

Etude génétique et physiologique de l'architecture déterminée chez le lupin blanc d'hiver. Conséquences agronomiques et en sélection

Bernadette Julier

▶ To cite this version:

Bernadette Julier. Etude génétique et physiologique de l'architecture déterminée chez le lupin blanc d'hiver. Conséquences agronomiques et en sélection. Sciences du Vivant [q-bio]. ENSA de Rennes, 1994. Français. NNT: . tel-00676075

HAL Id: tel-00676075 https://theses.hal.science/tel-00676075

Submitted on 2 Mar 2012

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.

E.N.S.A. de Rennes Chaire Science du Végétal

N° d'ordre: 94-3

Série: C

N° de série: 28

THESE

Présentée devant

L'ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE RENNES

POUR OBTENIR LE TITRE DE DOCTEUR DE L'ENSAR

Mention: Biologie et agronomie

par

Bernadette Julier

Etude génétique et physiologique de l'architecture déterminée chez le lupin blanc d'hiver. Conséquences agronomiques et en sélection

Préparée à la Station d'Amélioration des Plantes Fourragères INRA, 86600 Lusignan

Soutenue le 21 janvier 1994 devant le Jury

MM. Y. Hervé Président R. Bonhomme Rapporteurs

J. Le Guen

C. Huyghe Membres du jury

A. Messager
C. Poisson

E.N.S.A. de Rennes Chaire Science du Végétal

N° d'ordre: 94-3

Série: C

N° de série: 28

THESE

Présentée devant

L'ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE RENNES

POUR OBTENIR LE TITRE DE DOCTEUR DE L'ENSAR

Mention: Biologie et agronomie

par

Bernadette Julier

Etude génétique et physiologique de l'architecture déterminée chez le lupin blanc d'hiver. Conséquences agronomiques et en sélection

Préparée à la Station d'Amélioration des Plantes Fourragères INRA, 86600 Lusignan

Soutenue le 21 janvier 1994 devant le Jury :

MM. Y. Hervé Président R. Bonhomme Rapporteurs

J. Le Guen

C. Huyghe Membres du jury

A. Messager "C. Poisson "

Remerciements

De très nombreuses personnes ont participé à l'encadrement scientifique et technique de cette thèse et au soutien de son auteur. Je tiens sincèrement à tous les en remercier.

Yves Hervé a été le directeur de cette thèse. Il m'a conseillé et assuré de son soutien au long de ces trois années.

Cette thèse a été effectuée à la Station d'amélioration des Plantes Fourragères de l'INRA de Lusignan. Je remercie donc, le directeur de la station, Charles Poisson, pour m'avoir ouvert la porte de cette station et veillé sur mon bien-être, et son successeur Yves Barrière pour avoir laissé la porte grande ouverte (dans le sens de l'entrée !). L'ANRT et la société Nickerson m'ont assuré le confort matériel pour mener cette étude, grâce à une bourse CIFRE, et je n'oublie pas la contribution de l'UNIP et des membres du GIE lupin.

Christian Huyghe a encadré sans relâche ce travail, toujours avec un entrain communicatif, un dynamisme vivifiant et des compétences appréciables. J'espère arriver un jour à sa hauteur, mais une chose est sûre, malgré mes réelles dispositions, je crains de ne pas atteindre son grade dans le club des adorateurs de Gargantua.

Depuis la seconde année de thèse, un comité de suivi a été confronté à mes résultats et interprétations. Outre Y. Hervé et C. Huyghe, Bertrand Ney et Joël Le Guen ont bien voulu se pencher sur mes élucubrations, et me donner leur point de vue, chose essentielle pour prendre du recul par rapport à son travail. Je les remercie de bien avoir voulu me consacrer de leur précieux temps. Je suis reconnaissante à J. Le Guen et Raymond Bonhomme d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse.

Jacques Papineau est le père des lignées d'hiver déterminées, aussi je le vénère tout particulièrement. Un jour d'hiver, le 25 février 1985 exactement, que lui prit-il de vouloir effectuer l'étonnant croisement 304? En cette journée probablement froide et grise, à l'abri des intempéries dans sa serre, l'apprenti-sorcier a voulu jouer avec les gènes, et combiner l'incombinable, à l'époque où Agrobacterium tumefaciens était une gale du collet sans histoire. En temps que père responsable, il a pris soin de sa descendance, et a veillé, depuis trois ans, que j'en fasse de même. Il m'a aidé à comprendre la plante, et m'a dispensé un peu de ses vastes connaissances à ce sujet. Claude Welcker et Dominique Pacault, ingénieurs successifs au laboratoire, ont aussi participé au déroulement de cette thèse, et je leur en suis gré. L'équipe technique du laboratoire a contribué à ce que j'effectue cette thèse dans de bonnes conditions matérielles. Jean-Michel Pissard, Philippe Cormenier et Jeanne Péridy, par leurs compétences et leur goût du travail bien fait, sont à la base de tout, ni plus ni moins. J'ai appris beaucoup de petites choses très importantes sur le lupin et un petit peu de poitevin. Entre nous, la franchise est la règle primaire de savoir-vivre, quoi qu'on ait sur le coeur.

Plusieurs essais ont été menés dans la vaste France. Christian Billot, à l'INRA de Gotheron a été particulièrement mis à contribution et m'a permis d'accumuler plus de données. Pierre Mangin, à l'INRA de Dijon, n'a pas été en reste, malheureusement le froid en a décidé autrement. Charles Deroo et Alexandre Bellio de Lupsem, René Baratin et Philippe Ménac de Caussade Semences, ont largement contribué à ces essais multilocaux. Les données acquises dans ces différents lieux ont été nécessaires à cette étude.

Je donnerai une mention particulière à George Milford et John Day de "Rothamsted Experimental Station" pour leur contribution à mon travail. Ils m'ont guidé sur la longue voie qui mène à la publication d'articles, et je leur exprime toute ma gratitude. De plus, leur extrême motivation pour les lupins déterminés, et leur engagement dans leur développement a été sans conteste un encouragement pour mon travail.

De nombreux stagiaires et thésards sont passés et restés au laboratoire depuis trois ans. Dans le désordre, Nathalie Harzic, Léna Le Ducq, Steve Noffsinger, Pascal Fricaud, Jean-Bruno Beaufumé, Anne Poupard, Arnaud Kraepiel, Patrick Pierre, Maria-Luciá Crochemore ont tous agrémenté scientifiquement et humainement ma vie au laboratoire. Je suis particulièrement reconnaissance à Pascal Fricaud, qui a très courageusement et très efficacement travaillé sur la pépinière de l'année 1991/92, et à Nathalie Harzic avec qui j'ai partagé le suivi des témoins indéterminés pour un certain nombre d'essais, les derniers frimas et les premiers coups de soleil.

De nombreuses personnes de la station m'ont apporté leur soutien. Les dames du secrétariat, et les messieurs compétents en informatique m'ont aidé bien souvent. D'autres aussi ont contribué au plaisir que j'ai eu de travailler dans cette station, et ils se reconnaîtront ici, et m'excuseront de ne pas les citer nommément. Je n'oublie pas l'armée de l'ombre, les main-d'oeuvre occasionnelles. Leur travail n'a eu d'égal que leur bonne humeur.

Enfin, pour les petits curieux qui seraient étonné de ne pas voir ce nom figurer, je tiens à signaler que j'ai aussi remercié, mais de vive voix, Khalid Koubaïti pour son soutien incommensurable. Pour plus de détails, je précise mon mal à trouver les mots justes pour lui exprimer toute ma gratitude et ma reconnaissance.

Sommaire

Introduction générale	1
Chapitre I. Partie bibliographique : Le lupin et l'architecture déterminée	
I.1. Le lupin blanc	3
I.1.1. Présentation générale du lupin	
I.1.1.1. Rappel botanique et intérêt de la plante	
I.1.1.2. Architecture générale	
I.1.2. Le cycle de développement	
I.1.3. Mise en place de l'architecture	5
I.1.3.1. Modélisation de l'architecture	5
I.1.3.2. Conséquences de l'architecture sur le développement	7
I.1.4. L'élaboration du rendement	8
I.1.4.1. Composantes du rendement	
I.1.4.2. Architecture et distribution du rendement sur la plante	9
I.1.5. Influence des conditions de culture	
Conclusion	12
I.2. L'architecture déterminée chez les légumineuses	13
I.2.1. Définition et hérédité de l'architecture déterminée	14
I.2.1.1. Le soja (Glycine max L.)	14
I.2.1.2. La féverole (Vicia faba L.)	14
I.2.1.3. Le pois (<i>Pisum sativum</i> L.)	15
I.2.1.4. Les haricots (Phaseolus sp.)	
I.2.1.5. Les lupins (Lupinus sp.)	
I.2.1.6. Autres espèces	16
I.2.2. Mode d'action des gènes déterminés	17
I.2.3. Architecture et phénologie des plantes déterminées et réponse aux	
pratiques culturales	17
I.2.3.1. Architecture et cycle de développement des déterminés	
comparés aux indéterminés	18
I.2.3.1.1. Tige principale	18
I.2.3.1.2. Ramifications	18
I.2.3.1.3. Phénologie	20
I.2.3.2. Interaction entre type d'architecture et conditions de culture	21
I.2.3.2.1. Effet de la densité	21
I.2.3.2.2. Effet de la date de semis	22
I.2.4. Rendement, composantes du rendement et influence du milieu	22
I.2.4.1. Rendement	
I.2.4.2. Composantes du rendement	24
I.2.4.3. Distribution du rendement sur la plante	
I.2.4.4. Indice de récolte	
I.2.4.5. Influence des pratiques culturales sur le rendement	27
I.2.4.5.1. Influence de la densité	
I.2.4.5.2. Influence de la date de semis	28
I.2.4.6. Stabilité du rendement	29
Conclusion	30

Chapitre II. Origine, définition et hérédité de l'architecture déterminée che	z le lupin
blanc	
Introduction	32
II.1. Matériel et méthodes	33
П.2. Résultats	33
II.3. Discussion	
Chapitre III. Description et variabilité de l'architecture déterminée chez le lu	ıpin blanc
<u>d'hiver</u>	
Introduction	36
III.1. Description et modélisation de l'architecture déterminée chez quatre génotype	
de lupin blanc d'hiver	
Introduction	
Matériels et méthodes	
Résultats	
Structure de la tige principale	
Relation entre la tige principale et les ramifications	
Structure des ramifications primaires	
Influence de la densité sur les ramifications	
Modélisation des profils du nombre de feuilles sur les ramifications	
Discussion	
III.2. Un modèle prédictif de l'architecture des ramifications ?	46
III.2.1. Nouveau modèle descriptif de la structure des ramifications	
III.2.2. Valeurs prédictives des deux modèles décrivant les profils	48
III.2.2.1. Matériel et méthodes	48
III.2.2.2.Résultats	50
III.2.2.3. Discussion	50
III.3. Variabilité génétique pour l'architecture	52
III.3.1. Matériel végétal	
III.3.2. Description de la variabilité génétique	
III.3.2.1. Matériel et méthodes	
III.3.2.2. Résultats	
III.3.2.2.1. Moyennes générales et héritabilités	
III.3.2.2.2. Corrélations entre les caractères	
III.3.2.2.3. Analyse en composantes principales	
III.3.2.3. Discussion	
III.3.3. Evaluation multilocale de la variabilité pour l'architecture	
III.3.3.1. Matériel et méthodes	
III.3.3.2. Résultats	
III.3.3.2.1. Moyennes des caractères par lieu	
III.3.3.2.2. Analyse de variance	63
III.3.3.2.3. Corrélations génotypiques entre les caractères	64
III.3.3.2.4. Corrélations entre caractères mesurés dans les tro	ois
lieux	64
III.3.3.2.5. Corrélations entre caractères notés seulement da	ns
certains lieux	65
III.3.3.3. Discussion	
Constraint	67

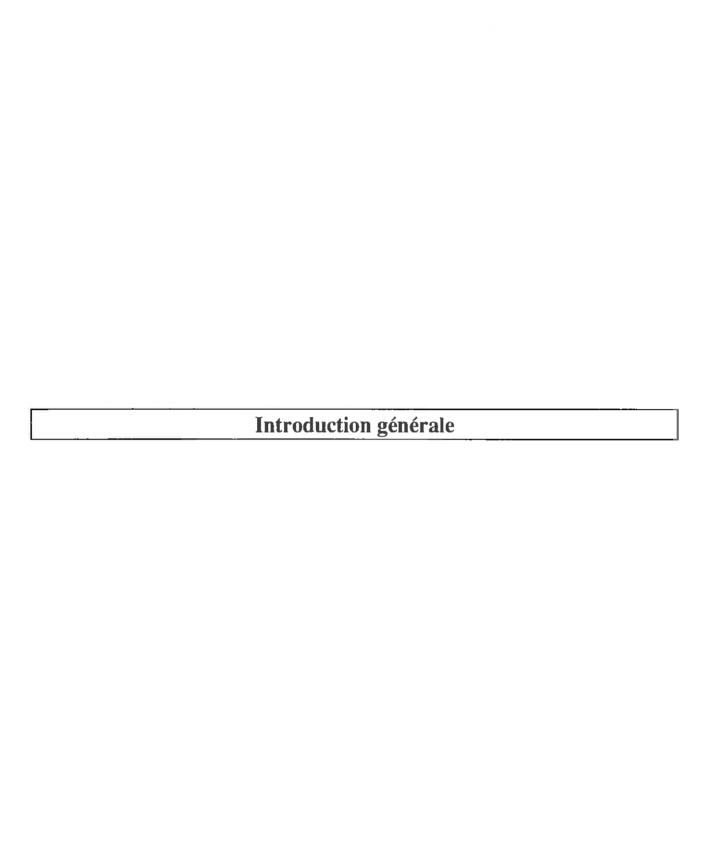
Chapitre IV. Influence de l'architecture sur l'interception du rayonnement

Introduction	69
IV.1. Dynamique de l'interception du rayonnement au cours du cycle	70
IV.1.1. Matériel et méthodes	
IV.1.2. Résultats	
IV.1.2.1. Architecture des génotypes	
IV.1.2.2. Ajustement du modèle aux courbes d'efficience	
d'interception	
IV.1.2.3. Effet du type d'architecture sur les paramètres	
IV.1.2.4. Effets du génotype, de la date de semis et de la densité sur	
les paramètres	75
IV.1,2.4.1. Chez les déterminés	75
IV.1.2.4.2. Chez les indéterminés	76
IV.1.2.5. Corrélations entre paramètres et architecture	76
IV.1.2.5.1. Chez les déterminés	
IV.1,2.5.1. Chez les indéterminés	
IV.1.3. Discussion	
IV.2. Distribution de la lumière dans le couvert	79
IV.2.1. Matériel et méthodes	
IV.2.2. Résultats	
IV.2.2.1. Description de l'architecture	
IV.2.2.2. Comparaison des courbes d'interception du rayonnement	
IV.2.2.2.1. Modélisation des courbes	
IV.2.2.2.2. Comparaison des types d'architecture	
IV.2.2.2.3. Effet du stade de développement	83
IV.2.2.2.4. Effet des conditions de culture	83
IV.2.2.2.5. Corrélations entre paramètres du modèle et	
caractères d'architecture	
IV.2.2.2.6. Distribution de la lumière dans le couvert	
IV.2.3. Discussion	86
Conclusion	

Chapitre V. Valeur agronomique des génotypes d'hiver déterminés	
Introduction	88
V.1. Potentialités de rendement	
V.2. Accumulation de la matière sèche et de l'azote, et mise en place du rendement	90
Introduction	
Matériel et méthodes	91
Résultats et discussion	92
Influence du climat sur l'architecture	92
Croissance et développement	93
Matière sèche totale	
Matière sèche foliaire	93
Croissance des gousses	95
Rapport tiges/racines	95
Accumulation de l'azote	97
Rendement en graines et poids de 1000 graines	97
Rendement total	
Poids de 1000 graines	98
Teneur en azote	100
Relation entre rendement et structure de la plante	100
V.3. Variabilité génétique pour le rendement et ses composantes	102
V.3.1. Matériel et méthodes	
V.3.2. Résultats	104
V.3.2.1. Description de la variabilité génétique (1991/92)	104
Moyennes générales et héritabilités	104
Corrélations génétiques entre caractères	105
V.3.2.2. Evaluation multilocale du rendement (1992/93)	105
Moyennes des caractères par lieu	105
Stabilité des composantes du rendement	106
Corrélations entre les caractères	
V.3.2.3. Répartition du rendement par niveau	107
Variabilité de la production par niveau	108
Analyse de l'effet du niveau	108
Corrélations phénotypiques entre composantes du rendement,	
niveau par niveau	108
Corrélations entre les niveaux	
V.3.2.4. Répartition du rendement du niveau 2 selon ses ramifications	110
V.3.3. Discussion	110
V.4. Possibilité de culture des lupins à architecture déterminée en France	114
V.4.1. Matériel et méthodes	114
V.4.2. Résultats	
V.4.2.1. Caractérisques climatiques des quatre lieux	115
V.4.2.2. Dates de semis	115
V.4.2.3. Dates de maturité	116
IV.4.3. Discussion	
Conclusion	118

Chapitre	VI.	Conséquences	agronomiques	de	l'architecture	déterminée	sur	le
rendemen	t et de	éfinition de critè	ères de sélection					

Introduction	119
VI.1. Matériel et méthodes	120
VI.2. Résultats	120
VI.2.1. Relation entre architecture et rendement pour 143 génotypes	
(Lusignan, 1991/92)	120
VI.2.2. Relation entre architecture et rendement dans un dispositif multilocal,	
en 1992/93	122
VI.2.3. Architecture et distribution du rendement par niveau	
VI.2.4. Architecture et distribution du rendement sur les ramifications du	
niveau 2	125
VI.2.5. Contrôle de la verse	
VI.3. Discussion	
VI.3.1. Mise en place du rendement	127
VI.3.2. Conséquences en sélection	
VI.3.3. Conséquences agronomiques	130
Conclusion générale	132



1
i
I
Ī
i
i
ì
1

Les graines de lupin blanc, Lupinus albus L., sont riches en protéines, et le rendement de cette espèce est compétitif par rapport aux autres protéagineux. En effet, la teneur en protéines des graines est d'environ 40% chez le lupin et 22% chez le pois, et les rendements moyens en France sont de 30 q/ha pour le lupin et de 50 q/ha pour le pois. Pourtant, le lupin, et surtout le lupin d'hiver, représente une faible surface des cultures protéagineuses en France. L'inconvénient majeur de cette espèce réside en fait dans l'instabilité de son rendement. L'architecture déterminée a été découverte récemment chez le lupin blanc (Mikolajczyk, 1984), et limite fortement le développement végétatif. L'introduction de ce caractère dans un contexte génétique de lupin d'hiver a donné de nouveaux espoirs pour la culture de cette espèce. En effet, chez toutes les espèces protéagineuses, l'architecture déterminée est considérée comme un caractère de domestication pouvant aider à stabiliser le rendement par le biais d'une stabilisation du développement végétatif. Beaucoup de connaissances ont été accumulées sur l'architecture, la mise en place du rendement sur la plante ou la génétique des caractères chez le lupin. Cependant, la manipulation d'un caractère majeur comme l'architecture déterminée nécessite des recherches d'amont. Ces recherches permettront une utilisation rationnelle de cette nouvelle architecture, à la fois dans une optique de sélection variétale et dans un but agronomique.

