b>Plastochrone secondaire</b>												
<b>Modèle PP</b>												
	CSM 335	399	0	-24,89							0,53	9,62
	Sariaso 10	241	0	-13,94							0,52	5
	IRAT 174	272	0	-16,37							0,74	2,96
<b>Modèle PP + dPP croissant</b>												
	CSM 335	458	0	-30,3	-5,9	0,48					0,73	7,25
	Sariaso 10	228	0	-12,55	13,6	0,53					0,81	3,05
	IRAT 174	278	0	-16,37	-60	0,103					0,77	2,78
<b>Modèle PP +dSR + dSS</b>												
	CSM 335	447	0	-30,59			-56,2	0,35	21,3	4,26	0,73	7,3
	Sariaso 10	214	0	-13,34			-24,6	0,33	-3,7	0,85	0,79	2,95
	IRAT 174	272	0	-17,38			60	0	60	0	0,74	2,96

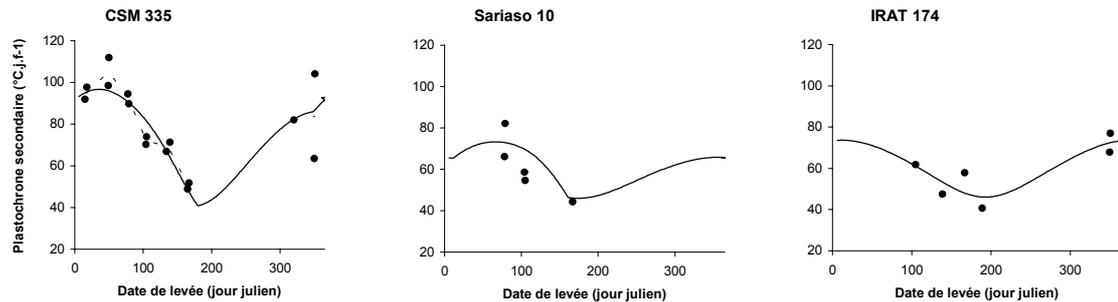
### Plastochrone initial



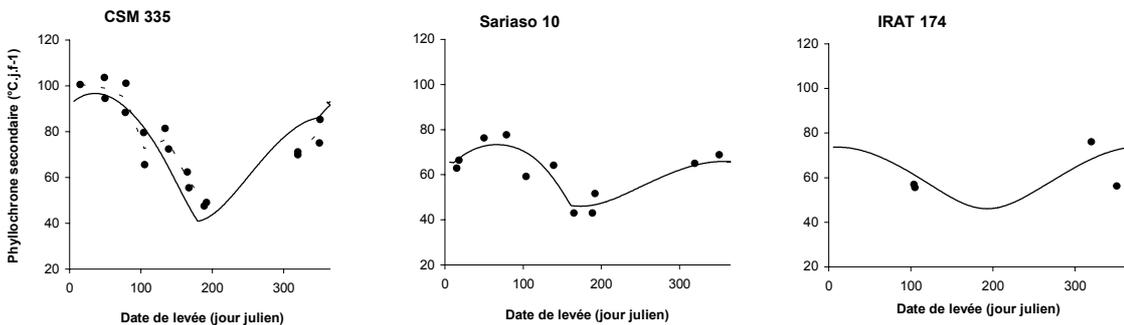
### Phyllochrone initial



### Plastochrone secondaire



### Phyllochrone secondaire



**Fig. II-13** : Prédiction (—) des valeurs initiales et secondaires du plastochrone et du phyllochrone en fonction de la date de levée à l'aide du modèle PP + dPPcroissant + dPPdécroissant. La simulation a été réalisée pour chaque jour de l'année 2001 en utilisant la base météorologique correspondante. Les valeurs observées pendant les 2 ans sont représentées (•) et la ligne pointillée relie les moyennes mensuelles pour les valeurs initiales dont les dates de détermination étaient proches d'une année à l'autre.

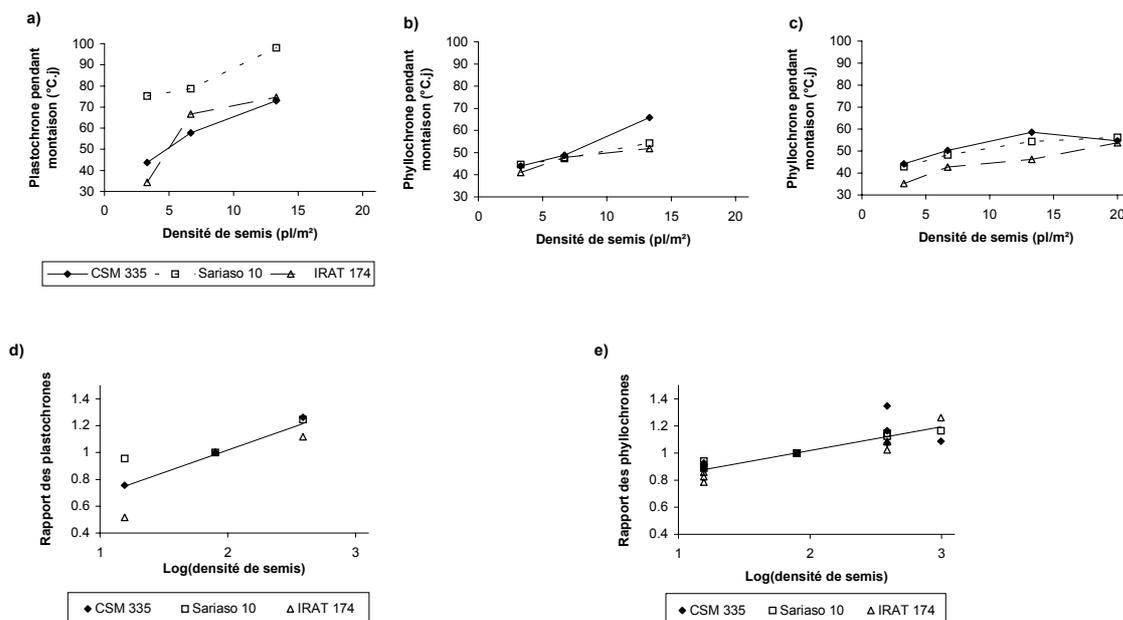
la date de semis. Fort des résultats acquis lors de la modélisation de la date de IP (Chapitre 1) et des corrélations montrées entre les rythmes et les facteurs d'éclairement, différentes combinaisons linéaires associant ces facteurs de l'éclairement, ont été utilisées pour ajuster le plus précisément possible le modèle aux données observées pour le plastochrone ou le phyllochrone. En particulier il apparaissait que les variations rapides de dSS (l'heure du coucher du soleil) à l'automne étaient les plus susceptibles d'être en phase avec le pic de ces variables centrés entre les semis de d'août et de septembre. La variation quotidienne de PP, dPP, atteint en effet son maximum un peu plus tard, entre les semis de septembre et d'octobre. Les équations et résultats d'optimisation de quatre de ces combinaisons sont reportées dans les tableaux II-8 et 9. L'étape initiale de modélisation ne prend en compte que l'effet de la photopériode (PP), dont l'effet sur le plastochrone est apparu proportionnel donc sans seuil. Il existe cependant un minima local lors des optimisations qui amènerait à déduire l'effet d'un seuil de PP compris entre 13,2 et 13,5 h au-dessus duquel le plastochrone diminuerait rapidement avec l'augmentation de photopériode. Cette hypothèse ne conduit pas à la meilleure optimisation, mais elle est séduisante car il serait possible de l'associer à l'effet seuil observé pour la réponse de la durée de la phase végétative. Le deuxième niveau associe un éventuel effet de dPP avec PP. L'ajustement de ce modèle avec les données est amélioré pour IRAT 174 et surtout pour CSM 335. Le troisième niveau associe PP, dSS et DSR, mais ce modèle n'est pas mieux ajusté que le précédent aux données. Le quatrième modèle a été construit pour tester l'hypothèse selon laquelle dPP produirait un allongement du phyllochrone chaque fois qu'il prend des valeurs absolues supérieures à un seuil, mais pas nécessairement identiques au printemps et en automne. Ce modèle a donné le meilleur ajustement avec le plastochrone pour les 3 variétés et a donc été retenu pour la réalisation des simulations de la valeur du plastochrone pour chaque jour de l'année à la latitude de Samanko (Fig. II-13).

Les résultats reportés pour le plastochrone initial s'appliquent entièrement à la modélisation du phyllochrone initial qui a un comportement dans le temps parallèle à celui du plastochrone. Mais la relation stable entre plastochrone et phyllochrone, montrée au paragraphe précédent, a volontairement été prise en compte pour la construction du modèle. Dans le cadre de cette étude, le modèle a été calibré pour le plastochrone dont l'estimation a été moins variable d'une année à l'autre que celle du phyllochrone, parce que moins sensible aux conditions du milieu qui affecte plus la croissance des feuilles dans les gaines que l'émission des primordia par l'apex. Le phyllochrone a donc été calculé comme une relation linéaire du plastochrone, à partir des relations établies sur les données observées (Tableau II-10). L'ajustement du phyllochrone ainsi calculé pour chaque jour de l'année par rapport aux données peut-être jugé visuellement sur la fig. II-13.

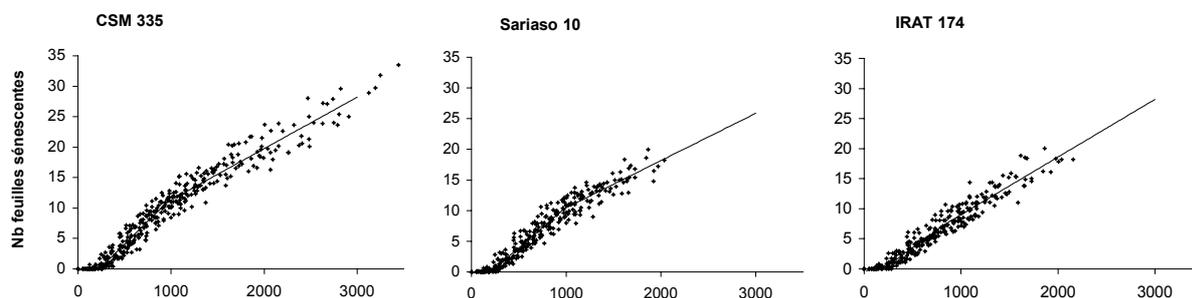
## 4.2 *Plastochrone et phyllochrone secondaires*

L'occurrence du changement de RLI et par conséquent de la mise en place d'un plastochrone secondaire a été commune chez CSM 335, moins fréquente chez IRAT 174 et rare chez Sarioso 10. La modélisation de cette variable n'a donc pas la même qualité chez les 3 variétés.

Les mêmes modèles que ceux utilisés pour le plastochrone initial ont été testés pour les plastochrones secondaires (Tableau II-11). Mais en raison de l'absence de plastochrone secondaire lors des semis d'automne, en jours fortement décroissants, il n'est pas attendu d'effet de dPP décroissant sur cette variable et les modèles 2 et 4 sont donc confondus. Comme pour le plastochrone initial c'est le modèle associant PP et dPP croissant qui a donné



**Fig. II,14** : Relations entre la densité de semis et a) le plastochrone et b) le phyllochrone pendant la montaison pour le semis du 11 juin 2002 et c) le phyllochrone pour le semis du 26 juin 2002 à Samanko. Et relations entre d) le rapport des plastochrones au plastochrone à 6,7 pl.m<sup>-2</sup> et e) le rapport entre les phyllochrones et le phyllochrone à 6,7 pl.m<sup>-2</sup> par essai, pour les 2 dates de semis et un 3<sup>ème</sup> semis à Bougouni, après transformation logarithmique de la densité de semis.



**Fig. II,15** : Relation entre le temps thermique depuis la levée et le nombre de feuilles sénescées établie pour les 3 variétés et 26 dates de semis.

**Tableau II-12** : Paramètres optimisés de la relation tri-linéaire entre le nombre de feuilles sénescées et le temps thermique.

	CSM 335	Sarioso 10	IRAT 174
s1 (°C.j)	267	253	273
s2 (°C.j)	960	980	824
b0 (feuille.°C <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup> )	-0.25	-0.24	-0.42
b1 (feuille.°C-1.j-1)	0.003	0.004	0.005
b2 (feuille.°C-1.j-1)	0.015	0.013	0.012
b3 (feuille.°C-1.j-1)	0.008	0.008	0.01
RMSD	1.78	1.22	1.22

le meilleur ajustement avec les données observées, pour les 3 variétés et qui a donc été retenu pour les simulations sur toute l'année (Fig. II-13).

Le phyllochrone secondaire est considéré égal au plastochrone dans cette deuxième partie de la phase végétative, ainsi qu'il a été montré plus haut et l'ajustement des données simulées pour une année avec les données observées peut-être jugé sur la Fig. II-13.

#### 4.3 Effet de la densité sur les rythmes de développement

Les modélisations du plastochrone et du phyllochrone présentées au paragraphes précédents ont été réalisées à partir de données recueillies dans des parcelles démarrées à une densité de 6,7 pl.m<sup>-2</sup>. Puisqu'il a été montré que la densité modifie le plastochrone et le phyllochrone pendant la montaison il est possible de prendre en compte cet effet pour l'estimation de la surface foliaire mise en place. Pour le phyllochrone, les résultats de trois essais semés les 11 et 26 juin 2002 à Samanko et le 26 juin 2001 à Bougouni (11°25'N, 7°30'W) ont été utilisés parce qu'il est nécessaire que la phase végétative se soit prolongé suffisamment longtemps pour obtenir une estimation sûre du phyllochrone. En juillet et en août la durée de la montaison est en effet réduite à 2 semaines alors que les observations sont hebdomadaires, donnant ainsi seulement 3 points d'observation. Les plastochrones n'ont été mesurés que dans l'expérience du 11 juin 2002 à Samanko. Les phyllochrones et plastochrones pendant la montaison calculés pour les 3 variétés à Samanko ont été reportés en fonction de la densité de semis (Fig. II-14-a,b et c). Entre le début et la fin du mois de juin le phyllochrone secondaire a des valeurs très différentes pour CSM 335. Cette variation de la valeur du phyllochrone secondaire et le fait qu'il est initialement estimé pour une densité de 6,7 pl.m<sup>-2</sup> amène donc à employer une méthode relative. Par ailleurs la relation entre la densité et le phyllochrone n'apparaît pas linéaire, mais éventuellement logarithmique. La relation entre le Log de la densité au démarrage et le rapport du phyllochrone à chaque densité sur le phyllochrone à 6,7 pl.m<sup>-2</sup> apparaît effectivement linéaire en particulier pour CSM 335 (Fig. II-14-d et e).

On estime donc le plastochrone et le phyllochrone pendant la montaison ( $m$ ) à partir des valeurs estimées à la densité 6,7 pl.m<sup>-2</sup> modifiées par l'effet de la densité :

$$\begin{aligned} \text{plasto}_m &= \text{plasto} * (\text{dens\_plb0} + \text{dens\_plb1} * \text{Log}(\text{plm}^2)) \\ \text{phyllo}_m &= \text{phyllo} * (\text{dens\_phb0} + \text{dens\_phb1} * \text{Log}(\text{plm}^2)) \end{aligned} \quad \text{Eq. II-8}$$

avec  $\text{plm}^2$  : la densité de plants au démarrage,  $\text{dens\_plb0}$ ,  $\text{dens\_plb1}$ ,  $\text{dens\_phb0}$  et  $\text{dens\_phb1}$  : coefficients des relations linéaires.

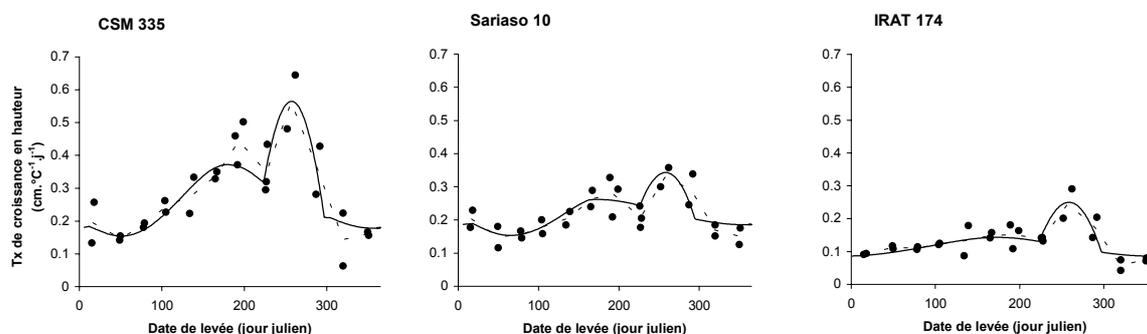
En raison de la variabilité des observations, les valeurs des coefficients ont été estimées en commun pour les 3 variétés à l'aide de l'ensemble des données disponibles :  
 $\text{dens\_plb0} = 0,35$  ;  $\text{dens\_plb1} = 0,335$  ;  $\text{dens\_phb0} = 0,669$  et  $\text{dens\_phb1} = 0,174$

#### 4.4 La sénescence des feuilles

La relation mise en évidence entre le nombre de feuilles apparues ou ligulées et le nombre de feuilles sénescentes permet une estimation du nombre de feuilles sénescentes à partir des valeurs de phyllochrone jusqu'à l'apparition de la feuille-drapeau (Fig. II-5, tableaux II-3 et II-4). Il est cependant nécessaire de poursuivre cette estimation jusqu'à la maturité du grain

**Tableau II,13** : Paramètres des modèles d'estimation du taux de croissance en hauteur pendant la montaison après optimisation et estimations de l'ajustement des données estimées par rapport aux données observées (coefficient de détermination  $r^2$  et RMSD)

Modèle	Variété	TXm (cm.°C-1.j-1)	PPz (cm.°C-1.j-1.h-1)	dPPE (s.j-1)	dPPz (cm.°C-1.s-1)	dPPf (s.j-1)	dPPw (cm.°C-1.s-1)	dSRe (s.j-1)	dSRz (cm.°C-1.s-1)	dSSe (s.j-1)	dSSz (cm.°C-1.s-1)	$r^2$
<b>Taux de croissance en hauteur</b>												
<b>Modèle PP +dSR + dSS</b>												
	CSM 335	-1,141	0,131					-15,08	-0,0016	27,1	0,021	0,78
	Sariso 10	-0,434	0,051					-8,44	-0,0013	28,9	0,01	0,63
	IRAT 174	-0,379	0,038					48,26	-	28,9	0,009	0,71
<b>Modèle PP + dPP croissant + dPP décroissant</b>												
	CSM 335	-1,449	0,134	18,08	-0,003	-35	-0,021					0,65
	Sariso 10	-0,434	0,051	18,08	-0,003	-41,2	0,032					0,54
	IRAT 174	-0,436	0,042	-35,95	0,0002	-31,2	-0,007					0,51



**Fig. II,16** : Prédiction (—) de la valeur du taux de croissance en hauteur pendant la montaison en fonction de la date de levée à l'aide du modèle PP + dSR + dSS. La simulation a été réalisée pour chaque jour de l'année 2001 en utilisant la base météorologique correspondante. Les valeurs observées pendant les 2 ans sont représentées (●) et la ligne pointillée relie les moyennes mensuelles pour les valeurs initiales dont les dates de détermination étaient proches d'une année à l'autre.

avec une bonne précision dont dépendra l'estimation de la décroissance du LAI. Les courbes de relation entre le temps thermique et la sénescence des feuilles montrent qu'après la deuxième inflexion la pente a été stable et par conséquent que la pente moyenne établie par régression sur l'ensemble des données permettra l'estimation de la sénescence des feuilles pendant cette phase, du début de la montaison à la maturité du grain (Fig. II-15). Les paramètres de la régression tri-linéaire à 2 seuils ont été établis par optimisation et sont reportés au tableau II-12.

Dans le modèle, la sénescence des feuilles sera donc estimée à partir de la relation avec le nombre de feuilles apparues jusqu'à IP. A partir de cette date, la relation moyenne avec le temps thermique sera utilisée.

#### 4.5 Le taux de croissance en hauteur

Deux relations concernant la hauteur de la tige (ou plus exactement sa longueur) ont été mises en évidence : d'une part entre les hauteurs de tige et de plante et le nombre de feuilles déjà apparues jusqu'à IP (Fig II-9 et tableau II-7) et d'autre part le taux de croissance en hauteur de la tige pendant la montaison dépend des conditions d'éclairement au moment de la levée (Fig. II-11). Puisque la hauteur de la tige reste négligeable jusqu'au début de la montaison, inférieure à 2 cm, et qu'une estimation du taux de croissance en hauteur permet de poursuivre l'estimation jusqu'à la hauteur finale de la tige, cette deuxième méthode a été retenue pour estimer la hauteur de la tige.

Les mêmes modèles que pour le plastochrone et le phyllochrone ont été testés pour donner une estimation du taux de croissance en hauteur pendant la montaison en fonction des conditions d'éclairement au moment du début de cette montaison.

Les résultats de l'optimisation des modèles les mieux ajustés,  $PP + dSR + dSS$  et  $PP + dPP_{croissant} + dPP_{décroissant}$ , montrent un meilleur ajustement du modèle avec  $dSR$  et  $dSS$  (Tableau II-13). Ce modèle est donc celui qui a été retenu pour la simulation du taux de croissance en hauteur en fonction de la date de semis, pour chaque jour de l'année (Fig. II-16). Les modèles de combinaison linéaire appuient donc l'hypothèse du rôle de l'évolution des heures de lever et du coucher du soleil au moment de la levée sur le taux de croissance en hauteur de la tige, de préférence à celui de la seule évolution quotidienne de la durée du jour.

Enfin, la hauteur de la plante, jusqu'au cornet, peut-être estimée à partir de la relation établie au tableau II-7. C'est cette estimation qui a été retenue jusqu'au début de la montaison. Mais à partir de cette date la distance entre le sommet de la tige (l'apex) et le cornet à la hauteur duquel est estimé la hauteur de la plante, devient stable (données non montrées). Dans le modèle cette distance est donc estimée au début de la montaison et conservée ensuite, jusqu'à l'apparition de la feuille-drapeau.

## 5 Conclusions

Les résultats qui ont été présentés dans ce chapitre sur les rythmes du développement et de la croissance des sorghos photopériodiques rappellent que la réaction photopériodique n'implique pas simplement la date de l'IP au travers du déclenchement de l'état floral du bourgeon apical mais qu'au contraire elle affecte significativement l'ensemble des mécanismes de développement et de croissance.

Il a été montré que la vitesse du développement foliaire, de la croissance des feuilles à l'intérieur des gaines et de la croissance des entre-nœuds sont variables en fonction de la date de semis et que leurs variations sont corrélées avec les conditions d'éclairement régnant au moment de la levée. Le modèle combinant une réponse proportionnelle à la photopériode et un effet additionnel du taux de changement quotidien de la durée du jour lorsqu'il dépasse un seuil soit positif, soit négatif a donné le meilleur ajustement avec les variations observées pour le plastochrone. Mais le modèle combinant une réponse proportionnelle à la photopériode et des effets additionnels du taux de changement des heures de lever et de coucher du soleil lorsqu'ils dépassent en seuil a donné le meilleur ajustement avec les données recueillies sur la variation du taux de croissance en hauteur. Le taux de croissance en hauteur est structurellement lié à ceux du plastochrone et du phyllochrone. La croissance est un phénomène macroscopique de grande amplitude facile à mesurer et il est possible que sa mesure soit entachée d'une erreur relative moindre que celles du phyllochrone et à fortiori du plastochrone. L'évolution du taux de croissance en hauteur, qui apparaît liée à dSR et dSS, serait alors la meilleure observation de l'effet des conditions environnementales au moment de la levée.

Par ailleurs dPP résulte de la combinaison des 2 facteurs, dSR et dSS, dont l'évolution au cours de l'année est dissymétrique. Il est possible que dPP, dont la mesure directe comme variation de PP est difficile à concevoir, soit pour la détermination du plastochrone la variable qui fait la synthèse entre dSS et dSR pour lesquelles sont aujourd'hui connus les mécanismes physiologiques de perception des signaux « lever du soleil » et « coucher du soleil ». Le décalage de phase entre la combinaison des facteurs dSR et dSS et dPP est faible ; il est donc aussi possible que des erreurs de mesure sur les variables entraînent une erreur sur le choix de la combinaison à privilégier.

La montaison spontanée, en l'absence de IP, est apparue comme un mécanisme clé de la réaction photopériodique des sorghos puisqu'elle est associée à un ralentissement très fort des rythmes de développement et de croissance. C'est une adaptation capitale à l'allongement du cycle végétatif qui permet à la plante de conserver des dimensions raisonnables.

L'ensemble de ces considérations ne relève pas d'un simple exercice académique sur des dates de semis qui ne seront jamais pratiquées : elles montrent au contraire à quel point un semis du mois de juin est différent d'un semis du mois de juillet. Ainsi que Curtis (1968b) l'avait déjà remarqué, le franchissement du solstice d'été, le 21 juin, modifie brutalement la durée de la phase végétative, mais aussi les rythmes initiaux de développement et de croissance et leur évolution au cours du cycle végétatif. Cette date constitue une charnière capitale pour les variétés photopériodiques.

Ces expériences ont confirmé, après celles de nombreux auteurs, qu'une fois déterminés, les taux de développement et de croissance restent stables pendant la suite du cycle végétal. Cela implique par conséquent l'existence de mécanismes chronologiques basés sur le temps thermique particulièrement stables. Ces mécanismes ne sont pas assimilables à l'horloge circadienne qui est thermo-compensée et dont le rythme réglé par l'alternance des jours et des nuits, varie au cours des saisons.

Ces observations sur les rythmes de développement et de croissance rejoignent celles qui ont été reportées dans le chapitre 1 sur la corrélation entre la durée de la phase photo-induite (PIP) et la combinaison de PP et dPP. L'une des hypothèses actuelles concernant le mécanisme de déclenchement de IP, dite de coïncidence interne, postule la co-existence de 2 rythmes cellulaires dont la mise en phase produirait cette IP. L'horloge circadienne interne

est le premier candidat pour cette hypothèse. Le RLI apical montre plusieurs caractéristiques qui le désignent comme candidat potentiel pour le deuxième rythme :

- Il est fixe au cours du temps. Il est donc susceptible d'entrer en résonance à une date précise avec le rythme circadien qui varie chaque jour, en réponse à la variation de la photopériode. En revanche, il n'est pas compensé en fonction de la température, à l'image du rythme circadien. Il permettrait donc à la température de jouer un rôle dans cette interaction entre les 2 rythmes, qu'elle joue effectivement dans la réponse à la photopériode et qui n'était pas pris en compte dans l'hypothèse associant 2 mécanismes circadiens.
- Il est déterminé au début du cycle végétatif, lors de la levée et dans les jours qui suivent, en fonction des conditions d'éclairement, et varie donc au cours des saisons comme le fait la durée de la phase végétative.
- Il implique l'apex, l'organe dont la structure est affectée lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur.

Dans cette éventualité la date de l'initiation paniculaire et le plastochrone, qui répondent tous deux aux conditions de l'éclairement, seraient fonctionnellement liés, la date d'IP devenant une conséquence de la valeur du plastochrone.

A la fin de ce chapitre on dispose donc d'un modèle paramétré pour chacune des variétés permettant de simuler pour chaque date de semis, la date de IP, les vitesses d'émissions et de d'apparition des feuilles et le taux de croissance de la tige lorsque la montaison se déclenche. Les éléments variables en fonction de la photopériode sont donc maintenant décrits et le nombre de feuilles totales qui vont être produites est prédit.

Il reste à déterminer, dans le chapitre suivant, la surface de chacune des feuilles pour être en mesure de décrire le LAI des plantes et donc leur potentiel photosynthétique.

## Chapitre 3 La surface foliaire

### 1 Introduction

Les feuilles constituent la principale surface d'interception de la radiation lumineuse utilisée dans les chloroplastes pour la synthèse de la matière carbonée. Le déploiement et la durée de vie de la surface foliaire verte déterminent la fraction de la radiation incidente qui est captée par la culture. Cette activité est essentiellement assurée par le limbe des feuilles, qui assurent aussi la majeure part de la transpiration et de la respiration. Au moment de la floraison les enveloppes des grains jouent cependant un rôle complémentaire de l'activité d'assimilation chez le maïs ou le blé (Lizaso et al., 2003). Par conséquent la surface de limbes foliaires développées exerce un rôle capital sur la croissance des plantes et sa simulation précise est un élément-clé des modèles de simulation de la croissance des plantes. Cette surface dépend simultanément du nombre de tiges portées par la plante et de la surface de feuilles développée par chaque tige. Ces deux composantes du rendement seront examinées tour à tour.

#### 1.1 Le tallage

La capacité d'une culture au tallage est un facteur de stabilité du rendement puisqu'il permet de compenser une faible densité de levée accidentelle. Ainsi chez le blé Darwinkel (1978) a montré qu'une variation de la densité de 1 à 160 n'avait entraîné qu'une variation de rendement de 1 à 3. Les sorghos de race guinea sont connus pour leur aptitude au tallage au contraire de ceux des races caudatum ou kafir généralement monocaulés (Curtis, 1967; Downes, 1968).

Lafarge et al. (2002) ont synthétisé les connaissances sur le sujet et conduit une étude sur le tallage d'un sorgho fourrager cultivé à 4 densités de 2 à 16 plants.m<sup>-2</sup>. Ils ont montré que l'émergence de la première talle intervenait après que 4,2 feuilles étaient complètement déployées (ou ligulées), que l'émergence des talles suivant se produisait au même rythme que celui de l'apparition des ligules foliaires et que le tallage s'arrêtait lorsque l'indice foliaire atteignait 0,64. Cet effet de l'indice foliaire s'explique probablement par la sensibilité des talles du sorgho à la présence de plantes voisines via la variation de la qualité de la lumière sous le couvert végétal (Casal et al., 1986; Gautier et al., 1999). En conséquence le tallage s'est arrêté plus précocement à haute densité et le nombre moyen de talles émis par chaque plante a varié de 5,5 à 2,5 en fonction inverse de la densité. Après cet arrêt de l'émergence, le nombre de talles fertiles a diminué au cours du temps, d'autant plus rapidement que la densité était élevée, à un taux lié au ratio entre les augmentations de LAI réalisées et potentielles entre deux mesures.

Le tallage des variétés utilisées dans cette étude et ses variations en fonction des conditions de culture et de milieu ont donc été mesurées avec précision afin de disposer de données quantitatives sur cette composante du rendement pour en estimer l'importance

stratégique pour la culture du sorgho et de pouvoir la prendre en compte lors de l'élaboration du modèle.

Cependant la question de l'utilité pratique de la capacité de tallage des sorghos de race guinea a été posée en regard des pratiques paysannes traditionnelles de la région. Les céréales sarclées, mil ou sorgho, sont en effet semées le plus rapidement possible après la première pluie et sur la plus grande surface possible, dans des poquets distants entre eux de 0,5 à 1 m dont la densité s'établit donc entre 10 et 50 000 par hectare. Une pincée de grains est enfouie dans chaque poquet. En raison de la carence de main d'œuvre dans les exploitations, le désherbage des céréales est généralement tardif parce que la priorité est accordée aux légumineuses, arachide ou niébé, qui sont plus sensibles à la concurrence des mauvaises herbes. Il est souvent effectué un mois après le semis, alors que le champ ressemble à une prairie native atteignant la hauteur du genou. Le démariage, bien que conseillé de longue date par les Sociétés de Développement, semble rarement pratiqué. Ces conditions de forte concurrence pendant la levée, avec les nombreuses plantes du poquet et les adventices, sont évidemment défavorables au tallage. Son évolution a été mesurée dans un essai en station reproduisant les conditions paysannes décrites afin de trancher cette question de l'utilité pratique du tallage.

## 1.2 La prédiction de la surface foliaire

### 1.2.1 Modèles empiriques

Différents types d'approche ont été utilisés pour prédire la surface foliaire verte. Une première approche utilisait une fonction de Gompertz ou une logistique pour décrire l'augmentation de la surface foliaire totale développée. Ainsi, le modèle CERES-Sorghum de la version DSSAT 5.0 utilise toujours une fonction de Gompertz :

$$PLAN = A * e^{(b * e^{(-K * CUMPH)})} \quad \text{Eq. III-1}$$

avec PLAN : Surface cumulée de la tige principale (cm<sup>2</sup>), A : Surface foliaire maximale (cm<sup>2</sup>), b et K : constantes et CUMPH : Nombre de feuilles apparues. Dans CERES-Sorghum, A=6000, b = -10,34, -K = - 0,13 - 0.003 \* G1, avec G1 : coefficient de taille des feuilles caractéristique du cultivar.

Dans CERES-Sorghum, la surface sénescente (SENLA) est calculée comme une fonction du temps thermique (SUMDTT) :

$$\text{au stade 3} \quad SENLA = (1+200 * (SUMDTT/P3)^2) \quad \text{Eq. III-2}$$

$$\text{au stades 4 et 5} \quad SENLA = PLAN * (0,07 + GCS + GGG) \quad \text{Eq. III-3}$$

$$\text{avec GCS} = 0,33 \text{ et } GGG = (SUMDTT-P1-100-P3)/(P4+P5) \quad \text{Eq. III-4}$$

P1, P3, P4 et P5 sont des coefficients génétiques du cultivar.

Ces deux fonctions, PLAN et SENLA, sont affectées par des fonctions de stress qui les modifient le cas échéant.

Soontornchainacksaeng (1995) et Jegu (1994) ont montré que cette relation PLAN, calibrée sur des sorghos nains du sud des USA, ne permettait pas de simuler correctement la surface foliaire de variétés de sorgho sucriers utilisés dans le bassin méditerranéen. Cette remarque s'applique aussi pour les sorghos d'Afrique de l'Ouest puisque la surface foliaire développée par la tige principale dépasse largement 6000 cm<sup>2</sup> en raison du grand nombre de

feuilles produites. Ainsi la variété Short Kaura cultivée au Nigéria a produit 40 feuilles et une surface foliaire proche de 8000 cm<sup>2</sup> (Goldsworthy, 1970b).

### 1.2.2 Modèles mécanistes

D'autres approches, citées par Lizaso et al. (2003) ont utilisé des fonctions polynomiales ou discontinues pour décrire l'évolution de la surface foliaire verte, égale à la surface développée moins celle déjà morte, au cours de l'ensemble du cycle de culture. AUSIM-Maize et CERES-Maize utilise des fonctions discontinues. L'école de Wageningen a développé un modèle de prédiction de la surface foliaire à partir de la biomasse affectée aux feuilles en utilisant le concept de surface foliaire spécifique (SLA). Enfin des approches plus mécanistes tendent à décrire la mise en place de la surface foliaire, feuille par feuille.

Dans ce dernier cas il faut savoir décrire **1)** la cinétique d'apparition des feuilles, **2)** la surface finale de chaque feuille, **3)** la contribution des feuilles en cours de croissance à la surface foliaire. Ce dernier type d'approche permet d'une part de simuler plus précisément l'effet des stress qui peuvent ne jouer que sur quelques étages foliaires lorsqu'ils sont temporaires et d'autre part de simuler la croissance de plantes dont le nombre total de feuilles peut-être très variables. Ce qui est bien le cas des variétés photopériodiques.

La cinétique de l'apparition des feuilles, a fait l'objet du chapitre 2.

La surface individuelle des feuilles augmente de la feuille 1 jusqu'à la feuille la plus grande puis décroît. La courbe en cloche (Eq. III-5) a été l'équation la plus largement utilisée pour modéliser le profil vertical de surface des limbes foliaires (Dwyer et Stewart, 1986; Carberry et al., 1993; Fournier et Andrieu, 1998; Elings, 2000; van Oosterom et al., 2001) :

$$Y = Y_0 * e^{(a*(X-X_0)^2 + b*(X-X_0)^3)} \quad \text{Eq. III-5}$$

avec Y : surface (cm<sup>2</sup>) de la feuille de rang X, Y<sub>0</sub> : Surface de la plus grande feuille, X<sub>0</sub> : position de la plus grande feuille et a et b : coefficients.

Keating et Wafula (1992) ont proposé des équations additionnelles afin de pouvoir utiliser cette courbe pour toutes les variétés de maïs produisant un nombre total de feuilles différent (TLNO) en raison soit de leur génétique soit de la variation de l'environnement :

$$Y_0 = -235 + 62 * TLNO \quad \text{Eq. III-6}$$

$$X_0 = 2,42 + 0,574 * TLNO \quad \text{Eq. III-7}$$

$$A = -0,0183 + 0,0146 / (1 - 0,0966 * TLNO) \quad \text{Eq. III-8}$$

$$B = -0,0004 + 0,00037 / (1 - 0,0883 * TLNO) \quad \text{Eq. III-9}$$

Cependant dans AUSIM-Maize, le profil vertical est décrit par les fonctions discontinues suivantes (Birch et al., 1998) :

$$\text{Feuilles 1-4} \quad Y = 9,8 * X \quad \text{Eq. III-10}$$

$$\text{Feuilles 5-12} \quad Y = 5,43 * X^2 \quad \text{Eq. III-11}$$

$$\text{Feuilles 13 à TLNO-3} \quad Y = 546,6 \quad \text{Eq. III-12}$$

$$\text{Les 3 dernières feuilles} \quad Y = 520 / (X + 5 - TLNO)^{0,5} \quad \text{Eq. III-13}$$

On note que dans cette formalisation, les feuilles de rang supérieur à 12 ont atteint une surface potentielle maximale de 546,6 cm<sup>2</sup> qui n'est jamais dépassée, quel que soit le nombre de feuilles produites et que seule la surface des 3 dernières feuilles est décroissante.

L'estimation de la contribution des feuilles en cours de croissance à la surface foliaire totale peut être abordée de plusieurs manières. Chez le maïs, Muchow et al. (1990) ont montré que la surface de l'ensemble des feuilles en cours de croissance était équivalente à celle des 2 feuilles situées au-dessus de la dernière feuille totalement déployée. Chez le sorgho, Muchow et Carberry (1990) ont proposé après optimisation de compter 1,6 feuilles en plus que la dernière feuille totalement déployée pour prendre en compte cette surface en cours de croissance. Une autre méthode consiste à mesurer la vitesse d'élongation des limbes pour en déduire le gain quotidien de surface foliaire émise par les feuilles en cours de croissance (Jegu, 1994; Soontornchainacksaeng, 1995; Ben Haj Salah, 1996; Medeiros, 1997; Fournier et Andrieu, 1998; Lafarge, 1998). Enfin Lizaso et al. (2003) ont proposé chez le maïs une fonction logistique pour simuler la surface de chaque feuille en cours de croissance :

$$LA_i = \frac{Ae_i}{1 + e^{-ke_i(t-te_i)}} \quad \text{Eq. III-14}$$

avec  $Ae_i$  : surface finale de la  $i^{\text{ème}}$  feuille,  $te_i$  : temps thermique depuis émergence lorsque la  $i^{\text{ème}}$  feuille atteint 50% de sa taille et  $ke_i$  : paramètre de forme de la courbe et

$$\begin{cases} \text{si } i = 1-2 & te_i = 25 * i \\ \text{si } i > 2 & te_i = (i-2) * PHY + tt_2 + 2,197/ke_i \end{cases} \quad \text{Eq. III-15}$$

avec PHY : phyllochrone et  $tt_2$  : temps thermique à l'émergence de la 2<sup>ème</sup> feuille et

$$ke_i = k_0 + k_x * e^{-(i-1)^2 / (2 * (LT/8,18))^2} \quad \text{Eq. III-16}$$

avec LT : nombre de feuilles totales

## 2 Matériel et méthodes d'expérimentation

### 2.1 Le tallage

Le tallage a été mesuré précisément dans la majorité des essais conduits entre 1999 et 2002, tant pendant la saison des pluies que dans les parcelles de semis mensuels. Chaque talle émergeant sur les 10 plantes spécialement repérées dans les parcelles d'essai était marquée avec le numéro de la feuille de la tige principale à l'aisselle de laquelle il apparaissait. Puis chaque feuille de chaque talle était repérée suivant son rang d'apparition. Dans quelques cas rares des talles secondaires, issus de talles primaires, ont été observés. Mais apparus tardivement, ils sont toujours morts rapidement après n'avoir produit que 2 ou 3 feuilles et ils ont donc été négligés. Chaque semaine étaient enregistrés sur chacune des 10 plantes, le nombre de talles présentes et sur chacune des talles, le nombre de feuilles apparues, ligulées et sénescents. Lors de la décroissance du nombre de talles, une talle était considérée comme morte et disparue lorsqu'elle ne produisait plus de nouvelles feuilles et que la dernière feuille apparue dans le cornet commençait à se flétrir. En conditions tropicales ces deux événements interviennent en effet presque simultanément.