En effet, l'architecture en elle-même n'a pas d'avantage pour le rendement, sauf si elle est associée à des fonctions physiologiques améliorées (Adams, 1982). Pour cet auteur, l'architecture doit permettre à la plante (1) de construire un couvert capable d'intercepter toute la lumière incidente et de la transmettre dans le profil; (2) de mettre en place autant d'unités puits-source que possible; (3) que chaque unité puits-source fonctionne efficacement. Au cours des temps, les sélectionneurs ont modifié l'architecture des plantes de façon à les adapter à des systèmes de production différents. Les caractères améliorés chez les mutants d'architecture sont le rendement, la stabilité du rendement, la qualité de l'organe récolté, la résistance à des stress biotiques ou abiotiques (Coyne, 1980). L'architecture déterminée chez le lupin blanc est un exemple de plus de modification de la plante.

Dans ce qui suit, nous ferons le point sur les acquis concernant le lupin blanc. Puis nous explorerons les résultats obtenus chez d'autres espèces protéagineuses pour l'utilisation de mutants à architecture déterminée. En effet, tous les protéagineux souffrent d'un excès de développement végétatif, et des mutants ayant un développement limité ont été recherchés. La partie expérimentale étudie les thèmes prioritaires de recherche sur cette nouvelle architecture chez le lupin. En premier lieu, l'hérédité du caractère déterminé a été recherchée, car elle conditionne son utilisation ultérieure en sélection. Puis l'architecture a été précisément décrite, de façon à pouvoir la caractériser, et à comprendre son évolution en fonction des conditions environnementales. La modification de la structure de la plante a conduit à s'interroger sur les capacités des plantes à intercepter le rayonnement solaire. En effet, une réduction trop intense du développement végétatif limiterait la quantité d'énergie captée par la plante, et par voie de conséquence, la production d'assimilats photosynthétiques. Ensuite, la valeur agronomique a été testée dans différents milieux, et la stabilité des performances a aussi été estimée. On a cherché à expliquer la mise en place des différentes composantes du rendement sur la plante. Pour cela, la production en graines a été

reliée avec l'architecture des plantes. L'objectif était de pouvoir définir des caractéristiques d'architecture favorables à l'établissement d'un rendement élevé sur la plante.

Dans toute cette étude, on s'est attaché à décrire la variabilité génétique disponible, aussi bien pour l'architecture que pour les composantes du rendement. D'autre part, à chaque fois que cela était possible, les génotypes déterminés ont été comparés avec des génotypes indéterminés. Les génotypes indéterminés ont été choisis pour leur bonne valeur agronomique. Des couples isogéniques déterminés/indéterminés n'existent pas, d'où l'impossibilité d'effectuer des comparaisons entre génotypes ayant le même environnement génétique.

Chapitre I

Partie bibliographique : Le lupin et l'architecture déterminée

Deux points principaux, le lupin et l'architecture déterminée, seront abordés dans cette étude bibliographique. Bien que l'ensemble de l'étude expérimentale porte sur les lupins à architecture déterminée, ce thème ne sera pratiquement pas abordé ici car non documenté.

Le lupin est une plante d'intérêt agronomique qui produit des graines riches en protéines et dans une moindre mesure en huiles. Son inconvénient majeur pour l'expansion de sa culture est l'instabilité de son rendement. Cette instabilité est en partie la conséquence d'un développement végétatif excessif, dont l'importance varie en fonction des conditions de culture. Des données concernant la croissance et le développement de la plante en relation avec le rendement ont été publiées.

Pour résoudre le problème, commun à beaucoup de légumineuses, du développement végétatif excessif, des plantes à architecture déterminée ont été recherchées. Ce caractère apparaît comme un caractère de domestication. Chez le soja et la féverole surtout, les conséquences de ce caractère sur l'architecture, le rendement et la distribution du rendement sur la plante ont été largement étudiés et ces travaux seront synthétisés.

I.1. Le lupin blanc

L'objet de cette partie bibliographique sur le lupin est de faire le point sur les connaissances concernant cette espèce, puisqu'elle est à la base des études menées dans la partie expérimentale. Après une présentation générale du genre *Lupinus* et de la structure de la plante, nous décrirons son cycle de développement. Les processus de mise en place de la partie végétative de la plante sont relativement bien connus. Même s'ils sont influencés par des facteurs génétiques, ils ont pu être modélisés en fonction des conditions environnementales et seront largement explicités. Des études génétiques ont permis de mettre en évidence des critères de sélection, qui sont à la fois des caractères morphologiques et des composantes du rendement. L'élaboration du rendement sur la plante est complexe, dans la mesure où elle dépend à la fois de la partie végétative déjà existante et des conditions environnementales. Cependant des données existent pour expliquer la formation du rendement.

I.1.1. Présentation générale du lupin

I.I.I. Rappel botanique et intérêt de la plante

Le genre Lupinus fait partie de la tribu des Génistées, de la sous-famille des Papilionacées et de la famille des Fabacées. Il rassemble deux groupes d'espèces, les espèces de l'Ancien Monde et les espèces du Nouveau Monde. Parmi les espèces de l'Ancien Monde, trois sont cultivées : L. albus (le lupin blanc), L. angustifolius (le lupin bleu), et L. luteus (le lupin jaune). Elles sont originaires du pourtour méditerranéen (Gladstones, 1974). Une seule espèce américaine est cultivée, L. mutabilis ou lupin changeant. Ces quatre espèces cultivées sont annuelles.

Le lupin blanc, qui fait l'objet de cette étude, est une légumineuse à grosses graines, riche en protéines (35 à 47%) et en huiles (6 à 13%) dont la production moyenne est de 30 à 40 qx/ha. Cela en fait une espèce économiquement intéressante pour l'agriculture d'un pays comme la France qui veut subvenir à une partie de ses besoins en produits de substitution du tourteau de soja. En effet, le taux de couverture des besoins actuels en protéagineux était seulement de 66% pour la France, et de 38% pour la communauté européenne, pour la campagne 1991-92 (UNIP, 199\$). Le

Figure 1. Structure générale d'un lupin montrant les niveaux de production. (L'échelle horizontale est exagérée)
D'après Farrington et Greenwood (1975)

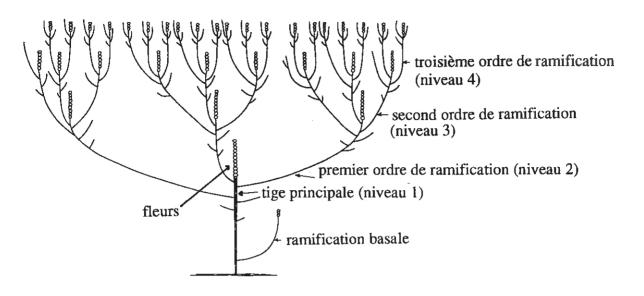


Figure 2. Cycle de développement d'une variété de printemps et d'hiver de lupin

Variété de printemps

	semis II		floraison tige principale ↓		fin floraison ↓		maturité U
Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Sept

Variété d'hiver

semis		stade rosette			montaison	floraison tige princ.		fin floraison ↓		maturité ↓		
Oct	Nov	Déc	Janv	Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	

lupin est encore une culture mineure en France, avec environ 4000 hectares, dont quelques centaines d'hectares en culture d'hiver. La CEE possède environ 10000 hectares de culture de lupin blanc (UNIP, 1993).

Le lupin blanc est caractérisé par des graines lisses, rosâtres, comprimées et de forme plus ou moins carrée, et de poids de mille grains d'environ 300 g pour les variétés cultivées. Les fleurs sont de couleur variable, entre le blanc et le violet. Les gousses ont une longueur comprise entre 90 et 160 mm, et sont indéhiscentes. Le port de la plante est érigé. Cette espèce est largement cultivée dans le pourtour du bassin méditerranéen, ainsi que dans d'autres régions du monde (Gladstones, 1974). Elle peut être utilisée pour l'alimentation humaine ou animale, et aussi comme engrais vert pour améliorer la composition et la structure des sols. La fixation de l'azote atmosphérique est assurée par la symbiose avec *Bradyrhizobium lupini*. La culture du lupin est réservée aux sols dont le pH est modérément acide ou proche de la neutralité (Duthion, 1992). Il semble qu'en sol à pH élevé, et particulièrement en présence de calcaire, le fonctionnement de la rhizosphère soit modifié, de telle sorte que le prélèvement de fer par les racines soit limité et ne suffise plus à la nutrition minérale de la plante qui souffre alors de chlorose.

Les populations traditionnellement cultivées présentent des taux importants de substances anti-nutritionnelles amères, les alcaloïdes, qui limitent l'utilisation des graines et rendent obligatoire leur désamérisation. Des génotypes doux, sans alcaloïdes, ont été obtenus par mutagenèse. Une des mutations, contrôlée par l'allèle récessif *pauper* (Harrison et Williams, 1982), est actuellement utilisée en sélection. La teneur en alcaloïdes des variétés portant l'allèle *pauper* à l'état homozygote est ainsi réduite à des valeurs comprises entre 0.02 et 0.05% de la matière sèche des graines au lieu de 1 à 3% dans les populations naturelles.

I.1.1.2. Architecture générale

La structure d'une plante de lupin se décompose selon ses niveaux de fructification. La plante émet d'abord une tige principale qui se termine par une inflorescence. A l'aisselle des plus hautes feuilles de cette tige, des bourgeons axillaires démarrent et produisent des ramifications elles-mêmes terminées par une inflorescence. A leur tour, elles émettent les ramifications du niveau supérieur (figure 1). Le développement des ramifications est basipère sur un axe. Des fructifications sont donc produites à différents niveaux sur la plante : niveau 1 (tige principale), niveau 2 (ramifications primaires), niveau 3 (ramifications secondaires), etc. Des ramifications basales, issues des noeuds inférieurs de la plante se développent parfois et leur structure peut se comparer à celle de la tige principale. La croissance de la plante est de type indéterminé, mais s'arrête sous l'influence de facteurs divers : sécheresse estivale, compétition intra-plante entre croissance végétative et croissance des gousses. Cette structure indéterminée avec une croissance par module est commune à l'ensemble des espèces annuelles de lupin, et a surtout été étudiée sur le lupin blanc et le lupin bleu. Par la suite, certaines données concernant le lupin bleu seront aussi utilisées car les recherches sont actives sur cette espèce qui est largement cultivée en Australie, avec une production de plus de 800000 tonnes par an en moyenne (UNIP, 1993).

I.1.2. Le cycle de développement

Le cycle dépend du type de variété considéré (figure 2). En effet, il existe, parmi les lupins blancs, des types printemps et des types hiver. Traditionnellement, dans les pays du sud de l'Europe, le lupin était semé en automne, mais son niveau de résistance au froid était faible. Jusqu'en 1989, pour les conditions françaises, les variétés cultivées étaient toutes de type printemps,

c'est-à-dire semées à la fin du mois de février. Par sélection, des types hiver résistant au froid ont été obtenus (Papineau et Huyghe, 1992). Ils sont semés au début de l'automne et après une phase d'installation, ils passent l'hiver sous la forme d'une rosette de feuilles, et la tige principale s'allonge au printemps. Les variétés de printemps ne passent pas par un stade rosette, leur tige s'allonge au fur et à mesure de l'expansion des feuilles.

A la suite de la montaison de la tige principale, celle-ci fleurit. Le nombre de fleurs est très important puisqu'il varie entre 15 et 35 sur l'inflorescence principale de lupin bleu (Pigeaire et al., 1992a), et jusqu'à 80 pour une variété tardive de lupin blanc (C. Huyghe, comm. pers.). Seulement 30% des fleurs se transforment en gousses (Pate et al., 1985). En même temps que fleurit la tige principale, les ramifications primaires commencent leur croissance. A partir de ce moment, il v a croissance simultanée de l'appareil végétatif et de l'appareil reproducteur, et l'accumulation de la matière sèche est très rapide. Par exemple, sur la variété d'hiver Lunoble, quand le niveau 3 se met en place, la croissance des gousses est déjà bien avancée sur la tige principale, et la nouaison des gousses commence sur le niveau 2. Puis les graines formées grossissent et commencent à mûrir. Il y a des remobilisations d'assimilats depuis les feuilles essentiellement vers les gousses (Duthion et al., 1987). Enfin, la plante se dessèche, toutes les feuilles tombent. Ce processus est passif, et sa durée dépend de la température et de l'humidité ambiantes. A la récolte, les graines ont une teneur en eau entre 10 et 15%. Le cycle complet dure environ 6 mois pour des variétés de printemps et 10 à 11 mois pour des variétés d'hiver. En général, les stades phénologiques sont franchis plus précocément pour les variétés d'hiver que pour les variétés de printemps.

Le développement des différents niveaux est sous l'influence de nombreux facteurs, aussi bien externes (température...), qu'internes (disponibilité en assimilats...). Selon Pigeaire et al. (1985), la quantité de matière sèche d'un niveau est indépendant, chez le lupin, du nombre de ramifications qu'il contient. La distribution de la matière sèche entre les différents organes dépend de la quantité totale de matière sèche de la plante (Pigeaire et al., 1985). Cependant, la répartition est variable pour deux raisons. Premièrement, il existe une valeur seuil pour la matière sèche totale en dessous de laquelle aucune ramification supplémentaire n'est émise. Deuxièmement, même si les organes sont capables d'accumuler une certaine quantité de matière sèche, ils ont des capacités de stockage limités.

I.1.3. Mise en place de l'architecture

I.1.3.1. Modélisation de l'architecture

Le but d'un modèle est de décrire un phénomène en fonction de certains facteurs. Il peut également, dans la mesure où les paramètres ont une signification bien établie, servir à prévoir ce qui va se passer. La première étape, chez les lupins de type hiver, a été de comprendre la mise en place de la tige principale. Les feuilles de cette tige sont formées au cours de l'hiver, alors que la plante reçoit une grande quantité d'unités de froid. En même temps que l'apex émet des nouveaux primordium qui seront à l'origine des feuilles, il reçoit progressivement du froid qui va le vernaliser, c'est à dire le faire passer à l'état floral sous l'effet des basses températures. La combinaison de ces deux processus détermine le nombre de feuilles que portera la tige.

L'émission des primordium par l'apex a été modélisée en fonction des sommes des degré.jours reçus (Huyghe, 1991). Il a d'abord été nécessaire de montrer que chez le lupin, la température seuil de développement se situe à 3°C, les sommes de degré.jour (°C.J) doivent donc

être cumulées au-dessus ce seuil. Un seuil supérieur de température efficace n'a pas été calculé. Mais dans ces phénomènes de vernalisation de la tige principale qui s'opèrent pendant l'hiver, les températures supérieures à ce seuil, ne sont probablement jamais atteintes. Le nombre de primordium formés (y) est fonction de la somme des °C.J au-dessus de 3°C (x), et suit l'équation suivante :

$$y = 4.76 + 0.026x + 0.0000156x^2$$

4.76 correspond au nombre de primordium présents en moyenne dans la graine sèche (Sunderland et Brown, 1976). Dans le dôme apical d'un apex végétatif de lupin blanc, trois initium, correspondant à trois massifs de cellules qui deviendront des primordium sont présents.

Le poids de la graine semée influe sur la vitesse d'émission des primordium (Huyghe, 1993). Plus la graine est grosse (z : poids d'une graine en g) et plus le nombre de primordium émis (y) est élevé après un certain parcours de développement (x en °C.J au-dessus de 3°C):

$$y = (5.25 + 0.042x + 0.00000942x^2) z^{0.12}$$

Ce modèle introduit, par rapport au précédent, le poids d'une graine, et permet de rendre compte aussi bien des variations génotypiques que phénotypiques du poids de la graine semée. Il a été validé pour des poids de graines entre 0.150 et 0.700 gramme.

La tige principale passe à l'état floral quand ses besoins en vernalisation sont satisfaits. La précocité de floraison dépend de la variété considérée car elle est fonction des besoins en vernalisation. D'autre part, il semble exister, chez le lupin, une phase de juvénilité pendant laquelle l'apex de la plante ne peut pas devenir floral. Elle s'observe quand l'apex porte encore peu de feuilles (environ 12 à 15 selon les génotypes) et pourrait être un facteur de stabilité de l'architecture, dans le sens où le nombre final de feuilles sur la tige principale ne peut descendre en dessous d'une valeur seuil (Huyghe *et al.*, 1993a).

Il existe toute une gamme de variation pour les besoins en vernalisation, mais les types de printemps sont des génotypes ayant des besoins très faibles, et ceux d'hiver ont des besoins importants. Ces besoins en vernalisation semblent indépendants du nombre de feuilles déjà émises sur la tige principale (Huyghe *et al.*, 1993a). Ils s'expriment en °C.J froid. Les températures efficaces pour vernaliser les apex se situent entre 1 et 14°C, et les températures inférieures à 1°C ne sont pas plus efficaces que 1°C. En moyenne, les besoins en froid sont d'environ 460 °C.J pour Lunoble, et entre 150 et 200 °C.J pour des types hiver plus précoces comme Lumineux ou Alex. Si les besoins en froid sont supérieurs à la quantité de froid reçu, l'apex reste végétatif. Quand les besoins en froid sont comblés, il passe à l'état floral, et le nombre de feuilles que la tige portera sera égal au nombre de primordium formés plus les trois initium présents dans l'apex.

La mise en place de la tige principale est la première étape de l'établissement de la structure de la plante entière. Ensuite, les ramifications se développent. Pour des dates de semis, des lieux et des génotypes variés, le nombre de ramifications primaires fluctue entre 2 et 5, et le nombre de feuilles sur chaque ramification primaire est le même pour toute ramification de la plante, entre 6 et 10 feuilles sur une ramification primaire chez des lupins d'hiver. La croissance des ramifications dépend de la tige principale, même si la relation entre le nombre de feuilles sur la tige principale et le nombre de feuilles sur les ramifications varie selon différents génotypes (Huyghe *et al.*, 1993a). Si on compare deux génotypes, Lumineux et Alex, portant le même nombre de feuilles sur le premier niveau de ramification, Alex a plus de ramifications portant chacune peu de feuilles

(5 à 6 feuilles par ramification et 4 à 5 ramifications), et Lumineux porte moins de ramifications avec chacune plus de feuilles (7 à 8 feuilles par ramification et 3 à 4 ramifications). Cette différence de structure va en premier lieu influencer le délai entre la floraison de la tige principale et la floraison des ramifications (Huyghe, 1992a). L'émission des feuilles sur les ramifications et la vernalisation des ramifications s'effectue comme sur la tige principale. Il semble que le plastochrone sur les ramifications primaires soit très semblable au plastochrone de la tige principale (Huyghe, 1992a). L'ensemble de l'architecture a été modélisée sans faire intervenir l'effet de la photopériode.

I.1.3.2. Conséquences de l'architecture sur le développement

La connaissance de l'architecture potentielle permet de prévoir le développement de la plante (défini comme l'ensemble de la croissance et de la phénologie), et dans une certaine mesure d'intervenir pour un meilleur développement de la culture.

Un apex, lorsqu'il devient floral, devient sensible au froid. Il importe donc que le passage à l'état floral n'intervienne pas trop tôt au cours de l'hiver car des gelées tardives pourraient le détruire. Dans un lieu donné, en consultant les températures moyennes de l'hiver, on peut ainsi préconiser une date de semis optimale, telle que les risques de gel de l'apex soient minimisés et que la plante ait eu un développement automnal suffisant pour une bonne implantation. Ce dernier point ne doit pas être négligé car la qualité de l'implantation, et en particulier la vigueur de la racine, conditionne la résistance au gel (Huyghe et Papineau, 1990).

Connaissant les besoins en vernalisation d'une variété, on peut, en fonction des températures, exprimer en °C.J au-dessus de 3°C la date de passage de l'apex à l'état floral. Cela permet d'estimer le nombre de feuilles de la tige principale, et donc d'avoir une idée de la hauteur qu'elle aura lors de la floraison. Si celle-ci est importante, les risques de verse augmentent, et on peut préconiser l'application de régulateurs de croissance de la famille des triazoles (comme le triapenthénol). Ces substances agissent comme des inhibiteurs des gibbérellines, et ainsi réduisent l'élongation de la tige principale (30%) et très légèrement celle des ramifications (Billot et Huyghe, 1990). En absence de verse, les régulateurs de croissance ne sont pas préjudiciables au rendement.

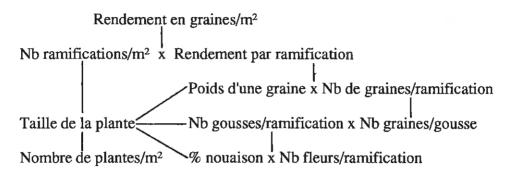
L'initiation des organes chez le lupin montre que, pour une date de semis donnée, plus une variété aura des besoins en vernalisation élevés, plus elle aura de feuilles sur sa tige principale, et par la suite sur ses ramifications. Elle sera donc plus tardive à floraison et globalement plus résistante au froid. En raison de leurs besoins en vernalisation élevés, les variétés d'hiver ont une vigueur végétative accrue par rapport aux variétés de printemps.

L'initiation des organes suit des lois régies principalement, chez le lupin, par les températures et par le poids de la graine semée. Les températures froides interviennent dans la vernalisation des apex, et les températures au-dessus de 3°C dans le développement des organes. La compréhension de ces phénomènes permet de mettre en place des pratiques agricoles optimisant le développement ultérieur des cultures.

I.1.4. L'élaboration du rendement

I.1.4.1. Composantes du rendement

Le rendement, exprimé en poids de graines par unité de surface de sol peut être décomposé en facteurs multiplicatifs (Withers, 1984) :



Les corrélations entre ces composantes et le rendement sont variables mais permettent de définir des critères de sélection efficaces. Le rendement est un caractère assez peu héritable car très sensible aux variations du milieu. Son héritabilité est de 0.44 selon Le Sech et Huyghe (1991) chez le lupin de printemps. Il dépend de nombreux facteurs, eux aussi influencés par le milieu, si bien que la variabilité de la composante finale, le rendement, est la plus importante.

Au cours du cycle de la plante, deux phases sont particulièrement importantes : la période post-floraison durant laquelle les gousses et les graines se développent, et la période de remplissage des graines durant laquelle le poids des graines est déterminé. Le nombre de gousses pouvant potentiellement se développer est égal au nombre de fleurs. Cependant le taux d'avortement des fleurs est très important comme on l'a déjà dit. Les graines, comme les gousses, commencent d'abord par s'allonger (phase de formation) puis s'élargissent et gonflent (phase de remplissage). Pigeaire et al. (1986) ont défini un stade à partir duquel la graine ne peut plus avorter, appelé stade limite d'avortement. Ce stade délimite le passage entre phase de formation et phase de remplissage de la graine. Chez le lupin, le stade limite d'avortement est atteint lorsque la graine atteint entre 7 et 9 mm de long selon le poids de mille grains, ou bien, plus précisément, lorsque sa teneur en eau descend en dessous de 83% (Clapham et Barnes, 1990). Une gousse n'avorte que si toutes ses graines ont avorté, mais, si au moins une graine a franchi le stade limite d'avortement, la gousse qui la porte ne peut plus avorter. En effet, selon Pigeaire et al. (1992a), 92% des avortements concernent des fleurs ou des jeunes gousses de longueur inférieure à 10 mm.

Le nombre de gousses et le nombre de graines sont des paramètres liés au rendement. La corrélation entre nombre de gousses et rendement atteint 0.340 sur lupin d'hiver (Huyghe, 1989) et 0.392 sur lupin de printemps (Le Ducq-Le Sech, 1993), mais l'héritabilité de ces caractères est faible, 0.370 et 0.360 pour les deux études. Le nombre de graines par gousse est peu fluctuant pour les variétés actuelles (entre 4.5 et 5.0, mais entre 2.0 et 5.2 chez le lupin blanc) mais héritable (0.692) et significativement corrélé au rendement (Huyghe, 1989).

Le poids de 1000 graines est aussi une composante importante du rendement, il est corrélé au rendement chez le lupin d'hiver et de printemps (Huyghe, 1989 ; Le Sech et Huyghe, 1991) et son héritabilité est élevée. Ce caractère est très variable sur l'ensemble des populations

naturelles, puisqu'il varie entre 150 et 1100 g, même si pour les variétés actuelles il se situe entre 250 et 350 g. Chez le lupin de printemps, un poids de 1000 graines élevé semble être un paramètre de stabilité du rendement des variétés (Welcker et Huyghe, 1990). Des grosses graines permettent une meilleure implantation de la culture et une production de matière sèche supérieure et plus précoce (Huyghe, 1993).

Un autre paramètre peut être défini : le poids de graines par gousse, qui est une combinaison entre poids d'une graine et nombre de graines par gousse. Ce critère de sélection est corrélé au rendement (r=0.372) et est héritable (Huyghe, 1989). Il présente l'avantage de ne pas être corrélé au nombre de gousses, deux critères indépendants sont donc disponibles pour sélectionner des génotypes à forts rendements.

Bien que le rendement soit un caractère peu héritable, différents caractères corrélés au rendement et héritables sont disponibles pour les programmes de sélection : nombre de gousses, nombre de graines, poids d'une graine, poids de graines par gousse.

I.1.4.2. Architecture et distribution du rendement sur la plante

Le rendement du lupin s'élabore en même temps que la croissance végétative se poursuit. En effet, Duthion et al. (1987) ont mesuré, chez la variété de printemps Lublanc, qu'au cours de la floraison, les 2/3 de la matière sèche et de l'azote de l'appareil végétatif sont accumulés. Perry (1975) remarque que seulement 17 à 25% de la matière sèche totale est accumulée quand la première fleur s'ouvre, chez le lupin bleu. Ces données montrent l'intense compétition entre appareil végétatif et appareil reproductif au cours de la vie de la plante.

Tableau 1. Production (t/ha) de matière sèche et d'azote, et rendement chez le lupin blanc

Matière sèche	Azote	Rendement	Lieu	Référence
12-15	_	2-3	Nouvelle-Zélande	Herbert, 1977
10	0.3	3.8	France	Duthion et al., 1987
12	0.25-0.30	2.5-3.5	Etats-Unis	Ayisi et al., 1992 a,b
9-15	0.26-0.34	4.5-5.8	Etats-Unis	Larson et al., 1989

Les productions enregistrées dans différentes études sont présentées dans le tableau 1 pour la matière sèche totale, l'azote et le rendement en graines. Le rendement total est la somme des rendements des différents niveaux de production de la plante. Le rendement de chacun de ces niveaux possède les mêmes composantes que le rendement total, mais les composantes des différents niveaux se mettent en place séquentiellement au cours du temps. La distribution du rendement sur la plante dépend en premier lieu de la structure de la plante, particulièrement de son nombre de niveaux productifs. Or ce caractère est largement influencé à la fois par le génotype et par les conditions de culture. Dans la plupart des cas, la tige principale constitue un site majeur pour le rendement, puisqu'elle représente 50% du rendement chez Lublanc (Duthion *et al.*, 1987), 63% pour une variété traditionnelle espagnole selon Lopez-Bellido et Fuentes (1990), et respectivement 36 et 46% pour deux variétés de lupin bleu (Perry, 1975). Le niveau des ramifications primaires élabore souvent un rendement presque équivalent, 46, 37, 45 et 49% respectivement pour les cas précédents. Les niveaux supérieurs, même s'ils sont développés, ont une contribution très variable au rendement final, bien que faible, d'autant plus que ces dernières ramifications sont les plus influencées par les conditions environnementales (Withers, 1984).

Sur la tige principale, la nouaison s'effectue alors que les ramifications primaires commencent leur développement. Porter (1982) et Downes et Gladstones (1984c) rapportent que l'ablation des ramifications dès leur apparition permet d'augmenter la nouaison de la tige principale, en supprimant un puits supplémentaire pour les assimilats. La diminution de la croissance des ramifications, provoquée par l'augmentation de la densité (Pigeaire *et al.*, 1992b), permet aussi d'augmenter la nouaison de la tige principale. Cependant, selon cette dernière étude, si on considère l'ensemble des dates de semis, des lieux et des variétés étudiés, on ne peut pas relier de façon absolue la nouaison de la tige principale et la quantité de matière sèche allouée aux ramifications.

En ce qui concerne le remplissage des graines de la tige principale, les avis divergent pour savoir si les ramifications occasionnent une compétition par rapport à la tige principale ou si au contraire elles permettent d'assurer une partie de sa nutrition. Downes et Gladstones (1984c) montrent que le fait d'enlever les ramifications permet d'augmenter le rendement sur la tige principale, alors que McGibbon et Williams (1980) prouvent que la présence de ramifications assure un meilleur remplissage des graines de la tige principale. Withers et Forde (1979), à l'aide de marqueurs radioactifs, montrent que la tige principale reçoit des assimilats carbonés de la part des niveaux supérieurs, alors que les mouvements depuis la tige principale vers les ramifications sont peu importants.

Non seulement les ramifications interviennent dans les relations trophiques internes entre les niveaux, mais, de plus, leur développement provoque l'ombrage des niveaux inférieurs. Les photosynthétats sont donc produits dans la partie supérieure de la plante, alors que le rendement final est élaboré dans la partie inférieure. En particulier, quand l'indice foliaire est maximal, les gousses de la tige principale sont fortement ombrées. Or les gousses sont capables de photosynthèse; à la lumière, elles recyclent le CO₂ issu de leur respiration (Pate *et al.*, 1977). A la fin du cycle de croissance, la chute des feuilles permet un meilleur éclairement des gousses qui pourraient alors contribuer significativement au maintien d'une activité photosynthétique (Greenwood *et al.*, 1975).

Au cours de la croissance du lupin, le développement simultané de parties végétatives et reproductives induit une compétition interne pour les assimilats. La distribution de la matière sèche et du rendement sur la plante est largement influencée par l'ampleur de cette compétition.

I.1.5. Influence des conditions de culture

Deux facteurs culturaux principaux modifient la structure des plantes et le rendement d'une variété : la date de semis et la densité. D'autres facteurs influencent aussi la production : alimentation en eau, nutrition minérale, température, maladies. Ces derniers facteurs peuvent agir comme stress de la culture et diminuer ses potentialités.

La date de semis agit sur la morphologie des plantes via les processus de vernalisation. Pour des lupins d'hiver, un semis tardif en automne va diminuer la vigueur végétative (Huyghe, 1991), alors que pour un semis de printemps, les plantes seront moins vigoureuses pour un semis précoce au printemps. L'architecture indéterminée permet une grande adaptabilité aux conditions environnementales. Cependant, en dehors des dates de semis recommandées pour chaque variété dans chaque lieu, la morphologie sera affectée si bien que le rendement ne sera pas optimal. En cas de semis trop précoce des lupins d'hiver, l'exubérance végétative va favoriser la verse qui peut pénaliser lourdement la production. Un semis tardif au contraire produira des plantes pas assez développées qui ne pourront élaborer un grand nombre de niveaux ni un grand nombre de gousses

par niveau. Il y a dans ce cas une réduction de la durée de toutes les phases de croissance, et plus particulièrement de la durée de la floraison (Perry et Poole, 1975). On observe aussi une diminution du nombre de ramifications (Perry, 1975) ce qui produit une baisse de la matière sèche totale et du rendement. Cependant un nombre trop élevé de ramifications, obtenu par exemple par un semis précoce de lupin d'hiver, ne permet pas de maximiser le rendement (Withers, 1984), car il engendre une trop forte compétition interne qui devient préjudiciable au rendement. Autour de la date de semis optimale, les modifications d'architecture n'affectent pas le rendement, mais chacune des composantes du rendement qui se compensent mutuellement.

La densité a un très fort effet sur la production de chaque plante. L'augmentation de la densité provoque une diminution de la production par plante. Cependant, le rendement par unité de surface reste équivalent sur une large gamme de densités, de 7 à 21 plantes par m² selon Huyghe (1990) sur une variété d'hiver. La densité influe sur le développement des ramifications, celles-ci étant plus nombreuses par plante à faible densité. On observe une augmentation de la production de la tige principale par m² quand la densité augmente, alors que la production des ramifications diminue. Le dernier niveau est toujours plus développé à densité faible qu'à densité forte (Withers, 1984).

L'alimentation en eau est aussi un facteur influant l'élaboration du rendement. En effet, un stress hydrique instantané peut entraîner une coulure très importante des fleurs qui auraient pu nouer à ce moment (Pigeaire et al., 1992a). Ce stress de courte durée peut passer inaperçu pour le développement de l'architecture des plantes, mais être à l'origine d'un rendement exceptionnellement faible sur l'un des niveaux. Un stress de plus longue durée affectera l'ensemble de la mise en place de la plante, particulièrement en réduisant la biomasse aérienne (French et Turner, 1991), réduira trop intensément son cycle de croissance et pénalisera le rendement final. Au contraire une grande disponibilité en eau favorise la croissance végétative (Downes et Gladstones, 1984b) et risque d'entraîner une croissance exubérante. On considère que l'arrêt de la croissance, chez les lupins, est en partie induit par la sécheresse estivale. En absence de sécheresse et étant donnée l'architecture indéterminée, la plante continue à émettre de nouveaux niveaux végétatifs. La conséquence en est une importante compétition à l'intérieur de la plante entre la croissance végétative et la croissance des organes reproducteurs. En outre, les plantes hautes et exubérantes présentent des risques de verse supérieurs.

La température est aussi responsable de certains stress. Des températures froides ainsi que des températures excessives (Downes et Gladstones, 1984a) au moment de la floraison provoquent la coulure des fleurs. Le nombre de gousses pouvant alors se développer sur l'inflorescence endommagée est réduit.

De part sa structure indéterminée et du fait de sa vigueur végétative, la plante parvient à compenser des écarts par rapport aux conditions de cultures optimales. Des écarts plus importants modifient plus profondément la structure végétative des plantes ainsi que leur rendement. Le rendement du lupin est sensible à la fois aux conditions agronomiques qui ne lui permettent pas de mettre en place une quantité suffisante de matière sèche, et aussi aux pratiques agronomiques conduisant à une production de matière végétative trop élevée.

Conclusion

Le lupin est une plante dont l'intérêt économique potentiel est certain, même si sa culture reste encore restreinte. Son architecture la distingue des autres protéagineux cultivés en France. Si les variétés d'hiver ont permis une augmentation du potentiel de rendement, des progrès doivent être effectués en ce qui concerne l'architecture. La compétition intra-plante et la verse doivent être diminués pour espérer augmenter le rendement moyen. Deux types nouveaux d'architecture sont maintenant disponibles : le type nain qui présente une réduction de la taille des entre-noeuds et permet d'associer vigueur végétative et diminution de la compétition intra-plante (Harzic, 1992), et le type déterminé (Huyghe, 1990) qui réduit plus fortement la compétition intra-plante.