Les essais de semis mensuels et d'effets de la densité ont été décrits aux chapitres 1 et 2 respectivement. Un deuxième type d'essai conduit pendant les saisons des pluies 2000 et 2001 avait pour objectif la mesure des effets de la date de semis et comportait donc les 3 variétés semées à Samanko le 5 juillet et 11 août 2000, puis le 8 juin, 2 juillet et 8 août 2001. La densité était de 67 000 plants/ha (0,75 x 0,20 m). Le dispositif était un split-plot à 3

**Tableau III-1** : Les 6 traitements de l'essai de suivi du tallage de CSM 335, Samanko 2002

Traitement	Démariage Pratique	Date	Date de désherbage
1	1pl/poquet	15 JAL	15 JAL
2	1pl/poquet et talles supprimés	15 JAL	15 JAL
3	3pl/poquet	15 JAL	15 JAL
4	non	-	15 JAL
5	3pl/poquet	15 JAL	30 JAL
6	non	-	30 JAL

répétitions avec la date de semis en sous-blocs. Les parcelles élémentaires étaient constituées de 15 puis 12 lignes de 5 m. La conduite des essais et les mesures effectuées étaient identiques à celles décrites pour l'essai de densités dans le chapitre 2.

Un essai spécifiquement destiné à la mesure du tallage de la variété guinea CSM 335 en fonction des conditions de culture a été semé à Samanko, le 11 juin 2002. Il comportait 6 traitements de démariage à différentes densités combiné à un désherbage plus ou moins précoce, à 15 ou 30 JAL (Tableau III,1). Le semis a été effectué en poquets distants de 0,75 x 0,20 m (67 000 poquets.ha<sup>-1</sup>) dans lesquels était enfouie une pincée de grains, selon la méthode traditionnelle. Le dispositif était un bloc de Fisher à 3 répétitions. Les parcelles élémentaires comportaient 6 lignes de 5 m. Des placettes de 50 plants ont été repérées dans chaque parcelle après le démariage et le nombre de tiges dans chacune d'elle ainsi que la hauteur moyenne étaient enregistrés chaque semaine jusqu'à la maturité. La récolte a été effectuée sur les 2 lignes centrales. Les conditions de culture de 2002 ont été identiques à celles de 2001, décrites au chapitre 2, à l'exception de l'application de chaux qui n'a pas été reconduite.

## 2.2 *La surface des feuilles*

Un échantillon de 10 plantes consécutives du même rang en 2000 et de 5 plantes en 2001, était prélevé chaque quinzaine dans chaque parcelle de l'essai variété x dates de semis (3 variétés x 2 ou 3 dates de semis). Le rang des feuilles de chaque tige de chacune des plantes prélevées avait été repéré régulièrement au cours de la croissance. Pour chaque parcelle les dimensions des feuilles vertes et totalement déployées au moment du prélèvement étaient enregistrées avec leur rang sur la tige : longueur, largeur maximale et surface mesurée à l'aide d'un area meter (LI-COR 3100). Ces mesures ont permis de vérifier la relation allométrique entre le produit longueur x largeur et la surface du limbe. Puis les 10 ou 5 feuilles de même rang prélevées sur les tiges principales étaient groupées dans un sachet et mises à sécher afin de déterminer leur poids sec puis leur surface massique.

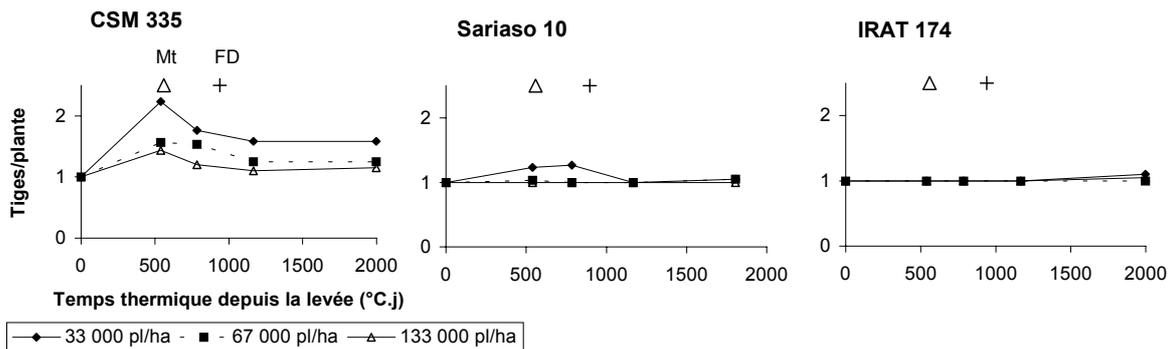
D'autre part, à partir de 2001, des mesures non-destructives de longueur et largeur maximale ont été réalisées directement au champ, à mesure de la croissance des plantes. Ces mesures étaient effectuées sur les 10 plantes consécutives marquées pour le suivi phénologique dans l'essai variété x densité et dans l'essai de suivi mensuel décrit au chapitre 1.

## 3 **Résultats expérimentaux et discussions**

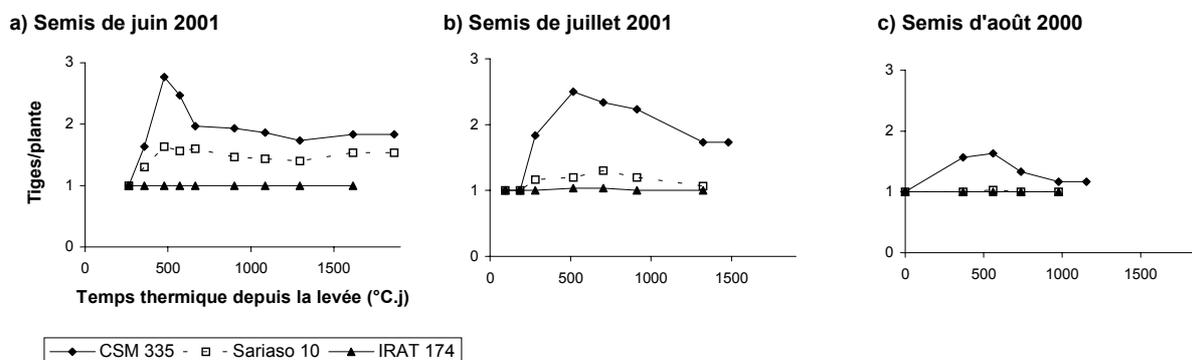
### 3.1 *La dynamique du tallage*

La première talle apparaît après l'apparition dans le cornet de la 5 ou 6<sup>ème</sup> feuille, ce qui correspond bien à la ligulation de la 4<sup>ème</sup> feuille ainsi qu'observé par Lafarge et al. (2002). Il n'a jamais été observé de talle de rang 1 qui aurait été produite à l'aisselle de la feuille cotylédonaire et l'apparition d'une talle de rang 2 n'a été observée que chez CSM 335 où elle a été peu fréquente. Généralement la première talle a donc été de rang 3. Lors des semis de juillet, des talles ont pu être produites jusqu'à la montaison (Fig. III-1).

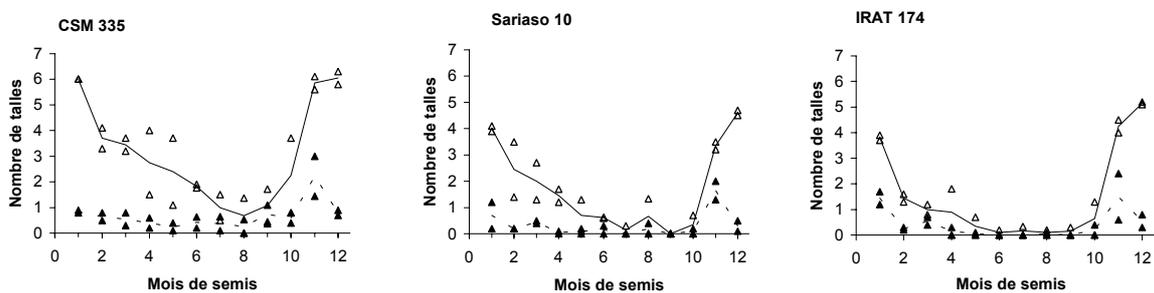
En 2001 un épisode de tallage tardif, après la montaison et issus de nœuds de rang supérieur à 7, a été observé pour le semis du mois d'août chez CSM 335 et Sarioso 10. Les



**Fig. III,1 :** Evolution du tallage en fonction de la densité lors du semis du 5 juillet 2000. Les dates de montaison (Mt) et d'apparition de la feuille-drapeau (FD) sont indiquées.



**Fig. III,2 :** Evolution du tallage en fonction de la date de semis pendant la saison des pluies.



**Fig. III,3 :** Nombre moyen de talles produites (△) et restantes après la montaison (▲) en fonction du mois de semis. Les moyennes mensuelles sont reliées par des lignes continues ou pointillées.

fleurs avaient été détruites par les cécidomyies et aucun grain ne pouvait donc être produit. Ce phénomène s'apparente à la sortie de tiges axillaires émises tout le long de la tige observée régulièrement chez CSM 335 après la maturité du grain.

### 3.2 *L'effet de la densité de culture*

Le nombre de talles produites a été fonction de la variété et de la densité de semis (Fig. III-1). Ainsi pour le semis de juillet 2000 une moyenne de 1,23 talles a été produite par les plantes de CSM 335 à la densité de 33 000 pl.ha<sup>-1</sup> contre 0,57 à 67 000 pl.ha<sup>-1</sup> et 0,43 à 133 000 pl.ha<sup>-1</sup>. Les résultats, non montrés, ont été voisins en 2001. Sarioso 10 n'a produit que 0,27 talles à la faible densité et aucune aux densités supérieures et IRAT 174 n'a pas produit de talle pour cette date de semis.

Le tallage ne s'est pas poursuivi après le début de la montaison, sans qu'il soit possible de préciser exactement à quelle date il s'est achevé, et une partie des talles a disparu pendant la montaison. Lors de cette disparition, l'apparition de nouvelles feuilles dans le cornet de la talle ne se produit plus et très rapidement la dernière feuille apparue commence à se flétrir. C'est à ce moment que la talle est considérée comme disparue. Les feuilles du cornet vont ensuite rapidement mourir par suite du pourrissement de la zone apicale et toute la tige de la talle va être détruite par les micro-organismes tandis que les feuilles se dessèchent.

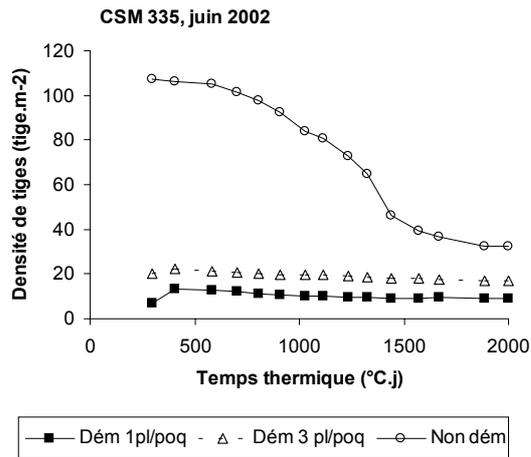
### 3.3 *L'effet de la date de semis*

Le nombre de talles produites est dépendant de la date de semis. Ainsi les plants de CSM 335 semés à 67 000 pl.ha<sup>-1</sup> ont produit en moyenne 1,77 talles en juin, 1,5 en juillet et 0,63 en août (Fig. III-2). Plus généralement au cours de l'expérience de semis mensuels conduite à 67 000 pl.ha<sup>-1</sup> les trois variétés ont montré leur capacité à produire un nombre moyen de talles atteignant 6 pour CSM 335 et 5 pour les 2 autres variétés lors des semis effectués entre novembre et février (Fig. III-3). Le nombre de talles produit montre de larges variations inter-annuelles mais a été minimal pour les semis du mois d'août chez CSM 335 et les semis effectués de juin à octobre pour les 2 autres variétés. Pour toutes les dates de semis et pour les 3 variétés, le nombre de talles restant à la fin de la montaison a toujours été faible, égal en moyenne pour les semis d'avril à août à 0,34, 0,1 et 0 pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174, respectivement. Cette stabilité de la densité finale laisse penser que le nombre final de talles a été régulé au cours de la montaison en réponse à la densité de semis, invariante dans cette expérience.

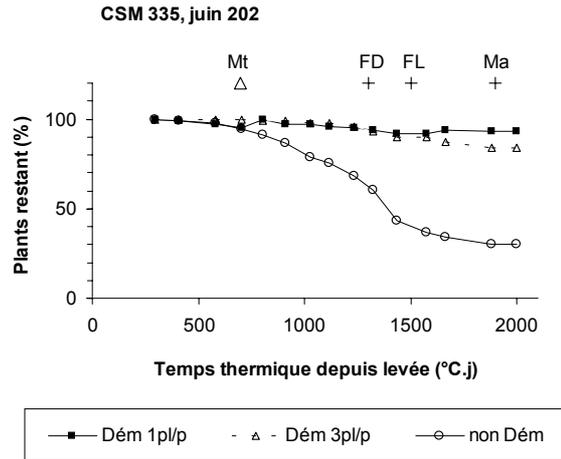
### 3.4 *Le rôle pratique du tallage en conditions paysannes*

Les résultats précédents ont montré que même chez le guinea traditionnel CSM 335 la production de talles est réduite pendant la saison des pluies, qu'elle décroît rapidement avec la densité de culture et qu'une part importante des talles émises disparaît pendant la montaison dès que la densité de culture augmente.

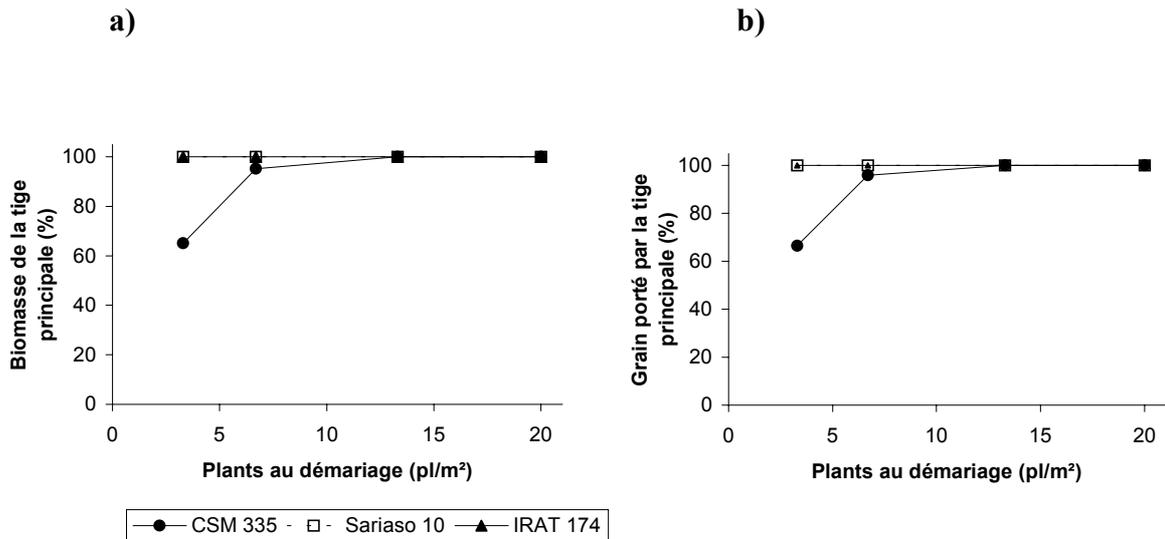
L'essai conduit en 2002 montre qu'un nombre moyen de 16 plants a levé dans chaque poquet semé de manière traditionnelle, conduisant à une densité de 107 plant.m<sup>-2</sup> lorsqu'il n'a pas été effectué de démariage (Fig. III-4). A une telle densité il n'y a pas eu de production de talle comme le montre l'absence de tige nouvelle dans les placettes, à l'inverse des parcelles démariées à la densité de 6,7 plant.m<sup>-2</sup> et dans une moindre mesure à la densité de



**Fig. III,4 :** Evolution de la densité de tiges en fonction de la densité de plantes au démarrage.



**Fig. III,5 :** Evolution de la densité relative de plantes en fonction de la densité de plantes au démarrage. Les dates des événements phénologiques (Mt, FD, FL et Ma) sont indiquées.



**Fig. III,6 :** Parts relatives de a) la biomasse et b) du grain produits par les tiges principales en fonction de la densité de plantes au démarrage.

20 plant.m<sup>-2</sup>. En revanche une forte régulation de la densité s'est exercée dans ces parcelles à très haute densité par la disparition de 70% des plantes au cours de la montaison et jusqu'à maturité (Fig. III-5). Le phénomène se déroule donc sur une période plus longue que celui de la régulation du nombre de talles. Les tiges qui débutent la montaison avec un peu de retard souffrent immédiatement de l'ombrage des plantes grandies avant elles. Victimes d'une intense compétition elles accumulent un décalage en hauteur sans cesse croissant et s'étiolent peu à peu probablement par insuffisance trophique après avoir cependant atteint une hauteur au moins égale à 2 m, bien supérieure à celle atteinte par les talles au moment de leur disparition. Le phénomène se poursuit tout au long de la montaison gagnant de nouvelles tiges dès lors qu'elles prennent un peu de retard sur la cohorte et les conduisant lentement à la mort. Il s'est aussi produit avec une moindre intensité à la densité de 20 plants.ha<sup>-1</sup> puisque 10% des plants ont disparus entre l'apparition de la feuille-drapeau et la maturité.

La date du désherbage a très peu modifié ces résultats, probablement en raison du faible enherbement des parcelles de l'essai, comparé à celui des parcelles paysannes environnantes.

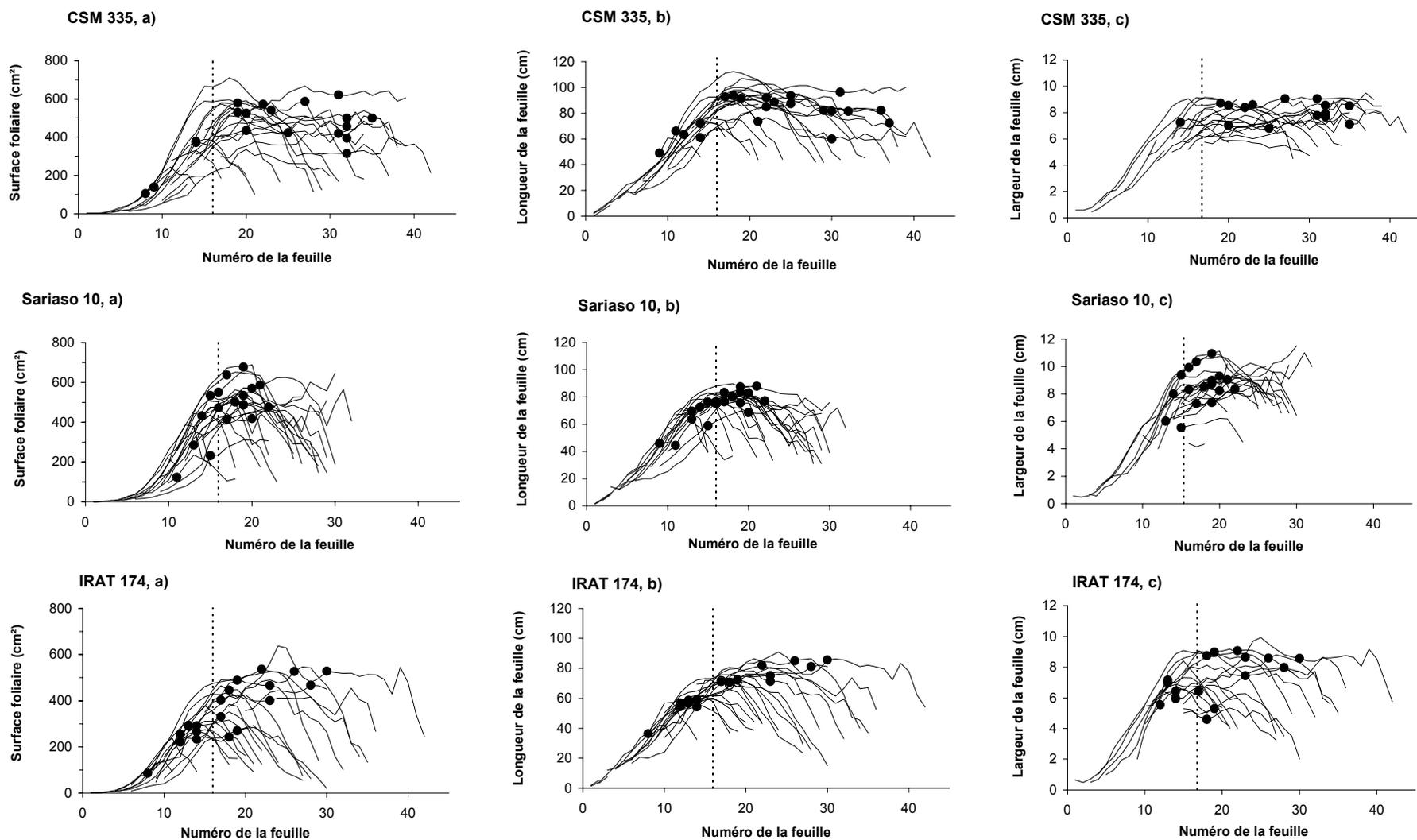
### 3.5 La biomasse des talles

La part de la biomasse et de la récolte en grain portée par les talles au moment de la récolte a été mesurée dans un essai conduit à Samanko en 2002 à 4 densités : 3,3, 6,7, 13,3 et 20 plants.m<sup>-2</sup> (Fig. III-6). Pour Sariaso 10 et IRAT 174 la biomasse des talles à la récolte a été nulle quel que soit la densité. Pour CSM 335 en revanche, les productions de biomasse et de grain des talles ont été égales à 40% du total à la densité de 3,3 plants.m<sup>-2</sup>, indiquant un indice de récolte identique pour les tiges principales et les talles. La part des talles est tombée à 5% à la densité de 6,7 plants.m<sup>-2</sup> et a été nulle aux densités supérieures. Ces proportions sont en accord avec celles publiées par Gerik et Neely (1987) qui avaient par ailleurs observé une forte variation inter-annuelle. La proportion de grain porté par les talles avait varié entre 12 et 50% à 2,5 plants.m<sup>-2</sup>, entre 5 et 15% à 7,4 plants.m<sup>-2</sup>, entre 0 et 5% à 12,4 plants.m<sup>-2</sup> et avait été nulle aux densités supérieures.

### 3.6 Les profils de surface du limbe foliaire en fonction du rang

En raison de la très large variation du nombre de feuilles totales produites en réponse à la date de semis, allant de 11 à 42 pour CSM 335 et IRAT 174, les profils foliaires ont montré une variabilité de forme très supérieure à celle généralement observée dans ce type d'étude (Fig. III-7-a). Lorsque le nombre de feuilles est resté inférieur à 25, les profils ont montré une forme en cloche conforme à celle généralement décrite. Mais au-delà de cette valeur un plateau a été observé : la surface foliaire a été limitée par une valeur maximale, dépendante de la variété. Le même type de profils avait déjà été tracé par Goldsworthy (1970b) sur des variétés de sorgho nigériennes, mais interprété alors au moyen d'une courbe en cloche.

Dans ce cas de figure la surface des feuilles de premiers rangs a augmenté rapidement jusqu'à la valeur maximale atteinte par les feuilles de rang 17 à 19. Les feuilles de rang suivant ont alors eu une surface plus ou moins constante, égale à la surface maximale ou décroissant légèrement de feuille en feuille. Puisque beaucoup de feuilles ont été produites, la montaison spontanée a débuté au moment de l'apparition de la 16<sup>ème</sup> feuille. La surface maximale est donc atteinte par une feuille qui apparaît 1 à 3 phyllochrones après le début de la montaison. Enfin les dernières feuilles produites ont été de plus en plus courtes, comme lorsque le nombre total de feuilles est moindre. Les pentes de décroissance des profils de surface ont été sensiblement parallèles.



**Fig. III-7 :** Profils des surfaces (a), longueurs (b) et largeur (c) du limbe foliaire en fonction du rang de la feuille pour 22 dates de semis chez les 3 variétés étudiées. Sur chaque profil la feuille apparue dans le cornet au moment de IP a été repérée par un cercle plein (●) . La 16<sup>ème</sup> feuille dont l'apparition est synchronisée du début de la montaison spontanée, est signalée par une ligne pointillée verticale.

La dernière feuille apparue au moment de IP a été repérée sur les profils par un cercle plein. Il est ainsi constaté que la réduction de surface des dernières feuilles ne concerne que les feuilles qui apparaissent après l'IP. La feuille en train d'apparaître au moment de IP et généralement une ou deux feuilles suivantes ne sont pas atteintes par cette réduction de la surface. La surface des feuilles-drapeaux a été relativement stable, voisine de 200 cm<sup>2</sup>.

### **3.7 Les profils de longueur du limbe foliaire en fonction du rang**

Les profils de longueur du limbe sont apparus beaucoup plus homogènes en réponse à la date de semis que les profils de surface (Fig. III-7-b). A l'exception de quelques courbes montrant un profil général inférieur aux autres et correspondantes aux longueurs des feuilles des plantes semées entre les mois de novembre et janvier, l'ensemble des profils apparaît très groupé. La longueur des feuilles dépend donc essentiellement de leur rang sur la tige. La date de semis a cependant une certaine influence, déjà montrée pour les semis de novembre à janvier, mais aussi par le fait que les profils de longueur des semis de juin et juillet sont au dessus des autres chez CSM 335.

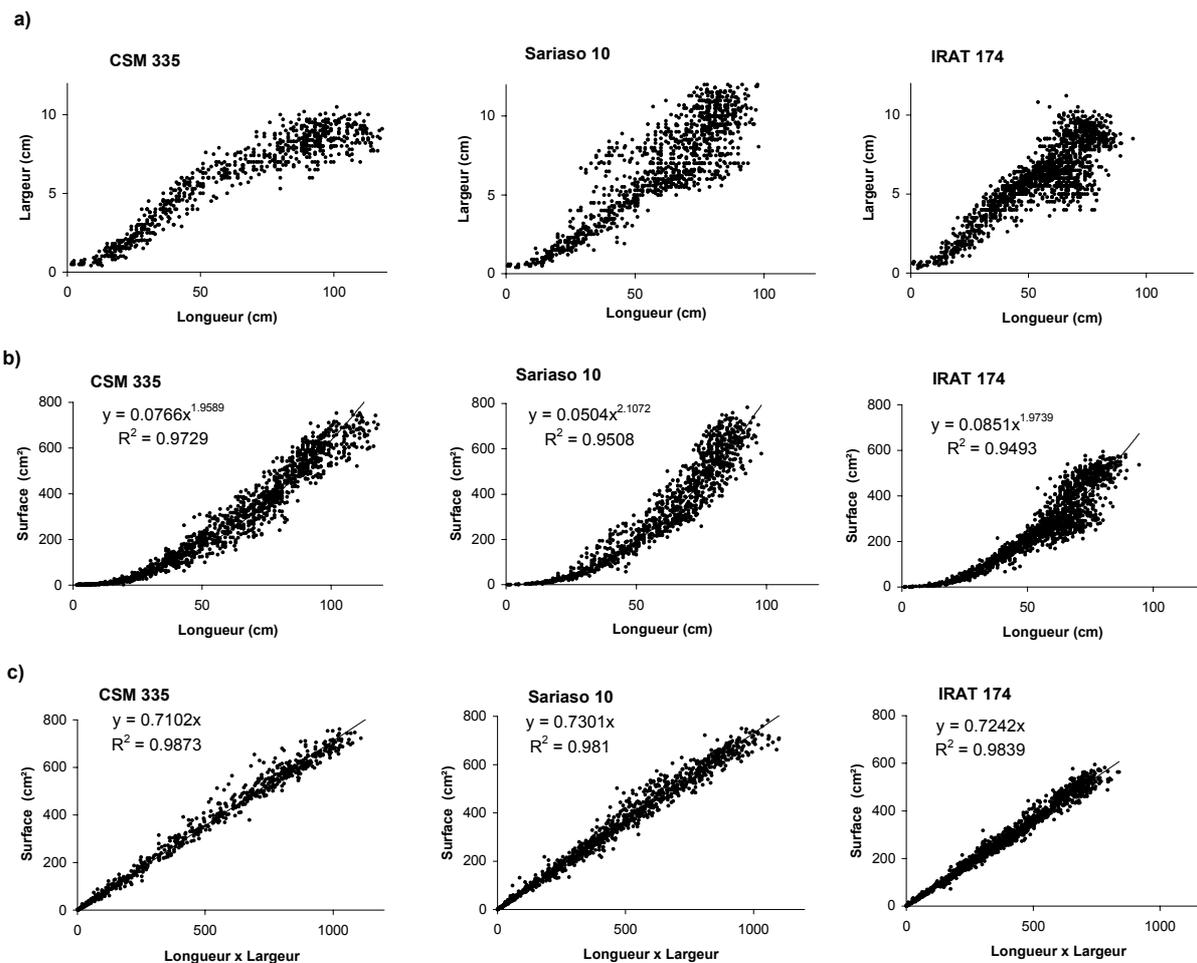
Comme pour les surfaces, la réduction de longueur des feuilles n'a concerné que des feuilles apparues après IP. La longueur des feuilles des premiers rangs a augmenté rapidement jusqu'au rang 18-19 pour rester ensuite stable chez IRAT 174 ou décroître lentement chez CSM 335 et Sarioso 10. Ces profils de longueur de forme homogène apparaissent aisément descriptible par des fonctions simples du rang de la feuille, communes à toutes les dates de semis jusqu'à la phase de réduction de la longueur après IP.

### **3.8 Les profils de largeur du limbe foliaire en fonction du rang**

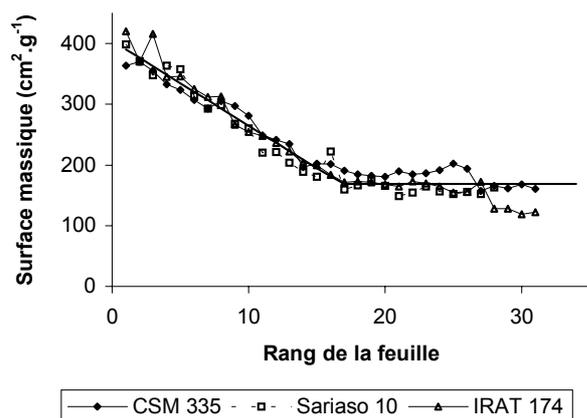
Les profils de largeur foliaire apparaissent plus variables que les profils de longueur (Fig. III-7-c). En pratique deux populations de courbes peuvent être distinguées, particulièrement chez Sarioso 10 : la population supérieure, qui atteint rapidement la largeur maximale, constituée des dates de semis entre juin et août et la population inférieure constituée des dates de semis entre novembre et mai. Les plantes semées en septembre et octobre produisent trop peu de feuilles pour entrer dans cette classification. Deux différences climatiques majeures différencient les conditions de croissance de chacun de groupes : les températures maximales et surtout l'hygrométrie de l'air. Entre juin et septembre l'hygrométrie de l'air est très élevée et l'amplitude thermique tamponnée, tandis que l'atmosphère est de plus en plus sèche entre novembre et mai. La croissance en largeur des feuilles de sorgho serait donc sensible à ces variables climatiques, plus que la croissance en longueur. L'effet de la sécheresse de sur la croissance du limbe a été clairement montré sur le maïs, le sorgho (Ben Haj Salah, 1996; Lafarge, 1998). Tivet (2000) a montré sur le riz des différences variétales pour la sensibilité à l'hygrométrie de l'air. Sur les 3 variétés utilisées la sécheresse provoquait la réduction de la longueur, la réduction de la longueur et de la largeur ou n'avait pas d'effet sur la taille du limbe.

### **3.9 Les relations allométriques du limbe foliaire**

La longueur maximale du limbe foliaire a été supérieure chez CSM 335 (115 cm), intermédiaire chez Sarioso 10, variété demi-naine (98 cm) et réduite chez IRAT 174, variété naine (90 cm) (Fig. III-8-a). En revanche la largeur maximale du limbe a été atteinte par la



**Fig III-8 :** Relations entre les dimensions mesurées du limbe foliaire des trois variétés : **a)** entre la longueur et la largeur, **b)** entre la longueur et la surface et **c)** entre le produit longueur x largeur et la surface.



**Fig. III-9 :** Surface massique moyenne des trois variétés, calculée à partir des mesures effectuées en juillet et août 2000 et juin 2001.

variété Sarioso 10 (12 cm) contre 11 cm pour IRAT 174 et 10 cm pour CSM 335. Pour les feuilles de petite taille, il existe une relation univoque assez stable entre la longueur et la largeur des feuilles mais cette relation est perdue pour les feuilles de taille supérieure, en particulier chez Sarioso 10 et IRAT 174 qui ont une longueur maximale de feuille inférieure à celle de CSM 335.

Pour cette raison la relation entre la surface et une puissance de la longueur du limbe est apparue trop variable pour être utilisable dans la pratique, en dépit de coefficients de corrélation relativement élevés (Fig. III-8-b). Cette relation proposée par Jegu (1994) aurait permis de faire l'économie des mesures de largeur maximale.

En revanche la relation linéaire entre la surface et le produit longueur x largeur du limbe a été remarquablement stable pour les 3 variétés (Fig. III-8-c). De plus cette relation apparaît indépendante de la variété pour les trois variétés testées ici, confirmant les résultats précédemment établis sur sorgho (Maas 1987, Vaksman non publié). Cela signifie que malgré l'aspect trapu des feuilles de IRAT 174 comparé à celui plus élancé des feuilles de CSM 335, les relations morphométriques sont identiques.

L'ensemble des données disponibles pour les 3 variétés a donc été regroupé pour calculer une valeur moyenne du coefficient  $k = 0.7224$  ( $r^2 = 0.984$ ) utilisable pour l'ensemble des variétés. A partir de 2002, ce coefficient a été utilisé pour estimer la surface des feuilles à l'aide de mesures non-destructives de la longueur et de la largeur réalisées au champ au cours de la croissance de plantes repérées, permettant ainsi la réalisation de profils foliaires individuels.

### 3.10 La surface massique

Les courbes de surface massique moyenne de chaque feuille de chacune des 3 variétés calculées à partir des 3 séries de mesures réalisées en 2000 et 2001, montrent une grande similitude de résultats entre les variétés (Fig. III-9). Ces résultats, établis rang par rang sur des feuilles jeunes peu de temps après l'apparition de leur ligule, mettent en évidence des relations linéaires simples entre le rang de la feuille et sa surface massique. De la première feuille à la feuille de surface maximale (17<sup>ème</sup> feuille) la surface massique décroît selon une relation linéaire, puis elle devient invariante pour les feuilles de rang supérieur, dont la surface est sensiblement égale à la surface maximale.

Les coefficients de ces relations linéaires ont été calculés par optimisation sur l'ensemble des moyennes des 3 variétés de l'équation :

$$SLA(i) = b_0 + b_1 * \min(i - fs_1) \quad \text{Eq. III-17}$$

Avec  $SLA(i)$  : (Specific Leaf Area), surface massique de la feuille de rang  $i$ ,  
 $b_0$  et  $b_1$  : coefficients et  $fs_1$  : rang seuil entre les 2 relations de pente  $b_1$  et 0.

Après optimisation on obtient donc la relation (RMSD = 23) :

$$SLA(i) = 404 - 13,97 * \min(i ; 16,85) \quad \text{Eq. III-18}$$

## 4 La modélisation de la surface foliaire verte

### 4.1 La modélisation de la surface du limbe

La mise en évidence d'un plateau dans les profils de surface de feuilles lorsque le nombre de feuilles produites a dépassé 25 a interdit l'utilisation du modèle habituel de courbes en cloche. Il a donc été nécessaire de recourir à des fonctions discontinues, à l'instar de celles du modèle AUSIM (Birch et al., 1998). Et puisque les formes des profils de longueur et de largeur maximale des limbes sont apparues moins variables que celles des profils de surface et que la relation entre la surface et le produit de la longueur par la largeur est très stable, il a été choisi de modéliser séparément la longueur et la largeur des feuilles.

#### 4.1.1 La modélisation de la longueur du limbe

##### 4.1.1.1 Avant IP

Avant IP, la forme de la relation entre le rang de la feuille et sa longueur est apparue relativement indépendante de la date de semis, en dehors des semis effectués de novembre à janvier (Fig. III-10-a). Un modèle constitué de fonctions discontinues a été construit, avec un premier segment curvilinéaire puis des segments linéaires. Pour CSM 335 le modèle comporte 2 segments, tandis qu'il est apparu nécessaire d'ajouter un troisième segment pour prendre en compte une phase intermédiaire chez Sarioso 10 et IRAT 174. Chez ces dernières variétés le plateau a été supposé de pente nulle :

CSM 335 :

$$\text{Long}(i) = b_{11} * (\min(i, fs_{11}))^a + b_{21} * \max(0, i - fs_{11}) \quad \text{Eq. III-19}$$

Sarioso 10 et IRAT 174 :

$$\text{Long}(i) = b_{11} * (\min(i, fs_{11}))^a + b_{21} * \min(fs_{21} - fs_{11}, \max(0, i - fs_{11})) \quad \text{Eq. III-20}$$

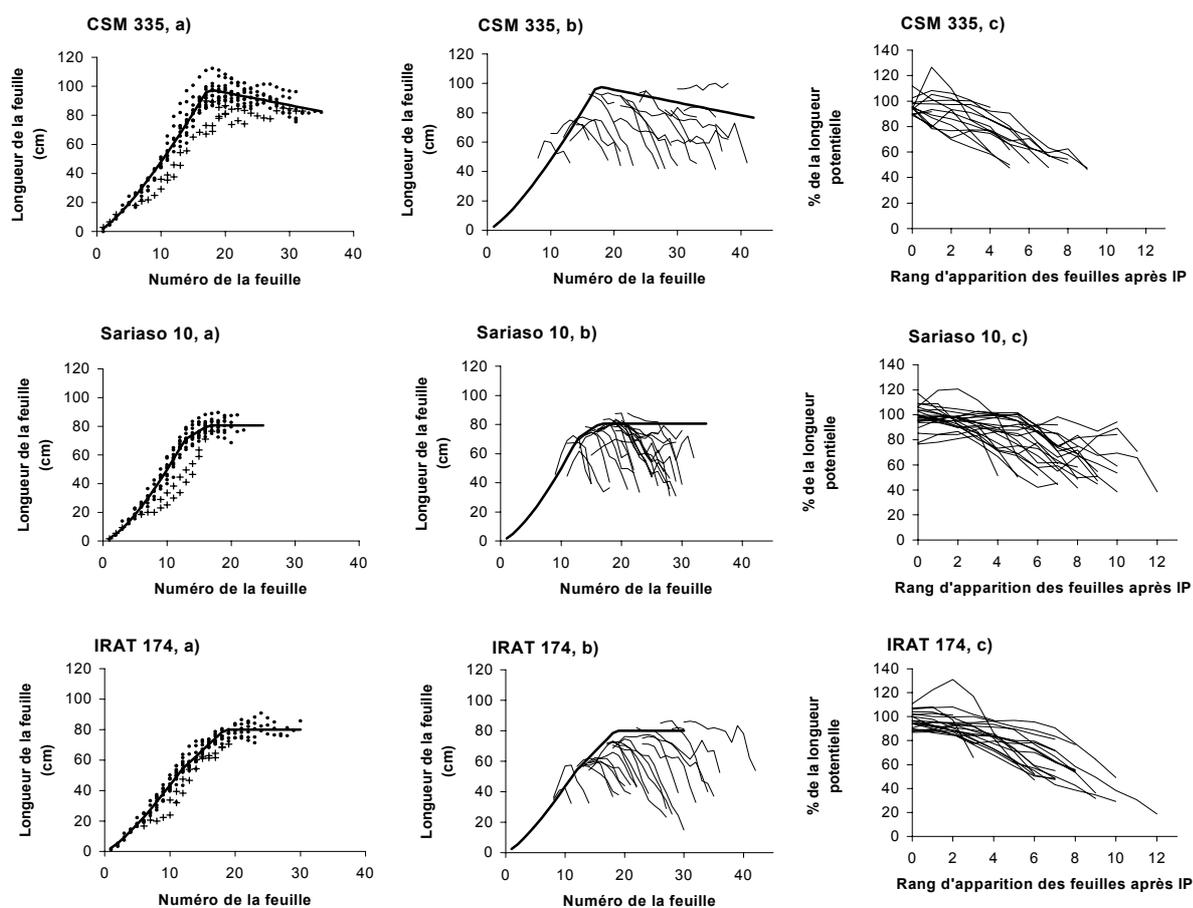
avec Long(i) : longueur de la feuille i (cm),  $b_{11}$ ,  $b_{21}$  : coefficients de pente (cm), a : puissance et  $fs_1$  et  $fs_2$  : seuils de changement de segment

Les paramètres des modèles ont été estimés par optimisation à l'aide la macro Microsoft Excel/Solver et reportés au tableau III,2.

##### 4.1.1.2 Après IP

Peu après IP la longueur des dernières feuilles apparues décroît rapidement après l'émission de 1 ou 2 feuilles supplémentaires dont la longueur reste proche de la longueur potentielle prédite par le modèle calibré pour les données avant IP (Fig. III-10-b). Pendant ce délai de réponse la longueur des feuilles peut donc continuer à augmenter lorsque IP est intervenue précocement.

Le nombre de feuilles en croissance à l'intérieur des gaines des feuilles précédentes varie de 5 lorsque IP intervient rapidement à 8-9 lorsque IP intervient après la production de 22 feuilles. Au-delà de 22 feuilles ce nombre reste stable, compris entre 8 et 9. La feuille apparue au moment de IP atteint la longueur potentielle, tandis que les suivantes peuvent avoir une longueur réduite, en fonction de la date de semis. Le potentiel de longueur des feuilles serait donc affecté après IP, d'autant plus fortement qu'une part plus importante de leur développement s'est déroulée après cette date. En effet les feuilles apparues peu après IP avaient commencé leur développement bien avant cet événement tandis que celles qui



**Fig. III-10** : Les étapes de la modélisation de la longueur du limbe pour les trois variétés : **a)** avant IP, relation entre le rang de la feuille et la longueur du limbe, **b)** tracé des profils de longueur du limbe après IP (La relation avant IP est estimée à l'aide du modèle issue des données de a)) et **c)** relation entre le rang d'apparition des feuilles après IP et leur longueur relative par rapport à leur longueur potentielle prédite par le modèle établi en a).

**Tableau III-2** : Coefficients des équation III-19 et III-20 estimés par optimisation

	CSM 335	Sarioso 10	IRAT 174
$b_{11}$	2,36	1,81	2,28
$a$	1,31	1,44	1,28
$f_{s_{11}}$	17,3	12,7	11,8
$b_{21}$	-0,87	2,72	3,98
$f_{s_{21}}$	-	16,4	18,4

apparaissent les dernières sur la tige n'étaient alors que des ébauches de taille millimétrique entourant l'apex. Puisque IP déclenche le développement de la panicule, donc une phase de multiplication cellulaire dans un nouvel organe apical, il est possible qu'une concurrence s'établisse entre cette nouvelle zone de multiplication et celles des limbes foliaires situées immédiatement à proximité. Le ralentissement de la vitesse de multiplication cellulaire dans les méristèmes des limbes foliaires entraînerait une diminution de leur longueur potentielle proportionnelle au temps de développement sous cette contrainte.

La réduction relative de la longueur de la feuille par rapport au potentiel de longueur qu'elle aurait eu en l'absence d'IP, estimé par le modèle calibré sur les données de longueur avant IP, a été calculée (Fig. III-10-c). Malgré les variations individuelles cette figure montre que la réduction de surface des feuilles concerne déjà la feuille apparue immédiatement après IP lorsqu'il n'y avait que 5 feuilles en croissance dans les gaines, tandis qu'une ou deux feuilles apparues après IP ont conservé la longueur potentielle lorsqu'il restait plus de 5 feuilles à émettre. En pratique, il paraît possible de schématiser les différentes courbes en énonçant que seule la longueur des cinq dernières feuilles apparues sur la tige est sensiblement affectée par la réduction de longueur post-IP, les feuilles apparues auparavant développant une longueur égale au potentiel. D'autre part les profils de décroissance de la longueur d'une feuille à la suivante apparaissent généralement linéaires et quasi-parallèles entre eux et la longueur de la dernière feuille est voisine de la moitié de sa longueur potentielle.

La longueur des feuilles après IP a donc été modélisée à partir de ces observations à l'aide d'une relation linéaire construite sur la longueur relative des cinq dernières feuilles de la tige à par rapport à la longueur potentielle  $Long(i)$ , prédite par la relation établie pour les données avant IP, en supposant que la dernière feuille a une longueur égale à la moitié de la longueur potentielle qu'elle aurait atteinte en l'absence d'IP.

$$\begin{aligned} \text{Si } i \leq \text{NFT} - 5 & \quad Long(i) = Long(i) & \quad \text{Eq. III-21} \\ \text{Si } \text{NFT} - 5 \leq i \leq \text{NFT} & \quad Long(i) = Long(i) * [1 - (i - (\text{NFT} - 5)) * 0.5 / 5] \end{aligned}$$

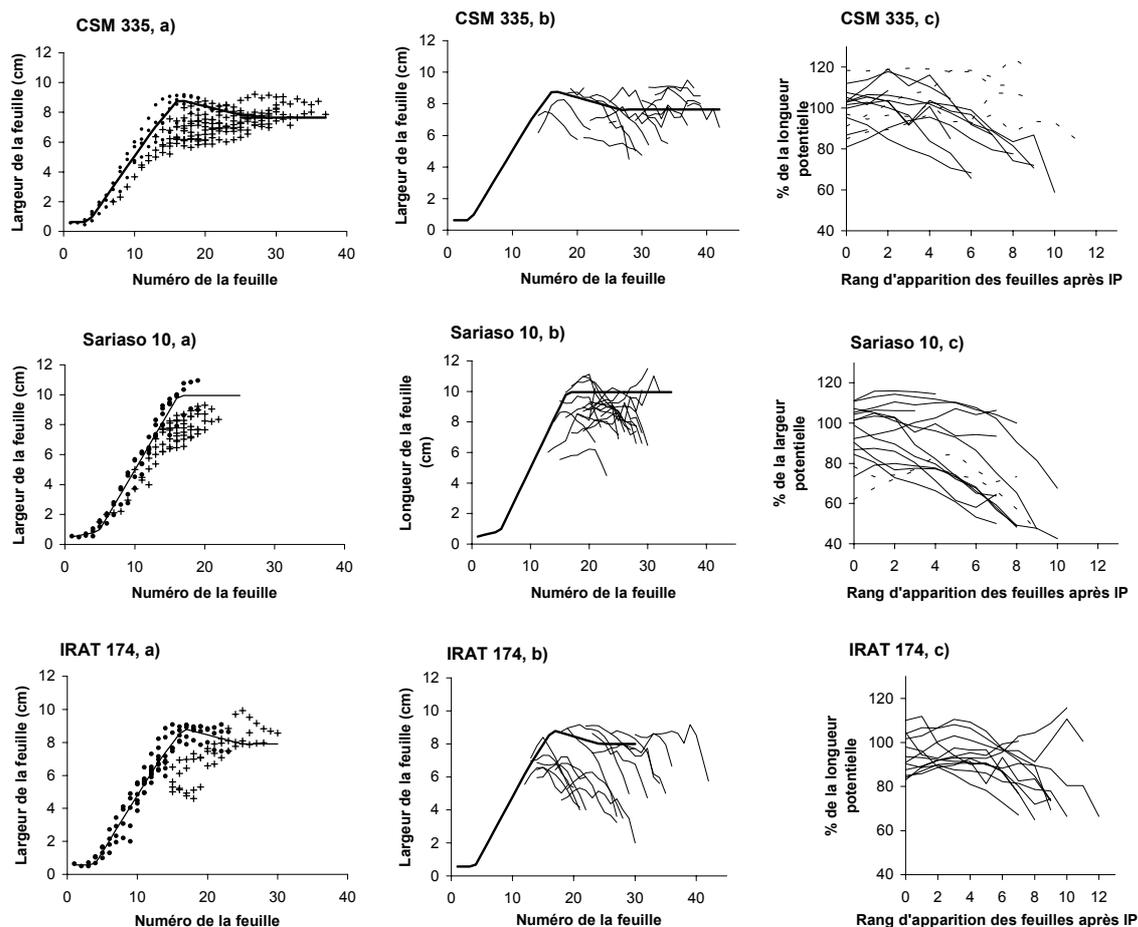
avec NFT = nombre de feuilles totales produites

#### 4.1.2 La modélisation de la largeur du limbe

##### 4.1.2.1 Avant IP

Comme pour la longueur, un modèle constitué de fonctions discontinues a été construit. Cette fois toutes les relations ont été linéaires, mais en revanche un seuil supplémentaire a été ajouté pour tenir compte de la largeur quasi-identique des 3 premières feuilles apparues (Fig. III-11-a). Le modèle comporte 4 segments pour CSM 335 et IRAT 174 dont le dernier de pente nulle et seulement 3 segments pour Sarioso 10 qui n'atteint pas un nombre de feuilles totales produites aussi élevé que les 2 autres variétés.

$$\begin{aligned} \text{CMS 335, IRAT 174 :} & \quad \text{Eq. III-22} \\ \text{Larg}(i) = b_0 + b_{12} * \min(i, fs_{12}) + b_{22} * \min(fs_{22}, \max(0, i - fs_{12})) + b_{32} * \min(fs_{32} - fs_{22}, \max(0, i - fs_{22})) \end{aligned}$$



**Fig. III-11** : Les étapes de la modélisation de la largeur du limbe pour les trois variétés : **a)** avant IP, relation entre le rang de la feuille et la largeur du limbe, **b)** tracé des profils de largeur du limbe après IP et **c)** relation entre le rang d'apparition des feuilles après IP et leur largeur relative par rapport à leur largeur potentielle prédite par le modèle établi en a).

**Tableau III-3** : Coefficients des équation III-22 et III-23 estimés par optimisation

	CSM 335	Sarioso 10	IRAT 174
$b_0$	0,63	0,41	0,56
$b_{12}$	0	0,09	0
$f\hat{s}_{12}$	3,5	4,8	3,8
$b_{22}$	0,68	0,80	0,69
$f\hat{s}_{22}$	12,7	11,4	12,7
$b_{32}$	-0,12	0	-0,11
$f\hat{s}_{32}$	25	-	25

Sarioso 10 :

$$\text{Larg}(i) = b_0 + b_{12} * \min(i, fs_{12}) + b_{22} * \min(fs_{22}, \max(0, i - fs_{12})) + b_{32} * \max(0, i - fs_{22}) \quad \text{Eq. III-23}$$

avec  $\text{Larg}(i)$  : largeur maximale de la feuille  $i$  (cm),  $b_{12}$ ,  $b_{22}$ ,  $b_{32}$  : coefficients de pente (cm) et  $fs_{12}$ ,  $fs_{22}$ ,  $fs_{32}$  : seuils de changement de segment

Les paramètres des modèles ont été estimés par optimisation (Tableau III,3).

#### 4.1.2.2 Après IP

Comme pour la longueur, la largeur des dernières feuilles apparues décroît rapidement après l'IP, après l'émission de 1 ou 2 feuilles supplémentaires dont la largeur reste proche de la largeur potentielle prédite par le modèle calibré pour les données avant IP (Fig. III-11-b). Et comme pour la longueur, il paraît possible de schématiser les différentes courbes de largeur relative par rapport au potentiel en énonçant que seules les cinq dernières apparues sur la tige sont sensiblement affectées par la réduction de largeur post-IP, les feuilles apparues auparavant développant une largeur égale au potentiel (Fig. III-11-c). Mais dans le cas des largeurs la réduction relative est moindre puisque la largeur de la dernière feuille peut-être estimée à 75 % de la valeur potentielle chez CSM 335 et IRAT 174 et 60 % chez Sarioso 10.

La largeur des feuilles après IP a été modélisée à partir de ces observations à l'aide d'une relation linéaire construite sur la largeur relative des cinq dernières feuilles de la tige par rapport à la largeur potentielle  $\text{Larg}(i)$ , prédite par la relation établie pour les données avant IP.

$$\begin{aligned} \text{Si } i \leq \text{NFT} - 5 & \quad \text{Larg}(i) = \text{Larg}(i) & \quad \text{Eq. III-24} \\ \text{Si } \text{NFT} - 5 \leq i \leq \text{NFT} & \quad \text{Larg}(i) = \text{Larg}(i) * [1 - (i - (\text{NFT} - 5)) * \text{red} / 5] \end{aligned}$$

Avec  $\text{red} = (1 - 0,75)$  pour CSM 335 et IRAT 174 et  $\text{red} = (1 - 0,60)$  pour Sarioso 10.

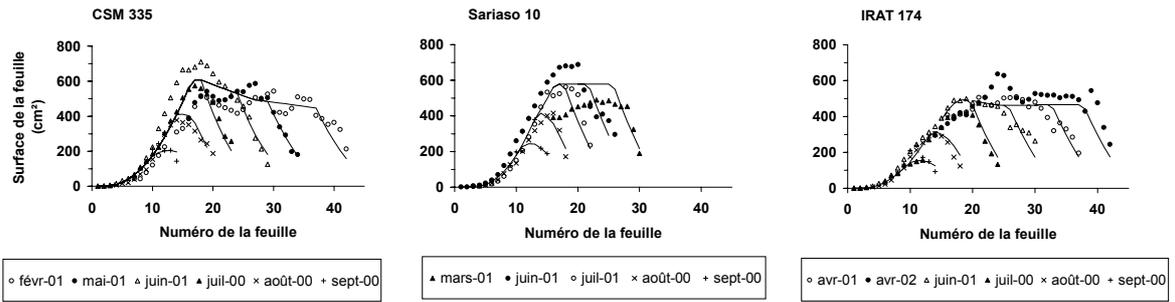
#### 4.1.3 La modélisation de la surface des limbes

La surface du limbe de la feuille  $i$  ( $\text{Surf}(i)$ ) est calculée à l'aide du produit :

$$\text{Surf}(i) = \text{Long}(i) * \text{Larg}(i) * 0,7224 \quad \text{Eq. III-25}$$

La comparaison entre les profils observés et estimés pour quelques dates de semis choisies pour couvrir la gamme des nombres de feuilles totales observées montre que le modèle est satisfaisant pour les dates de semis comprises entre juillet et septembre pour CSM 335 et Sarioso 10 et toutes les dates testées pour IRAT 174 (Fig. III-12). Le modèle ne prend en effet pas en compte les profils supérieurs observés en juin 2001 et les profils inférieurs pendant une partie de la courbe observée pour les semis de novembre à mars. Il serait probablement nécessaire d'adjoindre un effet de l'hygrométrie de l'air au moins sur la largeur des feuilles pour l'améliorer.

Dans l'état actuel le modèle permet cependant d'estimer correctement la surface des feuilles pour les semis de la saison pluviale, en dehors de ceux du mois de juin. Pour cette date de semis, la LAI risque donc d'être légèrement sous-estimée, au moins en 2001.



**Fig. III-12 :** Comparaison visuelle entre le modèle et quelques profils de surfaces foliaires observés, choisis afin de couvrir de 5 en 5 la gamme des nombres totaux de feuilles. Les dates de semis correspondant aux profils retenus sont indiquées.

## 4.2 La mise en place de la surface foliaire

La cinétique de développement des feuilles a été modélisée à la fin du chapitre 2 et leurs profils de surface individuelle dans les paragraphes précédents, de façon à prendre en compte les variations engendrées par l'effet date de semis.

L'étape suivante consiste maintenant à modéliser la mise en place de la surface foliaire en utilisant ces modèles partiels et les relations de coordination mises en évidence entre les différentes cinétiques de développement foliaire. La mise en évidence de ces relations de coordination va en effet permettre de simuler la mise en place progressive de la surface de chaque feuille sans qu'il soit nécessaire de connaître leur vitesse d'émission linéaire.

### 4.2.1 La durée de la croissance aérienne du limbe foliaire

Les cinétiques d'apparition de la pointe et de la ligule de la feuille, qui correspondent aux dates de début et de fin de l'expansion aérienne du limbe, ont été modélisées. En inversant les relations trouvées, ces dates peuvent être déterminées pour chaque feuille et, par différence, la durée de la croissance du limbe.

#### 4.2.1.1 La date d'apparition de la pointe de la feuille

En utilisant ici les coefficients calculés pour CSM 335, on avait la relation (Eq. II-1, Tableau II-3) :

$$\text{NBFA} = 1 + b1 * \min(\text{SomT}, \text{seuilT}) + b2 * \max(0, \text{SomT} - \text{seuilT})$$

Avec NBFA = 16,2 au seuilT

Qui s'inverse en :

$$\text{Tapp}(i) = 1/b1 * \min(16,2 - 1 ; i - 1) + 1/b2 * \max(0 ; i - 16,2)$$

avec Tapp(i) : temps thermique au moment de l'apparition de la feuille i

$$\text{ou } \text{Tapp}(i) = \text{phyllo1} * \min(16,2 - 1 ; i - 1) + \text{phyllo2} * \max(0 ; i - 16,2) \quad \text{Eq. III-26}$$

puisque 1/b1 et 1/b2 sont les inverses des phyllochrones.

#### 4.2.1.2 La date d'apparition de la ligule de la feuille

Pour CSM 335, la relation entre NBFA et NBFL est (Eq. II-5) :

$$\text{FL} = -0,8 + 0,83 * \min(16,2 ; \text{FA}) + 1,07 * \max(0 ; \text{FA} - 16,2)$$

Après inversion, cette relation permet de remplacer la variable i exprimant le NBFA dans Eq. III-26 par une fonction de NBFL. On obtient ainsi une expression Tapp(f(j)), avec j exprimant le NBFL, qui est la relation donnant la date d'apparition de la ligule de la feuille j.

On inverse l'Eq. II-5 par segment :

FA = (FL + 0,8) / 0,83 pendant la phase 1, puis FA = 16,2 + (FL - 12,5) / 1,07 après changement du rythme de développement.

D'où

$$Tlig(i) = phyllo1 * \min(16,2-1 ; (i+0,8)/0,83 - 1) + phyllo2 * \max(0; (i-12,5)/1,07) \quad \text{Eq. III-27}$$

avec Tlig(i) : temps thermique au moment de l'apparition de la ligule de la feuille i

#### 4.2.1.3 La durée de croissance aérienne du limbe de la feuille

$$Tcrois(i) = Tlig(i) - Tapp(i) \quad \text{Eq. III-28}$$

avec Tcrois(i) = temps thermique entre l'apparition de la pointe et de la ligule de la feuille i

#### 4.2.2 La mise en place progressive de la surface foliaire

On sait à présent prédire pour chaque feuille la surface finale du limbe (Eq. III-25) et la durée d'expansion (Eq. III-28). Le taux d'expansion de cette surface sera supposé uniforme, ce qui une approximation en raison de la forme en losange de la feuille qui devrait être globalement compensée par l'addition des erreurs, positives et négatives, ainsi commises d'une feuille à l'autre sur l'ensemble des feuilles en croissance.

La surface déjà développée de chaque feuille Sdev(i) est calculée à chaque pas de temps, par addition de la surface apparue pendant le pas de temps et complétée jusqu'au niveau de la surface finale surf(i) au dernier pas de temps.

$$\begin{aligned} \text{Si } (NBFA < i) & \quad Sdev(i) = 0 & \quad \text{Eq. III-29} \\ \text{Si } (NBFL < i \leq NBFA) & \quad Sdev(i) = Sdev(i) + Tj * Surf(i)/Tcrois(i) \\ \text{Si } (NBFL \geq i) & \quad Sdev(i) = Surf(i) \end{aligned}$$

avec Tj : le temps thermique accumulé pendant le pas de temps considéré, la journée.

Enfin, la surface foliaire totale (surftot) développée par la tige depuis la levée est calculée par sommation de toutes des surfaces individuelles :

$$Surftot = \sum(Sdev(i)) \quad \text{Eq. III-30}$$

### 4.3 La sénescence des feuilles

Le calcul de la surface foliaire disparue par sénescence est réalisé grâce aux relations établies au chapitre 2 entre d'une part le nombre de feuilles sénescentes (FS) et le nombre de feuilles apparues (FA) (Eq. II-6) et d'autre le nombre de feuilles apparues et le temps thermique depuis la levée. Les relations concernant la sénescence des feuilles ont été établies à partir de données comptant pour morte les feuilles dont plus de la moitié de la surface était sénescente. La surface morte est calculée en supposant que les feuilles meurent de façon strictement sérielle : la feuille n commence à mourir quand NBFS\_dec = n - 0,5 et est totalement morte quand NBFS\_dec = n + 0,5, avec NBFS = ent(NBFS\_dec). C'est une nouvelle approximation puisque la sénescence de chaque feuille dure plus longtemps, mais elle devrait être compensée en grande partie par l'addition des erreurs, positives et négatives, ainsi commises d'une feuille à l'autre. On calcule donc la surface totale sénescente par sommation de la surface des feuilles déjà disparues, en supposant pour la feuille en cours de

sénescence une homotétie entre la fraction mathématique de feuille calculée sénescente et la fraction de sa surface morte :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Si } (\text{frac}(\text{NBFS\_dec}) \leq 0,5), \\ \text{Surfsen} = \sum_{i=1}^{\text{NBFS}-1} \text{Surf}(i) + (0,5 + \text{frac}(\text{NBFS\_dec})) * \text{Surf}(\text{NBFS}) \\ \text{Si } (\text{frac}(\text{NBFS\_dec}) > 0,5) \\ \text{Surfsen} = \sum_{i=1}^{\text{NBFS}} \text{Surf}(i) + (\text{frac}(\text{NBFS\_dec} + 1) - 0,5) * \text{Surf}(\text{NBFS} + 1) \end{array} \right. \quad \text{Eq. III-31}$$

#### 4.4 La surface foliaire verte et l'indice foliaire

La surface foliaire verte, Surfver, est la différence entre la surface totale de feuilles émises par la tige et la surface se feuilles déjà mortes. L'indice foliaire, LAI pour Leaf area index, est égal au rapport de la surface foliaire verte sur la surface occupée au sol par la plante, calculée comme le produit entre les distances inter et intra-rang en cm.

$$\begin{aligned} \text{Surfver} &= \text{Surftot} - \text{Surfsen} \\ \text{LAI} &= \text{Surfver} / \text{surface au sol} \end{aligned}$$

## 5 Conclusions

### 5.1 L'absence de tallage dans les champs paysans

Les trois variétés de sorgho utilisées dans cette étude ont montré leur capacité à produire quelques talles lors des semis de la saison fraîche, entre novembre et février. Mais cette capacité diminue beaucoup pour les semis de la saison pluviale, entre mai et août et ne s'exprime plus et de manière réduite que chez la variété guinea, CMS 335. Si elle est cultivée à faible densité, autour de 3,3 plant.m<sup>-2</sup> cette variété conserve en moyenne entre de 0,5 à 1 talle par plante qui produise 40% du grain récolté. Mais au-dessus d'une densité de semis de 7 plants.m<sup>-2</sup>, aucune talle ne survit jusqu'à la récolte.

Ainsi qu'il a été montré, les pratiques culturales associées à la culture de ces variétés en Afrique de l'Ouest induisent une très forte densité de semis, au moins localement, et interdisent l'expression du tallage. Toutes les tiges présentes dans les champs paysans sont donc des tiges principales. En raison de la faible quantité de semence nécessaire pour cette céréale (10 kg.ha<sup>-1</sup> pour un semis de 500.000 grains.ha<sup>-1</sup>) il n'y a guère de pression économique en faveur d'une réduction de la densité de semis.

Il semble donc raisonnable de conclure que le tallage peut être négligé aujourd'hui dans la modélisation de la croissance des sorghos de la région et qu'il n'est probablement pas une voie à privilégier vers la recherche de la stabilité du rendement dans cette zone.

D'autre part, 95% de la biomasse est portée par les tiges principales dès que la densité de démarrage atteint 6,7 pl.m<sup>-2</sup> (Fig. III-12). Ce résultat autorise donc l'utilisation des données

de croissance massive recueillies dans des parcelles conduites à cette densité pour la calibration d'un modèle ne prenant pas en compte le tallage.

## **5.2 Prédiction de la surface foliaire développée**

La modélisation de la surface individuelle des feuilles en fonction de leur rang a été réalisée dans ce chapitre. Il a été nécessaire de recourir à des fonctions discontinues puisque le grand nombre de feuilles émises par les sorghos photopériodiques a mis en évidence un plateau correspondant à une surface potentielle maximale. Le passage par le calcul de la longueur et de la largeur maximale de la feuille a permis d'estimer correctement la surface individuelle des feuilles mais n'a probablement pas apporté de gain de précision par rapport à une modélisation directe de la surface. Cette méthode a aussi été retenue pour son éventuel intérêt futur, lors de la modélisation des effets de stress. Puisque Tivet (2000) a montré que le stress hydrique pouvait affecter préférentiellement l'une des dimensions foliaires en fonction des variétés et que les données étaient disponibles, il paraissait intéressant d'anticiper cette éventuelle utilisation.

La mise en évidence des relations internes très stables entre les cinétiques du développement de la plante a permis de proposer une nouvelle méthode d'estimation de la mise en place et de la sénescence de la surface foliaire, en s'affranchissant de l'estimation de la vitesse d'expansion linéaire du limbe. Cette méthode est satisfaisante dans les conditions potentielles, traitées ici. Elle devra être vérifiée ultérieurement en conditions de stress, mais la vérification faite à partir des données recueillies à Bambey en 1999 au cours d'une expérience de stress hydrique amène à penser qu'elle devra être accordée avec les réactions des cinétiques de développement de la plante lors des stress.

A l'issue de chapitre, on dispose donc d'un modèle capable d'estimer l'indice foliaire au cours du cycle de culture des variétés de sorgho essayées. A l'inverse des caractères étudiés dans les chapitres précédents, la similitude des règles concernant la surface foliaire des trois variétés est frappante, à l'exception notable de la longueur maximale des limbes foliaires qui semble en rapport avec le degré de nanisme des variétés.

## Chapitre 4 Le rendement

### 1 Introduction

Les larges variations de la phénologie et des rythmes de croissance provoquées par le photopériodisme modifient profondément l'architecture des plantes et les composantes du rendement en fonction de la date du semis et leur potentiel de rendement par voie de conséquence. C'est une idée courante mais peu documentée en Afrique de l'Ouest, que les retards de semis au regard de l'arrivée de la saison des pluies provoquent une rapide décroissance du potentiel de rendement. Pour les variétés traditionnelles de sorgho de la région cela s'explique par leur réaction photopériodique qui les amène à fleurir à une date fixe, indépendante de celle du semis. Ainsi Cochemé et Franquin (1967) ont montré que le nombre de grains des panicules d'un sorgho photopériodique cultivé au Tchad diminuait rapidement de 900 pour un semis d'avril à moins de 100 pour un semis d'août. Andrews (1973) a obtenu un résultat comparable en ce qui concerne la production totale de biomasse au Nigeria lors de semis effectués régulièrement de mai à juillet avec une variété locale, Farafara, et une lignée naine issue d'un croisement entre Farafara et une lignée des USA. Mais le rendement en grains montrait une certaine stabilité sur l'ensemble des semis de mai avant de diminuer régulièrement pour les semis de juin et juillet. C'est au Nigeria qu'a été montré le rôle essentiel de la date d'épiaison du sorgho, qui ne doit être ni trop précoce ni tardive, sur le rendement en grain (Curtis, 1968a ; Kassam et Andrews, 1975).

En ce qui concerne la modélisation, la production de biomasse produite par une culture peut-être estimée à l'aide de la relation proposée par Monteith (1977) pour l'analyse de la variation du rendement des cultures. Elle met en jeu 3 facteurs mesurables : le taux de radiation lumineuse interceptée par la canopée, l'efficacité de la transformation de cette énergie en biomasse nette et la répartition de cette biomasse vers le grain. Les modèles actuels, plus mécanistes, décrivent la répartition de la biomasse vers les différents organes parmi lesquels le grain, afin de simuler les interactions entre la croissance déjà réalisée et l'assimilation.

Le premier facteur, le taux de radiation lumineuse intercepté par la canopée est une fonction de l'indice foliaire (LAI, leaf area index) et du coefficient d'extinction  $k$  lors de la traversée du feuillage :

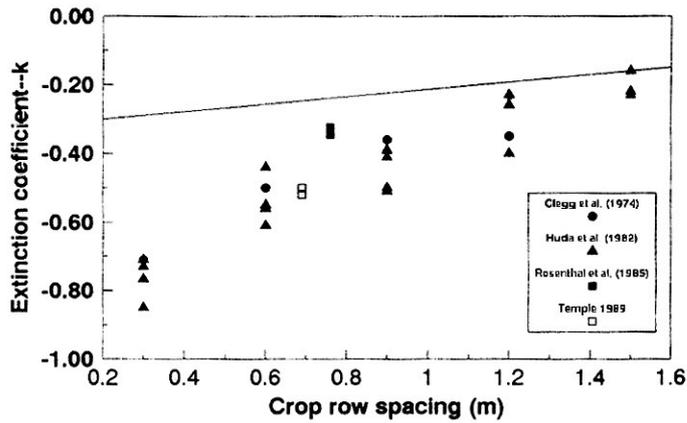
$$LI/l_0 = LI_{\max}(1 - e^{-kLAI}) \quad \text{Eq. IV-1}$$

avec  $LI$  et  $l_0$  ( $\text{MJ.m}^{-2}$ ) les radiations interceptée et incidente.

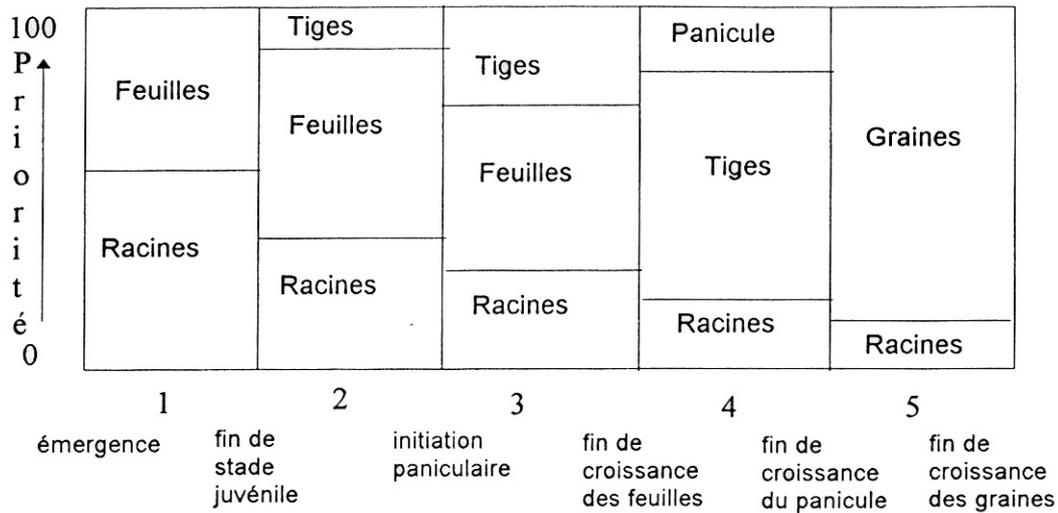
Les valeurs de  $LI_{\max}$ , qui peut atteindre 0,9 à 1 chez plusieurs espèces, et la valeur de  $k$  ont été étudiées par plusieurs auteurs chez le sorgho. Dans le modèle CERES,  $LI_{\max}$  et  $k$  sont calculés en fonction de la densité de plants (PLTPOP) et de la distance entre rangs (ROWSPC) :

$$k = 1,5 - 0,768 * ((\text{ROWSPC} * 0,01)^2 * \text{PLTPOP})^{0,1} \quad \text{Eq. IV-2}$$

$$\text{et } LI/l_0 = 1/\text{PLTPOP} * (1 - e^{-kLAI}) \quad \text{Eq. IV-3}$$



**Fig. IV-1 :** Coefficient d'extinction de la PAR transmise en fonction de la distance entre rangs. Les points représentent des coefficients d'extinction mesurés pour des canopées de sorgho à différents espacement entre rangs. La ligne correspond à la relation entre la PAR transmise et la distance inter-rang dans SORKAM. Les coefficients d'extinction mesurés par Rosenthal sont aussi reportés. Rosenthal (1993).



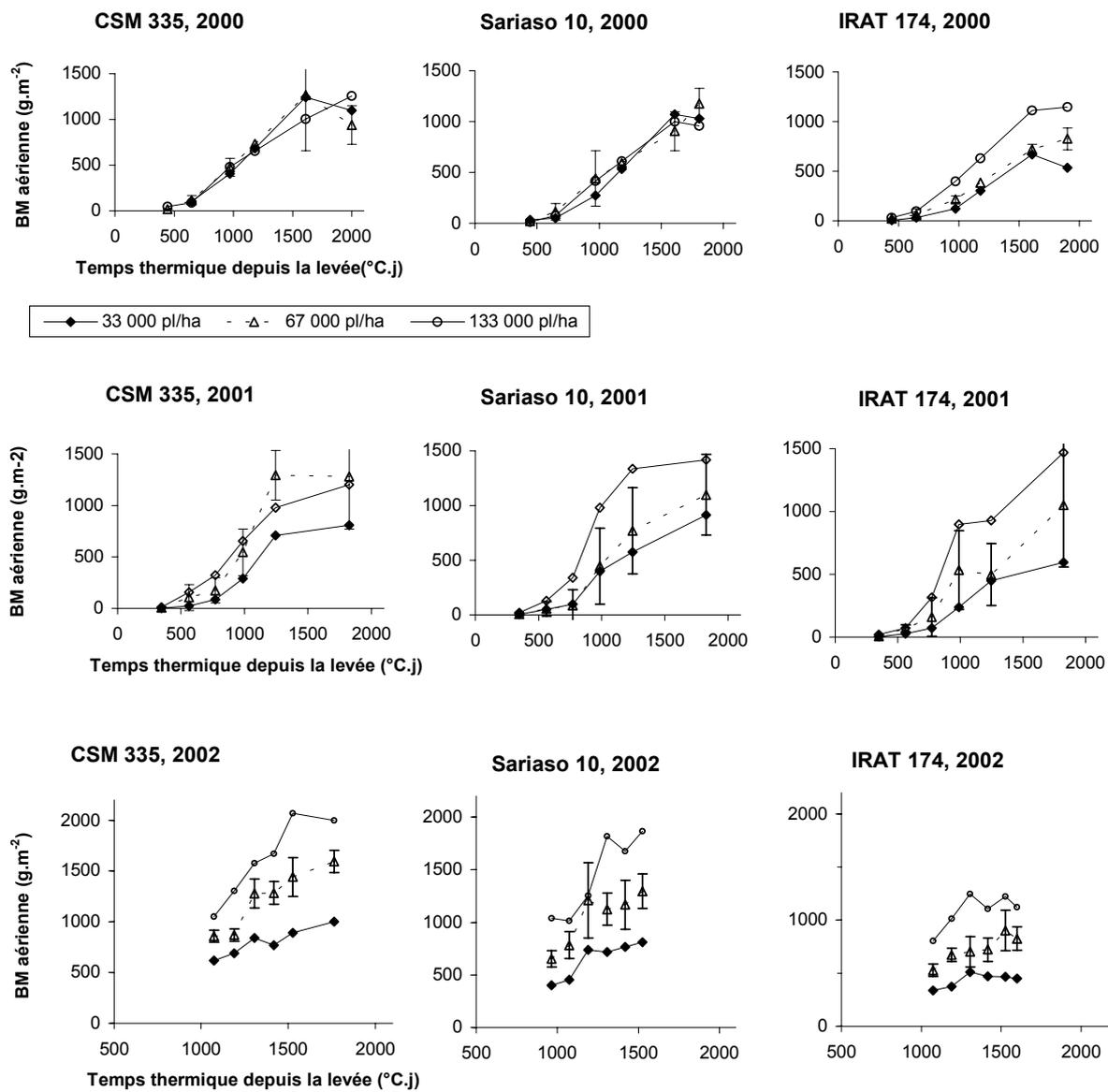
**Fig. IV-2 :** Priorité de répartition de la biomasse produite dans CERES-Sorghum. (Medeiros, 1997)

Rosenthal et al. (1993) ont proposé une relation simplifiée entre  $k$  et la distance entre les rangs, une fois fixé à 1 la valeur de  $LI_{max}$  (Fig. IV-1). Cette relation est utilisée dans le modèle APSIM, en y ajoutant une distinction entre les feuilles vivantes et les feuilles mortes pour lesquelles  $k$  prend une valeur uniforme de 0,3. Lafarge et Hammer (2002) ont recalculé ce coefficient sur un sorgho fourrager semé en rangs distants de 0,5 m et trouvé un  $LI_{max}$  de 0,9 associé à un  $k$  de 0,56 ou un  $k$  de 0,44 lorsque  $LI_{max}$  est fixé à 1.

Le deuxième facteur, l'efficacité de transformation de l'énergie lumineuse (RUE, radiation use efficiency), est estimé comme le rapport entre la production de biomasse, généralement aérienne, et la radiation absorbée. Suivant les modèles, la radiation utilisée est la radiation globale incidente (GR) ou la radiation dans le visible (photosynthetic active radiation, PAR). La relation de l'une à l'autre est  $PAR = a * GR$  avec  $a$  compris entre 0,45 (Rosenthal et al., 1993) et 0,5 (Monteith, 1977). RUE est considéré stable au cours du cycle du végétal mais dépendant de l'espèce et de la variété (Rosenthal et al., 1993). Cet auteur rappelle que pour le sorgho, des valeurs entre 2,3 et 4,0 g.MJ<sup>-1</sup> (PAR) ont été publiées et a trouvé une moyenne de 3,46 g.MJ<sup>-1</sup> à partir de la mesure de la production de biomasse aérienne entre IP et la floraison pour 2 variétés et 2 dates de semis. Cette valeur était alors proche des 3,2 g.MJ<sup>-1</sup> utilisés dans les modèles SORKAM et toujours utilisée dans CERES. Sur des mesures de la biomasse aérienne, Hammer et Vanderlip (1989) ont montré un effet de l'effet de la température sur la RUE d'un hybride adapté au milieu tropical qui atteignait 4,89 g.MJ<sup>-1</sup> lorsqu'il était cultivé à 25°C contre une moyenne de 3,76 MJ<sup>-1</sup> pour le même hybride à 17 °C ou pour l'hybride tempéré aux 2 températures. Medeiros (1997) a montré un comportement identique pour une variété de sorgho sucrier cultivée en Europe. Il a trouvé une relation linéaire pour des températures moyennes pendant la culture comprises entre 20,7 et 27,6 °C avec les RUE mesurées sur la biomasse aérienne comprises entre 3,28 et 5,49 g.MJ<sup>-1</sup>. Le modèle australien APSIM utilise une valeur nettement inférieure de 1,25 g.MJ<sup>-1</sup> (RG) calculée par Muchow (1988) et susceptible de varier en fonction de l'assimilation de l'azote. Lafarge et Hammer (2002) ont confirmé cette valeur de 1,25 g.MJ<sup>-1</sup> sur un sorgho australien.