I.2. L'architecture déterminée chez les légumineuses

Le caractère déterminé est défini par le fait que la plante cesse à un moment donné, et sous l'influence de facteurs intrinsèques, de produire de la matière sèche végétative, et s'oriente alors définitivement vers la reproduction. La première conséquence attendue est une réduction de la taille des plantes, et donc une architecture plus compacte (Smartt et Hymowitz, 1985). Parmi l'ensemble des espèces végétales, certaines ont une architecture déterminée, comme le maïs ou le tournesol; d'autres ont une architecture indéterminée, comme les ligneux, les cucurbitacées, les solanacées, les fabacées, et de façon générale, les plantes ramifiées. Chez les légumineuses, naturellement indéterminées, et plus particulièrement les protéagineux, les sélectionneurs ont cherché des génotypes à architecture déterminée. Les objectifs théoriques de cette sélection sont, outre le fait d'obtenir des plantes plus petites, de raccourcir le cycle de production, de limiter la compétition intra-plante entre croissances végétative et reproductive, et éventuellement d'améliorer la stabilité du rendement. Selon les espèces, la modification de l'architecture laisse espérer d'autres avantages. D'autres plantes, la tomate ou le concombre, ont aussi des mutants déterminés, mais nous restreindrons cette étude aux légumineuses.

La construction du corps végétatif constitue un investissement permettant une meilleure survie et/ou une plus grande reproduction future pour un individu (Kozlowski, 1992). Cependant, si le développement végétatif n'est pas payé en retour par une meilleure production, la croissance végétative a été trop grande. Au contraire, l'investissement végétatif est trop faible si la meilleure reproduction actuelle ne compense pas les pertes futures liées à la plus faible allocation végétative actuelle. Il faut donc trouver la répartition optimale de l'énergie entre végétatif et reproductif. Chez un organisme annuel, les théoriciens s'accordent à penser que l'allocation optimale de l'énergie consiste à allouer tout le surplus à la croissance végétative, puis de passer soudainement et complètement à la croissance reproductive jusqu'à la fin de la saison (Kozlowski, 1992). Nous allons voir dans quelle mesure l'architecture déterminée permet de se rapprocher de ce type de plante.

Selon Fasoulas (1993), les espèces végétales se situent entre deux extrèmes, celles qui ont un fort potentiel de rendement, associé avec un faible pouvoir de compétition, et celles qui ont un faible potentiel de rendement mais un fort pouvoir de compétition. Les génotypes compétitifs sont sélectionnés naturellement, car face à d'autres espèces, ils maximisent leur rendement. Cependant, en culture pure, une plante exprime mieux ses potentialités si elle n'est pas génée par ses voisins (Donald, 1968). Cela signifie que chaque plante doit être un mauvais compétiteur pour que le peuplement utilise au mieux le milieu. L'architecture déterminée permettrait en principe de ce rappocher de ce type de plante, par rapport à l'architecture indéterminée qui a un pouvoir de compétition plus élevé.

La définition anatomique de l'architecture déterminée varie selon l'espèce considérée, comme nous allons le voir. Les mutants ont été obtenus par différentes voies, et l'hérédité du caractère, quand elle est connue, est variable. Ensuite, nous étudierons les gains d'une telle architecture en fonction de l'espèce, du génotype et du milieu où on l'étudie. Enfin, l'architecture déterminée conduit parfois à remettre en cause les pratiques culturales, principalement la densité, mais aussi, la date de semis.

I.2.1. Définition et hérédité de l'architecture déterminée

Comme nous l'avons vu, l'architecture déterminée est caractérisée par un arrêt précoce de la croissance végétative au cours du cycle. Selon l'espèce, l'arrêt de croissance apparaît différemment. Pour éviter toute confusion, nous parlerons d'architecture de la plante, déterminée ou indéterminée, et non de croissance qui décrit un phénomène actif de grandissement d'organes.

I.2.1.1. Le soja (Glycine max L.)

Le soja possède une tige principale sur laquelle se développent des racèmes floraux à l'aisselle des noeuds supérieurs. Les types indéterminés continuent la croissance en longueur de la tige et la production de feuilles après la floraison, alors que chez les déterminés, la croissance de la plante s'arrête au début de la floraison (Bernard, 1972). La tige principale des déterminés est terminée par un racème, et comporte peu de noeuds, alors que les indéterminés continuent à former des noeuds jusqu'à la sénescence (Roumet, 1988). Cependant la tige continue à croître en diamètre chez les déterminés après la floraison, si bien que la plante est finalement plus courte mais plus trapue que celle des indéterminés (Bernard, 1972). Les deux morphologies peuvent cependant se confondre dans des mauvaises conditions de culture (Bernard, 1972). Il existe une architecture intermédiaire, appelée semi-déterminée, pour laquelle la croissance végétative s'arrête, comme chez les déterminés, juste après la floraison, mais celle-ci dure presque aussi longtemps que chez les indéterminés (Bernard, 1972). La floraison chez les déterminés commence à tous les noeuds presque simultanément, alors qu'elle est plus étalée dans le temps chez les indéterminés (Weil et al., 1990). Il n'existe pas de données anatomiques permettant de savoir si l'arrêt de croissance de la tige est causé par la floraison du méristème apical ou par arrêt de croissance ou de fonctionnement du méristème, mais la seconde hypothèse semble plus probable (Koda et al., 1991).

Deux gènes indépendants sont impliqués dans l'architecture déterminée : DT1/dt1 et DT2/dt2. L'allèle dt1 récessif et l'allèle DT2 dominant provoquent une architecture déterminée, mais dt1 a un effet beaucoup plus fort que DT2, et il est épistatique sur DT2/dt2. Les types indéterminés ont le génotype suivant : DT1 DT1 dt2 dt2. Les génotypes dt1 dt1, quels que soient les allèles au locus DT2/dt2, sont déterminés. Les autres génotypes (DT1) DT1 combiné avec DT2 DT2 ou DT2 dt2, ainsi que DT1 dt1 quels que soient les allèles au locus DT2/dt2) présentent une architecture semi-déterminée (Bernard, 1972).

I.2.1.2. La féverole (Vicia faba L.)

Le mutant déterminé originel présente une hampe florale terminale après le 3è ou 4è noeud florifère, alors que chez les indéterminés, l'apex continue à croître (Sjödin, 1971). La tige principale est donc plus courte que chez les indéterminés, mais rapidement des tiges latérales se développent à partir de la base de la tige ou des bourgeons axillaires des feuilles inférieures. Le caractère est monogénique, et l'allèle *til* est récessif. Chez un indéterminé, les gousses sont normalement produites jusqu'aux noeuds 7 à 10, ce qui laisse supposer une baisse de rendement potentiel chez les types déterminés. Ce caractère a été introduit aussi bien chez des variétés de printemps que d'hiver et une sélection a permis d'augmenter le nombre de noeuds de la tige principale des déterminés. Il existe aussi des types semi-déterminés (Frauen et Brimo, 1983). Ces plantes ont aussi une tige dont la croissance est déterminée, mais le nombre de noeuds florifères est supérieur à celui des types déterminés (Frauen et Brimo, 1983). Ce caractère a une hérédité monogénique, et il est alléle aux gènes déterminé et indéterminé. Il est dominant par rapport aux deux précédents. Stoddard (1993) a montré que, d'un point de vue anatomique, toutes les févéroles

sont déterminées, car elles peuvent produire, après un nombre de noeuds parfois important, une inflorescence terminale. Le caractère déterminé peut alors se définir comme une initiation florale précoce de l'apex de la tige.

*1.2.1.3. Le pois (*Pisum sativum *L.*)

Un mutant déterminé a été identifié (Swiecicki, 1987). Ce caractère, obtenu à la suite d'une mutagenèse chimique (NEU: N-nitroso-N-éthyl urée) associée à une mutagenèse physique (neutrons) est monogénique récessif. Alors que les variétés normales présentent un méristème à croissance indéterminée, ce mutant produit une fleur terminale. Des études en microscopie électronique à balayage ont montré que la dernière fleur produite est en fait une fleur axillaire dont le développement apparaît terminal car l'apex s'est transformé en une très petite structure (Singer et al., 1990). Cette transformation de l'apex intervient très tôt dans le développement de la tige, aux environs du 17è noeud. Dans les conditions françaises, les premières fleurs se situent entre le 12è et le 15è noeud (Jeuffroy, 1991).

1.2.1.4. Les haricots (Phaseolus sp.)

Chez le haricot commun (*Phaseolus vulgaris* L.), il existe deux pools géniques principaux. Le premier est originaire des Andes, il a de grosses graines et une architecture déterminée, l'autre, originaire de la zone méso-américaine, a généralement des graines plus petites et une architecture indéterminée. Singh (1982) classe les haricots en 4 groupes : type I : déterminé, type II : indéterminé érigé, type III : indéterminé prostré et type IV : indéterminé grimpant. White et al. (1992) supposent que les agriculteurs andins ont sélectionné des types déterminés car ils convenaient mieux à leurs besoins, et permettaient, en particulier du fait de leur petite taille, de les cultiver seuls et non pas associés au maïs. Le caractère déterminé est lié à un seul gène, l'allèle déterminé est dominant selon Finke et al. (1986), Kornegay et al. (1992) et Bassett (1989), cité par White et al. (1992). Ram et Prasad (1985) ont trouvé que le caractère indéterminé est dominant, mais le matériel étudié concerne une utilisation comme haricot vert.

Chez le haricot de Lima (*Phaseolus lunatus* L.), l'architecture indéterminée est dominante par rapport à l'architecture déterminée (Erickson, 1992), bien que dans un des croisements étudiés il y ait une distorsion de ségrégation liée à une forte mortalité des plantes.

I.2.1.5. Les lupins (Lupinus sp.)

On peut définir, chez ce genre, qu'une plante a une architecture déterminée si elle possède, à un moment donné, tous ses bourgeons à l'état floral.

Bromerek et al. ont présenté en 1984 une variété possédant une "mutation autofinissante" chez le lupin bleu (Lupinus angustifolius L.). Ce génotype présente uniquement des ramifications de premier ordre, les ramifications d'ordre supérieur n'apparaissent pas. Les autres structures latérales sont de petites grappes de fleurs. Au cours de la floraison de la tige principale, la formation de nouvelles feuilles s'arrête, la plante étant finalement plus courte que la normale. Cette mutation est gouvernée par un seul gène, l'allèle MUT I étant récessif. Elle a été obtenue par mutagenèse chimique sur les semences imbibées de la variété "Turcus". Gladstones (1988) cite l'existence en Australie de types déterminés, naturels ou induits, ayant des ramifications très réduites. Des types intermédiaires semblent aussi exister, bien que peut-être pas tout à fait fixés. En croisant un génotype déterminé ("Lanedex 1/46" issu d'une mutagenèse sur la variété russe "Illiari") avec des indéterminés, Debely et Derbensky (1988) ont trouvé une dominance incomplète du

caractère déterminé, et suggèrent l'intervention de 2 gènes. Il faut remarquer que la notation du caractère déterminé dans les descendances des croisements a semblé délicate aux auteurs. Czerwinski et Swiecicki (1989) citent l'existence d'un mutant dont le caractère déterminé est monogénique dominant, et d'un autre mutant polonais obtenu par mutagenèse sur la variété australienne "Unicrop", dont le caractère déterminé est monogénique récessif. Chez le lupin bleu, des types morphologiques appelés "à ramifications réduites" sont connus (Bishop et al., 1984; Delane et al., 1986). Ce sont en fait des génotypes sans ramifications supérieures, mais avec des ramifications basales bien développées.

Sur le lupin blanc (*Lupinus albus* L.), un programme de mutagenèse a produit un génotype "épigonal", incapable de développer des ramifications. Cette mutation est gouvernée par un gène récessif *EP I*, qui s'avère semi-létal dans les conditions polonaises (Mikolajczyk *et al.*, 1984). Le terme "épigonal" utilisé par ces auteurs désigne la structure déterminée la plus restreinte puisque la plante ne possède qu'une tige principale. Des lupins blancs de type hiver ont été décrits pour la première fois par Huyghe (1990) : ils présentent un seul niveau de ramifications productives.

Dans les années 50, un mutant spontané de lupin jaune (*Lupinus luteus* L.) a été trouvé en Hongrie (Czerwinski et Swiecicki, 1989). Il produit une tige principale qui fleurit normalement mais ne produit pas de ramification. A l'aisselle des feuilles supérieures, des fleurs isolées se développent. Une variété russe de phénotype semblable, "Zytomirski", a été développée en croisant un lupin jaune normal et un mutant non ramifié (Czerwinski et Swiecicki, 1989).

Enfin sur le lupin changeant (*Lupinus mutabilis* L.), des génotypes peu ou pas ramifiés ont été décrits en 1993 (Römer, 1993).

Quelle que soit l'espèce du genre *Lupinus*, l'architecture déterminée résulte d'une transformation irréversible de bourgeons axillaires végétatifs en bourgeons floraux, et ceci à un stade précoce de leur développement, quand ils ont formés peu de feuilles. Bien que de nombreux lupins déterminés aient été décrits dans la littérature, l'exploitation ultérieure de ces génotypes a généralement été très réduite.

I.2.1.6. Autres espèces

Chez Vigna unguiculata L. (niébé), il existe des variétés déterminées, avec des inflorescences terminales. Des ramifications primaires sont produites dans le bas de la tige principale, et peu de ramifications secondaires se développent. La plupart des noeuds portent des inflorescences. Les plantes sont érigées et leur phénotype est stable (Steele et Mehra, 1980). Des variétés déterminées existent aussi chez Vigna radiata L. (haricot mungo) (Quintero et al., 1990).

Chez le pois cajan (Cajanus cajan L.), trois types morphologiques existent : indéterminé, semi-déterminé et déterminé. Le type indéterminé est le type sauvage, avec un bourgeon apical végétatif, une croissance continue, et les fleurs sont axillaires et réparties le long de la tige à l'aisselle des feuilles. Le bourgeon apical des types déterminés se transforme en fleur, et des ramifications se développent. Toutes les fleurs produites se développent au même niveau dans le couvert. Enfin les types semi-déterminés continuent leur croissance après le début de la floraison puis le bourgeon terminal se transforme en fleur. Les fleurs sont réparties le long de la tige comme pour les indéterminés mais la tige est moins haute (Gupta et Kapoor, 1991). Deux locus sont responsables du type d'architecture : DT1/dt1 et DT2/dt2, l'allèle DT1 étant épistatique sur l'autre gène et le masquant. L'architecture indéterminée est gouvernée par l'allèle DT1, et l'architecture

semi-déterminée par l'allèle DT2 si le génotype à l'autre locus est dt1 dt1. Les génotypes "DT1 - - -" sont indéterminés, les génotypes "dt1 dt1 DT2 -" sont semi-déterminés, et les génotypes "dt1 dt1 dt2 dt2" sont déterminés (Gupta et Kapoor, 1991).

L'architecture déterminée résulte donc, selon les espèces, d'un arrêt précoce du développement du bourgeon apical (soja, pois), ou d'une transformation précoce de méristèmes végétatifs en méristèmes floraux (lupins, féverole). Dans la plupart des cas, le déterminisme de ce caractère est très simple. Chez toutes les espèces, un arrêt précoce de la croissance peut être noté chez des plantes particulièrement affectées par un stress, généralement d'origine hydrique. Il ne faut pas confondre cette architecture déterminée induite par le milieu avec l'architecture déterminée conditionnée par le génome.

Même si relativement beaucoup d'espèces présentent des mutants déterminés, ceux-ci n'ont pas toujours un intérêt agronomique et n'ont alors pas toujours donné lieu à des publications.

I.2.2. Mode d'action des gènes déterminés

Très peu de bibliographie est disponible à ce sujet. Cependant, sur soja, il a été établi (Koda et al., 1989) que les niveaux d'acide gibbérellique ne diffèrent pas entre déterminés et indéterminés. Koda et al. (1991) ont montré, chez deux lignées isogéniques sauf pour le caractère déterminé, que l'acide jasmonique ou ses dérivés sont responsables de l'arrêt de la croissance de la tige. Le taux de croissance semble être contrôlé par le rapport entre les substances stimulant la croissance comme les gibbérellines, et les substances inhibitrices comme l'acide jasmonique. Chez les déterminés, une synthèse relativement plus abondante d'acide jasmonique conduirait à l'arrêt précoce de la croissance de la tige. Si cette explication pourrait aussi convenir au pois déterminé, il s'agit très probablement d'un autre mécanisme à l'origine de la transformation précoce des méristèmes végétatifs en méristèmes floraux, chez des espèces comme le lupin ou la féverole. Aucune hypothèse n'est disponible pour expliquer ce phénomène.

Cette absence de données montre que la compréhension du mode d'action de ces gènes n'est nullement nécessaire à leur exploitation, que ce soit dans des plans de croisement ou dans des essais agronomiques.

I.2.3. Architecture et phénologie des plantes déterminées et réponse aux pratiques culturales

L'arrêt brutal de la croissance entraîné par un ou deux gènes à effets majeurs conduit à de profondes modifications de la plante entière et de sa réaction au milieu. Ce phénomène peut aussi être qualifié d'épistasie ou de pléiotropie. Les modifications concernent l'ensemble de la morphologie et du cycle de développement.