Le troisième facteur, la répartition de la biomasse synthétisée entre les organes est estimée en fonction de la phase de développement en cours. Ainsi pour le sorgho il a été vérifié que la répartition de la biomasse entre la tige et les feuilles est une fonction stable, indépendante de la densité de culture et du tallage, entre la levée et la floraison, qui a pour résultat une relation linéaire décroissante entre le rapport feuille/biomasse aérienne et le temps thermique (Goldsworthy, 1970a; Lafarge and Hammer, 2002). Dans le modèle CERES-Sorgho qui a été décrit par Medeiros (1997), une proportion de la biomasse synthétisée est affectée à chaque organe en cours de croissance en fonction de la phase de développement (Fig. IV-2).

Ces proportions sont définies pour des conditions de croissance optimale. En cas de stress réduisant la production quotidienne de biomasse, des priorités d'affectation sont établies vers les organes dont on sait qu'ils sont moins sensibles. Au stade 1, entre levée et fin de la phase juvénile, les racines sont privilégiées ; au stade 2, entre fin de la phase juvénile et IP, la part affectée aux racines reste toujours supérieure ou égale à 25 %, et la réduction de croissance massique affecte également feuilles et tiges ; au stade 3, entre IP et FD, tous les organes sont en croissance et les règles sont identiques à celles de la phase 2 ; au stade 4, entre FD et début du remplissage des grains, la biomasse va en priorité aux tiges et à la panicule, les racines reçoivent la part restante avec un minimum de 8% du total ; enfin au stade 5, pendant le remplissage des grains, la biomasse va en priorité aux grains avec une éventuelle remobilisation de la biomasse des feuilles et des tiges dans le cas où elle a dépassé une valeur critique.



**Fig. IV-3 :** Croissance massique des 3 variétés en fonction de l'année et de la densité de plants au démarrage. Les barres indiquent les valeurs d'écart-type sur les mesures faites à densité moyenne.

## 2 Matériels et méthodes

Deux essais déjà en partie décrits dans les chapitres 2 et 3 et destinés à mesurer les interactions variété x densité et variété x date de semis sur la dynamique de production de la biomasse ont été conduits à Samanko pendant les saisons pluviales de 2000 et 2001.

L'essai variété x densité comportait les 3 variétés usuelles et 3 densités : 3,3, 6,7 et 13,3 plants.m<sup>-2</sup> au démarrage. Les parcelles élémentaires comportaient 15 lignes de 5 m de long distantes de 0,75 m. Le dispositif était un split-plot à 3 répétitions avec la densité en sous-blocs. Dix grains étaient enfouis dans les poquets distants de 0,40, 0,20 ou 0,10 m sur la ligne, démarrés à 1 plant/poquet à 15 JAL. La croissance massique aérienne a été estimée sur des placettes de 5 plantes successives dans chaque parcelle, prélevées chaque quinzaine à partir de 30 JAL. En 2000, la croissance racinaire a été estimée dans les parcelles à densité moyenne à 44 et 84 JAL par prélèvement et lavage d'un monolithe de sol de base égale à la surface occupée par 3 plantes et de profondeur 0,40 puis 1 m.

L'essai variété x date de semis comportait les 3 variétés usuelles, 2 dates de semis en 2000 (5 juillet et 11 août) et 3 dates de semis en 2001 (8 juin, 2 juillet et 8 août). Le dispositif était un split-plot à 3 répétitions avec la date de semis en sous-blocs. Les parcelles élémentaires comportaient 15 lignes de 5 m de long distantes de 0,75 m. Dix grains étaient enfouis dans les poquets distants de 0,20 m sur la ligne, démarrés à 1 plant/poquet à 15 JAL (6,7 plants.m<sup>-2</sup>). La croissance massique aérienne a été estimée sur des placettes de 5 plantes successives dans chaque parcelle, prélevées chaque quinzaine à partir de 30 JAL. En 2001, la croissance massique racinaire a été estimée dans cet essai par prélèvement et lavage d'un monolithe de 0,75 x 0,40 x 0,40 m, correspondant au volume occupé par la majeure partie des racines de 2 plantes consécutives.

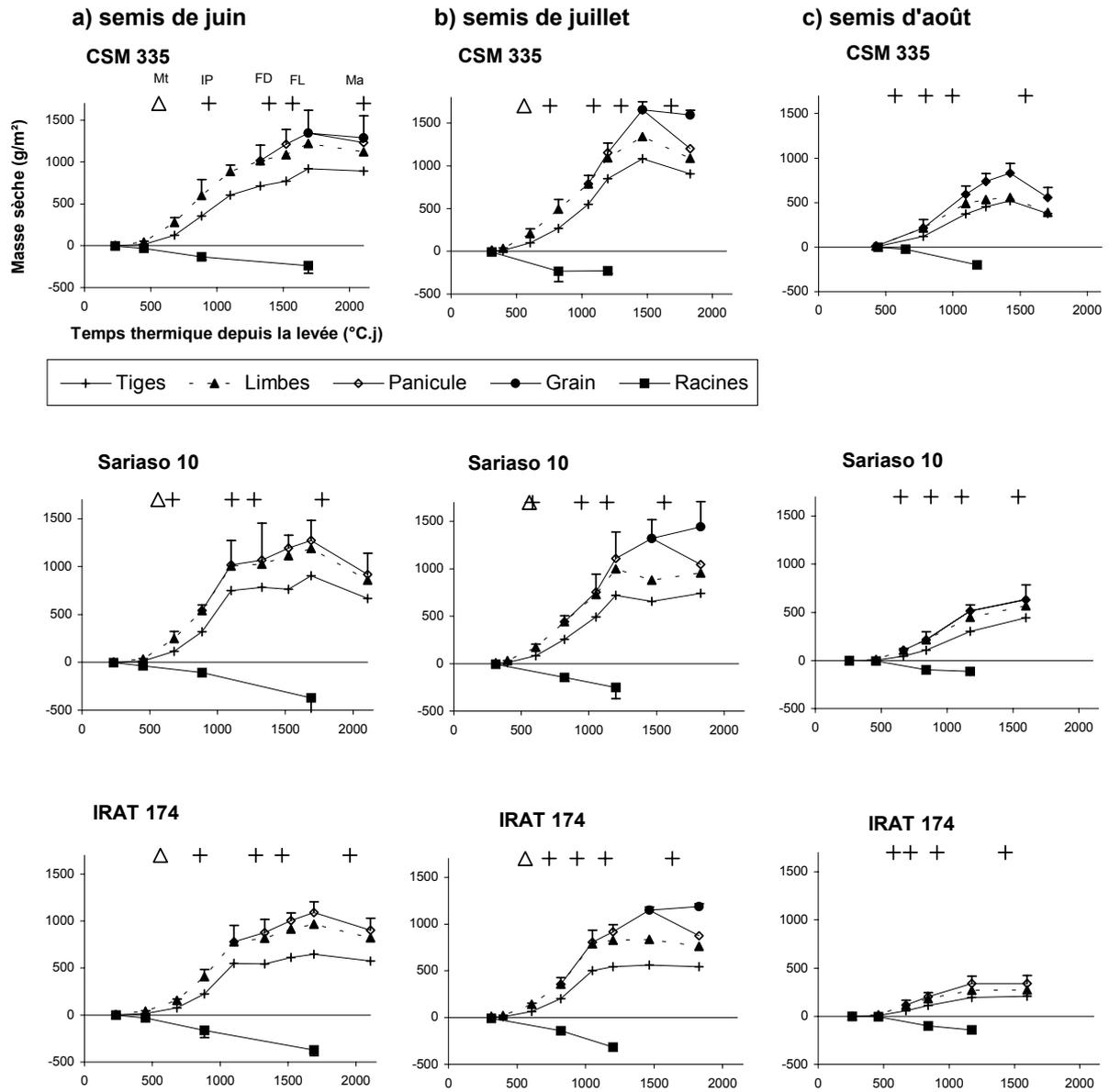
En 2002, un nouvel essai variété x densité x date de semis a été semé à Samanko dans le but de suivre précisément la croissance de la panicule. Il comportait les 3 variétés usuelles, 3 densités : 3,3, 6,7 et 13,3 plants.m<sup>-2</sup> au démarrage et 2 dates de semis : 11 juin et 11 juillet. Le dispositif était un split-split-plot date de semis/densité/variété à 3 répétitions. Les parcelles élémentaires comportaient 7 lignes de 5 m de long distantes de 0,75 m. Dix grains étaient enfouis dans les poquets démarrés à 1 plant/poquet à 15 JAL. La conduite de la culture a été conforme à celle décrite au chapitre 2. A partir de l'initiation paniculaire, la croissance massique aérienne a été estimée sur des placettes de 5 plantes successives dans chaque parcelle, prélevées chaque semaine. La croissance massique racinaire a été estimée à floraison et à maturité par prélèvement et lavage d'un monolithe de 0,75 x 0,40 x 0,40 m, correspondant au volume occupé par la majeure partie des racines de 2 plantes consécutives.

## 3 Résultats expérimentaux et discussion

### 3.1 La production de biomasse

#### 3.1.1 Les effets de la densité de plants

Les essais de 2001 et 2002 ont montré un important effet de la densité de plantes sur la production de biomasse aérienne pour les 3 variétés (Fig. IV-3). En 2000 en revanche, la production de biomasse a été indépendante de la densité chez CSM 335 et Sarioso 10. Cette différence de comportement ne peut s'expliquer par une différence de tallage, qui a été voisin d'une année à l'autre et quasi-nul chez Sarioso 10. Le niveau de production maximal a été



**Fig. IV-4** : Croissance massique cumulée par organes pour les trois variétés en fonction de la date des semis effectués en 2001. Les barres indiquent les valeurs d'écart-type à chaque mesure pour les matières sèches aériennes et racinaires. Les dates des évènements physiologiques apparents sont indiquées en haut des graphiques (Δ et +).

inférieur en 2000 et 2001 à celui de 2002. 2000 était la première année d'essai sur cette station et il est probable qu'un facteur de culture a limité le niveau de production de biomasse autour de  $1200 \text{ g.m}^{-2}$ . En particulier les doses de phosphore appliquées ont été deux fois moindre en 2000, par méconnaissance de la teneur limite des sols en cet élément. En 2001 les pluies se sont arrêtées précocement. L'absence de réponse à la densité en 2000 et la moindre réponse en 2001 s'expliqueraient donc par un facteur limitant de l'expression du potentiel lié aux densités supérieures.

Pour les variétés Sarioso 10 et IRAT 174 qui ne tallent pas cette réponse à la densité de plants est logique. La réponse quasi-linéaire observée entre les 3 densités testées laisse penser que le seuil limitant de cette fonction n'a pas été atteint et que  $13,3 \text{ plants.m}^{-2}$  est une densité encore trop faible pour l'expression du potentiel maximal de production de biomasse de ces variétés.

Pour la variété CSM 335, la très forte réponse à la densité de plants de 2001 et 2002 montre que le tallage n'a pas permis de compenser la faible densité de semis à  $3,3 \text{ plants.m}^{-2}$  à laquelle il s'exprime. C'est un résultat logique au regard des résultats exposés au chapitre 3, dans lequel il a été montré qu'à faible densité d'une part le nombre de talle s'établit à moins de un en fin de montaison et d'autre part que la biomasse totale des talles ne représente que 40 % de celles des tiges principales. A production équivalente pour les tiges principales il manquerait donc 30 % de la biomasse dans les parcelles à  $3,3 \text{ plants.m}^{-2}$  comparées à celles à densité double ( $6,7 \text{ plants.m}^{-2}$ ) si elles ne comptaient que des tiges principales, ce qui est proche de la réalité.

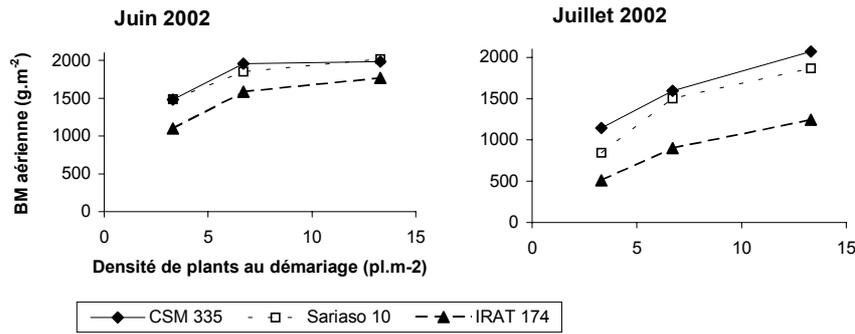
### 3.1.2 Effets de la date de semis

L'effet de la variation de photopériode provoqué par la modification de la date de semis se conjugue avec de nombreux autres facteurs climatiques et biotiques variables d'une année à l'autre. Il convient donc d'être prudent quant aux interprétations sur l'effet de la photopériode sur la production de la biomasse.

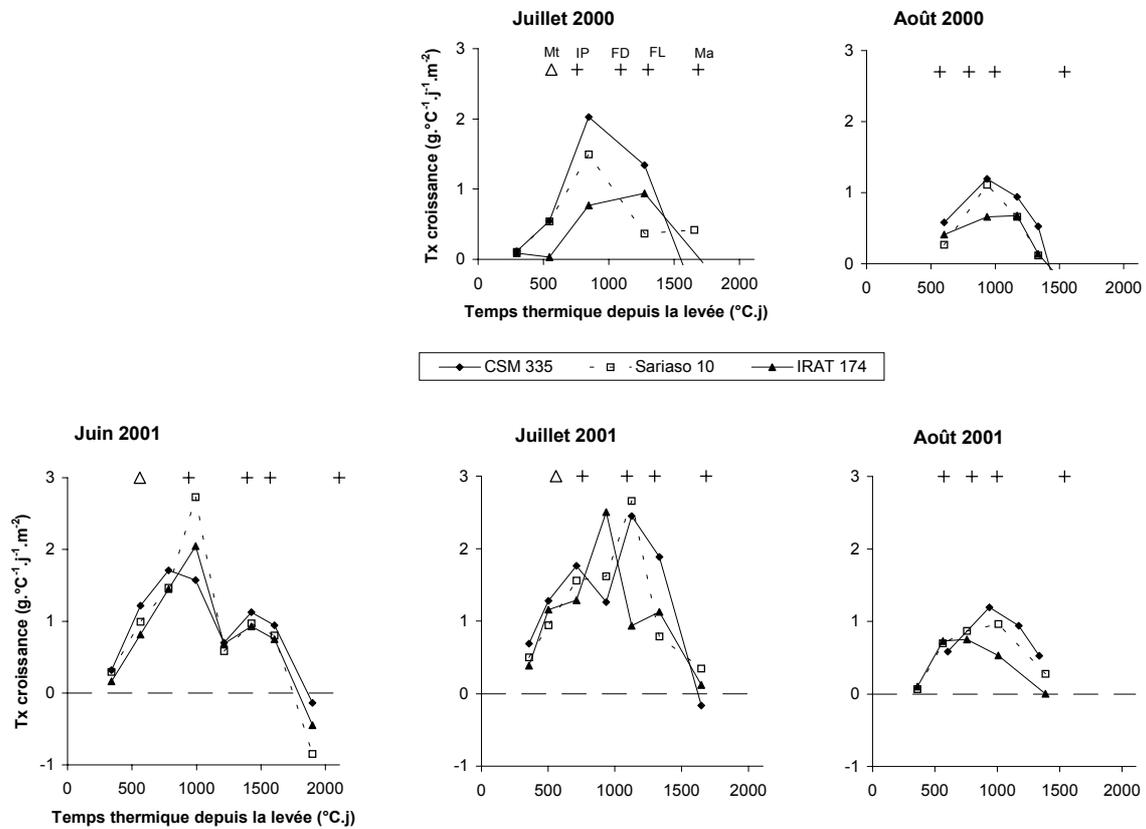
Ainsi les mesures effectuées en 2001 ont montré que pour les 3 variétés les productions de biomasse pour le semis du mois de juillet ont été supérieures à celles des semis de juin et août (Fig. IV-4). La moindre production de biomasse en juin 2001 a eu deux causes :

- Semée sur le bourrelet de berge du fleuve Niger, la parcelle a subi une longue période d'engorgement pendant laquelle la nappe phréatique se trouvait à moins de 0,5 m de profondeur en raison de la crue très importante. Cela explique le fort ralentissement de la croissance en masse observé après  $1100^{\circ}\text{C.J}$ .
- Pour la même raison la berge du fleuve a été isolée par l'inondation au moment de la floraison et il n'a pas été possible de lutter contre les oiseaux au début de la maturation du grain. Les grains ont donc été entièrement détruits ce qui explique l'absence de croissance en biomasse des panicules.

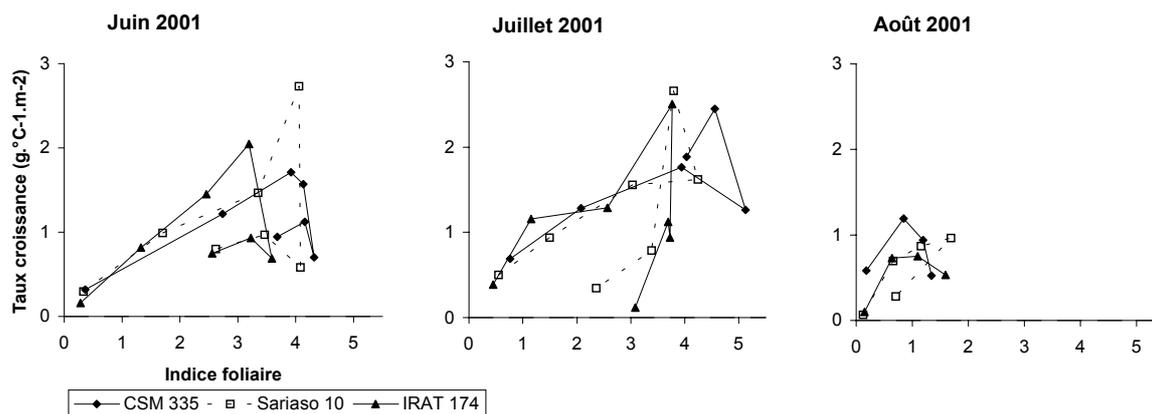
En 2000, la production de biomasse dans le semis de juillet a été supérieure à celle du mois d'août, comme en 2001 (Résultats non reportés). En revanche, en 2002 les productions de biomasse ont été moindres en juillet qu'en juin pour les 3 variétés aux densités de  $3,3$  et  $6,7 \text{ plants.m}^{-2}$ , et pour IRAT 174 à la densité de  $13,3 \text{ plants.m}^{-2}$  (Fig. IV-5). Les résultats de 2002 montrent donc une interaction entre les effets de la date de semis et ceux de la densité qui est discutée dans le paragraphe suivant.



**Fig. IV-5 :** Biomasse totale mesurée à la récolte en fonction de la densité de culture, de la variété et de la date de semis.



**Fig. IV-6 :** Evolution du taux de croissance massique en fonction de la date de semis et de la variété. Les dates des événements physiologiques sont repérées en haut des graphiques.



**Fig. IV-7** : Evolution de la relation entre l'indice foliaire et le taux de croissance massique en fonction de la variété et de la date de semis dans les essais de 2001.

### 3.1.3 L'interaction entre les effets de la date de semis et de la densité.

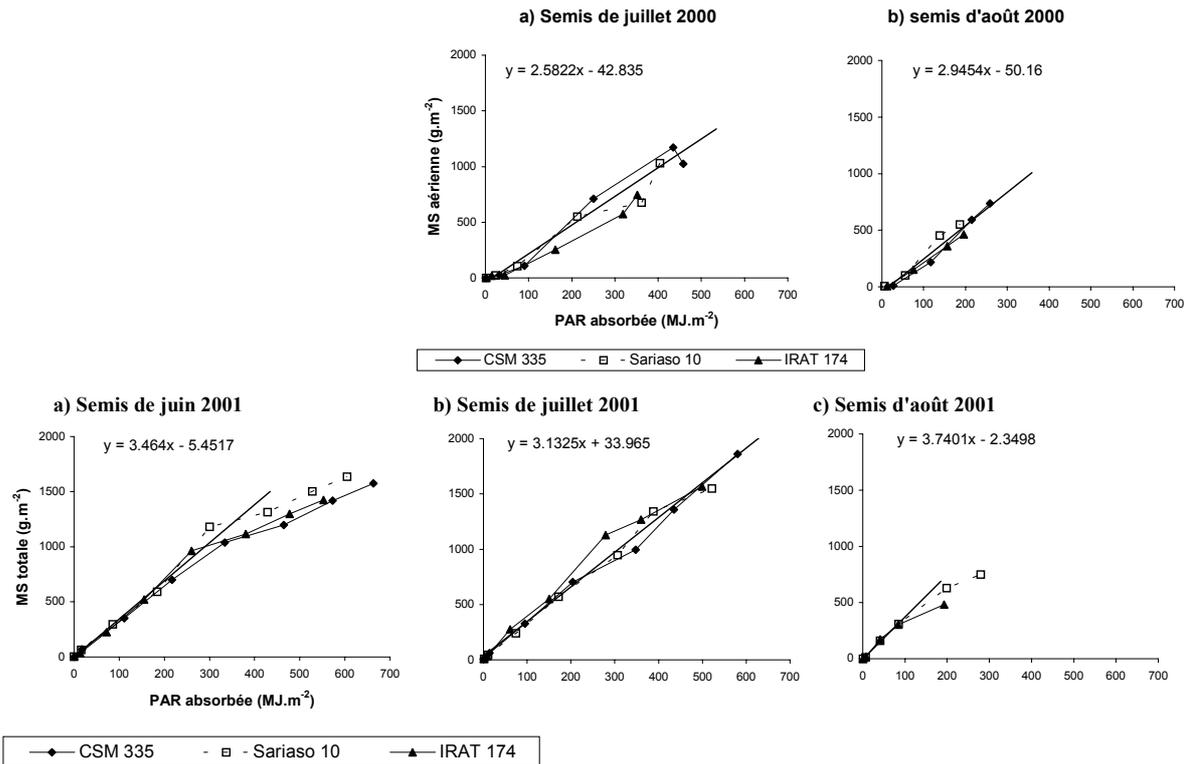
L'essai de mesure de croissance des panicules de 2002 a permis de mettre en évidence une interaction entre les effets de la date de semis et ceux de la densité sur la croissance de la biomasse aérienne (Fig. IV-5). Lorsque le semis a eu lieu en juin, la biomasse aérienne maximale, voisine de  $2000 \text{ g.m}^{-2}$  a été atteinte dès la densité moyenne de  $6,7 \text{ plants.m}^{-2}$  pour la variété CSM 335. Pour Sarioso 10 et IRAT 174 l'augmentation de densité de  $6,7$  à  $13,3 \text{ plants.m}^{-2}$  a fourni un petit gain de production supplémentaire, montrant que la densité optimale se situait légèrement au-dessus de  $6,7$  pour ces variétés. En revanche lorsque le semis a été effectué en juillet, la réponse à la densité de  $3,3$  à  $13,3 \text{ plants.m}^{-2}$  a été quasi-linéaire, montrant que la densité optimale n'avait pas été atteinte à cette date. L'alimentation hydrique a été comparable pour les 2 dates de semis grâce à de fortes pluies tardives de  $100 \text{ mm}$  du 7 au 9 octobre et un climat pluvieux jusqu'au 23 octobre, alors que l'ultime date de maturité était atteinte le 5 novembre pour CSM 335.

Ce comportement très différent entre les deux dates de semis pourrait être le résultat de la différence de longueur du cycle végétatif qui a modifié le nombre de feuilles totales produites et la surface des dernières feuilles émises, chez CSM 335 et IRAT 174. Cette modification de l'architecture de la tige principale, associée à la réduction du tallage entre juin et juillet, a eu pour conséquence une réduction de la surface foliaire de chaque plante et par conséquent de la LAI pour chaque densité de plantes. Il en résulte une modification de l'accumulation de biomasse. Sous cette hypothèse Sarioso 10 dont le cycle total n'a diminué que de  $100 \text{ }^\circ\text{C.j}$  entre juin et juillet et le nombre total de feuilles n'a diminué que de 3 (à haute densité) doit être moins affecté que IRAT 174 ( $-450 \text{ }^\circ\text{C.j}$  et  $-6$  feuilles à haute densité), ainsi qu'observé. CSM 335 n'a perdu que 3 feuilles (à haute densité) malgré une réduction de la longueur du cycle de  $400 \text{ }^\circ\text{C}$ , en raison de la modification des rythmes de croissance, et montre des productions de biomasse proches de celles de Sarioso 10 aux deux dates de semis. En 2002, l'accumulation de biomasse a toujours été moindre chez IRAT 174, variété naine, dont le poids des tiges est toujours très inférieur à celui des autres variétés. Mais en 2000 et 2001, à un niveau de production légèrement inférieur, la production de biomasse avait été sensiblement identique pour les 3 variétés à la densité supérieure.

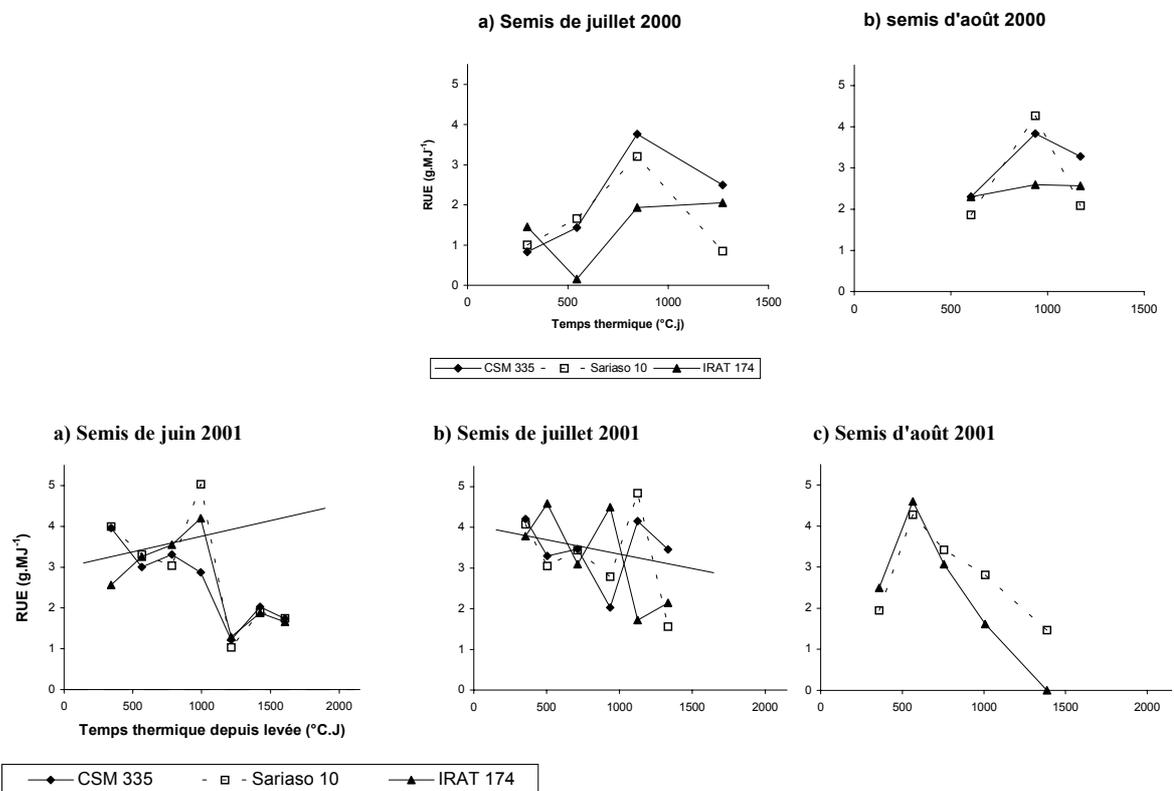
### 3.1.4 Les taux de croissance massique

Les taux de croissance massique ont été plus élevés en 2001 qu'en 2000 parce que la biomasse racinaire a été incluse en 2001 (Fig. IV-6). Ils sont passés par un maximum au moment de la montaison et donc de la croissance de la tige, organe toujours le plus pondéreux chez les sorghos tropicaux. Pour les semis de juillet et août ils ont commencé à décroître avant la floraison, donc dès la fin de la montaison. En juin 2001 le taux de croissance massique a chuté très fortement après l'initiation florale pour les 3 variétés en raison de l'engorgement momentané de la parcelle dû à la forte crue du fleuve Niger.

La relation entre LAI et taux de croissance a été totalement dissymétrique avant et après que LAI est atteint sa valeur maximale (Fig. IV-7). Après le déploiement de la feuille-drapeau le LAI commence à décroître lentement en raison de la sénescence des feuilles mais la diminution des taux de croissance a été nettement plus rapide que celle du LAI. Or, cette phase commence à la fin de la saison des pluies et elle bénéficie donc d'un ensoleillement maximal en raison de la faible nébulosité et du fait que le soleil est alors proche du zénith dans cette zone inter-tropicale. Le brusque ralentissement du taux de croissance massique pour un même LAI montre que le puits constitué par les panicules de ces 3 variétés de sorgho est très faible au regard de la source d'assimilats carbonés mise en place par la plante pour les



**Fig. IV-8 :** Relation entre la PAR absorbée accumulée et la biomasse totale produite pour les 3 variétés en fonction de la date de semis.



**Fig. IV-9 :** Evolution de la RUE au cours du cycle de végétation en fonction de la date de semis et de la variété.

semis de juin et de juillet. En juin 2001 la raison en a été la destruction des grains par les oiseaux, mais en juillet la récolte peut-être considérée comme potentielle et le phénomène a été identique. Jusqu'à la fin de la montaison, cette source était en effet apte à assurer la croissance massive de la tige et de la panicule à un taux bien supérieur à celui qui est observé immédiatement après, pendant le début de la phase de remplissage du grain. Dans les conditions de forte fertilisation de ces essais la surface foliaire développée par les plantes aurait permis le remplissage d'une masse de grains bien supérieure à celle qui a été récoltée. Ce serait par conséquent en raison de la faible taille du puits reproducteur qu'il n'est observé chez les sorghos tropicaux ni avortement de grain, ni variation du poids de grain jusqu'à des situations de fertilité particulièrement basses.

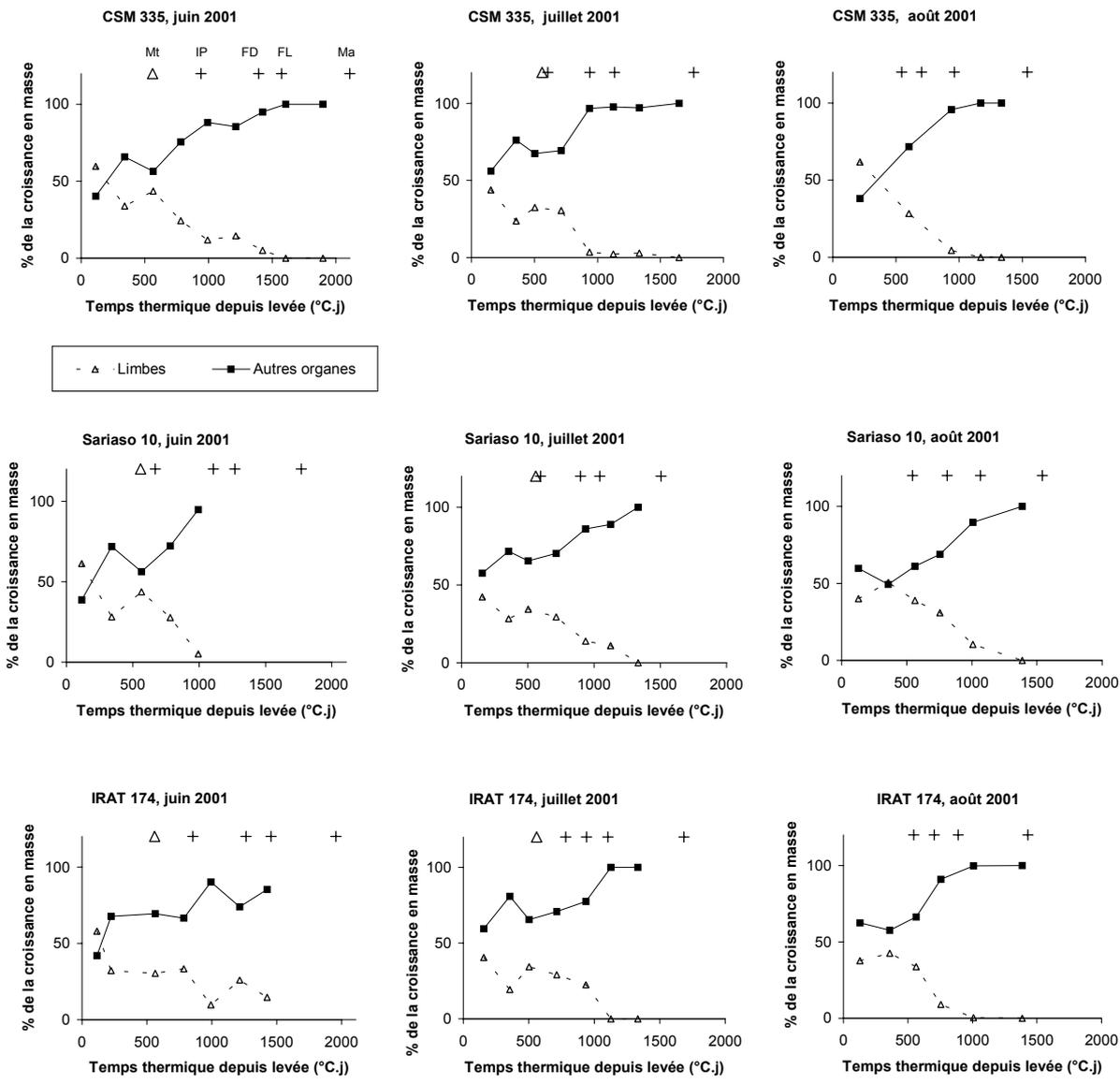
Cette caractéristique est à l'évidence liée à la stabilité du rendement et à l'adaptation du sorgho aux variations extrêmes du climat des savanes : même si la saison des pluies commence très tardivement et dure peu de temps, une petite quantité de grains viables parce que remplis, pourra encore être produite, assurant la survie de l'espèce végétale et dans une certaine mesure celle de l'espèce humaine. Elle limite de façon tout aussi évidente le potentiel de la culture en conditions de production intensifiée et la question qui devra être levée dans le futur est de savoir s'il est possible de décorrélérer la taille potentielle du système reproducteur (nombre et/ou poids des grains) de celle du complexe adaptatif incluant la forte réponse photopériodique.

### 3.2 L'estimation de la RUE

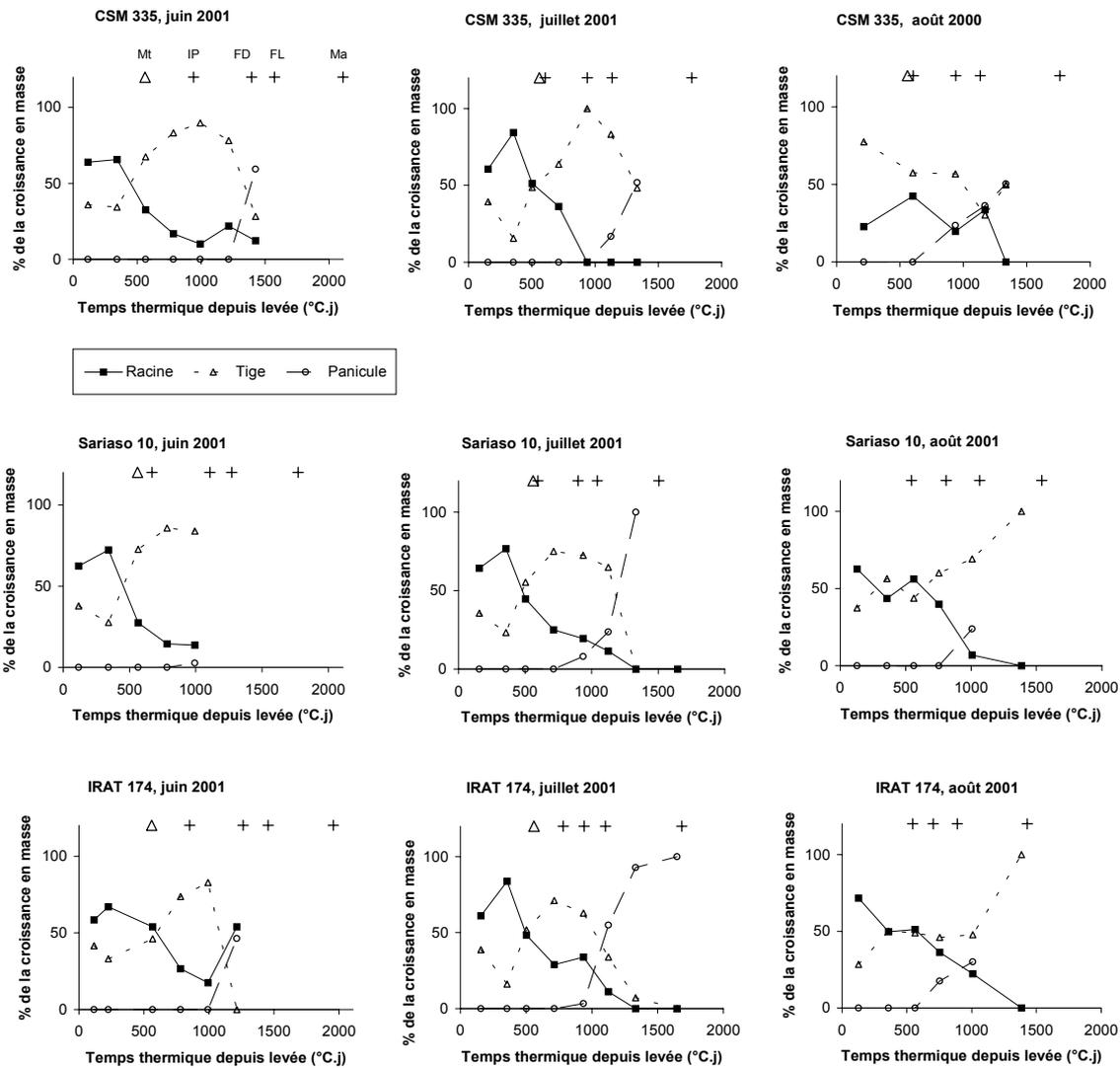
Dans les essais des effets de la date de semis de 2000 et 2001 les mesures de surface de feuilles effectuées parallèlement aux mesures de croissance en biomasse permettent d'estimer la LAI et par conséquent la RUE pour les 3 variétés testées. Deux méthodes d'estimation ont été comparées.

La RUE est généralement considérée stable au cours du cycle et dépendante du cultivar et elle est généralement estimée comme la pente de la régression entre la somme de la radiation absorbée par les feuilles depuis la levée et la biomasse produite (Muchow, 1988; Rosenthal et al., 1993; Lafarge et Hammer, 2002). Cette méthode a été employée pour les 5 dates de semis de 2000 et 2001 (Fig. IV-8). Elle donne des valeurs de RUE comprises entre 2,6 et 3,7 g.MJ<sup>-1</sup>. Il a été vérifié que la chute de la RUE qui est intervenue au cours du cycle pour le semis de juin 2001 est due à l'inondation qui a touché les parcelles vers 1100 °C.j lorsque la quantité de PAR absorbée atteignait 300 MJ.m<sup>-2</sup>. Le début de la montaison est intervenu vers 500°C.J, après que 50 MJ.m<sup>-2</sup> aient été absorbés par les feuilles. De façon identique, la chute de RUE observée au cours du cycle pour le semis d'août 2001 indique probablement un stress hydrique pendant la phase reproductive.