La morphologie des types déterminés réagit aux pratiques culturales (date de semis, densité). Cette modification n'est pas forcément la même que celle obtenue chez les indéterminés, puisque des interactions entre le type d'architecture et le milieu sont courantes (Coyne, 1980). L'étude d'un gène à effet majeur doit de préférence se faire sur du matériel isogénique sauf pour le gène en cause, de façon à ne pas masquer l'effet du gène par l'environnement génétique global. Cependant, la comparaison entre déterminés et indéterminés au sein d'une même espèce est rendue

difficile par le fait que des isogéniques sont rarement disponibles. Quand ils existent, leur intérêt est limité car les fonds génétiques favorables à l'un et à l'autre type d'architecture peuvent être largement différents (Demarly, 1977). En effet, la modification de l'architecture a souvent pour origine la recherche d'une adaptation particulière à un type de milieu donné (Coyne, 1980), et dans ces cas, l'utilisation de matériel isogénique ne présente pas d'intérêt.

1.2.3.1. Architecture et cycle de développement des déterminés comparés aux indéterminés

I.2.3.1.1. Tige principale

Chez le soja, la féverole ou le pois cajan, on observe en premier lieu une réduction de la taille de la tige principale en liaison avec une diminution du nombre d'entre-noeuds produits (sur soja : Chang et al., 1982, Lin et Nelson, 1988a, Parvez et al., 1989, Wallace et al., 1990, Weil et al., 1990 ; sur féverole : Sjödin, 1971, Nagl, 1981, Pilbeam et al., 1990a, Pilbeam et al., 1991a ; sur pois cajan : Gupta et Kapoor, 1991). C'est la conséquence même de l'architecture déterminée chez ces espèces. Chez le soja, la hauteur de la plante est très liée à la précocité (Lin et Nelson, 1988a, 1988b). En comparant les deux types d'architecture pour des génotypes de même précocité, les déterminés sont toujours plus courts.

Par contre, chez le lupin blanc, les types déterminés d'hiver ont une tige principale parfois très haute, qui résulte de leur grande tardiveté de floraison, mais qui est indépendante de l'architecture déterminée (Huyghe, 1990).

Une meilleure tolérance à la verse est attendue chez les déterminés, dans la mesure où ils sont plus courts. Cooper (1981) présente les sojas déterminés comme étant courts et donc plus résistants à la verse. Il préconise les types déterminés pour les régions à fortes potentialités de rendement, c'est-à-dire pour les régions où la verse est un problème fréquent. Cette notion a été vérifiée par la suite dans une gamme variée de génotypes. Blanchet et al. (1986), Ablett et al. (1989) et Wallace et al. (1990) notent une forte verse sur les génotypes indéterminés alors que les génotypes déterminés ne sont pas affectés. Cependant Ablett et al. (1991) n'observent pas de grandes différences de sensibilité à la verse chez les types déterminés, indéterminés ou semi-déterminés. La meilleure tolérance à la verse des déterminés pourrait n'être que le résultat de leur plus faible hauteur (Wilcox, 1980), le type d'architecture lui-même ne confèrerait pas une meilleure tenue.

Chez les féveroles de printemps (Pilbeam et al., 1990a) et chez le lupin bleu (Debely et Derbensky, 1988), on note aussi une bonne tolérance à la verse des types déterminés. Chez le haricot, comme les types déterminés sont plus résistants à la verse, ils peuvent être cultivés seuls. Au contraire, les types indéterminés sont traditionnellement cultivés en association avec le maïs, celui-ci servant de tuteur aux tiges de haricot (White et al., 1992), même si des monocultures sont possibles.

I.2.3.1.2. Ramifications

Bernard (1972) décrit les sojas indéterminés comme ayant une croissance latérale peu importante. En comparant une variété indéterminée ("Duocrop") à une variété déterminée ("Kirby"), Parvez et al. (1989) montrent que "Duocrop" a plus de noeuds par plante et plus de noeuds par m² que "Kirby" à faible densité (6 plantes/m²) mais la différence devient non significative à plus forte densité (de 9 à 42 plantes/m²). Par contre, "Duocrop" a moins de

ramifications, et il porte plus de noeuds par ramification. Exprimée en poids de matière sèche (pour une densité de 45 plantes/m², Beaver et al., 1985a), ou en nombre (en semis tardif au sud des Etats-Unis, Weaver et al., 1991), la contribution des ramifications à la matière sèche totale chez les génotypes déterminés est beaucoup plus importante que chez les indéterminés. Grima-Pettenati et al. (1987) ont mesuré que chez les déterminés les ramifications sont mieux approvisionnées en photosynthétats, alors que chez les indéterminés, une plus grande partie des assimilats est exportée pour le développement de la tige principale.

Chez la féverole déterminée, après l'arrêt de la croissance de la tige principale, des ramifications latérales, dont la structure ressemble à celle de la tige principale, se développent à la base de la tige (Sjödin, 1971). Chez la variété indéterminée "Herz Freya", la production de ramifications est extrêmement rare, alors que la variété déterminée "Ticol" produit des ramifications basales et quelques ramifications supérieures (Stützel et Aufhammer, 1991). Austin et al. (1981) notent la présence de nombreuses ramifications chez un mutant "topless" (déterminé). En effet, Nagl (1981) compte trois fois plus de ramifications latérales chez les déterminés que chez les indéterminés. Cependant, chez des types hivers, le nombre de tiges par m² initialement mises en place est plus élevé chez la variété "Bourdon" indéterminée (4.6 tiges/plante) que chez le génotype "858" déterminé (3.8 tiges/plante); mais au cours de la croissance, "Bourdon" perd près de la moitié de ses tiges, et essentiellement des ramifications à insertion haute (2.4 tiges/plante à maturité), alors que "858" n'évolue pas (Pilbeam et al., 1991a). Sur des féveroles semées au printemps, la variété semi-déterminée "Minica" comporte en moyenne 41 tiges/plante, comparé à 65 pour la variété déterminée "Ticol" (Pilbeam et al., 1989).

Chez le haricot, le nombre de ramifications est toujours plus élevé chez les types déterminés que chez les types indéterminés, qu'ils soient de type II ou III (Nienhuis et Singh, 1985). Les autres caractéristiques (nombre de noeuds par ramification, nombre de noeuds par m²) tendent à augmenter avec le degré d'indétermination.

De la même façon, les génotypes de Vigna unguiculata à architecture déterminée ont plus de ramifications, mais des ramifications moins longues (Chaturverdi et al., 1980; Quintero et al., 1990). Chez Vigna radiata, les mutants ont aussi plus de ramifications (Quintero et al., 1990).

Chez le lupin blanc d'hiver (Huyghe, 1990) ou de printemps (Stützel et al., 1993), les types déterminés présentent des ramifications plus courtes qui résultent de leur type d'architecture. Chez le mutant "Lanedex 1/46" de lupin bleu, on note jusqu'à 4 ramifications dans la partie inférieure de la plante (Debely et Derbensky, 1988).

Globalement, on s'attend à ce que la matière sèche végétative soit réduite chez les déterminés, comme observé par Blanchet et al. (1986) sur le soja. Ce n'est pas toujours vrai, en particulier chez la féverole (Austin et al., 1981; Pilbeam et al., 1989, 1991a), car de nombreuses ramifications se développent chez les déterminés. La même chose a pu être observée pour le soja (Parvez et al., 1989) et le lupin bleu (Bishop et al., 1984).

En résumé, les espèces dont l'architecture déterminée se traduit par un arrêt du développement du bourgeon apical ou sa transformation en bourgeon floral (comme le soja et la féverole) ont une tige principale plus courte car portant moins de noeuds. Ce n'est pas le cas des autres espèces (comme le lupin). Dans la majorité des cas, les déterminés ont plus de ramifications que les indéterminés, mais ces ramifications portent moins de noeuds.

I.2.3.1.3. Phénologie

La durée de la phase végétative est raccourcie chez les sojas déterminés (Blanchet et al., 1986), et la durée de la floraison est diminuée (Foley et al., 1986). L'ensemble des phases de développement est affecté par le type d'architecture (Green et al., 1977). Pour des précocités semblables, le type d'architecture influence le positionnement de la date de floraison par rapport à la proportion de matière sèche restant à élaborer. En effet, lors de sa floraison, la tige principale a atteint 84% de sa hauteur pour un déterminé, contre seulement 64% chez un indéterminé, et la plante a produit 78% de la matière sèche végétative contre 58% chez un indéterminé (Egli et Leggett, 1973). Foley et al. (1986) et Wallace et al. (1990) notent qu'au stade R1 (début de la floraison), la morphologie d'un déterminé et celle d'un indéterminé sont équivalentes. Au stade R3 (début de la nouaison), un déterminé a un nombre d'entre-noeuds moins important sur la tige principale, et ce nombre n'évoluera plus. Le nombre d'entre-noeuds sur les ramifications est semblable pour les deux types. Enfin, entre le stade R3 et le stade R5 (début du remplissage des graines), des ramifications latérales basales se développent chez un indéterminé, alors que ce sont des ramifications supérieures qui poussent chez un déterminé. La date de maturité est légèrement avancée chez les types déterminés par rapport aux indéterminés. Pour des sojas adaptés au centre des Etats-Unis (sojas semi-précoces), le gain est de 0.5 à 3 jours pour Chang et al. (1982) et de 2 jours pour Cooper (1981). Au nord des Etats-Unis, le gain est un peu supérieur, 3.5 jours en moyenne pour Foley et al. (1986), et jusqu'à 5 jours pour Ablett et al. (1989).

Chez la féverole, les besoins en degré.jours pour atteindre la floraison sont les mêmes quels que soient les types d'architecture mais la date de maturité des déterminés est retardée par les ramifications (Pilbeam *et al.*, 1990c).

Chez le haricot, les types indéterminés sont les plus tardifs à maturité (Kelly et al., 1987; White et al., 1992; Kornegay et al., 1992). Chez Vigna unguiculata, il y a deux séries de floraison chez les déterminés, et trois séries chez les indéterminés, et la maturité des déterminés est plus précoce (Chaturvedi et al., 1980). L'architecture déterminée du pois cajan conduit aussi à une maturité plus synchrone sur la plante, ce qui permet d'envisager une récolte mécanisée en remplacement d'un mode d'exploitation entièrement manuel (Smartt et Hymowitz, 1985).

Chez le lupin bleu, Bromerek et al. (1984) notent que la période de végétation est raccourcie de deux semaines pour des déterminés. Delane et Hamblin (1986) remarquent que la durée de la floraison du type à "ramifications réduites" est plus courte, et qu'il mûrit plus tôt pour une date de floraison identique. Enfin, pour Gladstones (1988), la maturité intervient trop tôt au cours du développement pour que les plantes puissent exploiter la totalité de la saison. Chez le lupin blanc de printemps, le génotype de printemps EpI à ramifications réduites mûrit plus tôt que la variété indéterminée Kalina (Stützel et al., 1993). Des expériences de taille des ramifications ont été réalisées chez des lupins indéterminés d'hiver (Milford et al., 1991) et ont montré que, pour des architectures réduites à un niveau de ramifications, la date de maturité est avancée de 10 jours.

Pour l'ensemble des espèces, les génotypes déterminés tendent à mûrir avant les indéterminés. Le gain est parfois faible, il dépend des génotypes et bien sûr des conditions environnementales. En milieu humide, les génotypes déterminés dont la croissance végétative est génétiquement réduite vont terminer leur cycle plus tôt que leurs homologues indéterminés qui pourront continuer simultanément croissance végétative et croissance reproductive tant que les conditions le leur permettront. Ce gain de précocité ne permet alors pas de modifier les rythmes de rotation des cultures.

Mais dans certains cas, le caractère déterminé peut être envisagé pour le développement de cultures en zones non habituelles car ne fournissant pas une durée de culture suffisante pour l'espèce. Dans les zones où les conditions environnementales induisent une architecture "déterminée" (sécheresse précoce et intense, stress divers), le développement cesse rapidement et les plantes se dessèchent. Les différences de maturité sont alors complètement estompées et les types génétiquement déterminés n'apportent pas de progrès. Dans ces zones, l'amélioration des pratiques culturales est un préalable à une progression de la productivité.

1.2.3.2. Interaction entre type d'architecture et conditions de culture

La modification de l'architecture de la plante change sensiblement l'ensemble de son développement et de sa phénologie. On peut penser que déterminés et indéterminés vont réagir différemment aux modifications du milieu que représentent date de semis et densité. D'autres facteurs pourraient influencer spécifiquement l'un ou l'autre des types d'architecture, comme l'irrigation ou la fertilisation, mais ne seront pas développés car très peu documentés.

I.2.3.2.1. Effet de la densité

Dans tous les cas, l'augmentation de la densité conduit à une augmentation de la hauteur, et ceci n'est lié ni à l'espèce ni au type d'architecture (sur soja : Parvez et al., 1989 ; Blanchet et al., 1986 ; sur féverole : Pilbeam et al., 1990a). Il y a souvent une augmentation de la biomasse produite par unité de surface en fonction de la densité (Blanchet et al., 1986 ; Mayers et al., 1991b ; Lejeune-Hénaut, 1991), excepté pour la féverole d'hiver où même une densité faible de 20 plantes/m² permet une accumulation maximale de la matière sèche (Pilbeam et al., 1990b). Le nombre de noeuds sur la tige principale et sur les ramifications, le nombre de ramifications et la longueur totale des ramifications par m² augmentent (sur soja : Parvez et al., 1989 ; Mayers et al., 1991b ; sur féverole : Pilbeam et al., 1990a ; sur haricot : Nienhuis et Singh, 1985). Une interaction significative entre type d'architecture et densité a été obtenue pour le nombre de ramifications par plante et le nombre de noeuds par ramification chez le haricot (Nienhuis et Singh, 1985). Cela signifie que déterminés et indéterminés réagissent différemment aux densités. En particulier, le nombre de noeuds par ramification diminue plus fortement chez les indéterminés quand la densité augmente.

Outre la densité, il faut prendre en compte l'écartement entre les rangs, c'est-à-dire la distribution spatiale des plantes. Chez le soja, pour les trois types d'architecture (indéterminé, semi-déterminé et déterminé), les trois densités (40, 60 et 85 plantes/m²) et les trois écartements de rangs (25, 50 et 75 cm) considérés, ni l'interaction entre densité et type d'architecture, ni l'interaction largeur du rang et type d'architecture ne sont significatives (Ablett et al., 1991). Cependant, au sein de chaque type d'architecture, les différentes variétés ne répondent pas de façon identique aux variations de densité et d'écartement des rangs. Cette réponse est donc plutôt dépendante de la variété que du type d'architecture. Ces conclusions concordent avec celles de Roumet (1988) et de Parvez et al. (1989), ainsi que celles de Pilbeam et al. (1990b) pour la féverole d'hiver. Chez ces types de féverole, pour des densités de 20 et 40 plantes/m², Pilbeam et al. (1990b) n'observent pas d'effet de l'écartement des rangs, de 12 à 48 cm, sur les variables de morphologie exprimées par plante car la croissance végétative est toujours suffisante, en semis d'automne, pour avoir un couvert complet.

Tableau 2. Rendements comparés, en qx/ha, de types déterminés et indéterminés selon la bibliographie

(D : déterminé, I : indéterminé, SD : semi-déterminé)

(I : déterminé, II : indéterminé érigé, III : indéterminé prostré)

(1 : déterminé, 11 : indéterminé Matériel		ndeme		ne prostre) Lieu	Auteurs
SOJA	I	SD	D	Licu	Addudis
Lignées précoces	•	SD	D		
15 D et 15 I pour 3 croisements	34		29*	Ohio (EU)	Ablett et al., 1989
2 D, 2 SD et 2 I	40	38	42	Ontario (C)	Ablett <i>et al.</i> , 1991
21 D et 21 I pour 3 croisements	26	50	25	Minnesota (EU)	Foley <i>et al.</i> , 1986
2 D et 2 I	30		32	Illinois (EU)	Beaver et Johnson, 1981a
8 D, 3 SD, 8 I	30	30	30	Illinois (EU)	Beaver et Johnson, 1981b
2 D et 1 I (en 1976)	27		31	Illinois (EU)	Beaver et al., 1985a
(en 1981)	22		20*	11	п
3 D et 3 I	33		37	Toulouse (F)	Blanchet et al., 1986
1 paire de lignées isogéniques	23		35*	Toulouse (F)	Tancogne et al., 1991
1 D, 1 SD et 1 I	48	47	46	Toulouse (F)	Calmès et al., 1987
Lignées intermédiaires					
40 SD et 40 I pour 3 croisements	I>	SD		Indiana (EU)	Wilcox, 1980
3 paires de lignées isogéniques	I	=	D	Maryland (EU)	Weil et al., 1990
114 paires de lignées isogéniques	33		33	Iowa (EU)	Chang et al., 1982
30 D et 30 I pour le croisement 1		32	30*	Iowa (EU)	Green et al., 1977
30 D et 30 I pour le croisement 2		31	30		
Lignées tardives					
1 D et 1 I	18		24*	Floride (EU)	Parvez et al., 1989
2 D et 2 I	26		30*	Alabama (EU)	Weaver et al., 1991
FEVEROLE	Ι	SD	D		
2 D et 1 I	55		31*	Angleterre	Pilbeam et al., 1990c et 1991b
1 D et 1 I			-10%	Angleterre	Austin <i>et al.</i> , 1981
2 D et 2 I	40		38	Angleterre	Pilbeam et al., 1990a
1 D et 1 I	55		38*	Allemagne	Stützel et Aufhammer, 1992
3 D et 4 I	33		28*	Syrie	Silim et Saxena, 1992a
1 D et 1 SD		68	50*	Angleterre	Pilbeam et al., 1989
LUPIN	I		D		
1 D et 1 I	61?		55?	Allemagne	Aufhammer et al., 1993
1 D et 1 I	12		15	Australie	Bishop et al., 1984
1D et 1 I		+1	0-30%	Pologne	Czerwinski et Swiecicki, 1989
HARICOT	1	По	u III		
4 D et 8 I	17		15	Colombie	Nienhuis et Singh, 1985
3 D et 14 I	18		15	Rép. Dominicaine	Beaver et al., 1985b
5 paires isogéniques I et D	14		14	Colombie	White et al., 1992
5 D et 19 I	19		7*	11	11
14 D et 14 I	25	2	1*	Michigan (EU)	Kelly et al., 1987

^{* :} différence significative

I.2.3.2.2. Effet de la date de semis

Chez le soja, les stades végétatifs évoluent de la même façon, pour différentes dates de semis, chez des lignées isogéniques déterminées et indéterminées (Wilcox et Frankenberger, 1987). Un semis tardif conduit à une réduction de la hauteur de la tige principale, en relation avec une diminution du nombre d'entre-noeuds (Wilcox et Frankenberger, 1987; Parvez et al., 1989). Selon Weaver et al. (1991), la hauteur de la tige principale est plus réduite par un semis tardif chez les indéterminés que chez les déterminés. Le nombre de ramifications est lui aussi diminué lors d'un semis très tardif car le nombre d'emplacements possibles sur la tige principale est significativement réduit (Board et Settimi, 1986). En Australie, en conditions tropicales semi-arides, un semis tardif (juin au lieu d'avril) provoque une augmentation de la biomasse produite (Mayers et al., 1991b) pour les deux types d'architecture. L'effet de la date de semis sur la structure des plantes s'explique par la modification de la durée de la photopériode. Plus la photopériode est longue, et plus la floraison est initiée rapidement, donc moins la tige principale porte d'entre-noeuds.

Chez la féverole, la date de semis n'agit pas de façon différente selon le type d'architecture (Pilbeam et al., 1990c). Les mêmes variétés produisent une plus grande quantité de biomasse pour un semis d'automne que pour un semis de printemps (Husain et al., 1988b).

Chez le lupin blanc d'hiver, des semis tardifs diminuent la vigueur végétative chez les types indéterminés (Huyghe, 1990 ; Huyghe et Papineau, 1990). Il n'y a pas de donnée sur l'influence de la date de semis chez les déterminés.

I.2.4. Rendement, composantes du rendement et influence du milieu

Les plantes à architecture déterminée ont été comparées à celles à architecture indéterminée dans des conditions semblables, dans beaucoup d'études. Cela permet de montrer les avantages de l'un ou l'autre type, mais la conclusion ne peut pas toujours être extrapolée à d'autres milieux. Ceci est particulièrement vrai chez le soja, où des variétés déterminées tardives sont cultivées dans le sud des Etats-Unis, alors que les variétés indéterminées, relativement précoces, sont répandues dans le nord. D'autre part, et comme précédemment, le fond génétique intervient beaucoup dans les potentialités d'une variété, et les comparaisons entre architectures n'ont pas toujours été faites sur du matériel semblable génétiquement. Hormis ces limitations, il est important de connaître les potentialités de chacune des architectures, d'analyser les différences d'élaboration du rendement sur la plante, et de mesurer l'influence du milieu sur le rendement et ses composantes.

I.2.4.1. Rendement

Le tableau 2 montre les résultats obtenus dans diverses études comparant sojas déterminés et indéterminés. Quels que soient le contexte agricole et la gamme de précocité, les différences de rendement sont rarement importantes. Quand des descendances de croisement ont été étudiées, les auteurs notent toujours les potentialités agronomiques des déterminés (Ablett et al., 1989; Wilcox, 1980; Ablett et al., 1991). Pour des génotypes particuliers, l'ajustement des pratiques culturales permet d'optimiser les rendements de chaque type d'architecture.

Chez la féverole, la plupart des études montrent un net déficit en rendement des types déterminés par rapport aux indéterminés (tableau 2).

Chez le haricot, les meilleurs rendements sont obtenus avec des types III ou II, comparés à des types I (tableau 2), et globalement les potentialités de rendement augmentent en fonction de l'indétermination des plantes (Nienhuis et Singh, 1985). Cependant, ces conclusions doivent être tempérés car les lignées déterminées et indéterminées ont des origines génétiques bien distinctes puisque les déterminées ont des grosses graines alors que les indéterminées ont des petites graines (White et al., 1992; Kelly et al., 1987).

Chez Vigna unguiculata et Vigna radiata, les mutants sélectionnés ont un rendement supérieur à celui des types indéterminés (Quintero et al., 1990), alors que Chaturvedi et al. (1980) sur Vigna unguiculata obtiennent un meilleur rendement avec une variété indéterminée en conditions sèches.

Chez les lupins, les données de rendements sont très limitées (tableau 2). Elles concernent un trop petit nombre de génotypes pour conclure.

Les résultats des génotypes déterminés dépendent beaucoup de l'espèce. Les sojas déterminés ont un rendement potentiel souvent comparable aux indéterminés, parfois meilleur comme au sud des Etats-Unis. Chez la féverole, il n'y a pas de référence bibliographique montrant l'avantage des déterminés pour le rendement. Chez les lupins, le faible nombre d'études publiées laisse dans l'expectative. Enfin pour des espèces tropicales comme les Vigna et les haricots, utilisées en milieu tropical et équatorial, les types indéterminés semblent potentiellement supérieurs. Dans certains cas, la légère diminution de la durée du cycle de croissance explique la diminution de rendement des déterminés par rapport aux indéterminés.

I.2.4.2. Composantes du rendement

Chez le soja, tous types d'architecture confondus, Parvez et al. (1989) montrent que le nombre total de noeuds est corrélé au rendement. Le nombre de noeuds sur la tige principale et le nombre de noeuds sur les ramifications sont significativement corrélés à leur production respective. Roumet (1988) obtient une forte corrélation entre nombre d'inflorescences (nombre de tiges) et nombre de grains. Chez les déterminés, Lin et Nelson (1988b) notent un meilleur rendement chez les plantes précoces au nord des Etats-Unis, qu'ils attribuent à un allongement de la période reproductive. Selon Ablett et al. (1989), la date de maturité, la hauteur de la plante, la durée de la période de remplissage des graines sont corrélées au rendement chez les déterminés, mais pas chez les indéterminés. Bramel et al. (1984) identifient des composantes du rendement différentes selon les types morphologiques : pour les déterminés, la durée de la période de remplissage des graines et le nombre de noeuds sur les ramifications ; pour les semi-déterminés, la biomasse végétative et la longueur du racème ; pour les indéterminés, ils n'identifient pas de composante du rendement efficace. Green et al. (1977), en étudiant 60 lignées de chaque type d'architecture, attribuent les différences de rendement entre semi-déterminés et indéterminés à des différences de poids de la graine, les indéterminés ayant des graines plus grosses.

Nagl (1981) note une corrélation positive entre nombre de ramifications et rendement chez la féverole de printemps, alors que Pilbeam et al. (1991b) n'en observe pas sur des types hivers. Chez les déterminés, la corrélation entre le nombre de tiges par plante et le rendement est élevée car l'augmentation du nombre de gousses par plante dépend du nombre de tiges présentes. Ce n'est pas le cas chez les indéterminés, car leur type d'architecture permet une augmentation du nombre de gousses sur la tige principale et ne nécessite pas le développement de tiges

supplémentaires (Pilbeam et al., 1989, 1991b). Ces auteurs, comme Husain et al. (1988a), trouvent des corrélations significatives entre d'une part le rendement et d'autre part le nombre de graines par m², le nombre de noeuds portant des gousses et le nombre de gousses. Alors que les études précédentes se situaient en Europe du Nord, Silim et Saxena (1992a) obtiennent des composantes du rendement très différentes pour une expérimentation menée en Syrie. Dans leur étude, le rendement est très lié à la quantité de matière sèche, ce caractère étant le facteur limitant de la culture pour les deux types d'architecture étudiés, déterminés et indéterminés. Sur la féverole de printemps, "Ticol" et "Minica", respectivement déterminée et semi-déterminée, possèdent le même nombre de gousses à maturité. Mais le rendement de "Ticol" est inférieur car le nombre de graines par gousses et le poids des graines sont inférieurs.

Bien que le rendement augmente, dans le cas du haricot quand la biomasse produite augmente, le nombre de noeuds sur la tige principale et le nombre de noeuds par ramification sont corrélés négativement au rendement, quel que soit le type d'architecture (Nienhuis et Singh, 1985).

Dans l'ensemble des cas, les composantes du rendement sont les mêmes pour les déterminés et les indéterminés. En fait, les plantes dont l'architecture est modifiée et qui ont un intérêt agronomique ont des capacités de croissance végétative encore importantes qui leur permettent de ne pas se comporter de façon fondamentalement différente pour la mise en place du rendement.

Les potentialités de rendement ne sont pas indépendantes de développement végétatif de la plante, même si la relation n'est pas absolue. Les indéterminés ont des capacités de production de matière sèche plus élevées que les déterminés, et par conséquent leur rendement peut théoriquement être plus fort, pour un indice de récolte égal. Cependant, dans des conditions agricoles, de nombreux facteurs limitants vont réduire les potentialités des plantes. L'intérêt des indéterminés doit alors être remis en question. Dans tous les cas, et en absence de lignées isogéniques, le moindre avancement dans la sélection des déterminés pourrait expliquer les rendements plus faibles.

I.2.4.3. Distribution du rendement sur la plante

La modification de l'architecture influence la répartition du rendement sur la plante. D'une part, la proportion de graines portée par la tige principale, par rapport aux ramifications, peut évoluer ; d'autre part, la répartition spatiale le long de la plante peut aussi être modifiée.

Chez le soja, Weil et al. (1990) notent que le rendement des déterminés se situe plus bas dans le couvert que celui des indéterminés. Chez les déterminés, le nombre de noeuds fertiles sur la tige principale est inférieur, mais il est plus important sur les ramifications, comparé aux indéterminés (Blanchet et al., 1986). Ces auteurs notent des modifications de la distribution des graines le long de la tige principale : les noeuds productifs sont répartis sur tout le long de la tige chez le type indéterminé, alors que pour le type déterminé, la production est centrée sur les noeuds 7 à 10, ainsi que sur le racème terminal. Chez les déterminés, la contribution des ramifications au rendement total est de 33% alors qu'elle n'est que de 12% chez les indéterminés (Beaver et al., 1985a), en liaison avec un développement végétatif des ramifications plus important chez les déterminés.

Pour la féverole, Nagl (1981) remarque le faible nombre de noeuds portant des gousses chez le mutant déterminé d'origine. Ce caractère a été amélioré chez les déterminés qui peuvent avoir 23 noeuds fertiles par rapport aux 15 noeuds fertiles chez la variété indéterminée "Kornberg" (Nagl, 1981). Au contraire, Pilbeam et al. (1990c, 1991b) montrent que les indéterminés ont plus de noeuds portant des gousses par tige fertile que les déterminés. En effet, les déterminés produisent beaucoup de ramifications latérales stériles (jusqu'à 20% de la matière sèche du couvert) (Austin et al., 1981; Nagl, 1981). Pilbeam et al. (1991b) ne notent pas de contribution différente de la tige principale et des ramifications entre types morphologiques, la tige principale portant 40% du rendement total.

Chez Vigna unguiculata et le haricot mungo, le rendement supérieur des mutants déterminés est associé à une augmentation du nombre de ramifications fertiles, ce qui augmente la production relative des ramifications (Quintero et al., 1990).

Chez le lupin bleu, l'augmentation de la contribution au rendement des niveaux 1 et 2 chez les types moins ramifiés est significative (Bishop et al., 1984). Delane et al. (1986) remarquent aussi une augmentation de la contribution du niveau 1, qui atteint les deux tiers du rendement. Sur lupin blanc, le rendement sur la tige principale du génotype épigonal EpI est supérieur à celui de la variété indéterminée Kalina. Par contre le rendement des ramifications est plus beaucoup plus faible chez EpI ce qui explique son rendement total plus faible que pour Kalina (Stützel et al., 1993). Pour tous les lupins, l'architecture déterminée conduisant à une réduction très sévère du développement des ramifications, on s'attend à ce que leur contribution au rendement final soit restreinte. Cependant, on observe toujours une amélioration, en valeur absolue, de la nouaison sur la tige principale, c'est à dire une augmentation du nombre de gousses sur la tige principale.

La répartition de la production sur la plante est liée à la structure de l'appareil végétatif. Chez les espèces où les types déterminés présentent un plus grand nombre de ramifications, la production de celles-ci tend à augmenter par rapport à la production de la tige principale. Chez les lupins où le développement des ramifications est réduit chez les types déterminés, il y a une augmentation de la production relative de la tige principale.

I.2.4.4. Indice de récolte

De façon théorique, on souhaite chez les déterminés, quelle que soit l'espèce, un plus faible développement végétatif associé à un rendement au moins équivalent à celui des indéterminés. On s'attend donc à ce que l'indice de récolte soit significativement augmenté.

Blanchet et al. (1986) et Mayers et al. (1991a) obtiennent un indice de récolte plus élevé chez les sojas déterminés que chez les indéterminés. Selon Beaver et al. (1985a), l'indice de récolte n'est pas toujours plus élevé chez les déterminés, cela dépend des génotypes. Wallace et Munger (1966) n'observent pas d'indices de récolte différents pour déterminés ou indéterminés. Dayde et Ecochard (1984) obtiennent le même résultat en moyenne, mais l'indice de récolte est beaucoup plus variable pour différentes variétés déterminées.

Chez la féverole, on a vu que les génotypes déterminés n'ont pas une quantité de matière sèche végétative significativement plus faible que les indéterminés. En conséquence, Pilbeam et al. (1990a) observent, sur des types hiver, un indice de récolte semblable pour déterminés et indéterminés. Sur des variétés de printemps, l'indice de récolte des indéterminés (Pilbeam et al., 1990a; Stützel et Aufhammer, 1992) ou des semi-déterminés (Pilbeam et al., 1989) est plus fort que celui des déterminés. Silim et Saxena (1992a) obtiennent un indice de récolte plus élevé chez les déterminés en Syrie, ce qui montre qu'en milieu peu favorable au développement végétatif, les déterminés valorisent mieux leur matière sèche.

Chez le lupin blanc, l'indice de récolte du génotype déterminé EpI est supérieur à celui de la variété indéterminée Kalina (Aufhammer *et al.*, 1993), mais cela ne compense pas la faible production de matière sèche par EpI.

L'évolution de l'indice de récolte lors du passage de variétés indéterminées à des variétés déterminées dépend donc de l'espèce considérée, et surtout du développement végétatif des déterminés comparé aux indéterminés.

1.2.4.5. Influence des pratiques culturales sur le rendement

Le rendement est sensible aux modifications du milieu. En particulier, comme nous l'avons vu, le milieu peut modifier profondément la morphologie des plantes, ce qui se répercutera sur leurs potentialités de rendement. La réduction de la vigueur végétative observée chez les déterminés de certaines espèces, ou l'augmentation de leur aptitude à ramifier chez d'autres espèces sont des sources possibles d'interaction entre architecture de la plante et milieu.

I.2.4.5.1. Influence de la densité

Pour le soja, la corrélation entre le nombre de noeuds et le rendement est élevé (entre 0.40 et 0.71 selon les années et les dates de semis), et d'autre part, ce nombre de noeuds par m² augmente quand la densité augmente (Parvez et al., 1989). Le rendement augmente alors avec la densité surtout s'il y a une diminution de l'écartement entre les rangs de 90 à 30 cm. Parvez et al. (1989) pour des densités variant de 6 à 42 plantes/m² ainsi que Blanchet et al. (1986) avec des densités entre 45 et 77 plantes/m² ne montrent pas de différence de comportement face à la densité entre indéterminés et déterminés. Selon Ablett et al. (1991), une forte densité (80 graines/m²) peut diminuer le rendement des indéterminés ou des semi-déterminés dans des conditions favorisant le développement végétatif. Par contre, le rendement optimum des déterminés est obtenu pour une densité assez élevée (60 graines/m²). Chez des sojas très précoces cultivés dans le nord de la France, la variété semi-déterminée "Fiskeby" a un meilleur rendement que la variété indéterminée "Sito" à une densité de 120 plantes/m², alors qu'elle est inférieure pour des densités de 40 ou 80 plantes/m² (Lejeune-Hénault, 1991). Cela montre que les exigences des déterminés ou des indéterminés peuvent être différentes. Beaver et Johnson (1981a), Green et al. (1977) et Wilcox (1980) montrent l'absence d'interaction entre type d'architecture et espacement des rangs, qui varie dans ces études entre 20 et 100 cm.

La densité influence aussi la distribution du rendement sur la plante, de façon identique quel que soit le type d'architecture. Pour des sojas déterminés (Wallace, 1986), ou des types semi-déterminés (Roumet, 1988), la diminution de la densité provoque une diminution de la contribution relative de la tige principale et une augmentation de la contribution des ramifications, essentiellement sur les ramifications basales. A faible densité, les ramifications les plus basales sont les plus productives, mais elles ne se développent pas à forte densité.

Sur la féverole d'hiver, Pilbeam et al. (1991b) préconisent les mêmes densités optimales (entre 10 et 20 plantes par m²) pour les déterminés et les indéterminés, car le rendement n'est pas modifié pour des densités variant de 10 à 80 plantes par m². Dans une autre étude (Pilbeam et al., 1990b), l'effet de la densité est variable selon l'année. A faible densité (20 plantes/m²), un écartement de 12 cm entre les rangs est préférable, alors qu'à densité forte (40 plantes/m²), un écartement plus important de 48 cm est mieux valorisé. Selon Stützel et Aufhammer (1992), déterminés et indéterminés semblent réagir différemment à une augmentation de la densité, puisque le rendement de la variété déterminée "Ticol" augmente plus quand la densité passe de 22 à 44 plantes/m² que le rendement de la variété indéterminée "Herz Freya", en conséquence d'une plus grande augmentation de l'indice de récolte. Pilbeam et al. (1990a, 1990b, 1991b), sur féverole de printemps et d'hiver dans des conditions favorables au développement végétatif, observent une diminution de l'indice de récolte quand la densité augmente, quel que soit le type morphologique. Au contraire, en zone aride, pour Silim et Saxena (1992a), l'indice de récolte n'évolue pas en fonction de la densité à laquelle les plantes sont cultivées. Ces résultats rejoignent les observations de Kawano (1990) qui montre que, dans des environnements très productifs, le rendement est fortement corrélé à l'indice de récolte, alors que dans des environnements faiblement productifs, le rendement est plutôt corrélé à la biomasse.