Toutefois Gosse et al. (1986) ont montré chez le maïs que la RUE augmentait puis diminuait au cours du cycle de culture, en relation avec la taille du puits consommateur des biosynthétats. Les taux de croissance entre deux prélèvements ont été calculés et discutés dans le paragraphe précédent et permettent une estimation de la RUE entre chaque prélèvement, basée sur une estimation de la LAI moyenne pendant la période (Fig. IV-9). En 2000 la RUE paraît varier selon une courbe en cloche au cours du cycle de culture, tandis qu'elle a été relativement stable sur une longue première période pour les semis de juin et juillet 2001 pour décroître en fin de cycle. En 2001 la masse racinaire a été prise en compte à l'inverse de la première année pendant laquelle elle n'avait pas été mesurée dans l'essai de dates de semis. L'augmentation apparente de la RUE pendant la première partie de la culture en 2000 est la conséquence de cette absence de mesure de la part initialement importante et régulièrement décroissante de la biomasse affectée aux racines pendant cette période. La



**Fig. IV-10 :** Evolution de la répartition de la biomasse entre le limbe des feuilles et les autres organes. Les dates des évènements physiologiques sont indiquées dans la partie supérieure des graphes.



**Fig. IV-11 :** Evolution de la répartition de la biomasse exportée des limbes foliaires vers les autres organes : tiges (incluant les gaines foliaires), racines et panicules. Les dates des évènements physiologiques sont indiquées dans la partie supérieure des graphes.

dynamique en cloche peut en effet être reproduite pour 2001 en retranchant la biomasse racinaire de la biomasse totale.

Cette différence concernant la biomasse prise en compte explique pourquoi les pentes des régressions de la fig. IV-8 ont été inférieures en 2000 et pourquoi la croissance en biomasse apparaît alors nulle en début de végétation. La méthode de régression masque cette RUE plus faible lorsque les plantes sont jeunes avec un LAI faible et les quantités de radiation absorbées et de biomasse synthétisées encore très faibles.

A cause de la diminution du taux de croissance massique la RUE décroît rapidement après la floraison, mais comme il a été démontré dans le paragraphe précédent, cette baisse d'efficacité est la conséquence du puits trop petit constitué par les grains en cours de remplissage et non du potentiel d'assimilation du feuillage.

Pendant les périodes stables de juin et juillet 2001, la moyenne de la RUE a été de 3,51 et 3,53 g.MJ<sup>-1</sup> pour les 3 variétés confondues. Ce chiffre de 3,5 g.MJ<sup>-1</sup>, qui sera donc retenu pour la production totale de biomasse par les variétés testées, est très voisin de celui publié par Rosenthal 1993 et des valeurs utilisées dans SORKAM ou dans CERES. Il est très inférieur à ceux enregistrés pour les sorghos sucriers en zone méditerranéenne.

### 3.3 La répartition de la biomasse

Une fois produite par la photosynthèse dans les feuilles, la matière carbonée est distribuée aux différents organes pour leur entretien et leur croissance. Cette répartition de la biomasse est généralement considérée en séparant d'une part ce qui est affecté aux racines, organes souterrains difficilement accessibles à l'expérimentateur, et d'autre part la biomasse aérienne constituant les tiges, les feuilles puis les organes reproducteurs. Ainsi dans CERES-sorgho, 25% de la biomasse est affectée aux racines en conditions potentielles, de la levée à la feuille-drapeau et 8 % ensuite (Ritchie et al., 1998). Ces valeurs sont modifiées en conditions de faible luminosité, la partie aérienne devient alors prioritaire, ou en conditions de faible fertilité du sol, et c'est la croissance de la partie racinaire qui est alors privilégiée. Cependant, il est raisonnable de penser que la biomasse qui est synthétisée par les limbes foliaires va être utilisée en priorité pour assurer leur propre croissance, avant toute exportation de surplus disponibles. La logique de la répartition des assimilats peut donc être considérée en fonction de la part conservée par les feuilles et celle qui est exportée vers le reste de la plante. Cette manière d'envisager la répartition s'appuie sur le fait que l'estimation de la demande de biomasse des limbes se fera à l'aide de la règle allométrique entre la surface finale des feuilles (ou leur rang) et leur masse par unité de surface mise en évidence chez ces sorghos en conditions potentielles.

#### 3.3.1 Avant l'apparition de la feuille-drapeau

Cette façon d'étudier la répartition de la biomasse avant le déploiement de la feuille-drapeau a montré des relations simples, stables au cours du temps et indépendantes de la variété entre les compartiments ainsi définis (Fig. IV-10). La part affectée aux limbes foliaires a régulièrement décroché de 60 % au moment de la levée à 0 à la fin de la croissance de la feuille-drapeau, peu après FD, date d'apparition de la feuille-drapeau. La part de la biomasse affectée aux autres organes est donc passée de 40 à 100 % dans le même temps.

Pour les semis de juin et juillet et pour les 3 variétés, cette biomasse exportée des feuilles a été affectée pour 40 % aux tiges et 60 % aux racines entre la levée et une date antérieure à la montaison (Fig. IV-11). A partir de cette date la part de la biomasse affectée aux tiges a

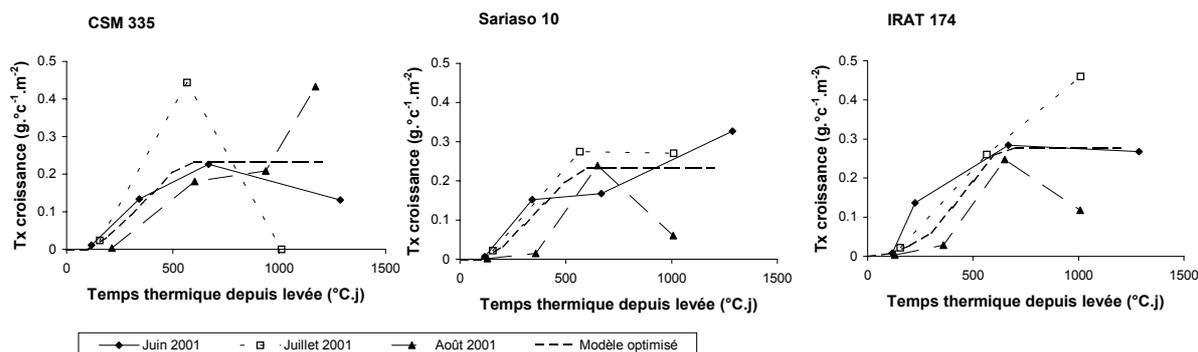


Fig. IV-12 : Evolution du taux de croissance massique des racines des 3 variétés en fonction de la date de semis.

Tableau IV-1 : Moyennes et analyse de variance par facteurs des mesures de masses racinaires par unité de surface réalisées en 2002.

Traitements	densité		variété		date de mesure	
	pl.m <sup>-2</sup>	g.m <sup>-2</sup>		g.m <sup>-2</sup>		g.m <sup>-2</sup>
Moyennes	3,3	362	CSM 335	467	floraison	334
	6,7	375	Sarioso 10	270	maturité	390
	13,3	348	IRAT 174	347		
AOV						
F		0,51		16,2		3,9
Probabilité		0,64 n.s.		0,0000 ***		0,055 *

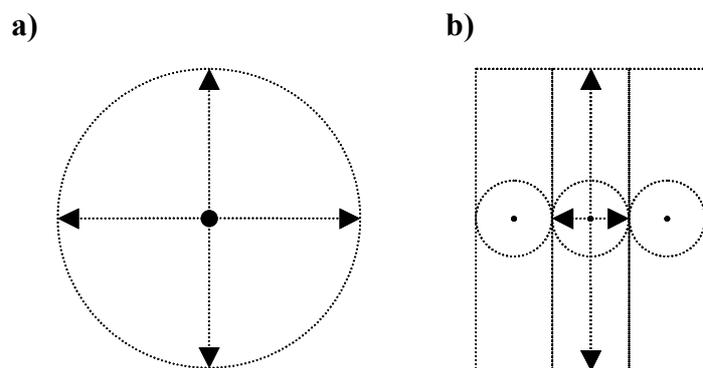


Fig. IV-13 : Schéma d'occupation du plan de culture par les racines a) d'une plante isolée et b) d'une plante semée en ligne.

augmenté régulièrement jusqu'à un maximum qui a été différent en fonction des variétés : 90, 85 et 75 % pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174. Ce résultat recueilli en 2001 tend à montrer que la proportion de biomasse affectée aux racines est supérieure chez les variétés naines comparées aux variétés à paille haute. Pour les semis de juin et juillet 2001, les relations entre les coefficients de répartition et le temps thermique ont été conservées, tandis qu'à l'inverse il n'y a pas eu de liaison avec les dates des événements physiologiques. Pour ces semis les règles de répartition de la biomasse ont été fixes au cours du temps thermique, donc liées au développement architectural de la plante et non à son état dans le cycle reproductif.

Cependant ce schéma de répartition a été perturbé lors du semis du mois d'août, pendant lequel la répartition de la biomasse entre tiges et racines est longtemps restée voisine d'un rapport 1 : 1. Ce qui signifie que l'allocation de la biomasse vers les racines a été privilégiée chez les 3 variétés à cette date de semis pour laquelle la croissance des plantes est réduite. Dans ces conditions les racines ont été prioritaires face aux tiges pour le prélèvement de cette biomasse. En réalité, il apparaît que le taux de croissance massique par unité de surface des racines est resté sensiblement le même au mois d'août que lors des semis antérieurs, en dehors d'un retard au début de la culture (Fig. IV-12). Cette figure montre que la croissance en masse par m<sup>2</sup> des racines dépend essentiellement du temps thermique depuis la levée, indépendamment de la date de semis. Après une première phase de latence initiale qui dure une centaine de °C.j, le taux augmente linéairement jusqu'à un pallier compris entre 0,2 et 0,3 g. m<sup>-2</sup>.°C<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>, peut-être légèrement différent entre les variétés, qui est atteint entre 500 et 600 °C.j. Ce taux maximal de croissance par m<sup>2</sup> des racines est de l'ordre de 10 % du taux maximal de croissance de la biomasse en juin et juillet, mais 25 % de du taux maximal en août (Fig. IV-6). Ensuite la production racinaire paraît avoir atteint un potentiel de croissance maximal qui pourrait être stable pour le reste du temps de culture.

Myers (1980) avait fait le même type d'observation à propos de l'effet de l'azote : la croissance racinaire de 2 variétés de sorgho n'était pas affectée alors que la croissance massique aérienne avait varié du simple au double. Enfin les mesures de masse racinaire par unité de surface effectuées en 2002 à la floraison et à la maturité ont montré un fort effet variétal et une augmentation significative de la masse racinaire entre les deux dates considérées mais aucun effet de la densité de semis (Tableau IV-1).

Ces observations amènent à considérer les hypothèses de développement racinaire utilisées par les malherbologistes : en début de culture les racines se développent dans trois dimensions de l'espace jusqu'à conquérir tout le volume disponible. Mais lorsqu'elles rencontrent les racines d'une autre plante elles cessent leur expansion (Fisher et Miles, 1973; Regnier et Bakelana, 1995; Hoffman et al., 2002). La surface du front racinaire d'une plante isolée est donc une demi-sphère, tandis que celle de plantes semées en ligne tend rapidement vers un parallépipède rectangle en raison de la confrontation avec les racines des plantes adjacentes sur le rang (Fig. IV-13). La demi-distance entre rang était de 37,5 cm. Une fois franchie cette distance, les racines ont couvert toute la surface horizontale disponible. Le pallier observé dans l'augmentation du taux de croissance massique des racines pourrait prendre place au moment où les racines achèvent d'occuper l'ensemble du plan de culture et ne peuvent plus se développer que vers la profondeur. En effet, d'après les données de Chopart (1985), il faut 25 à 30 jours aux racines de sorgho pour atteindre cette longueur en sol sableux, soit 400 à 480°C.j au mois de juillet, si les vitesses horizontales sont du même ordre que les vitesses verticales. Les 2 estimations de la date de stabilisation du taux de croissance massique des racines, entre 500 et 600 °C.j, et de la date de l'achèvement de l'occupation du plan de culture par les racines sont donc concordantes et permettent de construire le modèle de croissance des racines qui suit. Un tel modèle de croissance de

l'appareil racinaire ne dépend donc que de la vitesse d'extension de la surface du front racinaire, donc de la température.

En supposant que les taux d'expansion racinaires sont homogènes dans le temps et sur toute la surface du front racinaire, l'augmentation du taux de croissance de la masse racinaire n'est fonction que de l'augmentation de la surface occupée au sol, en raison de l'uniformité de la croissance vers la profondeur. Ce taux augmente donc comme le carré du rayon du front racinaire horizontal pour une plante isolée et une plante semée en ligne en début de croissance, jusqu'à ce que ce rayon atteigne la demi-distance sur le rang. A partir de ce moment les racines des plantes en ligne ne peuvent plus se développer que dans une seule dimension plane en direction des rangs adjacents, jusqu'à avoir atteint la demi-distance entre rangs. Le taux de croissance racinaire se stabilise alors puisque les racines ne peuvent plus se développer que dans la dernière dimension, verticale. A vitesse de croissance constante le temps écoulé et la distance à la plante sont proportionnels. Ici, le rapport entre les distances inter- et intra-rang est approximativement de 1:4.

La relation entre le taux de croissance en masse des racines ( $Tx\_racines$ ) et le temps thermique depuis la levée peut donc s'écrire :

$$Tx\_racines = b_1 * (\min(TAL, Ts/4))^2 + b_2 * \max(0, \min(TAL - Ts/4, Ts - Ts/4)) \quad \text{Eq. IV-4}$$

avec  $TAL$  : temps thermique depuis la levée,  $Ts$  : temps thermique seuil au moment où  $Tx\_racines$  devient stable,  $b_1$  et  $b_2$  : coefficients.

Les coefficients de l'équation V-4 ont été estimés par optimisation à partir des observations présentées à la fig. IV-11 (Tableau IV-2).

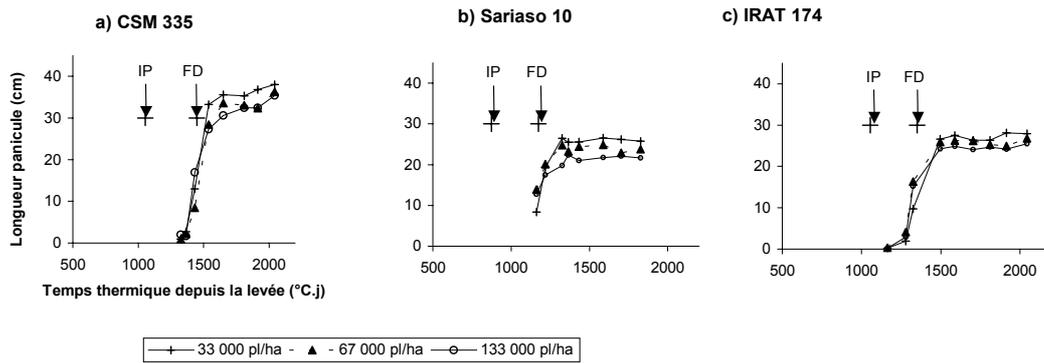
**Tableau IV-I** : Coefficients optimisés de l'équation IV-4

	CSM 335	Sariso 10	IRAT 174
$b_1$	0	0	$6,17 \cdot 10^{-7}$
$b_2$	$5,6 \cdot 10^{-4}$	$5,5 \cdot 10^{-4}$	$6,7 \cdot 10^{-4}$
$Ts$	550	565	627

Le temps thermique pris en compte devrait logiquement être celui du sol, plus tamponné que le milieu aérien. Cependant les températures ne sont pas homogènes dans le sol puisque leur amplitude quotidienne dépend de la profondeur mais en revanche leur moyenne reste bien corrélée avec la moyenne des températures aériennes. Ces dernières fournissent donc une indication convenable de l'évolution quotidienne des conditions de température dans le sol.

En dépit des écart-types importants qui caractérisent les données de masse racinaire, elles ont été maintenues séparées entre variétés. Les résultats du calcul des coefficients montrent des augmentations du taux de croissance de la masse racinaire proches pour les trois variétés, identiques pour CSM 335 et Sariso 10 et peut-être légèrement supérieure chez IRAT 174 chez laquelle elle se poursuit un peu plus tard.

1) date de semis : 11 Juin 2002



2) date de semis : 11 Juillet 2002

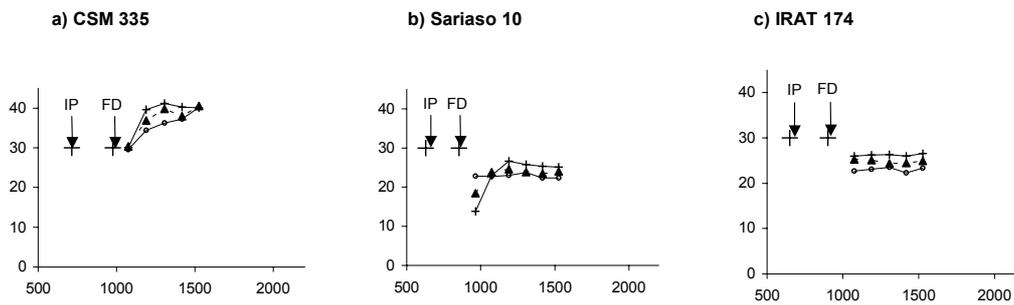
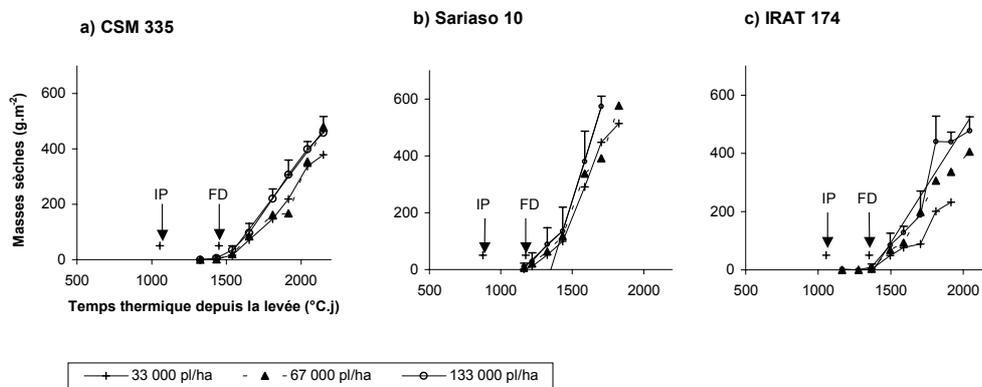


Fig. IV-14 : Croissance en longueur de la panicule en fonction de la variété, de la date de semis et de la densité de culture.



2) date de semis : 11 Juillet 2002

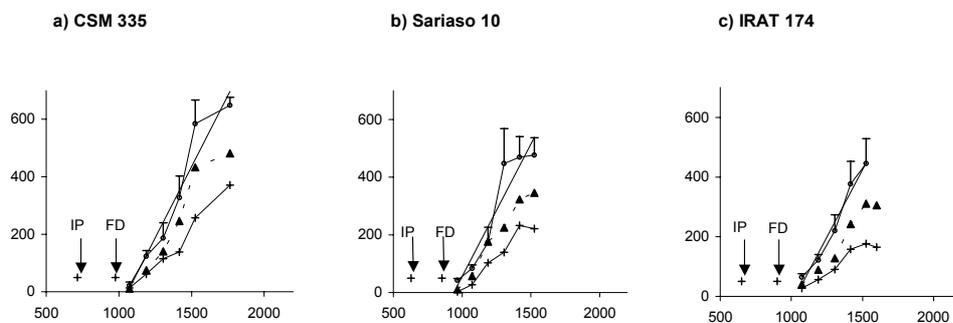
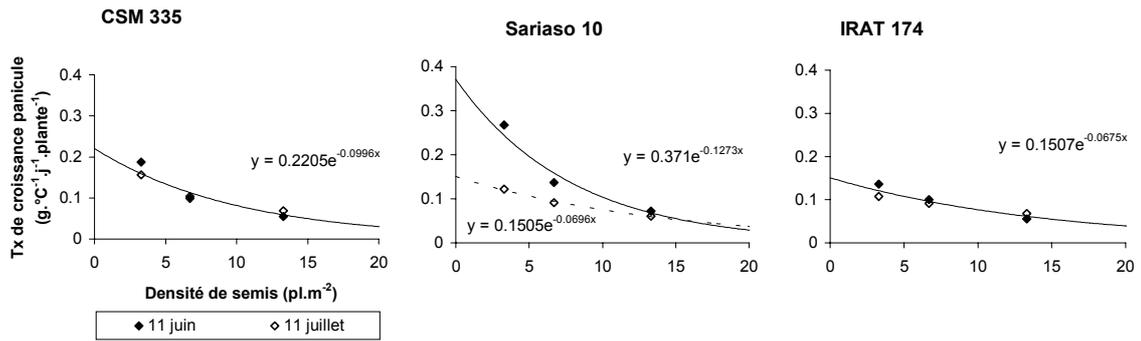
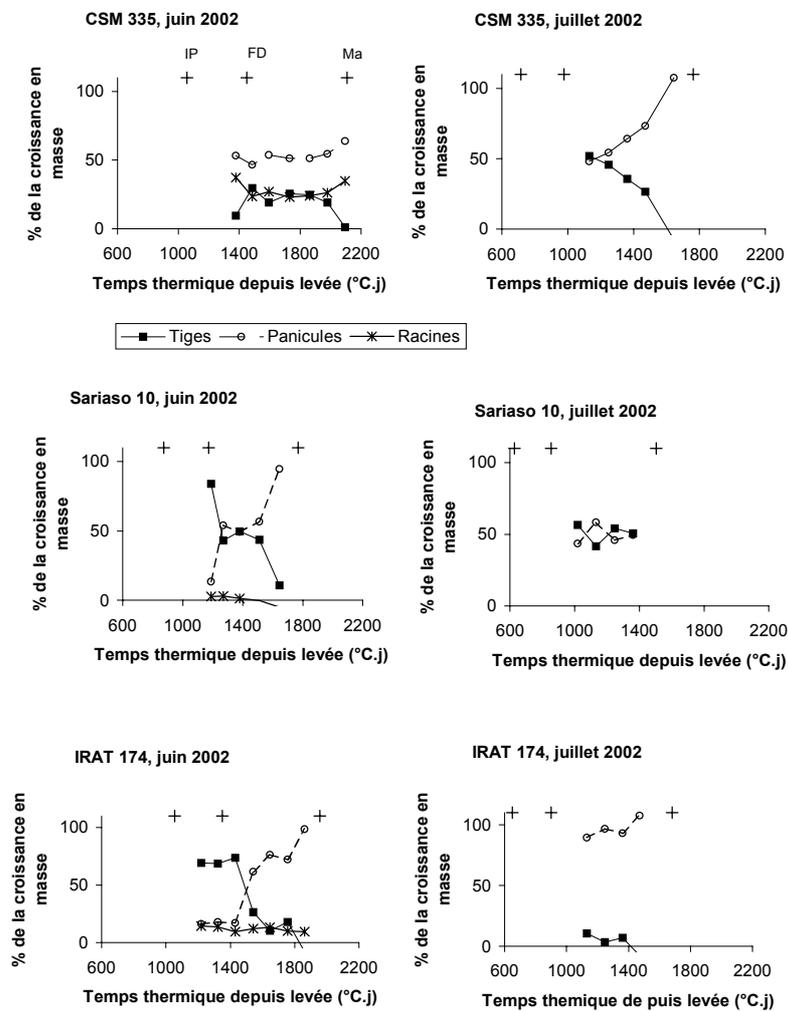


Fig. IV-15 : Croissance massique de la panicule en fonction de la variété, de la date de semis et de la densité de culture.



**Fig. IV-16 :** Croissance massique de la panicule en fonction de la variété, de la date de semis et de la densité de culture.



**Fig. IV-17 :** Evolution de la répartition de la biomasse entre tiges, panicules et racines après FD.

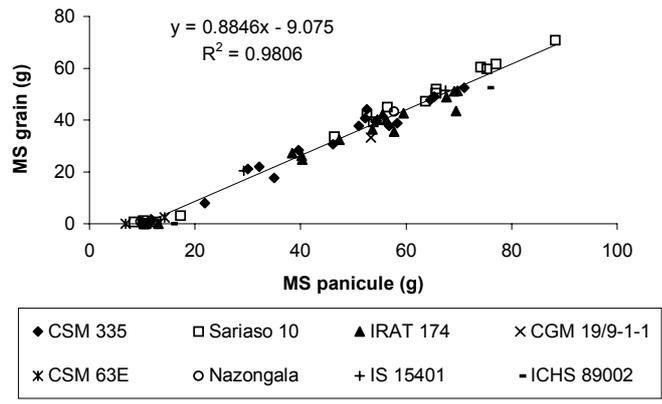
### 3.3.2 Après l'apparition de la feuille-drapeau

Après le déploiement de la feuille-drapeau il n'y a plus de production de biomasse foliaire mais en revanche la panicule commence sa croissance. Cette phase, jusqu'à la maturité du grain a été étudiée précisément en 2002. Les résultats de l'expérience sur la croissance des panicules de 2002 montrent que la croissance en longueur de la panicule se déroule pendant un intervalle de temps court, débutant au moment de l'apparition de la feuille drapeau et d'une durée de 150 à 200 °C.j soit 10 à 14 jours (Fig. IV-14). La croissance massive de la panicule a débuté au même moment et a ensuite été linéaire, au long de l'épiaison puis de la floraison et du remplissage du grain, jusqu'à la maturité (Fig. IV-15). La pente de cette croissance a été estimée par panicule et reportée graphiquement en fonction de la densité de semis (Fig. IV-16). Pour CSM 335 et IRAT 174, ces pentes qui dépendent de la densité ont été indépendantes de la date de semis, alors qu'elles ont été très différentes d'un semis à l'autre pour Sarioso 10. On verra au paragraphe IV-5.1.3 que cette différence est probablement en relation avec le nombre de feuilles totales émises, suivant qu'il est ou non supérieur à 23. Le taux de croissance de la panicule qu'on suppose corrélé avec le potentiel acquis pendant la phase de développement précédente, dépend donc de la densité suivant une relation ajustée visuellement par une exponentielle. Pour les variétés CSM 335 et IRAT 174 ce taux de croissance montre une certaine sensibilité à la densité, qui apparaît beaucoup plus forte pour Sarioso 10 lors du semis du mois de juin. Pour les 2 premières variétés le nombre total de feuilles a été supérieur à 23 pour tous les traitements et les 2 dates de semis. En revanche, pour Sarioso 10 ce nombre a été compris entre 27,7 et 22,6 pour le semis du mois de juin et a été inférieur à 25 pour tous les semis du mois juillet. Le fort effet de la densité sur le taux de croissance de la panicule constaté pour Sarioso 10 lors du semis de juin s'explique probablement par le franchissement ou non du seuil de montaison spontanée en fonction de la densité de semis. Ce qui signifie que pour cette variété la relation entre la densité et le taux de croissance de la panicule n'est pas correctement déterminée lorsque les plantes produisent plus de 25 feuilles.

Après le déploiement de la feuille-drapeau, comme pour la phase précédente, les répartitions de la biomasse à la densité de 13,3 pl.m<sup>-2</sup>, proche de celle pour laquelle le rendement potentiel est atteint, ont été stables au cours du temps mais cette fois dépendante de la variété (Fig. IV-17). Une première différence entre variétés réside dans la part affectée aux racines, qui a été de 25 % chez CSM 335, 12 % chez IRAT 174 et 0 % chez Sarioso 10. Une deuxième différence concerne l'allocation de biomasse aux tiges pendant cette phase : faible chez IRAT 174 (12 %) elle s'est poursuivie à un rythme plus soutenu chez les 2 autres variétés (25 % chez CSM 335 et 50 % chez Sarioso 10).

Cette différence paraît être en relation avec le nanisme de la variété : les variétés à tige haute doivent répondre à une contrainte forte de support de la panicule à mesure qu'elle s'alourdit. La tige continue de s'épaissir et se lignifie pendant cette phase et, pour CSM 335, envoie de nombreuses racines adventives afin d'augmenter son ancrage au sol. L'investissement de biomasse consenti par les guinea vers la tige et les racines pendant la phase de remplissage a clairement pour objectif de répondre à cette contrainte mécanique et y répond parfaitement. En effet la casse de tige n'existe pas dans ces matériels et la verse racinaire y est très exceptionnelle, y compris en condition de forte intensification. La verse racinaire est en revanche fréquente chez Sarioso 10, dont on a vu qu'il ne développe plus de racine pendant la phase de remplissage.

En définitive la part de biomasse disponible mesurée pour les panicules a donc été de 50 % chez CSM 335 et Sarioso 10 contre 75 % chez IRAT 174.



**Fig. IV-18** : Relation entre la masse sèche de la panicule (structure + grain) et la masse sèche de grain pour 8 variétés de sorgho dans les 5 essais conduits à Samanko en 2001.

### 3.4 Le coefficient d'égrenage

En 2001, la relation entre la masse de grain ( $M_{\text{sgrain}}$ ) et celle de la panicule ( $M_{\text{span}}$ ) a été déterminée à la récolte sur les 3 variétés en fonction des conditions de culture et sur 5 variétés supplémentaires, présentes dans les essais (Fig. IV-18). Cette relation, généralement réduite au coefficient d'égrenage, est apparue linéaire et indépendante de la variété. La masse de la structure de la panicule augmente donc en proportion de la masse de grain porté au-dessus d'une masse structurelle minimale, selon l'équation :

$$M_{\text{sgrain}} (\text{g.panicule}^{-1}) = 0,88 * M_{\text{span}} - 9 \quad \text{Eq. IV-5}$$

## 4 La modélisation du rendement

### 4.1 La biosynthèse

La croissance en biomasse pour la journée ( $dMS$ ) est calculée comme :

$$dMS = \_RUE * (1 - e^{(-0,4 * LAI)}) * 0,5 * Rg \quad \text{Eq. IV-6}$$

avec  $\_RUE = 3,5 \text{ g.MJ}^{-1}$  (PAR),  $Rg$  : somme de la radiation globale pour la journée

### 4.2 La croissance de la masse foliaire

Pour chaque feuille  $i$ , l'augmentation quotidienne de la surface foliaire  $dSurf(i)$  supposée constante au cours du déploiement de la feuille et proportionnelle à la température a été modélisée au chapitre 3 (Eq. III-29)

$$dSurf(i) = Tj * Surf(i) / Tcrois(i)$$

avec  $Tj$  : le temps thermique accumulé pendant la journée ( $T_{\text{moy}} - T_{\text{base}}$ ),  $Surf(i)$  : surface finale de  $i$  et  $Tcrois(i)$  : durée thermique de la croissance du limbe de  $i$

La biomasse utilisée par le limbe foliaire en cours d'expansion  $dMSF(i)$  est calculée pour chaque feuille comme le rapport entre l'augmentation de la surface  $dSurf(i)$  et la surface massique de la feuille  $SLA(i)$  :

$$dMSF(i) = dSurf(i) / SLA(i) \quad \text{Eq. IV-7}$$

La relation entre  $SLA$  et le rang de la feuille a été montrée au chapitre 3 (Eq. III-18) :

$$\begin{cases} SLA(i) = -14 * i + 404 & \text{si } i \leq 16 \\ SLA(i) = 169 & \text{si } i > 16 \end{cases}$$

L'augmentation de biomasse foliaire pour la plante ( $dMS_{\text{feuil}}$ ) est la somme des augmentations individuelles :

$$dMS_{\text{feuil}} = \sum dMSF(i) \quad \text{Eq. IV-8}$$

### 4.3 La croissance de la masse racinaire

Le développement et la croissance de l'appareil racinaire sont supposés obéir à un schéma défini qui induit une croissance potentielle définie au cours du temps thermique. Il a été montré au paragraphe 3 que la relation était linéaire croissante puis constante et définie seulement après 110 °C.j (ou 5-6 jours) pour les 3 variétés. Avant cette date, la biomasse totale accumulée est de l'ordre de 200 mg.m<sup>-2</sup> alors que la biomasse des grains semés est de l'ordre de 130 mg.m<sup>-2</sup> (6,7 pl.m<sup>-2</sup> x 20 mg). Pendant cette phase hétérotrophique initiale, une partie de la biomasse a été fournie par le grain. Mais à partir de cette date la croissance s'accélère pour atteindre une biomasse de l'ordre de 1500 mg.m<sup>-2</sup> à 200 °C.j, qui a nécessairement été biosynthétisée. 110 °C.j peut donc être considérée comme la date du début de la phase autotrophique. Au cours de cette phase la croissance racinaire quotidienne (dMSrac) sera estimée comme suit :

$$\text{Si } \text{TAL} > 110 \quad \text{dMSrac} = \min((\text{dMS} - \text{dMSfeuill}), \text{Tj} * \text{Tx\_racines}) \quad \text{Eq. IV-9}$$

avec Tx\_racines défini par l'équation IV-4.

### 4.4 La répartition de la biomasse exportée par les feuilles

Dans le modèle proposé ici la biomasse utilisée par les limbes foliaires est déterminée par l'expansion de leur surface et la biomasse affectée aux racines par une demande potentielle déterminée par une relation linéaire, fonction du temps thermique. Il reste donc à répartir la biomasse restante aux autres organes : tiges puis panicules à partir de l'apparition de la feuille-drapeau.

#### 4.4.1 La phase hétérotrophique

Pendant la phase initiale, les règles de répartition mises en évidence au paragraphe 3 sont appliquées, sans se soucier de la disponibilité en photosynthétats, puisqu'une partie de la biomasse provient des réserves du grain. Il a été montré que le rapport dMSfeuill : dMSautres est alors de 40 : 60 et que dMSautres est réparti entre tiges et racines dans la proportion 40 : 60. D'où :

$$\text{dMStig} = \text{dMSfeuill} * 24/60 \quad \text{et} \quad \text{dMSrac} = \text{dMSfeuill} * 16/60 \quad \text{Eq. IV-10}$$

#### 4.4.2 Phase autotrophique

##### 4.4.2.1 Avant l'apparition de la feuille-drapeau

La croissance de masse affectée aux tiges (dMStig) est calculée par différence :

$$\text{dMStig} = \min(0, \text{dMS} - \text{dMSfeuill} - \text{dMSrac}) \quad \text{Eq. IV-11}$$

#### 4.4.2.2 Entre l'apparition de la feuille-drapeau et la floraison

La panicule commence sa phase de croissance linéaire au moment de l'apparition de la feuille-drapeau (TAL\_aFD) et la tige achève son extension jusqu'à une date qu'on estimera être celle de la floraison, 229, 179 et 145 °C.j plus tard, pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174, respectivement. La croissance de la masse de la panicule (dMSpan), organe prioritaire, est une relation linéaire du temps thermique, éventuellement limitée par la disponibilité en biomasse. La tige reçoit la biomasse restante :

$$\begin{aligned} \text{dMSpan} &= \min(k_{\text{pan}} * T_j * \text{plm2} , \text{dMS} - \text{dMSfeuil} - \text{dMSrac}) \\ \text{dMStig} &= \max(0 , \text{dMS} - \text{dMSfeuil} - \text{dMSrac} - \text{dMSpan}) \end{aligned} \quad \text{Eq. IV-12}$$

avec  $k_{\text{pan}}$  : pente de croissance de la masse de la panicule

Au cours de la mise au point, ces équations se sont montrées satisfaisantes lorsque beaucoup de feuilles avaient été produites et que la photosynthèse quotidienne était importante en raison du LAI élevé. Par contre lorsque le LAI était faible en raison d'un petit nombre de feuilles produites (semis de septembre) il s'est avéré nécessaire d'imposer une allocation minimale vers la tige pendant cette phase intermédiaire, qui a été fixée à 50% de la biomasse disponible pour la partie aérienne, en l'absence de donnée disponible. Donc en dessous d'un seuil fixé à 23 feuilles totales, qui est celui de la montaison spontanée, les équations V-12 deviennent :

$$\begin{aligned} \text{si (NBF total} \leq 23) & \quad \text{Eq. IV-12'} \\ \text{dMSpan} &= \min(k_{\text{pan}} * T_j * \text{plm2} , 0,5 * (\text{dMS} - \text{dMSfeuil} - \text{dMSrac})) \\ \text{dMStig} &= \max(0,5 * (\text{dMS} - \text{dMSfeuil} - \text{dMSrac}) , \text{dMS} - \text{dMSfeuil} - \text{dMSrac} - \text{dMSpan}) \end{aligned}$$

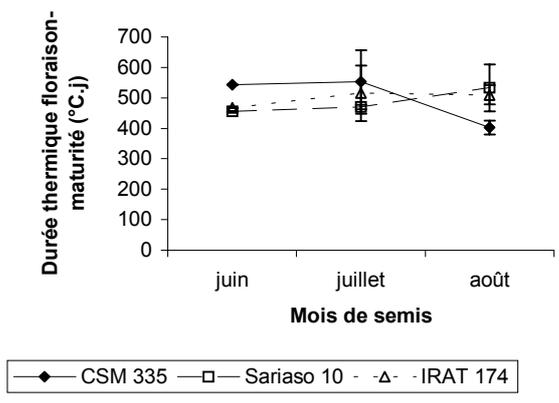
Les seules données disponibles pour l'estimation de  $k_{\text{pan}}$  proviennent de l'essai de 2002 et ne concernent donc que des semis de juin et juillet (Fig. IV-15). Pour CSM 335 et IRAT 174 la relation entre  $k_{\text{pan}}$  et la densité de semis a été identique pour les 2 semis pour lesquels plus de 23 feuilles ont toujours été produites, alors qu'elle était différente pour Sarioso 10 (Fig. IV-16). On suppose que la relation pour les 2 premières variétés décrit la croissance potentielle de la panicule en fonction de la densité, lorsque plus de 23 feuilles ont été produites, et que Sarioso 10 doit avoir un comportement voisin dont les paramètres n'ont pas été entièrement définis. En dessous de 23 feuilles la croissance de la panicule est régie par la compétition avec la tige (Eq. IV-12') et ne peut donc atteindre le potentiel qui sera calculé de la même manière.

$$k_{\text{pan}} = \text{pan-b1} e^{-\text{pan\_a1} * \text{plm2}} \quad \text{Eq. IV-13}$$

avec  $\text{plm2}$  : densité de semis,  $\text{pan\_a1}$  et  $\text{pan\_b1}$  : coefficients

#### 4.4.2.3 Après floraison

La tige a atteint sa hauteur maximale et n'accumule plus de biomasse (on ne considère pas ici une éventuelle mise en réserve). Les équations sont identiques à Eq. IV-12 et IV-12', mais avec  $\text{dMStig} = 0$ . Pour IRAT 174 la croissance de la tige a finalement été arrêtée au déploiement de la feuille-drapeau (FD), qui correspondait mieux aux données observées.



**Fig. IV-19** : Durée thermique moyenne, entre 2000 et 2002, de la phase floraison-maturité en fonction du mois de semis.

#### 4.4.2.4 Le rendement en grain

Après que la structure de la panicule ait atteint la masse structurelle minimale de 9 g par panicule, la répartition interne à la panicule entre la masse affectée à la structure et celle affectée au grain est égale à 12 : 88.

$$\begin{cases} \text{si MSstrpan} < 9 * \text{plm2} & \text{dMSstrpan} = \text{dMSpan} \\ \text{sinon} & \text{dMSstrpan} = \text{dMSpan} * 0,12 ; \text{dMSgrain} = \text{dMSpan} * 0,88 \end{cases} \quad \text{Eq. IV-14}$$

avec plm2 : nombre de plants par m<sup>2</sup>, MSstrpan et dMSstrpan : masse et gain de masse de la structure de la panicule et dMSgrain : gain de masse des grains

#### 4.4.2.5 La date de maturité

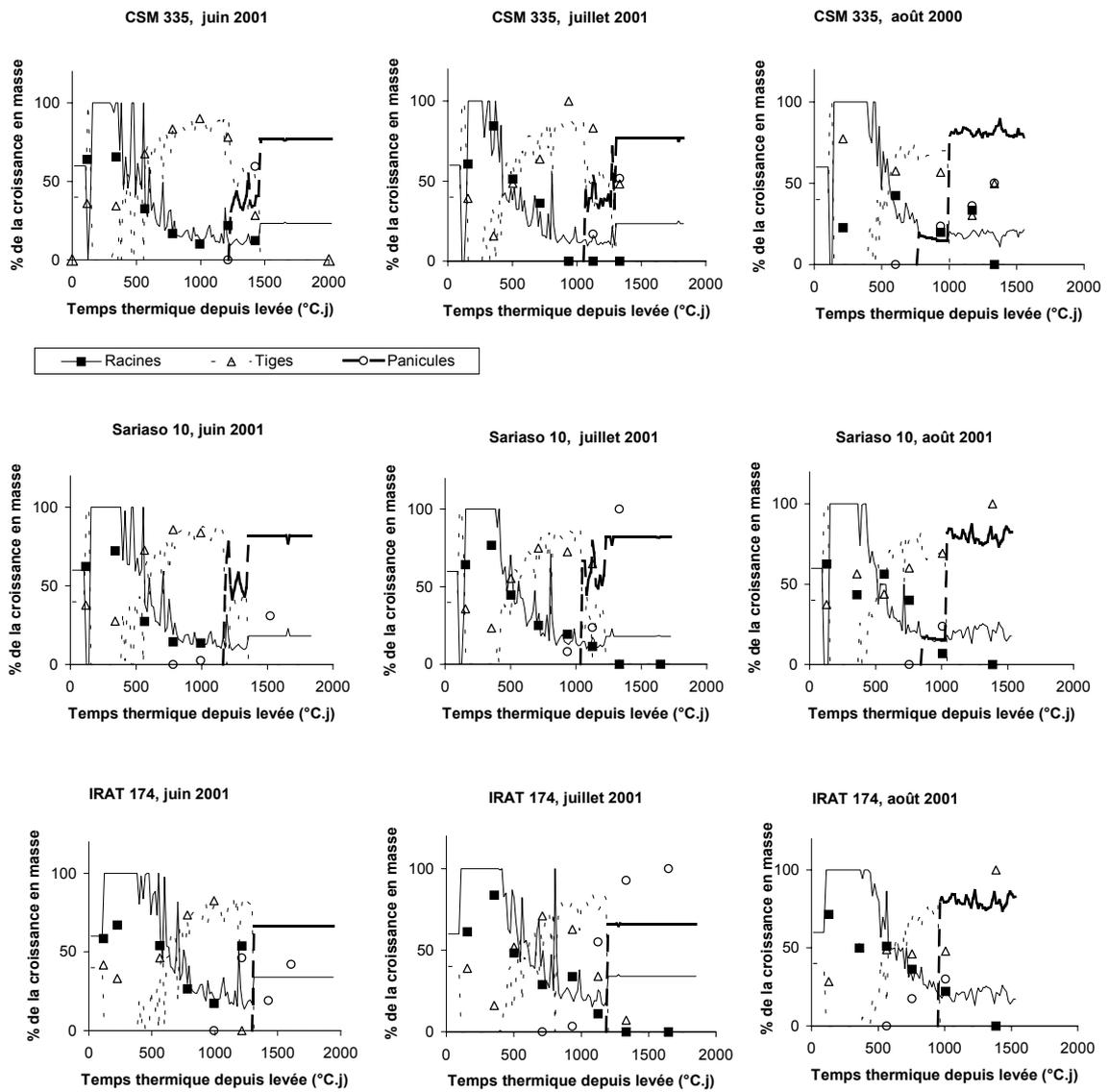
Le remplissage du grain se poursuit jusqu'à la maturité. La durée de la phase floraison-maturité est généralement considérée constante (Alagarswamy and Ritchie, 1991). Elle a été estimée sur les semis effectués à Samanko de 2000 à 2002 entre les mois de juin et août lorsqu'une production de grain a pu être observée (Fig. IV-19). Les durées observées ont été effectivement stables pour Sarioso 10 et IRAT 174, égales en moyenne à 498 et 486 °C.j et stables pour les semis des mois de juin et juillet pour CSM 335, égales en moyenne à 547 °C.j, mais plus courtes pour les semis du mois d'août pour cette variété. Il ne s'agit pas d'un échouage puisque le poids des grains n'a pas diminué et il faut donc envisager la possibilité que la durée de maturation du grain soit variable chez cette variété très photopériodique, sans qu'il soit possible de conclure par manque de données.

#### 4.4.3 L'effet de la densité

La réaction du plastochrone et du phyllochrone a été prise en compte et modélisée dans le chapitre 2. Elle modifie le nombre total de feuilles émises, donc le LAI et la production de biomasse.

En ce qui concerne l'évolution de la production racinaire en fonction de la densité, deux hypothèses étaient envisageables : soit elle est proportionnelle à la densité, soit au contraire elle ne dépend pas de la densité mais seulement de la surface disponible pour l'ensemble de la culture, en application des observations qui ont prévalu pour la modélisation de l'évolution du taux de croissance massique des racines (paragraphe IV-4.3). Les prélèvements racinaires effectués dans l'expérience de juin 2002 plaident en faveur de la deuxième hypothèse : les masses racinaires mesurées sont indépendantes de la densité (Tableau IV-1). Par conséquent, la masse racinaire de chaque plante est proportionnelle à la surface qui induit le volume, qu'elle parvient à coloniser, et tous deux sont d'autant plus réduits que la densité de culture est forte. La modélisation de l'évolution de la masse racinaire par unité de surface est donc indépendante de la densité de culture.

Enfin la croissance de la panicule a été modélisée dès le départ comme une fonction de la densité.



**Fig. V-20** : Comparaison entre les courbes de simulations et les observations de la répartition entre les organes de la biomasse exportée des feuilles.

## 5 Analyse des simulations

Le modèle de croissance des sorghos photopériodiques est maintenant complet, normalement capable de prédire le développement et la croissance en condition optimale des trois variétés pour lesquels il a été calibré en fonction de la date de semis (Annexes 3 et 4). A ce stade, l'adéquation de la simulation aux données observées a été vérifiée pour la prédiction de la date de IP (chapitre 1), l'estimation du plastochrone et du phyllochrone et du taux de croissance en hauteur (chapitre 2) et l'estimation des surfaces foliaires individuelles (chapitre 3).

Le modèle doit donc être maintenant testé pour la simulation de la production de la biomasse et de sa répartition vers les différents organes. Comme dans les chapitres précédents, il ne s'agit pas d'une validation en raison de l'absence de jeux de données supplémentaires, mais du test de la capacité du modèle à effectuer les simulations attendues.

### 5.1 La répartition de la biomasse

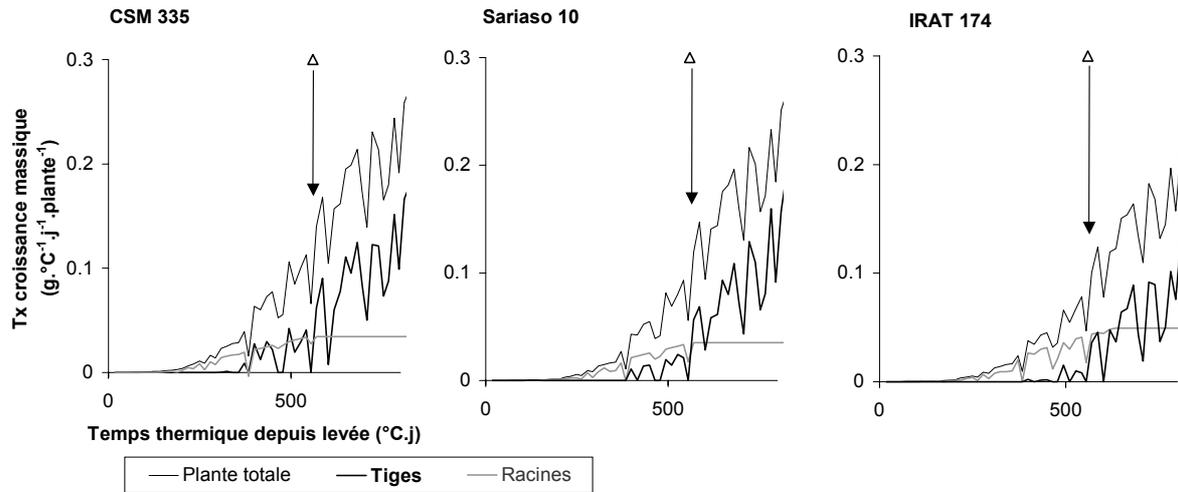
En dehors de la phase initiale la répartition de la biomasse dans ce modèle de croissance est pilotée par la demande estimée des trois organes, feuilles, racines, et panicules en place des coefficients généralement utilisés pour cette fonction de répartition. Les tiges reçoivent la part restante de la biomasse synthétisée. Il était donc indispensable de s'assurer en premier lieu que les hypothèses de répartition retenues et les estimations qui en découlaient, permettaient de simuler effectivement les résultats observés.

En ce qui concerne la croissance de la masse foliaire la méthode de la masse surfacique utilisée est courante et a déjà été largement validée par de précédents auteurs (Maas, 1993). Les simulations de répartition quotidienne de la biomasse exportée hors des feuilles ont été réalisées pour les 3 dates de semis de la saison pluviale 2001 (8 juin, 5 juillet, 8 août) et confrontées aux données observées (Fig. IV-20). Il importe de rappeler que chaque point indique une répartition moyenne vers chacun des organes pendant une période de 2 semaines reportée graphiquement au milieu de la période concernée. Les graphiques montrent une bonne corrélation d'ensemble entre les courbes de simulation et les données observées, sachant que la croissance du mois de juin 2001 a été perturbée par l'inondation à partir de 1100 °C.j et que la masse racinaire n'a pas été mesurée après la floraison, ce qui entraîne une répartition observée de la totalité de la biomasse vers la panicule après cette date. Les mesures racinaires de 2002, effectuées à floraison et maturité ont remis en cause cette répartition en montrant la poursuite de la croissance de la masse racinaire à cette période (Tableau IV-1).

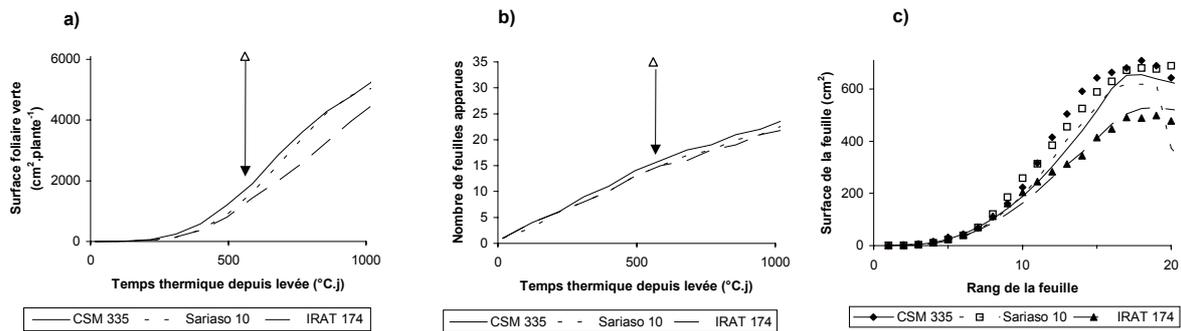
L'analyse détaillée des courbes de simulation apporte des éléments clés concernant les relations entre la phénologie et la disponibilité de biosynthétats pour la croissance.

#### 5.1.1 La prééminence initiale du système racinaire

Pendant le début de la phase autotrophique la demande simulée du système racinaire excède en permanence la disponibilité en biomasse, ce qui se traduit par une allocation de 100% de la biomasse vers les racines. Cette répartition est inexacte puisqu'une petite partie de cette biomasse est dirigée vers la tige constituée pendant cette phase des gaines des feuilles, qui sont courtes et fines. Mais elle souligne que la croissance des limbes foliaires et du système racinaire sont alors les priorités absolues de la plante pour lesquelles elle prélève le maximum possible des biosynthétats, dont la production est encore très faible.



**Fig. IV-21 :** Simulation des taux de croissance en biomasse quotidiens de la plante, de la tige et des racines. La date du début de la montaison est reportée ( $\Delta$ ).



**Fig.IV-22 :** Simulations pour le semis du 8 juin 2001 et pour chaque variété de **a)** la surface foliaire verte par plante, **b)** la cinétique d'apparition des feuilles et **c)** la surface individuelle des feuilles. Les données observées ont aussi été reportées sur le graphe c). La date du début de montaison est reportée ( $\Delta$ ).

### 5.1.2 Une phase intermédiaire, celle du tallage

Entre 300 et 500 °C.j, apparaît une phase intermédiaire pour la répartition de la biomasse dont la durée et la forme dépendent de la variété et de la date de semis. Cette période est celle du tallage lorsqu'il se produit (Fig. III-2). Après environ 300 °C.j chez CSM 335 et 400 °C.j chez Sarioso 10, pour les semis des mois de juin et de juillet la demande de biomasse relative des racines commence à décroître, laissant disponible pour les tiges une part de la biomasse exportée des feuilles qui peut atteindre 50%, en fonction de la radiation solaire reçue. Cette phase intermédiaire est inexistante lors des semis du mois d'août ou pour la variété IRAT 174. Ces observations s'accordent parfaitement avec celles qui ont été faites sur le tallage de ces variétés : IRAT 174 ne talle pas pour ces 3 dates de semis, Sarioso 10 émet des talles lors du semis du mois de juin, quelques-uns en juillet et aucun en août, CSM 335 talle plus abondamment que Sarioso 10 en juin et juillet et encore un peu en août.

Il semblerait donc que lorsque de la biomasse devient disponible pour la tige entre 300 et 500 °C.j, en raison de l'augmentation de la surface foliaire, elle est prélevée par les bourgeons apicaux pour assurer le tallage. La différence entre les variétés réside dans une différence entre les vitesses d'augmentation des taux de croissance massique (Fig. IV-21). La raison en est que la surface foliaire a augmenté plus rapidement chez CSM 335 que chez Sarioso 10 puis IRAT 174 (Fig. IV-22-a). Cette différence à deux causes qui ont été bien rendues par le modèle de simulation : 1) le rythme d'apparition des feuilles est un peu plus rapide chez CSM 335 que chez les 2 autres variétés (Fig. IV-22-b) et 2) à partir de la 10<sup>ème</sup> feuille la surface individuelle des feuilles de IRAT 174 est inférieure à celle des feuilles des autres variétés (Fig. IV-22-c). Au moment de la montaison, il y a environ 13 feuilles ligulées donc entièrement déployées et cette différence entre les variétés a donc commencé à s'exprimer. Au mois d'août l'initiation paniculaire rapide modifie ce schéma, puisqu'elle est suivie du déclenchement de la montaison ; la biomasse disponible pour les tiges est alors prélevée par les entre-nœuds en croissance et le tallage ne se produit plus.

Les trois variétés ont montré des capacités voisines de production d'un grand nombre de talles lors des semis de la période novembre-janvier (données non présentées). Leur capacité à produire des talles dans un environnement donné dépend donc à la fois d'un facteur affectant la surface individuelle des feuilles et de variations subtiles de la cinétique d'apparition de ces feuilles qui vont permettre ou non de dégager un petit excédent de biomasse nécessaire à la croissance des bourgeons apicaux avant que la montaison ne se déclenche.

### 5.1.3 Le déclenchement trophique de la montaison spontanée ?

Entre 500 et 600 °C.j la part de biomasse disponible pour les tiges augmente très rapidement en raison du très rapide accroissement du LAI qui se produit à cette période et de la stabilisation simultanée de la demande racinaire. Si IP n'est pas encore intervenue, c'est à ce moment que se déclenche la montaison spontanée et les modifications de rythmes de développement et de croissance (Fig. II-3 et II-8). Cette coordination permet aux tiges de croître lorsque la matière pour le faire est devenue disponible. Elle n'est pas le fruit du hasard et il est très probable que la montaison soit la conséquence de la disponibilité en biomasse pour les entre-nœuds. Il apparaît en effet qu'elle se déclenche au moment où se produit un saut quantitatif important de la quantité de biomasse résiduelle disponible pour les tiges (Fig. IV-21). Le taux de croissance massique potentiel des tiges qui était jusque là compris entre

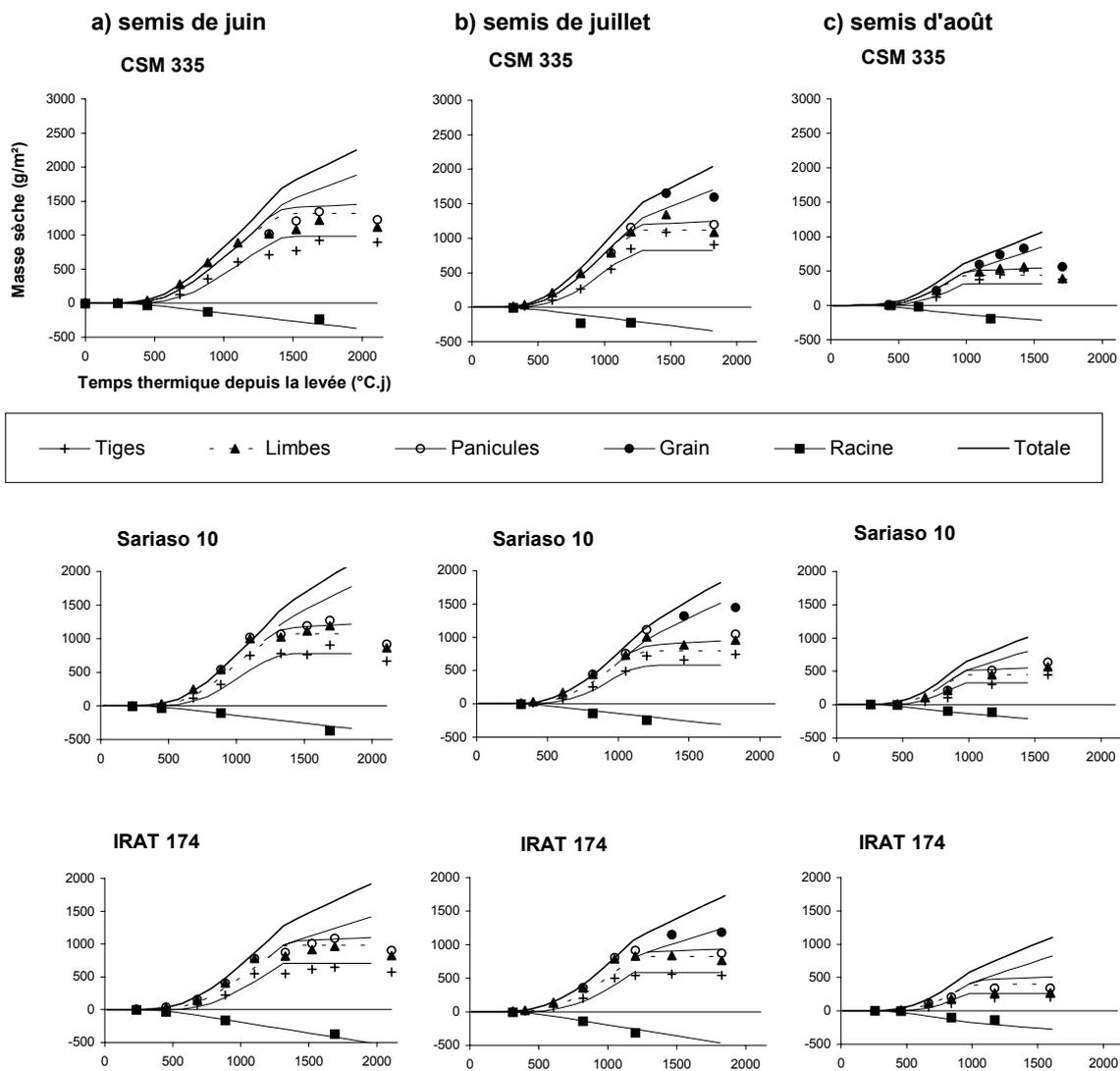
0,01 et 0,02  $\text{g}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{plante}^{-1}$  saute brusquement à des valeurs supérieures à 0,05  $\text{g}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{plante}^{-1}$ . Si la croissance des entre-nœuds ne peut s'effectuer qu'au-dessus de ce seuil de disponibilité de biomasse, cela expliquerait à la fois pourquoi elle se déclenche à cette date et pourquoi elle ne se déclenche pas antérieurement, laissant la possibilité aux bourgeons apicaux de développer des talles. Cette croissance n'affecterait pas tous les entre-nœuds mais ceux qui sont encore potentiellement capable de croître au moment où elle devient possible. En effet comme pour les autres organes la croissance des entre-nœuds est séquentielle : pour chacun elle débute après la perception d'un signal déclenché par la sortie de la ligule de la feuille du phytomère correspondant hors de la gaine de la feuille précédente et s'achève apparemment de façon programmée, sans que le signal ait été mis en évidence jusqu'à présent. Pour les premiers entre-nœuds ce signal final aurait donc été perçu malgré l'absence de croissance interdisant toute croissance ultérieure. La valeur du saut de la quantité de biomasse disponible est supérieure chez CSM 335, inférieure chez IRAT 174 et la valeur du seuil ( $\text{Tpx}_s$ ) autorisant l'élongation des entre-nœuds dépendrait donc de la variété. A la date du déclenchement de la montaison,  $\text{Tpx}_s$  peut-être estimé à 0,08, 0,06 et 0,04  $\text{g}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{plante}^{-1}$  pour CSM 335, Sarioso 10 et IRAT 174 respectivement.

Finalement, ce serait donc le déclenchement de l'élongation des entre-nœuds qui provoquerait le ralentissement des rythmes de développement et de croissance, à condition qu'il se produise avant IP. Il faut noter qu'à la même période le taux de croissance de la biomasse racinaire, jusque-là en croissance, devient constant. Il est peu probable cependant que cet événement puisse avoir un rôle de signal : la demande trophique racinaire se poursuit, mais ne varie plus. Et ce n'est pas la fin de cette augmentation qui provoque le saut quantitatif de la biomasse disponible pour les tiges, qui est d'un ordre bien supérieur à la demande racinaire et serait peu affecté même si la demande racinaire continuait d'augmenter avec le rythme précédent.

Par contre si la montaison est déclenchée après une IP précoce la situation est tout à fait différente : ce déclenchement est initié par un autre type de facteur, avant que la 12 ou 13<sup>ème</sup> feuille, qui peuvent être les dernières, soient ligulées. La production de biomasse quotidienne pendant la montaison est alors beaucoup plus faible en raison du nombre réduit de feuilles produites et tiges et panicules vont rapidement se trouver en concurrence pour le partage d'une offre déficitaire. Pourtant le rythme d'apparition des feuilles et par conséquent leur vitesse de croissance ne sont alors pas modifiés par la montaison en cours.

Le passage d'une configuration à l'autre se fait suivant que la variété produit plus ou moins de 23 feuilles au total. Pour CSM 335 semée à Bamako ce passage s'effectue entre le 15 et le 25 juillet. Pour cette variété, le 15 juillet est donc une date clé : semée avant cette date elle aura un développement séquentiel harmonieux qui assurera pour chaque organe en croissance une disponibilité suffisante de l'offre de biomasse. Mais semée après cette date, le déclenchement précoce de l'IP va entraîner celui de la montaison avant que la canopée puisse assurer une alimentation carbonée conforme à la demande des entre-nœuds. Le développement de la panicule qui commence alors puis sa croissance vont donc se dérouler en situation de pénurie permanente de l'offre de biosynthétats. Ces observations expliquent grandement la chute de rendement observée dans les semis tardifs de variétés photopériodiques traditionnelles. Elles montrent que cette chute est structurelle et ne peut par conséquent pas trouver de solution complète : une augmentation de densité, qui a ses limites, ne compensera pas entièrement la chute du potentiel de récolte réduit par la compétition interne.

Pour Sarioso 10 ce seuil est franchi entre le 21 juin et le 7 juillet et pour IRAT 174, entre le 20 et le 25 juillet. Cette hypothèse sur le déficit nutritionnel de la panicule expliquerait ainsi pourquoi le taux de croissance des panicules a été différent entre les semis du 11 juin et



**Fig. IV-23 :** Comparaison des courbes de simulation et des observations pour l'année 2001 de la croissance cumulée de la biomasse des organes en fonction de la date de semis.

du 11 juillet pour Sariaso 10 et identique chez les autres variétés : lors du semis du 11 juillet le potentiel de la panicule a été affecté chez Sariaso 10 qui a développé moins de 23 feuilles. On peut alors prédire que cette situation devrait se retrouver chez CSM 335 lorsqu'il produira moins de 23 feuilles, au mois d'août. Le taux de croissance devrait alors tomber au niveau inférieur chez Sariaso 10 qui est aussi celui de IRAT 174, indépendamment de la date de semis. L'estimation de kpan dans le modèle a donc finalement été exprimée en fonction de la position relative de IP et du déclenchement de la montaison. D'autre part les données sont insuffisantes pour estimer la répartition de la biomasse entre tige et panicule lorsque moins de 23 feuilles ont été produites. Dans le modèle les valeurs de répartition de CERES-sorgho ont alors été reprise (Fig. IV-2). Soit 0,15 : 0,7 : 0,15 pour racine : tige : panicule entre feuille-drapeau et floraison puis 0,1 : 0,9 pour racine : panicule pendant la maturation du grain.

## 5.2 La production de biomasse en fonction de la date de semis

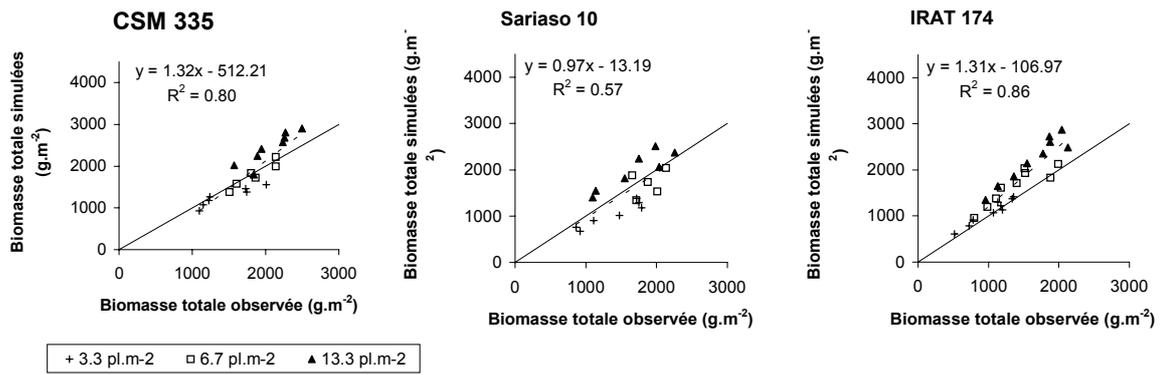
Les cinétiques simulées de la croissance en masse cumulée pour chaque organe ont été établies pour les dates de semis de la saison pluviale 2001 et confrontées aux données observées (Fig. IV-23). En première analyse, il peut être constaté que :

- l'adéquation des courbes simulées et des données apparaît meilleure pour les semis de juillet que pour ceux de juin et plus difficiles à juger au mois d'août.
- la production totale de biomasse simulée pendant la phase végétative est bien corrélée avec les observations en juin et en juillet.
- la production de la biomasse racinaire apparaît correctement simulée.

L'analyse détaillée, par date de semis, met en évidence les qualités et les défauts des simulations.

Il faut rappeler que les semis du mois de juin 2001 ont été perturbé par une inondation à partir de 1100 °C.j et qu'ils n'ont pas produit de grains par suite de dégâts d'oiseaux. Seules les observations réalisées avant 1100 °C.j doivent donc être prises en compte, quoiqu'il apparaisse que Sariaso 10, variété nettement plus précoce à cette date de semis, a été peu affectée par l'inondation. Avant 1100 °C.j simulations et observations sont en bon accord pour les 3 variétés.

Pour le semis de juillet 2001, pendant lequel les conditions de culture ont été optimales, les simulations et les données observées sont très bien corrélées pour CSM 335 et Sariaso 10 en tenant compte de ce que la masse des feuilles déjà mortes est manquante en fin de saison, particulièrement chez CSM 335, parce que les derniers orages arrachent ces feuilles. Pour ces 2 variétés, des taux identiques de croissance de la panicule en fonction du temps thermique ont été utilisés en conformité avec les observations. Pour Sariaso 10 cette croissance de la panicule entraîne une accumulation de biomasse très proche du potentiel photosynthétique de la surface verte (la cinétique d'accumulation de la biomasse totale est peu marquée par l'arrêt de la croissance de la tige). Il en va tout autrement pour CSM 335 qui a développé une surface foliaire beaucoup plus importante au cours d'un cycle végétatif plus long dont le potentiel photosynthétique apparaît très sous-utilisé pendant la phase de maturation du grain. Pour IRAT 174, variété naine, la masse des tiges a été correctement estimée en supposant que leur croissance s'achevait au moment du déploiement de la feuille-drapeau au lieu de la floraison pour les 2 autres variétés.



**Fig. IV-24** : Comparaison entre mes valeurs de biomasse totale observées et simulées pour le semis de juin 2002 et pour les 3 variétés.

En septembre 2001, les panicules n'ont pas porté de grain par suite de la destruction des fleurs par une attaque massive de cécidomyies. L'adéquation des simulations avec les données concernant la masse des tiges et des feuilles est satisfaisante.

Dans le modèle actuel, le taux de croissance potentiel de la panicule ne dépend que de la densité et conduit donc à une masse de la panicule proportionnelle à la durée de la phase floraison-maturité. Comme la durée de cette phase est aussi constante, le modèle prédit une production potentielle de grain indépendante de la date de semis tant que l'offre de biomasse est supérieure ou égale à la demande de la panicule. Cette prédiction n'est basée que sur des données de récoltes d'essais semés en juin et en juillet en raison de la grande difficulté qu'il y aurait à observer des récoltes pour d'autres dates de semis. Elle n'est donc pas vérifiée pour les autres dates de semis.

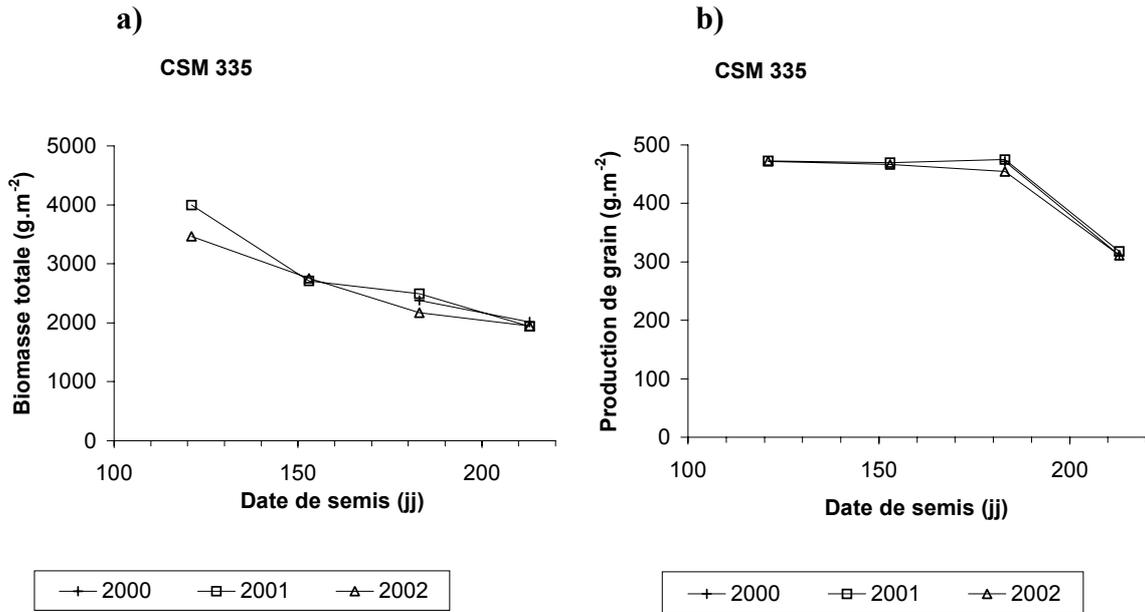
Pour les semis des mois de juin et de juillet on peut donc attendre un rendement stable malgré des différences de durée cycle voisines d'un mois pour CSM 335 et IRAT 174.

### 5.3 *La production de la biomasse en fonction de la densité*

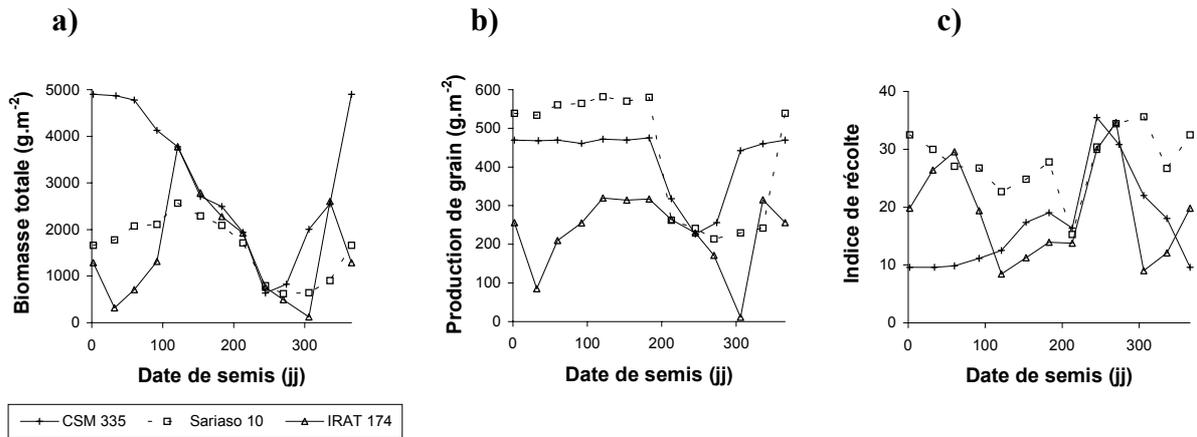
Les simulations de la production de biomasse totale ont été établies pour le semis du 11 juin 2002 et confrontées aux données observées (Fig. IV-24). On observe une adéquation correcte entre données observées et simulées pour les densités inférieures, 3,3 et 6,7 pl.m<sup>-2</sup> à l'exception de IRAT 174 à 6,7 pl.m<sup>-2</sup> chez laquelle la masse des tiges apparaît légèrement surestimée en dépit de la modification apportée au modèle pour la période de fin de croissance des tiges. En revanche, à la densité de 13,3 pl.m<sup>-2</sup> les simulations qui prennent pourtant en compte la réduction du nombre de feuille et du LAI résultant, surestiment largement les productions de biomasse observées chez les 3 variétés. Un ou d'autres facteurs non pris en compte sont donc intervenus lorsque la densité a augmenté pour limiter cette production de biomasse. Il ne s'agit ni d'une modification de la surface individuelle des feuilles, ni d'une accélération de leur sénescence. Ces deux variables ont été mesurées et n'ont pas varié avec la densité (données non reportées). En revanche, il a été montré que la biomasse racinaire par unité de surface ne variait pas avec la densité (Tableau IV-1). Ainsi à haute densité le LAI augmente tandis que l'accès aux ressources du sol, hydriques et minérales reste inchangé. Il serait logique que cet accès deviennent le facteur limitant de la croissance au-delà d'un seuil de densité, fonction de la pluviométrie, de la capacité de rétention en eau et de la fertilité minérale du sol. C'est très probablement la raison du décalage entre les courbes de simulation et les observations à la densité de 13,3 pl.m<sup>-2</sup>.

## 6 **Utilisation du modèle : analyse des effets climatiques inter-annuels et de la date de semis sur le rendement**

Le modèle a été utilisé pour simuler les productions de biomasse totale et de grain en fonction de la date de semis, des conditions météorologiques de l'année et de la valeur de la RUE. La densité de 6,7 pl.m<sup>-2</sup> qui est correctement calibrée a été utilisée pour ces simulations.



**Fig. IV-25 :** Simulation de la production de **a)** biomasse totale et **b)** de grain chez CSM 335 pour 4 dates de semis de mai à août, en fonction de l'année d'enregistrement des données climatiques.



**Fig. IV-26 :** Simulation des productions potentielles de **a)** la biomasse totale et **b)** de grains et **c)** évolution de l'indice de récolte correspondant pour des semis du 1<sup>er</sup> de chaque mois utilisant la base climatique de l'année 2001.

### 6.1 *L'effet des variations climatiques inter-annuelles*

Il était important de vérifier la variabilité des prédictions de rendement induites par les variations climatiques inter-annuelles mesurées entre 2000 et 2002. La majeure partie des simulations a en effet été effectuée sur les données de l'année 2001, en supposant que cette variation était faible dans l'environnement étudié.

Les productions de biomasse totale et le rendement en grain ont donc été simulés pour la variété CSM 335 pour 4 dates de semis couvrant la saison des pluies, du 1<sup>er</sup> mai au 1<sup>er</sup> août, et en utilisant les données climatiques enregistrées de juillet 2000 à décembre 2002. La densité de semis est supposée de 6,7 pl.m<sup>-2</sup>. L'effet inter-annuel des variations climatiques sur la production potentielle de biomasse est d'autant plus grand que le cycle était long, atteignant 500 g.m<sup>-2</sup> pour le semis du mois de mai (Fig. IV-25-a). En revanche le rendement en grain simulé est quasi-indépendant de l'année pour cette variété (Fig. IV-25-b). Les conditions d'alimentation de la panicule, qui dans le modèle ne prennent pas en compte une éventuelle remobilisation des réserves, sont donc soit indépendantes des conditions climatiques soit ces conditions sont peu variables d'une année à l'autre pendant la phase de remplissage du grain. Compte-tenu de ce qui a été montré sur la faiblesse du puit « panicule » par rapport au potentiel d'assimilation, il est logique que les conditions climatiques n'affecte pas la croissance de la panicule de mai à juillet. En août la plante a moins de 23 feuilles et l'assimilation est donc limitante pour la croissance de la panicule. Elle ne semble pas variable d'une année à l'autre parce que les conditions de la période de remplissage, en octobre, sont effectivement peu variables, sèches, très chaudes et sans nuage.

### 6.2 *L'effet de la date de semis sur le potentiel de rendement*

L'effet de cette variable d'entrée a déjà été discuté pour les dates de semis de la saison pluviale. Des semis le 1<sup>er</sup> de chaque mois ont maintenant été simulés en utilisant la base climatique de l'année 2001, pour les 3 variétés supposées cultivées à la densité de 6,7 pl.m<sup>-2</sup>. Le potentiel de production de biomasse est en relation avec la durée du cycle total et le nombre de feuilles émises (Fig. IV-26-a). Les simulations du rendement en grain apportent un éclairage particulièrement important aux observations régulièrement rapportées à propos de la forte baisse du rendement lors de semis tardifs. Elles prédisent en effet une diminution de moitié du potentiel de rendement entre le semis du 1<sup>er</sup> juillet et celui du 1<sup>er</sup> août pour CSM 335 et Sarioso 10 (Fig. IV-26-b). Cette chute de rendement est la conséquence de la diminution du nombre de feuilles qui entraîne à la fois une forte diminution de la production de biomasse et une concurrence forte entre tige et panicule pour cette biomasse. Cette situation se maintient pendant un nombre de semis plus ou moins grand suivant les variétés, jusqu'à ce que le nombre de feuilles produites redevienne supérieur à 25. Chez IRAT 174, l'évolution du rendement en grain suit un schéma différent pendant la même période : la production faible en juillet ne diminue que légèrement en août. La variété montre donc un comportement plus stable que les autres, parce que son potentiel est bien inférieur. Lors du semis de novembre le nombre de feuilles produites est estimé à 10 et par conséquent le potentiel de rendement devient extrêmement faible.