Pour le haricot, on observe une réaction différente à la densité pour les déterminés et les indéterminés (Nienhuis et Singh, 1985). Quand on observe le rendement en fonction de la densité, on a une augmentation chez les déterminés, alors qu'on a une courbe en cloche pour les indéterminés. Les types déterminés supportent donc mieux les fortes densités, alors que les types indéterminés compensent plus facilement les faibles densités. Toutes les composantes du rendement sont affectées par l'interaction type d'architecture * densité.

Chez Vigna unguiculata, des densités de 12 ou 24 plantes/m² ne modifient le rendement ni des déterminés ni des indéterminés (Chaturverdi et al., 1980).

Chez le lupin, les types déterminés sont les plus sensibles à une faible densité (Bishop et al., 1984), car ils ne peuvent la compenser par une augmentation de la croissance latérale. Cependant, la densité optimale, 35 plantes/m², semble être la même pour les déterminés et les indéterminés. Hamblin et al. (1986) remarquent aussi l'effet positif sur le rendement d'une augmentation de la densité, puisqu'à 15 plantes/m² le rendement est de 9 qx/ha, et qu'il passe à 14 qx/ha à 33 ou 67 plantes/m².

I.2.4.5.2. Influence de la date de semis

Chez le soja, un semis tardif diminue le rendement, en liaison avec une réduction du développement végétatif, en particulier chez les déterminés (Board et al., 1990). Beaver et Johnson (1981a) et Weaver et al. (1991) observent que le rendement décroît rapidement quand le semis est retardé, à partir de début mai, pour les indéterminés, alors qu'il ne diminue qu'à partir d'un semis de début juin pour les déterminés. Ceci explique l'adaptation des déterminés aux zones du sud des Etats-Unis où le soja, étant la seconde culture de l'année, est semé tardivement. Dans le cas des conditions tropicales, on a vu que lors d'un semis tardif, on obtient une augmentation de matière sèche végétative des déterminés et des indéterminés (Mayers et al., 1991a). Mais il n'y a pas d'augmentation du rendement en semis tardif et l'indice de récolte est alors diminué. La diminution du rendement obtenue pour une date de semis non optimale résulte d'une réduction de la contribution des ramifications chez déterminés et indéterminés (Board, 1985; Weaver et al., 1991).

L'ensemble de ces études tend à démontrer la meilleure tolérance des sojas déterminés à un semis tardif.

Des facteurs autres que la date de semis ou la densité influencent le développement des plantes. Par exemple, chez le soja, l'apport de fertilisants azotés augmente la production végétative (Wallace et al., 1990), ce qui provoque une diminution du rendement chez les types indéterminés mais pas chez les déterminés. L'irrigation modifie la distribution du rendement sur la plante et augmente la contribution de la partie supérieure du couvert (Wallace, 1986). Chez la féverole déterminée en Syrie, l'irrigation permet d'augmenter la vigueur végétative des plantes et conduit corrélativement à une nette augmentation du rendement (Husain et al., 1988a). L'application de fertilisants azotés modifie légèrement la distribution des gousses sur la plante, elle augmente la formation des gousses sur les noeuds supérieurs des indéterminés et sur les ramifications des déterminés (Tancogne et al., 1991).

Globalement, le rendement est lié au développement végétatif. Cela explique que l'effet de la date de semis sur le rendement soit plus important que l'effet de la densité (Beaver et Johnson, 1981a, Weaver et al., 1991). Mais, si un faible développement végétatif est préjudiciable au rendement, une croissance trop importante est aussi pénalisante. Par leur architecture au moins dans certains cas, les types déterminés ont du mal à compenser les faibles densités, alors que les types indéterminés risquent un trop fort développement.

1.2.4.6. Stabilité du rendement

Un critère, défini par Finlay et Wilkinson (1963) est couramment utilisé pour estimer la stabilité des variétés. Il correspond à la pente de la droite de régression (β_i) entre le rendement de la variété i et le rendement moyen obtenu dans différents lieux étudiés. Un second critère est aussi utilisé, le carré moyen de la déviation par rapport à la régression (Eberhart et Russell, 1966). Un génotype stable possède un coefficient de régression égal à 1 et une déviation minimale.

Ablett et al. (1991) estiment que tous les types morphologiques peuvent produire de forts rendements chez le soja. Cependant, les déterminés sont moins flexibles vis-à-vis de la densité que les indéterminés. Dans les zones à fort potentiel où la verse est un facteur limitant, on peut considérer que les sojas déterminés ont une plus grande stabilité de leur rendement. Beaver et Johnson (1981b) montrent que le niveau moyen de rendement est équivalent et la réaction des deux types morphologiques est identique en réponse à des environnements de niveaux de production variables. Mais les déterminés ont un rendement moins prévisible en fonction des potentialités du milieu. Cependant, la stabilité des déterminés pourrait être améliorée dans un programme de sélection. De toute façon, on peut penser que les déterminés peuvent être développés pour une adaptation spécifique (Ablett et al., 1989).

Chez le haricot, les types indéterminés sont les plus largement adaptés selon Nienhuis et Singh (1985). Beaver et al. (1985b) observent une meilleure stabilité du rendement (β_i) chez les indéterminés. Kelly et al. (1987) montrent que chez les déterminés, les paramètres de stabilité (pente et déviation) ne sont observés que chez des variétés à faible rendement. Mais White et al. (1992) obtiennent un paramètre de stabilité (β_i) en moyenne plus élevé chez les déterminés. En fait, parmi les génotypes indéterminés, certains présentent une grande stabilité, alors que d'autres

sont instables. Cela montre que fort potentiel et stabilité peuvent être rassemblés chez des génotypes indéterminés de haricot.

Chez les plantes comme le haricot et la féverole, la coexistence de la croissance végétative et la croissance reporductive permet l'établissement d'un nombre croissant de sites reproducteurs, ce qui pourrait expliquer la meilleure stabilité du rendement chez les indéterminés dans certains cas.

Conclusion

Les types sauvages de tous les protéagineux sont indéterminés. La sélection de types déterminés s'est faite avec des objectifs à la fois assez précis (niveau de rendement, résistance à la verse, précocité de récolte) et assez généraux (stabilité du rendement, diminution de la compétition intra-plante). Selon les espèces et les milieux de culture, certains types déterminés répondent à un ou plusieurs de ces objectifs.

De façon générale, pour les protéagineux cultivés dans des pays en voie de développement, et si la récolte se fait au fur et à mesure que les fruits mûrissent, il n'y a pas d'intérêt à un type d'architecture déterminé. Dès que la récolte a lieu en un seul passage, et surtout si elle est mécanisée, l'architecture déterminée peut devenir obligatoire pour continuer à cultiver l'espèce considérée.

Dans les pays développés, la situation varie selon le milieu et l'espèce. Si on considère l'exemple du soja aux Etats-Unis, on s'aperçoit que les possibilités de culture des déterminés ont évolué au cours des années. Les premiers sojas à architecture déterminée ont été cultivés aux Etats-Unis dans des zones sud à fort potentiel de rendement, où la verse représentait des risques importants pour la culture. Ces variétés de soja déterminées sont tardives, et sont par conséquent de taille relativement élevée (Parvez et al., 1989). Dans les zones où on peut envisager deux récoltes par an, et où le soja est la seconde culture, les déterminés présentent l'avantage d'être moins affectés par une date de semis tardive. Les déterminés se sont révélés par la suite intéressants aussi pour le nord des Etats-Unis.

L'architecture déterminée, dans les espèces où elle présente un intérêt agronomique, conduit à un certain nombre d'améliorations. Outre les gains de rendement, d'autres objectifs peuvent orienter le choix entre variétés déterminées ou indéterminées. L'un est la date de récolte, les autres avantages attendus chez les déterminés étant la diminution de la verse et l'augmentation de la stabilité du rendement. De plus, pour une plante déterminée, le chevauchement entre croissance végétative et croissance reproductive est minimisé, ce qui permet de diminuer leur compétition à l'intérieur de la plante (Green et al., 1977, Lejeune-Hénaut, 1991). Une plus grande proportion des photosynthétats produits après l'anthèse est donc théoriquement disponible pour les organes reproducteurs et doit permettre de maximiser le rendement (Shibles et Green, 1969, cités par Lin et Nelson, 1988b; Koscielniak et al., 1990). L'ampleur de cette compétition est cependant difficile à mesurer, ainsi que sa diminution sous l'influence d'une modification de l'architecture. Cependant, dans certains cas, le chevauchement entre croissances végétative et reproductive permet de maximiser le nombre de noeuds produits et favorise le rendement.

Ces bénéfices s'expriment en fonction du milieu où la culture est implantée, et la culture de plantes à architecture déterminée peut entraîner la modification des pratiques culturales développées pour des types indéterminés. La date de semis ne doit généralement pas être modifiée. Par contre, une augmentation de la densité peut parfois être bénéfique. Dans le cas de la féverole, elle permet de diminuer le nombre de tiges qui se développent chez les déterminés et ainsi de diminuer le nombre de tiges stériles. Chez le soja, la hauteur d'insertion de la gousse la plus basse est parfois trop faible chez les déterminés (Ablett et al., 1989) mais peut être augmentée par une plus forte densité. Au nord des Etats-Unis, la culture de sojas déterminés demande une augmentation de la densité.

Selon certains auteurs (Smartt et Hymowitz, 1985), l'architecture déterminée est considérée comme un caractère de domestication, au même titre que le gigantisme des organes reproducteurs, l'indéhiscence des gousses ou l'absence de substances anti-nutritionnelles. Elle permet aussi de se rapprocher du type théorique de plantes optimisant le développement végétatif par rapport à la production de graines (Kozlowski, 1992). Cependant, le passage du développement végétatif au développement reproductif est progressif. L'existence d'une phase où les croissances végétative et reproductive sont concomitantes est liée à l'existence de contraintes (Cohen, 1971). Ces contraintes sont la nécessité d'un développement de nouveaux organes végétatifs pour la mise en place d'organes reproductifs.

£F	

Chapitre II Origine, définition et hérédité de l'architecture déterminée chez le lupin blanc

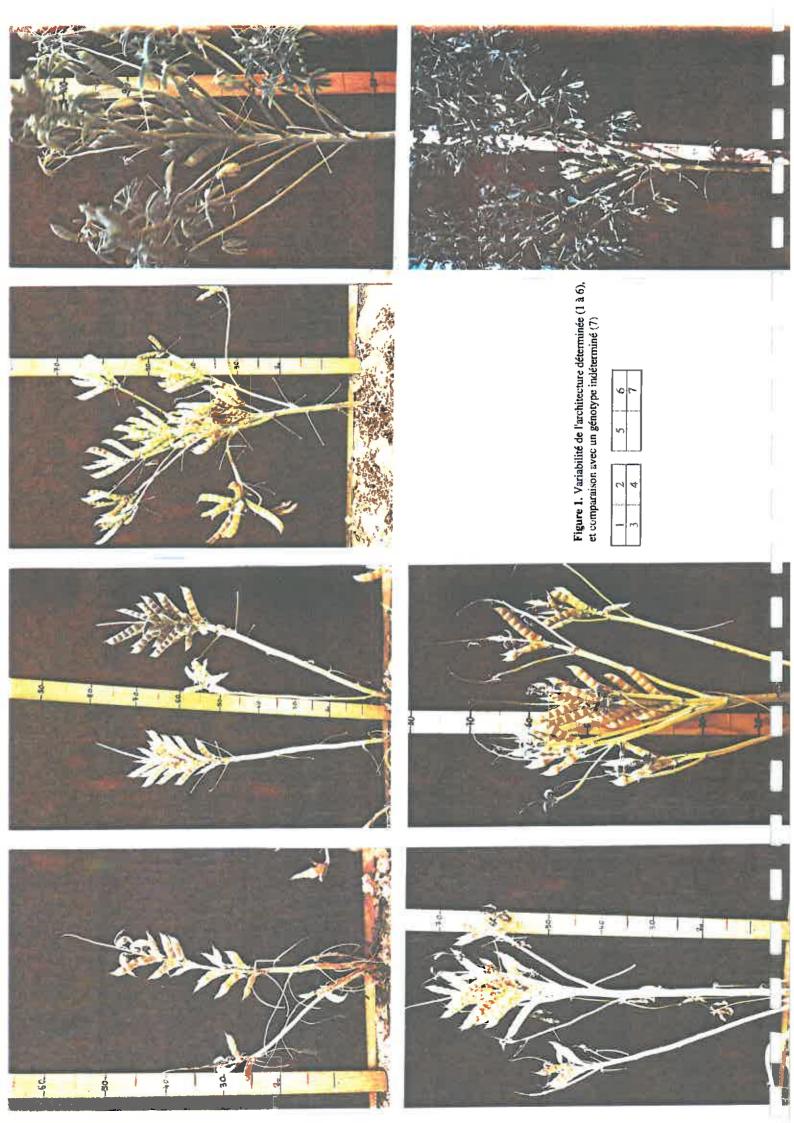
Introduction

Cinq génotypes de lupin blanc, *Lupinus albus* L., de type printemps et d'architecture déterminée ont été donnés par Mr Mikolajczyk, de la station de recherche de Przdebedowo, en Pologne, à Mr Lenoble du laboratoire "lupin" de l'INRA de Lusignan en 1984. Ils sont issus d'un programme de mutagenèse (Mikolajczyk *et al.*, 1984), et présentent une architecture "épigonale", c'est-à-dire qu'ils développent uniquement une tige principale terminée par une inflorescence, mais pas de ramification. A l'INRA, deux génotypes ont paru plus intéressants, LA298 et LA300. Ces génotypes ont été croisés dès 1985 avec une gamme de génotypes de précocité très variable, pour essayer d'augmenter leurs potentialités agronomiques qui sont très limitées. L'un d'entre eux a été le croisement, appelé CH304 (CH pour Croisement d'Hiver), entre LA300 et LA195, ce dernier génotype étant le génotype d'hiver le plus tardif disponible à cette période. Ces croisements ont été menés en autofécondation pendant plusieurs générations. Des croisements incontrôlés, liés à un taux d'allogamie résiduel, ont eu lieu car on retrouve dans quelques descendances des génotypes à grains marbrés alors que les parents d'origine avaient des grains blancs.

Si LA298 et LA300 ont une architecture clairement déterminée, dans le sens où leur tige passe brutalement d'un développement végétatif strict à un développement reproductif strict, les génotypes issus de croisements peuvent présenter des ramifications qui, elles aussi, sont déterminées. La nécessité d'une définition claire de l'architecture déterminée chez le lupin est rapidement apparue. Après observation d'un certain nombre de génotypes d'origine variable, on a pu définir qu'une plante a une architecture déterminée si, à un moment donné de son développement, tous ses bourgeons axillaires sont floraux. En conséquence, la croissance végétative des plantes n'est pas potentiellement infinie comme chez les indéterminés. Le terme "épigonal" désigne un type particulier de plante déterminée dont les bourgeons axillaires des feuilles de la tige principale sont floraux et qui n'ont pas de ramification. Chez des génotypes plus ramifiés, le caractère déterminé ne sera parfois évident qu'au niveau des ramifications tertiaires, ce qui rend le diagnostic difficile et tardif. Cependant, un caractère "marqueur" est rapidement apparu. En effet, si la ramification se développant à l'aisselle de la plus haute feuille de la tige principale est courte, avec un faible nombre de feuilles, voire réduite à une simple fleur, on peut être sûr que la plante en question est déterminée. En effet, chez les indéterminés, cette ramification est toujours bien développée, et porte un nombre de feuilles équivalent au nombre de feuilles des autres ramifications primaires. Ce caractère marqueur permet de repérer l'architecture déterminée très tôt dans le cycle de la plante.

Il arrive parfois qu'une confusion soit possible entre l'architecture déterminée telle qu'elle a été décrite ici, et un caractère déterminé acquis à la suite d'une vernalisation importante ayant réduit le nombre de feuilles sur les ramifications à zéro. Ce phénomène de vernalisation intense s'observe parfois pour des génotypes de printemps semés très tôt au printemps ou semés en hiver. Dans les études menées ici, il n'y a pas eu de confusion possible, puisque le matériel a toujours été de type hiver, donc relativement tardif.

A ce niveau, un peu de vocabulaire s'impose. Dans la terminologie anglo-saxonne, on trouve en général le terme "determinate growth" pour désigner l'architecture déterminée. Dans le cas du lupin, ce terme n'est pas satisfaisant puisque d'un point de vue botanique, la tige principale ainsi que les ramifications ont une croissance déterminée car elles sont terminées par une inflorescence. Les génotypes indéterminés de lupin sont donc composés de



modules (c'est-à-dire de ramifications) déterminés, mais la croissance de la plante entière est indéterminée. Chez les génotypes déterminés, les modules sont déterminés de la même façon, et la plante dans son ensemble a aussi un développement déterminé. Par la suite, on n'emploiera que le terme "architecture déterminée" pour éviter toute confusion.

L'hérédité du caractère d'architecture déterminée n'avait pas été étudiée chez les lupins d'hiver. Ceci a été fait par l'étude de la descendance de trois croisements simples.

II.1. Matériel et méthodes

Le premier génotype fixé issu du croisement CH304 a été croisé en printemps 1988, en serre, avec trois lignées indéterminées de type hiver: Lunoble, Lumineux et CH46. Lumineux est une lignée d'hiver précoce, alors que Lunoble et CH46 sont des lignées d'hiver tardives. Les plantes F1, toutes indéterminées, ont été cultivées en serre en 1989/90. Les graines F2 récoltées ont été semées en champ au printemps 1990. En automne 1990, les familles F3 issues des plantes F2 ont été semées en champ, ainsi que des graines F2 de façon à faire des notations dans des conditions de vernalisation adaptées à ce matériel de type hiver.