Pendant la première moitié de l'année le potentiel de rendement de CSM 335 et de Sarioso 10 sont très peu variables. Ce comportement n'est pas conforme à celui qui a été décrit par Bezot (1963) et Cochemé et Franquin (1967) sur la base d'une série de semis mensuels conduite pendant 11 mois, qui montrait une décroissance régulière du nombre de grain par panicule du semis d'avril au semis d'août. Mais cette expérience, non répétée, n'est pas indicatrice du potentiel de rendement : au mois d'août le poids de mille grains a chuté

fortement indiquant probablement un fort déficit hydrique et les semis précédents ont épiés les uns derrière les autres et ont pu être l'objet d'une attaque de plus en plus forte des cecidomyies dont on sait que la pression augmente avec le retard de floraison. Les mesures de longueur de panicule publiées dans le même article et montrant qu'elle a été indépendante de la date de semis, argumentent au contraire en faveur d'un potentiel assez stable du nombre de grain.

Les indices de récolte correspondant ont été calculés (Fig. IV-26-c). Ils sont variables en fonction de la date de semis et atteignent leurs valeurs maximales lors des semis de septembre-octobre, lorsqu'à la production de biomasse et de grain est minimale. Ce qui souligne à nouveau que ce critère habituel n'est pas adapté pour juger des performances des variétés photopériodiques.

## 7 Conclusions

Les mesures de production de la biomasse et leur analyse ont montré que la RUE des sorghos d'Afrique de l'Ouest était commune entre eux, égale à celle mesurée au Texas mais nettement inférieure à celle des sorgho sucrier en zone méditerranéenne. Elles ont fourni des données sur la répartition de cette biomasse vers les différents organes de la plante au cours de sa croissance et montrées en particulier que la masse racinaire continuait d'augmenter jusqu'à la maturation de grain, ne serait-ce que par la production des racines adventives.

Sur la base de ces observations le modèle de croissance a été bâti sur un schéma pour partie original de répartition de la biomasse partant des principes suivants :

- les feuilles produisent la biomasse et en disposent immédiatement pour déployer leur limbe suivant des proportions précédemment mises en évidence entre masse et surface.
- La biomasse excédentaire est exportée hors des feuilles vers les autres organes : racines, tige et panicule.
- L'appareil racinaire se développe de façon autonome, suivant sa propre dynamique qui est mal connue, en élaborant une biomasse de racines qui est proportionnelle au volume exploré, lui-même proportionnel à la surface au sol conquise pendant la première partie de la culture.
- La croissance de la masse de la panicule est insignifiante entre IP et l'apparition de la feuille-drapeau, phase consacrée à son seul développement. Elle devient une fonction linéaire du temps thermique après l'apparition de la feuille-drapeau qui déclenche cette croissance. Cette fonction reste stable jusqu'à la maturité du grain.
- La tige en croissance reçoit la biomasse non-utilisée par les trois autres organes.

Les simulations réalisées à partir ce modèle de croissance ont été riches d'enseignements sur le rôle des relations trophiques entre organes qui semblent agir comme des signaux pour la production des talles et le déclenchement de l'élongation spontanée des entre-nœuds : un seuil de disponibilité quotidienne de biomasse serait nécessaire pour permettre l'élongation des entre-nœuds. En dessous de ce seuil leur élongation ne se produirait pas et l'éventuel surplus de biomasse disponible pour les tiges pourrait être prélevé par les bourgeons apicaux pour assurer la croissance initiale des talles. En dessus de ce seuil la croissance des entre-nœuds serait initiée. Ils deviennent alors fortement demandeur de biomasse et simultanément (ou en conséquence ?) les rythmes d'initiation des feuilles par l'apex et les taux de croissance linéaire et massique des limbes et des gaines des feuilles chutent brutalement. Ce seuil de déclenchement de la montaison serait une caractéristique variétale. Il est plus faible chez les

variétés semi-naines et naines. Il a été introduit dans le modèle à la place du seuil de 23 feuilles initiées utilisé jusque-là pour le déclenchement de la montaison et aboutit exactement aux mêmes résultats de simulations.

Ce schéma ne s'applique pas lorsque la montaison a été déclenchée à la suite de IP. Pour cette raison la croissance d'un sorgho semé jusqu'au début du mois de juillet est fondamentalement différente de celle d'un sorgho semé plus tardivement, dont la panicule souffre de déficit nutritif pendant tout son développement et sa croissance.

Enfin, le développement de la panicule des variétés photopériodiques semées avant la mi-juillet est sous l'influence de deux facteurs antagonistes : le temps de leur développement, entre IP et l'apparition de la feuille-drapeau qui est d'autant plus long que le semis est précoce et que le phyllochrone est long. Mais la vitesse de ce développement, qui est en relation avec le phyllochrone, est d'autant plus lente que le semis est précoce. Les deux effets paraissent s'équilibrer pour aboutir à des taux de croissance de la panicule stables pendant une durée de maturation invariante aboutissant à un potentiel de rendement invariant quelle que soit la durée du cycle, pour des semis effectués avant la date seuil de production de 23 feuilles.

# Conclusions et perspectives

## 1 Conclusions

Les sorghos photopériodiques d’Afrique de l’Ouest qui peuvent être cultivés en conditions naturelles tout au long de l’année dans leur environnement d’origine, produisent entre 12 et plus de 60 feuilles en fonction de la date de semis, avec des hauteurs de tige variant entre 1 et plus de 6 mètres. C’est un effet spectaculaire de la réponse photopériodique et du délai très long qu’elle peut imposer aux plantes annuelles jusqu’à l’initiation de la floraison. Pour un écophysiologiste c’est aussi un formidable laboratoire naturel permettant d’observer le développement et la croissance d’une même variété dans des conditions contrastées à l’extrême qui apportent un très fort effet de grossissement aux variations phénologiques qui se déroulent pendant le cycle de culture. Celles-ci ont parfois été détectées sur des espèces graminées non-photopériodiques ou en milieu tempéré mais jamais avec une telle intensité et sur une aussi longue durée qui permet de lever les doutes sur les influences exercées par les facteurs du milieu.

Cette étude du développement et de la croissance de variétés de sorghos photopériodiques a remis en perspective les observations initiales du phénomène qui concerne de nombreux mécanismes physiologiques et pas seulement la durée de la phase végétative (Garner et Allard, 1920). Seul cet effet est en effet pris en compte dans les modèles de croissance jusque-là disponibles pour le sorgho.

Les données recueillies au cours de ce travail ont permis de quantifier ces autres réactions photopériodiques et de les articuler les unes par rapport aux autres. Elles ont aussi apporté des éléments nouveaux en faveur d’une influence des changements quotidiens de la durée du jour sur la réaction photopériodique. Plusieurs conclusions originales sur le développement et la croissance des sorghos photopériodiques ont ainsi pu être tirées, grâce en particulier aux réponses très marquées de la variété de race guinea, originaire d’Afrique de l’Ouest.

### 1.1 La réaction photopériodique

Les principales conclusions émises dans les chapitres précédents ont été :

- La durée de la phase végétative semble dépendre non seulement de la photopériode mais aussi de sa variation quotidienne ou de la variation quotidienne des heures de levée et de coucher du soleil qui sont très dissymétriques au printemps et en automne à l’intérieur de la bande inter-tropicale. Cette hypothèse difficile à démontrer en raison de la liaison structurelle entre les facteurs de durée du jour et de modification quotidienne de la durée, est grandement renforcée par la mise en évidence de la variation des rythmes d’initiation et d’apparition des feuilles en relation avec ces mêmes facteurs.
- Le rythme de production des feuilles par l’apex varie en relation avec la photopériode et ses variations quotidiennes au moment de la levée, durée ou heures de l’aurore et du crépuscule. Il conserve ensuite la valeur initialement acquise jusqu’à un brusque ralentissement aux environs de la date de production de la 23<sup>ème</sup> feuille, lorsque débute la montaison spontanée en absence d’initiation paniculaire.

- Les autres rythmes du développement foliaire –apparition dans le cornet, apparition de la ligule et sénescence- subissent simultanément le même ralentissement, indiquant un ralentissement lié de la vitesse d'élongation des feuilles.

Cette mise en évidence de corrélations entre les réactions photopériodiques et les variations quotidiennes de la durée du jour est faite à un moment où il est devenu évident à la suite des résultats acquis sur les horloges circadiennes internes que le mécanisme de la réaction photopériodique doit être recherché dans un système de coïncidence entre des rythmes quotidiens, internes et externes, plutôt que dans un mécanisme accumulatif comme cela avait été imaginé pendant longtemps. C'est pourquoi a été émise ici l'hypothèse qu'un des rythmes internes en cause chez les plantes soit celui de l'émission apicale de feuilles qui est acquis au moment de la levée ou plus probablement à la fin de la phase juvénile, en réponse aux conditions d'éclairement régnautes, et conservé invariant tout au long de la phase végétative.

En définitive, cette réponse du rythme apical à l'éclairement serait l'élément moteur de la réaction photopériodique : il expliquerait à la fois la variation de la durée du cycle végétatif et l'ensemble des variations du développement et de la croissance qui en découlent par suite des relations de coordination interne, développementales et trophiques, qui président à l'organisation de l'architecture de la plante.

## **1.2 La coordination du développement et de la croissance**

Les relations internes régissant le développement et la croissance des organes ne sont pas modifiées par les plus forts stress. Cette rigidité du schéma architectural trouve son explication dans les hypothèses de développement séquentiel du phytomère, unité élémentaire répétitive, constitutive des végétaux (Fig. 0-11).

La raison de l'absence de croissance des premiers entre-nœuds semble être de nature trophique puisque le déclenchement spontané de cette croissance, en l'absence d'IP, se produit lorsque les feuilles ont développé une surface suffisante pour entraîner la production de la quantité de matière carbonée nécessaire pour assurer la croissance de la tige, organe le plus pondéreux de la plante. Le tallage, dont le déterminisme trophique est déjà largement reconnu, peut intervenir avant le déclenchement de la montaison si un petit excédent trophique est déjà disponible pour permettre la croissance des bourgeons apicaux avant que ne puisse se déclencher la montaison lorsque l'excédent trophique franchit une valeur seuil. Après le déclenchement de la montaison, le tallage est inhibé, probablement en raison de l'absence de matière carbonée disponible, alors entièrement captée par les entre-nœuds et les autres organes.

La croissance racinaire est mal connue parce que difficile à observer. Le schéma conceptuel très simple qui a été proposé ici rend bien compte des mesures effectuées : la masse racinaire est proportionnelle au volume prospecté, lui-même proportionnel à la surface conquise en compétition avec les autres plantes, puisque la croissance vers la profondeur est libre de concurrence. Une culture désherbée produit donc une masse racinaire indépendante de la densité de culture. Ce schéma est en particulier en accord avec l'observation de croissances en hauteur plus rapides dans les stades précoces lorsque les plantes sont cultivées en pots, dans un volume de sol limité.

### **1.3 Cycle long et cycle court : les conséquences du photopériodisme sur le potentiel de rendement**

Chez les variétés photopériodiques tropicales il existe une différence trophique fondamentale suivant que le cycle végétatif est long ou court, en fonction de la date de semis, et qu'elles développent plus ou moins de 23 feuilles. Lors d'un cycle long, le développement et la croissance de la panicule s'effectuent en conditions de concurrence trophique minimale avec les autres organes en raison de l'abondance de la ressource carbonée fournie par une grande surface foliaire déployée préalablement à IP. En revanche, lors d'un cycle court développement et croissance de la panicules se déroulent en conditions de forte concurrence trophique avec la croissance de la tige.

A Bamako, le franchissement du seuil de 23 feuilles produites a lieu chez CSM 335 pour une date de semis intervenant au 200<sup>ème</sup> jour de l'année, le 20 juillet. Avant cette date la dynamique de développement est donc celle de cycle long, après cette date elle est celle de cycle court. Il a été montré que le potentiel de rendement est radicalement différent d'une période à l'autre, et il peut donc être conclu qu'au-delà de la première quinzaine de juillet les semis de CSM 335 deviennent tardifs avec un potentiel de rendement très réduit. Le même seuil est franchi dès le 1<sup>er</sup> juillet chez Sarioso 10 et le 1<sup>er</sup> août chez IRAT 174.

La situation de cycle court est celle qui prévaut dans les régions tempérées. Les hybrides de sorgho de ces régions produisent entre 14 et 17 feuilles et la panicule se développe donc en situation de concurrence avec la tige. C'est dans cette situation que l'indice de récolte a été amélioré pour ces régions en favorisant la compétitivité de la panicule au dépend de la croissance de la tige.

La situation du développement de la panicule des sorghos photopériodiques tropicaux est donc totalement différente. En particulier l'indice de récolte sera variable et toujours inférieur à celui des variétés de cycle court alors que la masse de la panicule sera à l'inverse stable. Dans cette situation le nanisme de la tige ne devrait donc apporter qu'un avantage minime ou nul pour la production de grain puisqu'il ne réduira une éventuelle compétition que pendant la période de développement de la panicule entre IP et FD. Il est peu probable que la faible demande de biomasse de la panicule pendant cette période ne soit pas satisfaite par l'importante surface foliaire développée lorsque le cycle est long.

Cependant, le modèle de croissance présent n'est pas définitif et en particulier les données de croissance de la panicule utilisées ont été peu nombreuses et ont amené pour le moment à calculer deux coefficients de croissance des panicules,  $k_{pan}$ , selon que le cycle est long (plus de 23 feuilles) ou court. Il existe probablement une zone intermédiaire de passage entre ces 2 types de cycle qui n'est actuellement pas prise en compte dans les calculs. Il a aussi été constaté que l'effet des hautes densités sur la production de biomasse n'est pas entièrement compris à cette date.

### **1.4 L'idéotype à rechercher**

L'objectif appliqué de ces travaux est de fournir aux équipes qui ont commencé la sélection de variétés améliorées de sorgho photopériodiques pour la région des indications sur les meilleures pistes à emprunter dans cette direction. Il s'agit de dessiner ce que pourraient être les caractéristiques de développement et de croissance de la plante offrant à la fois le meilleur potentiel et la meilleure stabilité du rendement.

Une première conclusion est que le tallage n'est pas mis à profit dans les cultures paysannes traditionnelles et constitue donc un caractère neutre dans les processus de sélection

adaptative de la région. En pratique son niveau d'expression actuel ne compense pas les faibles densités de culture, en dessous de 5 pl.m<sup>-2</sup>, chez l'écotype de race guinea. Dans ces conditions, la capacité de tallage ne semble donc pas une voie de stabilité du rendement à privilégier et elle n'apporte pas de potentiel de rendement supplémentaire.

Une deuxième conclusion est que la réduction de hauteur n'aura probablement aucune ou très peu de répercussion sur le potentiel de rendement en grain des variétés photopériodiques. En revanche la réduction de la hauteur de tige peut s'accompagner d'une diminution de l'ancrage racinaire à laquelle il faudra rester vigilant : les verses racinaires n'ont jamais été observées chez CMS 335 la variété à paille haute tandis qu'elles ont été fréquentes en fin de cycle chez Sariasio 10, variété mi-naine.

En revanche toute amélioration de la taille de la panicule observée lors d'un cycle long devrait se maintenir indépendamment de la date de semis, ce qui simplifie grandement les opérations de sélection.

Il est très clair que les plantes actuelles disposent d'un potentiel d'assimilation sous-utilisé pendant la croissance de la panicule et qu'il est inutile de chercher à l'augmenter à ce stade. L'accent doit donc être mis très simplement et exclusivement sur la taille de la panicule. Mais puisque c'est le critère de sélection principal des agriculteurs depuis toujours, il existe probablement une liaison négative entre ce caractère et d'autres caractéristiques recherchées simultanément. Ainsi que déjà discuté, il est assez probable que la taille potentielle de la panicule soit liée à son temps de développement, entre IP et apparition de la feuille-drapeau, et à sa vitesse de développement. Et ces deux paramètres sont eux-mêmes en relation avec la réaction photopériodique donc en final avec la date de IP et de floraison. Cette chaîne laisse envisager une forte relation entre la taille potentielle de la panicule et la date de floraison, qui n'aurait pu être brisée au cours de la sélection massale pratiqué par les agriculteurs. La question serait donc à présent de déterminer la possibilité de décorrélérer ces deux caractères liés.

## 2 Perspectives

### 2.1 Vérifications et approfondissements

Les données concernant la phénologie et la surface foliaire ont été recueillies pendant 26 mois et ont donc été nettement plus nombreuses que les données de croissance pour lesquelles des vérifications et des études complémentaires restent nécessaires.

Il serait utile de confirmer par des mesures l'hypothèse de l'expansion en surface des racines et de disposer de données supplémentaires sur la croissance de la panicule. D'autre part, la cinétique du développement de la panicule, qui est une question cruciale pour l'amélioration du potentiel de récolte, devra faire l'objet d'une étude spécifique afin d'en analyser les interactions avec les conditions de développement de la plante. Il est en particulier nécessaire quantifier précisément la relation antagoniste mise en évidence entre la durée de la phase de développement de la panicule, de IP à l'apparition de la feuille-drapeau, et la cinétique de production des ramifications (et des grains) probablement corrélée au plastochrone. Des données ont été recueillies pour conduire cette étude, mais n'ont pu être traitées dans le cadre de l'étude présente.

## 2.2 Nouveaux champs de recherche

Une série de questions restent posées qui nécessitent de nouvelles expérimentations :

### 2.2.1 Le nanisme

Le nanisme ou la réduction de hauteur est la voie usuelle d'amélioration de la productivité des céréales : la réduction de la hauteur de la tige favorise l'allocation des ressources vers la panicule et surtout autorise l'augmentation de la densité de la culture. Il a été montré qu'il est peu probable que ce raisonnement reste valide dans le cas des sorghos photopériodiques de cycle long chez lesquels la biomasse disponible pour la croissance de la panicule est importante et qui se montrent peu sensibles à la densité et très résistants à la verse même à très forte densité.

Mais la réduction de taille pourrait avoir une autre conséquence, utile pour la production de fourrage : la digestibilité des tiges de sorgho apparaît bien corrélée avec leur hauteur (F. Rattunde, comm. pers.). Il est possible que la lignification des tiges observées sur les tiges de grande hauteur soit initiée en réponse à des stimuli mécaniques provoqués par la hauteur. La seule réduction de hauteur aurait alors pour conséquence immédiate la réduction du taux de lignine dans les tiges et l'augmentation de leur digestibilité.

Par ailleurs, en dehors du nanisme de l'entre-nœud, dont la génétique est bien connue, les sorghos montrent des différences variétales importantes quant au moment du déclenchement de la montaison qui à durée de cycle égale entraînent des différences sur le nombre d'entrenœuds allongés, donc sur la hauteur totale de la tige (M. Vaksman, A. Bretaudeau [IPR, Mali], Comm. pers. et données non présentées). La conséquence d'un tel mécanisme ou du nanisme brachytique et leurs interactions avec la date de semis doivent être étudiées afin de conclure sur l'intérêt de leur utilisation pour l'amélioration du rendement en grain ou des qualités fourragères des variétés photopériodiques.

### 2.2.2 L'effet de la latitude

Chaque variété photopériodique améliorée sera destinée à une bande latitudinale précise à l'intérieure de laquelle son cycle aura la durée requise pour assurer un rendement moyen optimal en fonction des variations climatiques inter-annuelles.

La prédiction du cycle d'une variété en fonction de la latitude n'est pas encore faisable mais serait utile pour s'affranchir de la nécessité d'essais, voir de sélections, dans chaque bande latitudinale. Aujourd'hui il n'existe deux hypothèses contradictoires sur l'effet de la latitude : celle de Curtis (1968b) qui a montré que la date de floraison de variétés de cycles différents semées au Nigéria était indépendante de la latitude et celle qui prévaut dans le Sahel qu'une même variété devient plus précoce à mesure qu'elle est semée plus au sud, en conformité avec l'effet généralement attendu de la photopériode (Vaksman (CIRAD), Rattunde (ICRISAT), comm. pers.). Cet effet demande à être définitivement éclairci par une expérimentation conduite sur une gamme large de latitudes, du tropique à l'équateur.

### 2.2.3 La génétique de la détermination de la date d'IP.

En relation avec la l'effet de la latitude il serait intéressant de connaître la physiologie et la génétique du mécanisme qui permet à une variété de sorgho prospecté à 12° de latitude de fleurir le 15 septembre et à celle qui a été prospectée à 11° de ne fleurir que le 1<sup>er</sup> octobre. Le

mécanisme général est très certainement le même mais une variation de l'un des éléments de la chaîne métabolique perception-réaction doit permettre cette adaptation précise. Les études de variabilité de la séquence des phytochromes ont montré qu'ils ne sont pas l'élément variable (S. Kresovitch, Cornell University, comm. pers.). Les connaissances actuelles laissent penser qu'il faudrait rechercher un gène à expression rythmique.

La caractérisation d'une dizaine de variétés guinea présentant une gamme de précocité la plus large possible a été démarrée en novembre 2002 sur le principe du semis mensuel, afin de disposer de matériels pour cette étude à venir.

### ***2.3 L'amélioration et le développement du modèle de croissance***

Le modèle de croissance actuel peut simuler la croissance de 3 variétés de sorgho à l'aide d'un logiciel de conception de modèles.

L'effet de la densité de semis n'est pas définitivement mis en équation et l'hypothèse de la limitation par l'accès aux ressources du sol devra être testée.

La masse des tiges n'a pu être estimée correctement chez IRAT 174 qu'en supposant un arrêt de leur croissance au moment du déploiement de la feuille-drapeau, ce qui demande à être vérifié. En tout état de cause, il serait intéressant de tester un modèle décrivant la demande de la tige sur la base de la cinétique de croissance des entre-nœuds, qui a été décrite, et d'une estimation du volume final des entre-nœuds.

Pour prendre en compte l'effet des stress, hydriques en particulier, la voie de la relation entre la longueur de la gaine et du limbe de la feuille avec la longueur de la gaine de la feuille précédente devra être exploitée. Il est en effet d'observation courante, lors des observations phénologiques au champ, de constater que lorsque de jeunes plantes souffrent d'un déficit hydrique temporaire l'exertion de certaines gaines peut ne pas se faire ce qui implique que leur longueur est inférieure à celle de gaines précédentes. Dans cette configuration, le limbe de la feuille suivante est nettement réduit et la forme du profil des longueurs de feuille repart de cette valeur avec un décalage de quelques rangs en arrière.

Enfin afin d'assurer la diffusion et l'utilisation du module de phénologie des sorghos photopériodiques ainsi mis au point il sera nécessaire de l'intégrer à l'intérieur d'une plateforme de modélisation existante. Le choix devrait se porter à priori sur DSSAT, modèle ouvert construit et diffusé en association avec les centres du CGIAR (Consultative Group on International Agricultural Research) dont l'ICRISAT et utilisé par un certain nombre de chercheurs de la ceinture tropicale.

## Références bibliographiques

- Ajayi, O., Ratnadass, A., 1998. Sorghum insect pest distribution and losses in West and Central Africa. In : Amélioration du sorgho et de sa culture en Afrique de l'Ouest et du Centre. Actes de l'atelier de restitution du programme conjoint sur le sorgho. Bamako, CIRAD-CA, pp. 81-90.
- Akpokodje, G., Lançon, F., Erenstein, O. 2001. Nigeria's rice economy: state of the art. Bouaké, Côte d'Ivoire, WARDA.
- Alagarswamy, G., Reddy, D. M., Swaminathan, G., 1998. Durations of the photoperiod-sensitive and -insensitive phases of time to panicle initiation in sorghum. *Field Crops Research*. 55, 1-10.
- Alagarswamy, G., Ritchie, J. T., 1991. Phasic development in CERES-Sorghum model. In : T. Hodges (Ed.), *Predicting crop phenology*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 143-152.
- Alagarswamy, G., Ritchie, J. T., Flint, B., 1986. Effect of high temperature on leaf appearance rates in maize, rice, sorghum, and pearl millet. In : 1986 Annual Meetings. New Orleans, Louisiana, ASA, pp. 10.
- Andrews, D. J., 1973. Effect of date of sowing on photosensitive nigerian sorghums. *Expl. Agric*. 9, 337-346.
- Aschoff, J., 1979. Circadian rhythms: Influences of internal and external factors on the period measured in constant conditions. *Z. Tierpsychol*. 49, 225-249.
- Baker, C. K., Gallagher, J. N., Monteith, J. L., 1980. Daylength change and leaf appearance in winter wheat. *Plant Cell Environ*. 3, 285-287.
- Baker, J. T., Allen, L. H., Boote, K. J., Jones, P., Pones, J. W., 1990. Developmental responses of rice to photoperiod and carbon dioxide concentration. *Agricultural and Forest Meteorology*. 50, 201-210.
- Baker, J. T., Pinter, P. J., Reginato, R. J., Kanemasu, E. T., 1986. Effects of temperature on leaf appearance in spring and winter wheat cultivars. *Agron. J*. 78, 605-613.
- Bationo, A., Baethgen, W. E., Christianson, C. B., Mkwunye, A. U., 1991. Comparison of five soil testing methods to establish phosphorus sufficiency levels in soil fertilized with water-soluble and sparingly soluble-P sources. *Fertilizer Research*. 28, 271-279.
- Bauer, A., Frank, A. B., Black, A. L., 1984. Estimation of spring wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. *Agron. J*. 76, 829-835.
- Bazile, D., Soumaré, M., Dembélé, D., Diakité, C. H., 2003. Stratégies paysannes de valorisation de la biodiversité du sorgho. In : *Organisation spatiale et gestion des ressources et des territoires ruraux*. CD-ROM, Montpellier, France, CIRAD, 19 pp.
- Ben Haj Salah, H., 1996. Analyse de la vitesse de croissance foliaire du maïs (*Zea mays* L.) en conditions climatiques fluctuantes. Conséquences de déficits hydriques dans le sol. Thèse doctorale. Institut National Agronomique, Paris-Grignon, 73 pp.
- Bezot, P., 1963. L'amélioration des sorghos au Tchad. *Agronomie Tropicale*. 18, 985-1007.
- Birch, C. J., Hammer, G. L., Rickert, K. G., 1998. Improved methods for predicting individual leaf area and leaf senescence in maize (*Zea mays*). *Aust. J. Agric. Res*. 49, 249-262.
- Bonhomme, R., Ruget, F., 1991. Modélisation du fonctionnement d'une culture de maïs : cas de CORNGRO et CERES-Maize. In : *Physiologie et production du maïs*. Pau, France, INRA/AGPM/Université Paris Sud, pp. 385-392.
- Bruggers, R. L., Jaeger, M. M., 1982. Bird pests and crop protection strategies for cereals of the semi-arid african tropics. In : *Sorghum in the eighties*. ICRISAT Center, Patancheru, India, ICRISAT, Patancheru, India, pp. 303-312.

- Bünning, E., 1936. Die Endogene Tagesrhythmik als Grundlage der Photoperiodischen Reaktion. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 54, 611-619.
- Cao, W., Moss, D. N., 1991. Phyllochron change in winter wheat with planting date and environmental changes. Agron. J. 83, 396-401.
- Carberry, P. S., Hammer, G. L., Muchow, R. C., 1993. Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. III. Senescence and prediction of green leaf area. Fields Crops Research. 33, 329-351.
- Carberry, P. S., Muchow, R. C., Hammer, G. L., 1993. Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. II. Individual leaf level. Fields Crops Research. 33, 311-328.
- Carberry, P. S., Ranganathan, R., Reddy, L. J., Chauhan, Y. S., Robertson, M. J., 2001. Predicting growth and development of pigeonpea: flowering response to photoperiod. Field Crops Research. 69, 151-162.
- Casal, J. J., Sanchez, R. A., Deregibus, V. A., 1986. The effect of plant density on tillering: the involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. Environmental and Experimental Botany. 26, 365-371.
- Chantereau, J., Nicou, R., 1991. Le sorgho. Maisonneuve et Larose, Paris, France, 159 pp.
- Chantereau, J., Trouche, G., Luce, C., Deu, M., Hamon, P., 1997. Le sorgho. In : A. Charrier, M. Jacquot, S. Hamon and D. Nicolas (Eds.), L'amélioration des plantes tropicales. La Librairie du CIRAD, Montpellier, pp. 565-590.
- Chopart, J. L., 1985. Développement racinaire de quelques espèces annuelles cultivées en Afrique de l'Ouest et résistance à la sécheresse. In : La sécheresse en zone inter-tropicale. Pour une lutte intégrée. Paris (FRA), CIRAD-ISRA, pp. 145- 152.
- Chopin-Kuper, A., David-Benz, H., Mariko, D., 2002. La rémunération des riziculteurs. Une amélioration de la compétitivité du riz local au profit des producteurs. In : M. Kuper and J.-P. Tonneau (Eds.), L'office du Niger, grenier à riz du Mali. CIRAD/Karthala, Montpellier/Paris, pp. 127-132.
- Clerget, B., 1999. Etude comparée de la croissance et du développement de deux variétés de sorgho de race caudatum et guinea. DEA. INA-PG, Paris, 32 pp.
- Clerget, B., Dingkuhn, M., Chantereau, J., Hemberger, J., Louarn, G., Vaksman, M., 2004. Does panicle initiation in tropical sorghum depend on day-to-day change in photoperiod ? Field Crops Res. 88(1) 21-37.
- Cochemé, J., Franquin, P. 1967. Une étude d'agroclimatologie de l'Afrique sèche au sud du Sahara en Afrique Occidentale. Rome, FAO/UNESCO/WMO.
- Craufurd, P. Q., Flower, D. J., Peacock, J. M., 1993. Effect of heat and drought stress on sorghum. I. Panicle development and leaf appearance. Exp. Agr. 29, 61-76.
- Craufurd, P. Q., Qi, A., 2001. Photothermal adaptation of sorghum (*Sorghum bicolor*) in Nigeria. Agricultural and Forest Meteorology. 108, 199-211.
- Criado, A., 2002. La pénétration du maïs dans les systèmes de culture céréalières mil-sorgho de la zone Mali-Sud : analyse en terme de coût d'opportunité et impact sur la sécurité alimentaire. Mémoire de DESS. Paris XI, 109 pp.
- Crozat, Y., Levraut, F., 2002. Le fonctionnement d'un peuplement végétal cultivé. In : Mémento de l'Agronome. CIRAD/GRET, Montpellier/Paris, France, pp. 483-498.
- Curtis, D. L., 1967. The races of sorghum in Nigeria: Their distribution and relative importance. Expl. Agric. 3, 275-286.
- Curtis, D. L., 1968. The relation between yield and date of heading of Nigerian sorghums. Expl. Agric. 4, 93-101.
- Curtis, D. L., 1968. The relationship between the date of heading of nigerian sorghums and the duration of growing season. J. Appl. Ecol. 5, 215-226.

- Daan, S., Pittendrigh, C. S., 1976. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. III. Heavy water and constant light: Homeostasis or frequency? *J. Comp. Physiol.* 106, 267-290.
- Darwinkel, A., 1978. Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Netherlands Journal of Agricultural Science.* 26, 383-398.
- de Wet, J. M. J., Huckabay, J. P., 1967. The origin of *Sorghum bicolor*. II. Distribution and domestication. *Evolution.* 21, 787-802.
- Doggett, H., 1988. *Sorghum*. 2nd edition. Longman Scientific and Technical, UK, 512 pp.
- Doumbia, Y. O., 1988. Les insectes nuisibles au sorgho au Mali. In : *Mil et Sorgho au Mali*. Bamako, Mali, ICRISAT/IER, Mali, pp. 261-264.
- Downes, R. W., 1968. The effects of temperature on tillering of grain sorghum seedlings. *Aust. J. agric. Res.* 19, 59-64.
- Dwyer, L. M., Stewart, D. W., 1986. Leaf area development in field-grown maize. *Agron. J.* 78, 334-343.
- Elings, A., 2000. Estimation of leaf area in tropical maize. *Agron. J.* 92, 436-444.
- Ellis, R. H., Qi, A., Craufurd, P. Q., Summerfield, R. J., Roberts, E. H., 1997. Effects of photoperiod, temperature and asynchrony between thermoperiod and photoperiod on development to panicle initiation in sorghum. *Annals of Botany.* 79, 169-178.
- Ellis, R. P., Russell, G., 1984. Plant development and grain yield in spring and winter barley. *J. agric. Sci. Camb.* 102, 85-95.
- Fisher, R. A., Miles, R. E., 1973. The role of spatial pattern in the competition between crop plants and weeds. A theoretical analysis. *Mathematical Biosciences.* 18, 335-350.
- Fliedel, G., 1994. Evaluation de la qualité du sorgho pour la fabrication du tô. *Agriculture et développement.* 4, 12-21.
- Fournier, C., Andrieu, B., 1998. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Annals of Botany.* 81, 233-250.
- Fournier, C., Andrieu, B., 2000. Dynamics of the elongation of internodes in Maize (*Zea mays* L.): Analysis of phases of elongation and their relationships to phytomer development. *Annals of Botany.* 86, 551-563.
- Franquin, P., 1974. Formulation des phénomènes apparents de photothermopériodisme en conditions naturelles. *Principes de base. Cah. ORSTOM, sér. Biol.* 23, 31-43.
- Franquin, P., 1976. Formulation des phénomènes apparents de photopériodisme en conditions naturelles. *Des modèles progressifs. Physiol. Vég.* 14, 179-191.
- Gallagher, J. N., 1979. Field studies of cereal leaf growth; I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *J. Exp. Bot.* 30, 625-636.
- Garner, W. W., Allard, H. A., 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* 18, 553-606.
- Gautier, H., Varlet-Grancher, C., Hazard, L., 1999. Tillering responses to light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany.* 83, 423-429.
- Gigou, J., 1997. Les contraintes aux systèmes de cultures coton-céréales dues à l'acidité. In : *Amélioration du sorgho et de sa culture en Afrique de l'Ouest et du Centre*, CIRAD. Montpellier, France, pp. 181-195.
- Goldsworthy, P. R., 1970. The canopy structure of tall and short sorghum in Nigeria. *Journal of Agriculture Science.* 75, 123-131.
- Goldsworthy, P. R., 1970. The growth and yield of tall and short sorghums in Nigeria. *J. Agric. Sci., Camb.* 75, 109-122.
- Goll, C., 1999. Effets de la densité de semis sur la croissance et le développement du sorgho cultivé. *B.T.S.A Technologie végétale. B.T.S, Montpellier*, 41 pp.

- González, F. A., Slafer, G. A., Miralles, D. J., 2002. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crop Research*. 74, 183-195.
- Gosse, G., Varlet Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M., Allirand, J. M., Lemaire, G., 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*. 6, 47-56.
- Grenier, C., 2000. Diversité génétique des sorghos cultivés. Gestion des ressources génétiques et contribution des marqueurs moléculaires à la constitution de Core Collections. Docteur en sciences. Biologie des populations et écologie, Montpellier II, Montpellier, France, 80 pp.
- Hammer, G. L., Carberry, P. S., Muchow, R. C., 1993. Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. I. Whole plant level. *Fields Crops Research*. 33, 293-310.
- Hammer, G. L., Vanderlip, R. L., 1989. Genotype-by-environment interaction in grain sorghum. I. Effects of temperature on radiation use efficiency. *Crop Sci*. 29, 370-376.
- Hay, R. K., 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.
- Heller, R., 1982. Mise à fleur et photopériodisme. In : *Physiologie végétale*. 2. Développement. Masson, Paris, pp. 178-194.
- Hoffman, M. I., Buhler, D. D., Regnier, E. E., 2002. Utilizing Sorghum as a functional model of crop-weed competition. II. Effects of manipulating emergence time or rate. *Weed Science*. 50, 473-478.
- Horie, T., 1994. Crop ontogeny and development. In : *Physiology and determination of crop yield*. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, pp. 153-167.
- House, L. R., 1985. A guide to sorghum breeding. Second edition. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, Patancheru, India, 229 pp.
- House, L. R., 1987. Manuel pour la sélection du sorgho. Deuxième édition. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, Patancheru, Inde, 229 pp.
- Itoh, Y., Sato, S., Sano, Y., 2001. Developmental changes of phyllochron in near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa* L.) with different growth durations. *Euphytica*. 119, 271-278.
- Jamieson, P. D., Brooking, I. R., Porter, J. R., Wilson, D. R., 1995. Prediction of leaf appearance in wheat: a question of temperature. *Field Crops Research*. 41, 35-44.
- Jegu, S., 1994. Modification d'un modèle dynamique de simulation de la productivité d'un couvert végétal (Ceres sorgho). Mémoire de D.E.A. informatique. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, INRA-Station de Bioclimatologie, Centre de Recherche Grignon-Massy-Paris, 35 pp.
- Johnson, C. H., Knight, M., Trewavas, A., Kondo, T., 1998. A clockwork green: circadian programs in photosynthetic organisms. In : P. J. Lumdsen and A. J. Millar (Eds.), *Biological rhythms and photoperiodism in plants*. BIOS Scientific Publisher, Oxford, pp. 151-165.
- Jones, J. W., Tsuji, G. Y., Hoogenboom, G., Hunt, L. A., Thornton, P. K., Wilkens, P. W., Imamura, D. T., Bowen, W. T., Sing, U., 1998. Decision support system for agrotechnology transfer; DSSAT v3. In : G. Y. Tsuji, G. Hoogenboom and P. K. Thornton (Eds.), *Understanding options for agricultural production*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp. 157-177.
- Kassam, A. H., Andrews, D. J., 1975. Effects of sowing dates on growth, development and yield of photosensitive sorghum at Samaru, Northern Nigeria. *Expl. Agric*. 11, 227-240.
- Keating, B. A., Wafula, B. M., 1992. Modelling the fully expanded area of maize leaves. *Field Crops Research*. 29, 163-176.
- Keisling, T. C., 1982. Calculation of the length of day. *Agronomy Journal*. 74, 758-759.

- Kirby, E. J. M., 1990. Co-ordination of leaf emergence and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. *Field Crops Research*. 25, 253-264.
- Kirby, E. J. M., 1995. Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Sci.* 35, 11-19.
- Kirby, E. J. M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1982. Effect of sowing date on the temperature response of leaf emergence and leaf size in barley. *Plant, Cell and Environ.* 5, 477-484.
- Kirby, E. J. M., 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.
- Klebs, G., 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanze. *Sber. Akad. Wiss. Heidelberg*. 5, 1-47.
- Konate, M., 1982. Climate of the sorghum and millet cultivation zones of the semi-arid tropical regions of West Africa. In : *Agrometeorology of sorghum and millet in the semi-arid tropics*. Patancheru, India, ICRISAT, pp. 101-113.
- Kouressy, M., Bazile, D., Vaksmann, M., Soumaré, M., Doucouré, T., Sidibé, A., 2003. La dynamique des agrosystèmes : un facteur explicatif de l'érosion variétale du sorgho. In : *Organisation spatiale et gestion des ressources et des territoires ruraux*. CD-ROM, Montpellier, France, CIRAD, 14 pp.
- Lafarge, T., 1998. Analyse de la mise en place de la surface foliaire du sorgho-grain (*Sorghum bicolor* L. Moench) au champ. Thèse doctorale. Paris-Sud, Orsay, France, 69 pp.
- Lafarge, T., De Raïssac, M., Tardieu, F., 1998. Elongation rate of sorghum leaves has a common response to meristem temperature in diverse African and European environmental conditions. *Field Crops Research*. 58, 69-79.
- Lafarge, T. A., Broad, I. B., Hammer, G. L., 2002. Tillering in grain sorghum over a wide range of population densities. Identification of a common hierarchy for tiller emergence, leaf area development and fertility. *Annals of Botany*. 90, 99-110.
- Lafarge, T. A., Hammer, G. L., 2002. Predicting plant leaf area production. Shoot assimilate accumulation and partitioning, and leaf area ratio are stable for a wide range of sorghum population densities. *Field Crops Research*. 77, 137-151.
- Lambert, C., 1983. Influence de la précocité sur le développement du mil en conditions naturelles. I. Elaboration de la touffe. *Agronomie Tropicale*. 38, 7-15.
- Lane, H. C., 1963. Effect of light quality on maturity in the Milo group of sorghum. *Crop Science*. 3, 496-498.
- Laureanno, T. 1992. Basic sunset calculation program, <http://www3.edgenet.net/lingling/x10-sun.html>.
- Lizaso, J. I., Batchelor, W. D., Westgate, M. E., 2003. A leaf expansion model to simulate cultivar-specific expansion and senescence of maize leaves. *Field Crops Research*. 80, 1-17.
- Lumdsen, P. J., 1998. Photoperiodic induction in short-day plants. In : P. J. Lumdsen and A. J. Millar (Eds.), *Biological rhythms and photoperiodism in plants*. BIOS Scientific Publisher, Oxford, pp. 151-165.
- Maas, S. J., 1993. Parameterized models of gramineous crop growth. I. Leaf area and dry matter simulation. *Agron. J.* 85, 354-358.
- Major, D. J., 1980. Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Can. J. Plant Sci.* 60, 777-784.
- Makino, S., Matsushika, A., Kojima, M., Yamashino, T., Mizuno, T., 2002. The APRR1/TOC1 quintet implicated in circadian rhythms of *Arabidopsis thaliana*: I. Characterization with APRR1-overexpressing plants. *Plant and Cell Physiology*. 43, 58-69.

- Mantineo, M., Consentino, S., Gosse, G., Chartier, M., 1996. The prediction of leaf appearance in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) in relation to air temperature and photoperiod. In : First European seminar on sorghum for energy and industry. Toulouse, France, INRA, Ademe, pp. 273-279.
- Masle, J., Doussinault, G., Farquhar, G. D., Sun, B., 1989. Response of wheat genotypes to temperature and photoperiod in natural conditions. *Crop Science*. 29, 712-721.
- McCown, R. L., Hammer, G. L., Harvreaves, J. N. H., Holzworth, D. P., Freebarin, D. P., 1996. APSIM: a novel software system for model development, model testing and simulation in agricultural systems research. *Agric. Syst.* 50, 255-271.
- Medeiros, 1997. Modifications et développement d'un nouveau module contrainte hydrique dans le modèle CERES-sorghum sucrier. Thèse doctorale. Institut National Paris-Grignon, 113 pp.
- Miller, F. R., Barnes, D. K., Cruzado, H. J., 1968. Effect of tropical photoperiods on the growth of sorghum when grown in 12 monthly plantings. *Crop Science*. 8, 499-502.
- Miralles, D. J., Ferro, B. C., Slafer, G. A., 2001. Developmental responses to sowing date in wheat, barley and rapeseed. *Field Crops Research*. 71, 211-223.
- Monteith, J. L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. B* 281, 277-294.
- Muchow, R. C., 1988. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in a semi-arid tropical environment. I. Leaf growth and leaf nitrogen. *Field Crops Research*. 18, 1-16.
- Muchow, R. C., 1988. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in a semi-arid tropical environment. II. Radiation interception and biomass accumulation. *Field Crops Research*. 18, 17-30.
- Muchow, R. C., Carberry, P. S., 1990. Phenology and leaf-area development in a tropical grain sorghum. *Field Crops Research*. 23, 221-237.
- Muchow, R. C., Sinclair, T. R., Bennett, J. M., 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yield across locations. *Agron. J.* 82, 338-343.
- Myers, R. J. K., 1980. The root system of a grain sorghum crop. *Field Crops Research*. 3, 53-64.
- Nelson, D. C., Lasswell, J., Rogg, L. E., Cohen, M. A., Bartel, B., 2000. *FKF1*, a clock-controlled gene that regulates the transition to flowering in *Arabidopsis*. *Cell*. 101, 331-340.
- Nemoto, K., Morita, S., Baba, T., 1995. Shoot and root development in rice related to phyllochron. *Crop Sci.* 35, 24-29.
- Ollitrault, P., 1987. Evaluation génétique des sorghos cultivés (*Sorghum bicolor* L. Moench) par l'analyse conjointe des diversités enzymatique et morphophysologique ; relation avec les sorghos sauvages. Thèse de doctorat. Paris XII-Orsay, 187 pp.
- Ollitrault, P., Arnaud, M., Chantereau, J., 1989. Polymorphisme enzymatique des sorghos. II-Organisation génétique et évolutive des sorghos cultivés. *Agronomie Tropicale*. 45, 59-66.
- Ouattara, M., Vaksman, M., Reyniers, F.-N., Kouressy, M., Niangado, O., 1998. Variabilité phénologique des sorghos du Mali et adaptation à la diversité des agrosystèmes. In : Le futur des céréales photopériodiques pour une production durable en Afrique semi-aride. Florence, Italia, CIRAD et Ce.S.I.A., Florence, Italia, pp. 123-137.
- Pandusastry, K., Krishna Murthy, K., 1984. Panicle development and its relationship within sorghum genotypes. *Indian J. Plant Physiol.* 27, 26-33.
- Park, D. H., Somers, D. E., Kim, Y. S., Choy, Y. H., Lim, H. K., Soh, M. S., Kim, H. J., Kay, S. A., Nam, H. G., 1999. Control of circadian rhythms and photoperiodic flowering by the *Arabidopsis GIGANTEA* gene. *Science*. 285, 1579-1582.

- Peacock, J. M., Wilson, G. L., 1984. Sorghum. In : P. R. Goldsworth and N. M. Fisher (Eds.), The physiology of tropical field crops. John Wiley and Sons Ltd, pp. 249-279.
- Ramaiah, K. V., Parker, C., 1982. Striga and other weeds in sorghum. In : Sorghum in the eighties. Patancheru, India, ICRISAT, pp. 291-302.
- Ratnadass, A., Cisse, B., Butler, D., 1997. Bioecology of the panicle-feeding bug *Euristylus oldi* Poppius (Heteroptera : Miridae), a key pest of sorghum in Mali. In . Amélioration du sorgho et de sa culture en Afrique de l'Ouest et du Centre, CIRAD. Montpellier, France, pp. 105-111.
- Regnier, E. E., Bakelana, K. B., 1995. Crop planting pattern effects on early growth and canopy shape of cultivated and wild oats (*Avena fatua*). Weed Science. 48, 88-94.
- Reyniers, F.-N., Waneukem, V., Vaksman, M., Kouressy, M., 1998. Effet de la latitude sur le ratio grain/paille des écotypes de mil au Mali : conséquences pour la sélection. In : Le futur des céréales photopériodiques pour une production durable en Afrique semi-aride. Florence, Italia, CIRAD et Ce.S.I.A., Florence, Italia, pp. 123-137.
- Rickman, R. W., Klepper, B. L., 1995. The phyllochron : where do we go in the future? Crop Sci. 35, 44-49.
- Ritchie, J. T., Alagarswamy, G., 1989. Simulation of sorghum and pearl millet phenology in modeling the growth and development of sorghum and pearl millet. ICRISAT Res. Bull. 12, 24-29.
- Ritchie, J. T., Singh, U., Godwin, D. C., Bowen, W. T., 1998. Cereal growth, development and yield. In : G. Y. Tsuji, G. Hoogenboom and P. K. Thornton (Eds.), Understanding options for agricultural production. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 79-98.
- Robertson, M. J., 1994. Relationships between internode elongation, plant height and leaf appearance in maize. Field Crops Research. 38, 135-145.
- Rosenthal, W. D., Gerik, T. J., Wade, L. J., 1993. Radiation-use efficiency among sorghum cultivars and plant densities. Agron. J. 85, 703-705.
- Salisbury, F. B., Ross, C. W., 1985. Photoperiodism. In : Plant Physiology. Wadsworth, Belmont, California, pp. 426-446.
- Samach, A., Coupland, G., 2000. Time measurements and the control of flowering in plants. BioEssays. 22, 38-47.
- Slafer, G. A., Connor, D. J., Halloran, G. M., 1994. Rate of leaf appearance and final number of leaves in wheat: effects of duration and rate of change of photoperiod. Annals of Botany. 74, 427-467.
- Slafer, G. A., Halloran, G. H., Connor, D. J., 1994. Development rate in wheat as affected by duration and rate of change of photoperiod. Annals of Botany. 73, 671-677.
- Soontornchainaksaeng, P., 1995. Mise en place de la surface foliaire, accumulation et répartition de la matière sèche de sorgho. Doctorat. I.N.P. Ecole Nationale Supérieure de Chimie, Toulouse, 95 pp.
- Summerfield, R. J., Ellis, R. H., Craufurd, P. Q., Aiming, Q., Robert, E. H., Wheeler, T. R., 1997. Environmental and genetic regulation of flowering of tropical annual crops. Euphatica. 96, 83-91.
- Thomas, B., 1998. Photoperiodism: an overview. In : P. J. Lumdsen and A. J. Millar (Eds.), Biological rhythms and photoperiodism in plants. BIOS Scientific Publisher, Oxford, pp. 151-165.
- Thomas, B., Vince-Prue, D., 1997. Photoperiodism in plants. Academic Press, 428 pp.
- Tivet, F., 2000. Etude des facteurs génotypiques et environnementaux déterminant la mise en place de la surface foliaire chez le riz (*Oryza sativa* L. et *Oryza glaberrima* Steud.). Incidence particulière d'un déficit hydrique. Doctorat. Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, 116 pp.

- Tóth, R., Kevei, E., Hall, A., Millar, A. J., Nagy, F., Kozma-Bognar, L., 2001. Circadian clock-regulated expression of phytochrome and cryptochrome genes in Arabidopsis. *Plant Physiology*. 127, 1607-1616.
- Tournois, J., 1912. Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre déterminée par des semis hâtifs. *C.R. Hebd. Scéanc. Acad. Sci. Paris*. 155, 297-300.
- Vaksmann, M., Chantereau, J., Bahmani, I., Ag Hamada, M., Chartier, M., Bonhomme, R., 1997. Influence of night temperature on photoperiod response of a West African guinea sorghum landrace. In : *Amélioration du sorgho et de sa culture en Afrique de l'Ouest et du Centre*, CIRAD. Montpellier, France, pp. 23-28.
- Vaksmann, M., Traoré, S. B., Kouressy, M., Coulibaly, H., Reyniers, F.-N., 1998. Etude du développement d'un sorgho photopériodique du Mali. In : *Le futur des céréales photopériodiques pour une production durable en Afrique semi-aride*. Florence, Italia, CIRAD et Ce.S.I.A., Florence, Italia, pp. 109-122.
- Vaksmann, M., Traore, S. B., Niangado, O., 1996. Le photopériodisme des sorghos africains. *Agriculture et développement*. 9, 13-18.
- van Oosterom, E. J., Carberry, P. S., O'Leary, G. J., 2001. Simulating growth, development, and yield of tillering pearl millet I. Leaf area profiles on main shoots and tillers. *Field Crops Research*. 72, 51-66.
- Wendorf, F., Close, A. E., Schild, R., Wasylkova, K., Housley, R. A., Harlan, J. R., Krolok, H., 1992. Saharan exploitation of plants 8,000 years BP. *Nature*. 359, 721-724.
- Wey, J., Oliver, R., Manichon, H., Siband, P., 1998. Analysis of local limitations to maize yield under tropical conditions. *Agronomie*. 18, 545-561.
- Wilhelm, W. W., McMaster, G. S., 1995. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Sci*. 35, 1-3.
- Yapi, A. M., Debrah, S. K., 1997. Evaluation de l'impact des recherches variétales de sorgho et de mil en Afrique de l'Ouest et du Centre. In : *Amélioration du sorgho et de sa culture en Afrique de l'Ouest et du Centre*, CIRAD. Montpellier, France, pp. 215-221.

## **Annexes**

### **1 Résumé de l'article publié dans Field Crops Research**



## Does panicle initiation in tropical sorghum depend on day-to-day change in photoperiod?

B. Clerget<sup>a,\*</sup>, M. Dingkuhn<sup>b</sup>, J. Chantereau<sup>b</sup>, J. Hemberger<sup>b</sup>,  
G. Louarn<sup>b</sup>, M. Vaksman<sup>c</sup>

<sup>a</sup>ICRISAT/CIRAD Sorghum Ecophysiology Project, BP 320, Bamako, Mali

<sup>b</sup>CIRAD, TA40/01 Ave. Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France

<sup>c</sup>IER, BP 258, Bamako, Mali

Received 19 November 2003; received in revised form 19 November 2003; accepted 19 November 2003

### Abstract

Sorghum is known as a short day plant requiring short photoperiods (PP) to flower. However, in field experiments based on monthly plantings reported elsewhere, panicle initiation took place during long days as well as during short days even for highly photoperiod-sensitive varieties thought to be of the absolute type, or was particularly early for the sowings in September, well before days were shortest. In order to investigate these contradictory results, three tropical sorghum varieties of different photoperiod sensitivity were planted monthly in Mali and the dates of panicle initiation (PI) were recorded. The results indicate that the common concepts of a gradual (linear, or quantitative) response of photoperiod-induced phase (PIP) to PP at PI (PPi) (case of the variety Sarioso 10) or a threshold-type response (hyperbolic, or absolute; cases of CSM 335 and IRAT 174) could be reproduced for the sowing dates falling into the wet season (May–October), but did not describe adequately crop behaviour during the remaining months of the year. The same varieties were tested in controlled environments with four differential PP treatments composed of three different initial PP (12 h 15 min, 12 h 00 min and 11 h 45 min) and two opposite rates of day length change ( $\pm 1$  min/day). Thus after 15 days, two pairs of treatments with opposite day length changes reached the same average PP (12 h 07 min and 11 h 52 min) and after 30 d, another pair reached a similar average PP (12 h 00 min). In 2001, 2 varieties reached PI earlier under decreasing days and the same average PP, but no such additional effect of the rate of change of PP was observed in 2002. Modelling exercises showed that field variation in the duration to PI was better explained with rate of change of PP than with absolute PP observed during PIP, and best with a combination of both factors in an additive model. It is concluded that in tropical sorghum, floral induction is strongly associated with a negative rate of change of day length in the field, and under certain circumstances under controlled conditions, but more evidence is needed to ascertain the capability of sorghum to sense the rate of change of PP before a definite model can be formulated.

© 2003 Elsevier B.V. All rights reserved.

**Keywords:** Photoperiod sensitivity; Rate of day length change; Panicle initiation; Modelling; Sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]

### 1. Introduction

Sorghum is a short day plant that flowers only, or most rapidly, if illuminated during less than a certain number of hours per day (Thomas and Vince-Prue,

\* Corresponding author. Tel.: +223-222-3375;  
fax: +223-222-8683.  
E-mail address: [benoit.clerget@cirad.fr](mailto:benoit.clerget@cirad.fr) (B. Clerget).

## 2 Programme de calcul itératif de la date d'IP, du plastochrone et du phyllochrone et du nombre de feuilles totales

```

//Pour toutes les dates de semis possibles
for (i=181;i<1044;i=i+1)
  { //Calcul de la PIP du jour
  //CSM 335 et Sarioso 10
  if(PP<=Pb) PIPj=1;
  if(PP>Pb and dPP<=dPb) PIPj=Ps*(PP-Pb);
  if(PP>Pb and dPP>dPb and PP<Pc) PIPj=Ps*(PP-Pb)+dPs*(dPP-dPb);
  if(PP>Pb and dPP>dPb and PP>=Pc and dPP<dPc) PIPj=Ps*(PP-Pb)+dPs*(dPP-dPb);
  if(PP>Pb and dPP>dPb and PP>=Pc and dPP>=dPc) PIPj=10e12;
  //IRAT 174
  //if(PP>Pb and dSS>dSb) PIPj=Ps*(PP-Pb);
  //if(dSS<=dSb) PIPj=10e12;
  //if(PP<Pb and dSS>dSb) PIPj=1;
  //Calcul de la date d'IP
  dd=i;
  if (i>t+5)
  TAL=TAL+Tj;
  if (TAL>BVP and dIP<1)
  {PIP=PIP+Tj;
  dIP=dIP+(Tj/PIPj);TALt=TAL}
  //Calcul plastochrone et phyllochrone initiaux
  if(i=t+5) plasto1=Plam;
  if(i=t+5 and dPP>=dPPa) plasto1=Plam+PPx*PP+dPPx*(dPP-dPPa);
  if(i=t+5 and dPP<dPPa and dPP>=dPPb) plasto1=Plam+PPx*PP;
  if(i=t+5 and dPP<dPPb) plasto1=Plam+PPx*PP+dPPy*(dPP-dPPb);
  //CSM 335
  phyllo1=0.96*plasto1+7.4;
  //Sarioso 10
  //phyllo1=0.94*plasto1+11;
  //IRAT 174
  //phyllo1=0.81*plasto1+16;
  //Nombres de feuilles
  if(NBFI<23) NBFI=5+trunc(TAL/plasto1);
  if(NBFI<23) NBFA=1+trunc(TAL/phyllo1);
  if(NBFI=23) chgt=i;
  if(NBFI=23) NBFAC=NBFA;
  //Plastochrone et phyllochrone secondaire
  if(i=t+5 and dPP>=dPPaa) plasto2=Pla2m+PPxx*PP+dPPxx*(dPP-dPPaa);
  if(i=t+5 and dPP<dPPaa) plasto2=Pla2m+PPxx*PP;
  phyllo2=plasto2;
  //Nombres de feuilles
  if(NBFI>=23) NBFI=23+trunc((TAL-(23-5)*plasto1)/plasto2);
  if(NBFI>=23) NBFA=NBFAc+trunc((TAL-(23-5)*plasto1)/phyllo2);

```

```
//Taux de croissance en hauteur
if(i=t+5 and dSR>=dSRe and dSS>=dSSe) txht=TXm+PPz*PP+dSRz*(dSR-
dSRe)+dSSz*(dSS-dSSe);
if(i=t+5 and dSR<dSRe and dSS>=dSSe) txht=TXm+PPz*PP+dSSz*(dSS-dSSe);
if(i=t+5 and dSR>=dSRe and dSS<dSSe) txht=TXm+PPz*PP+dSRz*(dSR-dSRe);
if(i=t+5 and dSR<dSRe and dSS<dSSe) txht=TXm+PPz*PP;
PIPt=PIP; PIt=dIP;JAL=dd-t;
if(dIP>1) break;}
PIP=0; dIP=0;TAL=0;
```

### 3 Le programme du modèle de croissance

```

//Lancement à date de semis (année.jour exemple 1.180). Le calculateur ne fonctionne pas
// avec certaines dates, sans raison apparente : il n'effectue pas les calculs de plastochrone
//ou de kpan et tout est faux : méfiance !
//A cause de ModelStop, le modèle ne calcule pas 2 fois de suite.
//Il faut réinitialiser en introduisant un changement dans le programme ici : aoruop
DL=(_DS+0.005);
if(date>=DL)
//Calcul de la PIP du jour (modèle quantitatif avec seuil) JAL : jours après levée
{JAL=JAL+1;
TAL=TAL+Tj;
//CSM 335 et Sarioso 10
if(PP<=PIPPb) PIPj=1;
if(PP>PIPPb and dPP<=PIPdPb) PIPj=PIPPs*(PP-PIPPb);
if(PP>PIPPb and dPP>PIPdPb and PP<PIPPc)
PIPj=PIPPs*(PP-PIPPb)+PIPdPs*(dPP-PIPdPb);
if(PP>PIPPb and dPP>PIPdPb and PP>=PIPPc and dPP<PIPdPc)
PIPj=PIPPs*(PP-PIPPb)+PIPdPs*(dPP-PIPdPb);
if(PP>=PIPPc and dPP>=PIPdPc) PIPj=10e12;}
//IRAT 174
//if(PP>PIPPb and dSS>PIPdSb) PIPj=PIPPs*(PP-PIPPb);
//if(dSS<=PIPdSb) PIPj=10e12;
//if(PP<PIPPb and dSS>PIPdSb) PIPj=1;}
//date de l'initiation paniculaire. IP quand dIP>=1. JAI : jours après IP
if (TAL>_BVP and dIP<1)
{PIP=PIP+Tj;
dIP=dIP+(Tj/PIP);}
if(dIP>=1) JAI=JAI+1;
if(dIP>=1 and TAL_IP=0) TAL_IP=TAL;
//Calcul des phyllochrones, plastochrones en fonction de la date de levée
if(date=DL) plasto1=p1Plam;
if(date=DL and dPP>=p1dPPa) plasto1=p1Plam+p1PPx*PP+p1dPPx*(dPP-p1dPPa);
if(date=DL and dPP<p1dPPa and dPP>=p1dPPb) plasto1=p1Plam+p1PPx*PP;
if(date=DL and dPP<p1dPPb) plasto1=p1Plam+p1PPx*PP+p1dPPy*(dPP-p1dPPb);
if(date=DL and dPP>=p2dPPaa) plasto2=p2Pla2m+p2PPxx*PP+p2dPPxx*(dPP-p2dPPaa);
if(date=DL and dPP<p2dPPaa) plasto2=p2Pla2m+p2PPxx*PP;
if(date=DL) if(plasto2<60) plasto2=60;
if(date=DL) {phyllo1=phplb1*plasto1+phplb0;
phyllo2=plasto2;}
//effet de la densité
if (date=DL) {phyllo2=phyllo2*(densphb1*ln(_plm2)+densphb0);
phyllo1m=phyllo1*(densphb1*ln(_plm2)+densphb0);}
if (date=DL) plasto2=plasto2*(densplb1*ln(_plm2)+densplb0);
if(phyllo2<phyllo1) phyllo2=phyllo1;
//feuilles initiées NBFi
if(Mont=0 and dIP<=1) NBFi_dec=5+(TAL/plasto1);
if(Mont=1 and dIP<=1) NBFi_dec=NBFic+((TAL-(NBFic-5-1)*plasto1)/plasto2);

```

```

//feuilles apparues
if(Mont=0 and dIP<=1) NBFA_dec=1+TAL/phyllol1;
if(Mont=1 and Cycle_court=1 and NBFA<NBft)
NBFA_dec=1+TAL_IP/phyllol1+(TAL-TAL_IP)/phyllol1m;
if(Mont=1 and Cycle_court=0){ if (dIP<1 or NBFA<NBft)
NBFA_dec=NBFAc+(TAL-((NBFIc-5-1)*plasto1))/phyllol2;}
NBFA=trunc(NBFA_dec); NBFI=trunc(NBFI_dec);
//feuilles ligulées NBFL
if(NBFA=NBft and TAL_aFD=0) {TAL_aFD=TAL;}
if (Mont=1)
{if(TAL_aFD=0)
NBFL_dec=FLb0+FLb1*min(FLs,NBFA_dec)+FLb2*max(0,NBFA_dec-FLs);
if(TAL_aFD>0 and Cycle_court=0 and NBFL<NBft)
NBFL_dec=FLb0+FLb1*FLs+FLb2*(NBft-FLs)+(TAL-TAL_aFD)/(phyllol2);
if(TAL_aFD>0 and Cycle_court=1) {if (dIP<1 or NBFL<NBft)
NBFL_dec=FLb0+FLb1*FLs+FLb2*(NBft-FLs)+(TAL-TAL_aFD)/(phyllol1m);}}
if (Mont=0)
{if(TAL_aFD=0) NBFL_dec=FLb0+FLb1*NBFA_dec;
if(TAL_aFD>0 and NBFL<NBft)
NBFL_dec=FLb0+FLb1*NBft+(TAL-TAL_aFD)/(max(phyllol1,phyllol1m)/FLb1);}
//feuilles sénescentes NBFS
if(dIP<1) NBFS_dec=FSb0+FSb1*min(FSs1,NBFA_dec)+
FSb2*max(0,min(NBFA_dec-FSs1,FSs2-FSs1))+FSb3*max(0,NBFA_dec-FSs2);
if (dIP>=1 and NBFS_IP=0) {NBFS_IP=NBFS_dec;}
if (NBFS_IP>0) NBFS_dec=NBFS_IP+(TAL-TAL_IP)*FSx;
//nb feuilles entier, entrée de date FD et NBFTt (total)
NBFL=trunc(NBFL_dec); NBFS=trunc(NBFS_dec);
if(dIP>1 and NBFL=NBft and TAL_FD=0) TAL_FD=TAL;
if(JAI=1) NBft=NBFI;
// date de floraison
if(TAL_aFD>0 and TAL_aFD+_FD_FLO<=TAL and TAL_FLO=0) TAL_FLO=TAL;
//Croissance en hauteur
if(date=DL and dSR>=TxDSRa and dSS>=TxdSSa)
Txht=Txm+TxPPx*PP+TxdSRx*(dSR-TxdSRa)+TxdSSx*(dSS-TxdSSa);
if(date=DL and dSR<TxDSRa and dSS>=TxdSSa)
Txht=Txm+TxPPx*PP+TxdSSx*(dSS-TxdSSa);
if(date=DL and dSR>=TxDSRa and dSS<TxdSSa)
Txht=Txm+TxPPx*PP+TxdSRx*(dSR-TxdSRa);
if(date=DL and dSR<TxDSRa and dSS<TxdSSa) Txht=Txm+TxPPx*PP;
if(Mont=0) HT_plante=HTb1*min(NBFA_dec,HTs)^HTa+HTb2*max(NBFA_dec-HTs,0);
if(Mont=1){
if(NBft>=23){
if(HT_pl_mont=0)
HT_pl_mont=HTb1*min(NBFA_dec,HTs)^HTa+HTb2*max(NBFA_dec-HTs,0);
if(TAL_aFD=0 or TAL<TAL_aFD+_FD_FLO) Ht_tige=Ht_tige+Txht*Tj;
if(TAL_aFD=0) HT_plante=HT_pl_mont+HT_tige;
if(TAL_aFD>0 and TAL<TAL_aFD+2*phyllol2) HT_plante=HT_pl_mont+HT_tige;}
if(NBft<23){
if(TAL<=TAL_IP+2*plasto1)
HT_plante=HTb1*min(NBFA_dec,HTs)^HTa+HTb2*max(NBFA_dec-HTs,0);

```

```

if(TAL>TAL_IP+2*plasto1) if(HT_pl_mont=0)
HT_pl_mont=HTb1*min(NBFA_dec,HTs)^HTa+HTb2*max(NBFA_dec-HTs,0);
if(TAL>TAL_IP+2*plasto1) if(TAL_aFD=0 or TAL<TAL_aFD+_FD_FLO)
Ht_tige=Ht_tige+Txht*Tj;
if(TAL>TAL_IP+2*plasto1) if(TAL_aFD=0) HT_plante=HT_pl_mont+HT_tige;
if(TAL_aFD>0 and TAL<TAL_aFD+2*phyllo1m) HT_plante=HT_pl_mont+HT_tige;}}
Pseudo_tige=Ht_plante-Ht_tige;
//Longueur des feuilles
for(i=1;i<=50;i=i+1)
{//CSM 335
Long[i]=LFb1*min(i,LFs1)^Lfa1+LFb2*max(0,i-LFs1);
//Sariaso 10 et IRAT 174
//Long[i]=LFb1*min(i,LFs1)^Lfa1+LFb2*min(LFs2-LFs1,max(0,i-LFs1));
if(NBFt-5<=i and NBFt>=i) Long[i]=Long[i]*(1-(i-(NBFt-5))*0.5/5);}
//Largeur des feuilles
for(i=1;i<=50;i=i+1)
{//CSM 335 et IRAT 174
Larg[i]=larFb0+larFb1*min(i,larFs1)+larFb2*min(larFs2,max(0,i-larFs1))+
larFb3*min(larFs3-larFs2,max(0,i-larFs2));
//Sariaso 10
//Larg[i]=larFb0+larFb1*min(i,larFs1)+larFb2*min(larFs2,max(0,i-larFs1))+
larFb3*max(0,i-larFs2);
if(NBFt-5<=i and NBFt>=i) Larg[i]=Larg[i]*(1-(i-(NBFt-5))*0.25/5);}
//Surface des feuilles
for(i=1;i<=50;i=i+1)
Surf[i]=0.7724*Long[i]*Larg[i];
//calcul des temps de FA et FL
for(i=1;i<=50;i=i+1)
{Tapp[i]=min(FLs-1,i-1)*phyllo1+max(0,i-FLs)*phyllo2;
Tlig[i]=min(FLs-1,(i-FLb0)/FLb1-1)*phyllo1+max(0,(i-FLs2)/FLb2)*phyllo2;}
for(i=1;i<=50;i=i+1)
Tcrois[i]=Tlig[i]-Tapp[i];
//Surfaces en croissance
for(i=1;i<=50;i=i+1)
{if (TAL>0 and i<=NBFA and i>NBFL and Sdev[i]+Surf[i]*Tj/Tcrois[i]<Surf[i])
Sdev[i]=Sdev[i]+Surf[i]*Tj/Tcrois[i];
if (TAL>0 and i<=NBFA and i>NBFL and Sdev[i]+Surf[i]*Tj/Tcrois[i]>=Surf[i])
Sdev[i]=Surf[i];
if (TAL>0 and i=NBFL)
Sdev[i]=Surf[i];}
Surftot=ArraySum(Sdev[1..50]);
//Surface en senescence
if (NBFS_dec>0 and NBFS_dec<1) Surfisen=Surf[1]*(frac(NBFS_dec)/2);
if (frac(NBFS_dec)<=0.5 and NBFS_dec>=1)
Surfisen=ArraySum(Surf[1..NBFS])-Surf[NBFS]*(0.5-frac(NBFS_dec));
if (frac(NBFS_dec)>0.5 and NBFS_dec>=1)
Surfisen=ArraySum(Surf[1..NBFS])+Surf[NBFS+1]*(frac(NBFS_dec)-0.5);
if (NBFS=NBFT) Surfisen=Surftot;
if(NBFS=0) Surfisen=0;

```

```

//Surface verte
Surfver=Surftot-Surfsen;
LAI=Surfver*_plm2/10000;
//Croissance en masse
MS=MS+_RUE*(1-exp(-0.4*LAI))*0.5*RG;
dMS=_RUE*(1-exp(-0.4*LAI))*0.5*RG;
//Croissance de la masse foliaire
for(i=1;i<=50;i=i+1)
{if (TAL>0 and i<=NBFA and i>NBFL and Sdev[i]+Surf[i]*Tj/Tcrois[i]<Surf[i])
{MSF[i]=MSF[i]+Surf[i]*Tj/Tcrois[i]/(-13.97*min(i,16.85)+404);
dMSF[i]=Surf[i]*Tj/Tcrois[i]/ (-13.97*min(i,16.85)+404);}
if (TAL>0 and i<=NBFA and i>NBFL and Sdev[i]+Surf[i]*Tj/Tcrois[i]>=Surf[i])
{MSF[i]=Surf[i]/ (-13.97*min(i,16.85) +404);
dMSF[i]=MSF[i]-Surf[i]/ (-13.97*min(i,16.85) +404);}
if (TAL>0 and i=NBFL)
{MSF[i]=Surf[i]/ (-13.97*min(i,16.85) +404);
dMSF[i]=MSF[i]-Surf[i]/ (-13.97*min(i,16.85) +404);}}
MSfeuil=ArraySum(MSF[1..50])*_plm2;
dMSfeuil=ArraySum(dMSF[1..50])*_plm2;
//Phase hétérotrophique
if(TAL<110) {dMSrac=dMSfeuil/60*24; dMStig=dMSfeuil/60*16;}
//Biomasse des racines
if(TAL>=110) dMSrac=min((dMS-dMSfeuil),Tj*(RACb1*(min(TAL,RACs/4))^2+
RACb2*max(0,min(TAL-RACs/4,RACs*3/4))));
//Répartition de la biomasse
if(TAL>=110)
{if (TAL_aFD=0 and Cycle_court=0) dMStig=max(0,dMS-dMSfeuil-dMSrac);
if(Cycle_court=1and TAL_aFD=0) {dMSrac=min((dMS-dMSfeuil)*0.5,dMSrac);
dMStig=dMS-dMSfeuil-dMSrac;}
if (TAL_aFD>0 and TAL<TAL_aFD+_FD_FLO and Cycle_court=1)
{dMSpan=min(0.15*dMS,kpan*Tj*_plm2);
dMSrac=min(0.15*dMS,dMSrac);dMStig=dMS-dMSfeuil-dMSrac-dMSpan;}
if (TAL_aFD>0 and TAL>=TAL_aFD+_FD_FLO and Cycle_court=1)
{dMSpan=min(0.9*dMS,kpan*Tj*_plm2);
dMSrac=min(0.1*dMS,dMSrac);dMStig=0;}
if (TAL_aFD>0 and TAL<TAL_aFD+_FD_FLO and Cycle_court=0)
{dMSpan=min(dMS-dMSrac-dMSfeuil,kpan*Tj*_plm2);
dMStig=max(0,dMS-dMSfeuil-dMSrac-dMSpan);}
if (TAL_aFD>0 and TAL>=TAL_aFD+_FD_FLO and Cycle_court=0)
{dMSpan=min(dMS-dMSrac-dMSfeuil,kpan*Tj*_plm2);dMStig=0;}}
if(MSstrpan>(9*_plm2)) {dMSstrpan=dMSpan*0.12; dMSgrain=dMSpan*0.88;}
else {dMSstrpan=dMSpan;}
MSgrain=MSgrain+dMSgrain;MSrac=MSrac+dMSrac;MSpan=MSpan+dMSpan;
MStig=MStig+dMStig;MSstrpan=MSstrpan+dMSstrpan; MStf=MStig+MSfeuil;
MStfp=MStig+MSfeuil+MSstrpan;MStot=MStig+MSfeuil+MSstrpan+MSrac+MSgrain;
MStfpg=MStig+MSfeuil+MSstrpan+MSgrain;
//Rapports entre les dMS (vérification répartition)
if (dMS>0) {Feuil_dMS=dMSfeuil/dMS*100; Org_dMS=1-dMSfeuil/dMS;}
dMStot=dMStig+dMSrac+dMSfeuil+dMSpan;

```

```

if(dMStig>0 and TAL<100)
  {Tig_dMS=dMStig/(dMStig+dMSrac)*100;Rac_dMS=dMSrac/(dMStig+dMSrac)*100;}
if (TAL>=100) {Tig_dMS=dMStig/(dMStot-dMSfeuil)*100;
Rac_dMS=dMSrac/(dMStot-dMSfeuil)*100;Pan_dMS=dMSpan/(dMStot-dMSfeuil)*100;}
//dMS par °C.j et par plante
dMS_T_pl=dMS/Tj/_plm2;
dMStig_T_pl=dMStig/Tj/_plm2;dMSrac_T_pl=dMSrac/Tj/_plm2;
if(dIP<1 and Mont=0 and dMStig_T_pl>=Tpx_s) {Mont=1; NBFic=NBFI_dec;
NBFAc=NBFA_dec;
kpan=pan_b1*exp(-pan_a1*_plm2); }
if(dIP>=1 and Mont=0) {Cycle_court =1;Mont=1; NBFic=NBFI_dec; NBFAc=NBFA_dec;
kpan=pan_b1*exp(-pan_a1*_plm2);}
if(TAL_aFD>0 and TAL>=TAL_aFD+_FD_FLO+_FLO_MAT) {ModelStop;}

```

## 4 Les paramètres du modèle de croissance

Paramètres	Unité	Symbole	CSM 335	Sariso 10	IRAT 174
<b>Culturaux</b>					
Date de semis	année.jour julien	_DS			
Densité de semis	pl.m-2	_plm2			
<b>Variétaux</b>					
Durée BVP	°C.J	_BVP	165	204	193
Durée FD-floraison	°C.J	_FD_FLO	229	179	145
Durée floraison-maturité	°C.J	_FLO_MA	547	486	497
RUE (Radiation use efficiency)	g.MJ-1 (PAR)	_RUE	3,5	3,5	3,5
Relation phyllochrone-densité					
b0		densphb0	0,669	0,669	0,669
b1		densphb1	0,174	0,174	0,174
Relation plastochrone-densité					
b0		densplb0	0,35	0,35	0,35
b1		densplb1	0,335	0,335	0,335
Relation FA-FL					
b0		FLb0	-0,8	-0,9	-0,8
b1		FLb1	0,83	0,85	0,84
b2		FLb2	1,07	1,02	1,03
s (seuil 1)	nb feuilles	FLs	16,2	15,9	16,2
s2 (seuil 2)	nb feuilles	FLs2	12,5	12,7	12,9
Relation FA-FS					
b0		FSb0	0,026	0,09	0
b1		FSb1	0,0175	0,0159	0,088
b2		FSb2	0,71	0,739	0,598
b3		FSb3	0,895	0,677	0,569
s1	nb feuilles	FSs1	6,24	6,31	6,22
s2	nb feuilles	FSs2	16	17	16,95
x (coeff. après début montaison)		FSx	0,00845	0,00771	0,00959
Hauteur de la plante					
a		Hta	1,74	1,64	1,5
b1		Htb1	0,31	0,44	0,77
b2		Htb2	16,86	9,02	6,94
s (seuil)	nb feuilles	Hts	16,5	14,9	17,3
Largeur de feuille					
b0		larFb0	0,63	0,41	0,56
b1		larFb1	0	0,09	0
b2		larFb2	0,68	0,8	0,69
b3		larFb3	-0,12	0	-0,11
seuil 1	N° feuille	larFs1	3,5	4,8	3,8
seuil 2	N° feuille	larFs2	12,7	11,4	12,7
seuil 3	N° feuille	larFs3	25	0	25

Paramètres	Unité	Symbole	CSM 335	Sariaso 10	IRAT 174
Longueur de feuille					
a1		LFa1	1,31	1,44	1,28
b1		LFb1	2,36	1,81	2,28
b2		LFb2	-0,868	2,72	3,88
seuil 1	N° feuille	LFs1	17,3	12,7	11,8
seuil 2	N° feuille	LFs2		16,4	18,4
Plastochrone initial					
seuil a	s.j-1	p1dPPa	-14,6	10,6	6,28
seuil b	s.j-1	p1dPPb	-38,2	-40,5	-40,5
coeff 1		p1dPPx	0,06	0,13	0,11
coeff 2		p1dPPy	-2,14	-1,31	-1,45
valeur base	°C.j	p1Plam	133	118	123
seuil PP	h	p1PPa	0	0	0
coeff PP		p1PPx	-7,58	-6,32	-6,86
Plastochrone secondaire					
seuil a	s.j-1	p2dPPaa	-5,89	13,6	-60
coeff. 1		p2dPPxx	0,48	0,53	0,103
valeur base	°C.j	p2Pla2m	447	214	272
seuil PP	h	p2PPaa	0	0	0
coeff PP		p2PPxx	-30,59	-13,34	-17,38
Croissance panicule / densité					
		pan_a1	0,0996	0,07	0,0675
		pan_b1	0,221	0,33	0,151
Relation phyllochrone / plastochrone					
		phplb0	7,4	11	16
		phplb1	0,96	0,94	0,81
Calcul de la PSP					
	s.j-1	pspdPb	-34,2	-26	
	s.j-1	pspdPc	4	10	
		pspdPs	18,91	5,6	
		pspdSb			-14
	h	pspPb	12,11	11,76	12,15
	h	pspPc	13,11	13,89	
		pspPs	492,7	248	434
Croissance racinaire					
		racb1	0	0	6,17E-07
		racb2	0,00056	0,00055	0,00067
		racs	550	565	627
Seuil montaison/ tx croiss mass					
	$g.^{\circ C^{-1}}.j^{-1}.plante^{-1}$	Tpx_s	0.08	0.06	0.04
Taux de croissance en hauteur					
	s.j-1	TxdSRa	-15,08	-8,44	48,26
		TxdSRx	-0,0016	-0,0013	0
	s.j-1	TxdSSa	27,1	28,9	28,9
		TxdSSx	0,021	0,01	0,009
		Txm	-1,414	-0,434	-0,379
		TxPPx	0,131	0,051	0,038