En 1990/91, la génération F2 comprenait 93 plantes pour le croisement de CH304 avec Lunoble, 87 plantes pour le croisement avec Lumineux et 94 plantes pour le croisement avec CH46. La génération F3 comprenait 84, 81 et 80 familles pour les trois croisements dans l'ordre précédent, chaque famille étant représentée par une trentaine de plantes. L'architecture, déterminée ou indéterminée, a été notée pour chaque plante. On a fait l'hypothèse que le caractère déterminé était monogénique récessif. On attend donc, en F2, 3/4 de plantes indéterminées et 1/4 de plantes déterminées. En F3, 1/4 des familles doivent comporter uniquement des plantes déterminées, 1/4 des familles uniquement des plantes indéterminées, et la moitié des familles doivent être en disjonction, avec à la fois des plantes déterminées et indéterminées, celles-ci étant en proportion 1/4 et 3/4. Ces hypothèses ont été testées en utilisant un test χ^2 .

II.2. Résultats

En génération F2, et encore plus en génération F3, il existe une grande variabilité génétique pour l'architecture chez les déterminés (figure 1).

Les descendances obtenues en F2 et F3 sont présentées dans le Tableau 1, ainsi que la valeur du test sous l'hypothèse d'un déterminisme monogénique récessif de l'architecture déterminée.

Ces résultats montrent qu'on ne peut pas rejeter l'hypothèse de départ. L'architecture déterminée a donc une hérédité monogénique récessive.

Tableau 1. Effectif des plantes déterminées (D) et indéterminées (I) en génération F2, et effectif des familles déterminées, indéterminées et en disjonction (I/D) en génération F3.

Valeur du test χ^2 et degré de signification (ns : non significatif).

		Plantes F2				Familles F3			
Croisement avec:	D	I	χ ² '1:3'		D	I	I/D	χ ² '1:1:2'	
Lunoble	20	73	0.606	ns	19	21	44	0.286	ns
Lumineux	23	64	0.096	ns	19	20	42	0.136	ns
CH46	21	71	0.014	ns	24	16	40	1.600	ns

II.3. Discussion

L'hérédité monogénique récessive trouvée pour l'architecture déterminée chez les lupins d'hiver est en accord avec les résultats de Mikolajczyk et al. (1984) sur les lupins de printemps entièrement épigonaux. Ce caractère a donc une hérédité très simple bien que son expression soit variable selon le génotype de la plante qui le porte, comme nous le détaillerons par la suite. Etant donné que le caractère déterminé a été obtenu à la suite d'une mutagenèse, la probabilité d'un caractère monogénique était grande (Simmonds, 1979). C'est le cas de nombreux caractères obtenus à la suite de mutations (Poehlman, 1959).

Parmi les espèces cultivées, un certain nombre de mutations spontanées ont été sélectionnées dans des variétés anciennes. D'autres ont été induites par des agents mutagènes, quand il n'existait pas de gène connu (Poehlman, 1959). Des limitations importantes à ce protocole d'amélioration des plantes sont rapidement apparues. Outre le taux de mutation faible, beaucoup de mutations sont indésirables ou sans valeur. La stabilité des mutants est inconnue. Enfin, si au départ les sélectionneurs pensaient améliorer une ou deux caractéristiques en maintenant l'identité et la performance pour le reste, ils ont vite observé un changement de l'ensemble de la physiologie (Poehlman, 1959). Les mutations sont donc rarement utilisables telles quelles. Il faut généralement les transférer dans des structures génétiques intéressantes pour l'ensemble de leurs qualités (Demarly, 1977). En effet, le fonctionnement des linkats, qui sont des ensembles équilibrés par sélection naturelle, est perturbé par toute mutation. Une mutation risque d'apporter un affaiblissement général de la vigueur, même si, par ailleurs, elle conditionne un caractère majeur (Demarly, 1977). Le fonctionnement général du génome a aussi pour conséquence que l'étude de lignées isogéniques sauf pour le caractère étudié est d'intérêt variable. La mutation doit être introduite dans un fond génétique qui lui convient pour révéler son potentiel.

Dans notre cas, l'introduction d'un caractère modifiant l'architecture perturbe complètement le développement de la plante. Ainsi il devient aléatoire de prédire le comportement d'une lignée déterminée isogénique d'une lignée indéterminée connue. Les données acquises au sein du groupe des indéterminés sont à considérer avec circonspection avant de les adapter aux déterminés. En particulier, les corrélations entre les caractères généralement considérés dans les programmes de sélection peuvent être entièrement modifiées. D'autre part, la variabilité génétique disponible chez les lupins existe uniquement chez des types indéterminés que l'on peut appeler "sauvages". L'introduction de variabilité génétique dans le pool déterminé nécessitera donc toujours d'introduire des parents indéterminés dans les plans de croisement puis de sélectionner des descendants déterminés. Dans le cas du lupin, les sélectionneurs travaillent déjà avec un gène majeur récessif, celui de l'absence en alcaloïdes, les variétés étant toutes dépourvues d'alcaloïdes, les écotypes

sauvages étant amers. La sélection de lignées déterminées sans alcaloïdes exigera donc de manipuler deux caractères monofactoriels en plus des caractères quantitatifs. Dans le cas de caractère comme l'architecture déterminée, qui a un effet variable selon le génome où il est introduit, la création de populations de réserve permet une certaine coadaptation des gènes avant la sélection proprement dite (Gallais, 1990). Ces populations de réserve vont être enrichies dans les caractères monogéniques et serviront de source aux programmes de sélection. Cette méthode évite de perdre, lors de l'introduction d'un gène majeur ayant des effets sur d'autres caractères, les progrès obtenus sur ces autres caractères.

La voie généralement suivie pout introduire une mutation est le back-cross pendant plusieurs générations. Le parent donneur de la mutation est le plus souvent utilisé comme mâle, et la variété receveuse comme femelle pour conserver son cytoplasme dans la génération suivante (Demarly, 1977). Si le caractère à tranférer est dominant, les individus porteurs de la mutation sont directement identifiables à chaque génération de back-cross, et seront sélectionnés avant le croisement suivant. Si la mutation est récessive, les descendants porteurs de cette mutation à l'état hétérozygote seront indiscernables des descendants homozygotes. Deux techniques sont possibles. Soit, après chaque back-cross, on autoféconde les descendants, on ne retient que les porteurs de la mutation à l'état homozygote, et on les recroise avec le parent récurrent. Soit, toute la descendance est croisée avec le parent récurrent, et en même temps, on autoféconde chaque plante pour tester si elle porte la mutation à l'état hétérozygote. Seuls les croisements avec les plantes hétérozygotes seront conservés. Cette seconde technique permet de progresser plus vite pour l'introduction du caractère muté, mais nécessite d'effectuer sur chaque plante un croisement et une autofécondation. Ceci est parfaitement possible chez le lupin qui produit plusieurs inflorescences.

Au cours du temps, les agriculteurs ont eux-mêmes sélectionné un grand nombre de caractères monogéniques que nous considérons actuellement comme des caractères de domestication (Simmonds, 1979). Cependant, dans l'histoire moderne de la sélection végétale, un certain nombre de gènes ont présenté un très grand intérêt pour les productions agronomiques, comme le caractère déterminé chez le soja ou la tomate de serre, le caractère d'absence d'acide érucique chez le colza, le nanisme chez le blé, l'absence d'alcaloïdes chez le lupin bleu cultivé en Australie, l'absence de tanins chez le pois protéagineux et la féverole. Ces quelques gènes permettent à ces cultures de couvrir des surfaces et d'atteindre des niveaux de production inenvisageables sans leur concours. D'autres gènes majeurs, bien que potentiellement intéressants, sont finalement difficiles à justifier pour l'amélioration des variétés. C'est le cas par exemple du gène Opaque 2 du maïs qui augmente la teneur en protéines des grains mais a un effet corrélatif négatif sur le rendement. D'autres gènes majeurs concernent le déterminisme de la couleur des fleurs des plantes ornementales ou des résistances à des pathogènes.

Chapitre III Description et variabilité de l'architecture déterminée chez le lupin blanc d'hiver

Introduction

On a défini, dans le chapitre précédent l'architecture déterminée. Celle-ci apparaît différer de l'architecture indéterminée principalement par la structure des ramifications. Les génotypes déterminés présentent un port plus compact et moins feuillu. Ces observations succintes nécessitaient des études plus approfondies.

Tout d'abord, l'architecture de quelques génotypes déterminés a été décrite dans une gamme de conditions environnementales, de façon à caractériser cette architecture. Ces conditions environnementales variées ont été réalisées par différentes dates de semis en plusieurs lieux, et aussi par plusieurs densités de culture. La structure de la tige principale et des ramifications a été décrite dans tous les milieux, ce qui a permis de comprendre sa mise en place au cours de la croissance de la plante. Cette description a conduit à proposer un modèle de développement des ramifications. Les résultats sont présentés dans l'article publié dans Annals of Botany (Julier et Huyghe, 1993) et intitulé "Description et modélisation de l'architecture déterminée chez quatre génotypes de lupin blanc d'hiver, sous l'effet du lieu, de la date de semis et de la densité".

Le modèle utilisé a ensuite été amélioré pour pouvoir décrire une gamme plus étendue de phénotypes. L'objectif était de pouvoir proposer un modèle prédictif de l'architecture. En effet, on dispose déjà d'un modèle prédictif de la structure de la tige principale du lupin. Ce modèle prédit le nombre de feuilles de la tige principale en fonction de la somme de températures au dessus de 3°C depuis le semis, de la somme de températures vernalisantes depuis le semis, des besoins en vernalisation des génotypes et du poids de la graine semée (Huyghe, 1991, 1993a). Un environnement informatique a été développé autour de ce modèle, ce qui permet maintenant de l'utiliser pour des prédictions ou des simulations (Billaudeau, 1993). Le fait d'avoir un modèle prédictif de la structure des ramifications chez les déterminés serait un atout important pour décrire l'architecture.

Ensuite, une large gamme de génotypes déterminés a été étudiée, et certains d'entre eux ont été placés dans un dispositif multilocal. Ces génotypes proviennent de croisements contrôlés et permettent de décrire la variabilité génétique disponible au sein de cette architecture. De plus, il est nécessaire de tester le comportement de ce matériel en plusieurs lieux. On ne peut pas a priori supposer que la variation induite par l'environnement sur les quelques lignées étudiées précédemment soit similaire pour d'autres génotypes. En effet, des interactions génotype*milieu pour les caractères d'architecture ne sont pas à exclure.

III.1. Description et modélisation de l'architecture déterminée chez quatre génotypes de lupin blanc d'hiver

Annals of Botany 72: 493-501, 1993

Description and Model of the Architecture of Four Genotypes of Determinate Autumn-sown White Lupin (*Lupinus albus* L.) as Influenced by Location, Sowing Date and Density

BERNADETTE JULIER and CHRISTIAN HUYGHE

INRA, Station d'Amélioration des Plantes Fourragères, 86600 Lusignan, France

Accepted: 13 May 1993

The structure of four new autumn-sown determinate genotypes of white lupin, grown with a combination of sowing dates and plant densities at four locations in France was studied in 1990/91 and 1991/92. Plant architecture was characterized in terms of the number of first-order branches produced and the distribution of leaves on these branches and how they varied with the number of mainstem leaves and the position of the branch on the mainstem.

The variation in the number of mainstem leaves on determinate genotypes was satisfactorily described by an earlier model developed for indeterminate genotypes using the intensity of vernalization relative to accumulated temperature above 3 °C as input. However the architecture of the first-order branches, defined by their number and the total number of leaves per branch at each subtending position on the mainstem, differed, and was influenced by genotype, location and sowing date. In four determinate genotypes, these two characters were positively correlated, and correlated with the number of leaves on the mainstem. Increasing density from 10 to 40 plants m⁻² reduced the number of branches and their total number of leaves. Pruning 15 leaves from the mainstem at the beginning of stem elongation did not influence the development of the first-order branches. There appeared to be a functional relationship between the number of leaves on the mainstem and the number of branches established very early in the growing season.

The profiles of number of leaves on the first-order branches on the mainstem with branch position were modelled using two sub-models, one describing the mean number of leaves on the branches actually present, and the second describing the frequency of occurrence of a branch at a particular position on the mainstem. Of the five model parameters, one, representing the minimal number of branches present on the plant, was correlated with the number of first-order branches. Genotype, location, sowing date and density affected the shape of the profiles.

Key words: White lupin, Lupinus albus L., determinate growth, architecture, model, branch.

INTRODUCTION

The white lupin (Lupinus albus L.) is a grain legume, grown for protein, that originates from the Mediterranean area. Autumn-sown cultivars with high frost tolerance have been selected (Huyghe and Papineau, 1990). Increased frost tolerance is generally associated with late flowering and this provides a greater opportunity for extensive vegetative growth, especially in indeterminate cultivars. The greater vegetative growth and the increased within-plant competition that it induces can be detrimental to pod setting (Herbert, 1979; Porter, 1982; Huyghe, 1990), pod growth and yield. Recently, determinate genotypes of autumn-sown lupins have been selected in which the determinate character is controlled by a single recessive gene (Julier and Huyghe, 1992). The vegetative growth of these genotypes is restricted. usually to a mainstem plus one order of branches. Once flowering is initiated, determinate plants are characterized by having all of their apical and lateral buds in a floral state. These new architectural types are better adapted to cool and wet conditions where they are harvestable earlier, and have greater and more stable yields than indeterminate types (Julier et al., 1993). They have great potential as an alternative, grain-legume protein crop for the cooler regions of Europe.

The growth of the mainstem of indeterminate lupins has been well characterized by Huyghe (1991). For a given genotype with a specific vernalization requirement, the number of leaves on the mainstem is determined by the intensity of vernalization received during the early autumn and winter growth relative to the amount of temperature accumulated above 3 °C. When the first-order branches start to elongate, they are supported by assimilates provided by the mainstem leaves and the quantity available is primarily governed by the number of leaves present, but can be modified by the plant density which alters the degree of

TABLE 1. The dates of sowing of Lupinus albus at the six locations in France

	Sowing date								
Location	1	2	3	4	5	6			
Lusignan 1990/91	10/09	21/09	04/10	15/10	25/10	05/1			
Lusignan 1991/92	18/09	24/09	04/10	14/10	25/10	05/11			
Caussade 1991/92		27/09			•	,			
Dijon 1991/92	13/09	25/09	04/10	•					
Cossé-Le-Vivien 1991/92	13/09	25/09	04/10	18/10					
Gotheron 1991/92		01/10							

mutual shading. A reduction in branch development at high plant density has been reported in spring-sown white lupin (Herbert, 1979) and other species (Whisler et al., 1986).

The aim of this study was to examine whether the mainstem of determinate types behaved similarly to indeterminates, in relation to vernalizing temperature; and to characterize and model first-order branch development in terms of their number, and the number of leaves on them. The relations between mainstem growth and branch architecture, and the influence of plant density were also studied.

MATERIALS AND METHODS

Four determinate breeding lines from the same parental cross, CH304/70, CH304/71, CH304/72 and CH304/73 were studied. CH304/72 is an early flowering genotype, CH304/70 and CH304/71 are late flowering, and CH304/73 is intermediate. They were sown on six dates at Lusignan (INRA Centre, Vienne, France) in 1990/91 and 1991/92. In 1991/92, they were also sown on three dates at Dijon (INRA Centre, Côte-d'Or, France), and on four dates at Caussade (Caussade Semences, Tarn-et-Garonne, France), Cossé-Le-Vivien (GIE Lupsem, Mayenne, France) and Gotheron (INRA Station, Drôme, France). The dates of sowing at each site are given in Table 1. Each plot consisted of three rows, 3-5 m long depending on the location, and sown 0.6 m apart at a planting density of 20 seeds m⁻².

The effect of plant density on plant architecture was examined at Lusignan. Lines CH304/70 and CH304/73 were sown at 10, 20 and 40 plants m⁻² on three occasions (18 Sep., 4 Oct. and 25 Oct.) in three replications. Each plot was 3×2.4 m in length and contained four rows. 0.6 m apart for the 10 and 20 plants m⁻² densities, and eight rows. 0.3 m apart for 40 plants m⁻² density. The two lower densities were obtained by sowing 20 and 30 seeds m⁻² respectively and hand thinning to the required density at the beginning of spring.

The effect of mainstem leaf number on the number and growth of first-order branches was tested at Lusignan in 1991/92 by removing 0, 5, 10 or 15 leaves from the mainstem of CH304/70 sown at 20 seeds m⁻² on 4 Oct. Leaves were pruned from the mainstem on 14 Apr. at the beginning of stem elongation. Ten plants were sampled on 2 Jul., at about the maximum dry weight stage, and mainstem and first-order branches of the whole sample were weighed. As there was no replication, no statistical analysis was performed on these two characters.

Twenty plants were sampled from each location, genotype and sowing date combination once the mainstem inflorescence had flowered, and the number of leaves on the mainstem counted. Flowering was considered to have started when 50 % of the plants had at least one opened flower. The start of flowering is expressed in day.degree (°C.d) above 3 °C from sowing; data were available for all sites except Dijon. Subsequently, when first-order branches had formed, their number and the number of leaves on each were counted on 30 plants. An axillary structure was considered to be a branch if it carried an inflorescence, even if no leaves were present. An axillary structure reduced to a single

flower was not considered to be a branch. Branches were numbered according to the position of the subtending mainstem leaf, numbering from the top of the plant to the bottom. The profile of leaf number per branch as a function of branch position was modelled using PROC NLIN of the Statistical Applications Systems (SAS Institute, 1988), with the secant method (Ralston and Jennrich, 1978).

RESULTS

Structure of mainstem

Progressively fewer leaves were produced on the mainstem with successive sowing dates at each location (Table 2). The mean number of mainstem leaves ranged from 13-0 for CH304/72 sown on 5 Nov. 1991 at Lusignan to 45-9 for CH304/71 sown on 17 Sep. 1991 at Caussade. At each sowing date and each location, the late-flowering genotypes, CH304/70 and CH304/71, had more mainstem leaves than the intermediate genotype CH304/73 (the averages for all locations and sowing dates were 30-6, 29-6 and 25-9 respectively), and many more than the early-flowering line CH304/72 which had 22-0 leaves.

The date at which the mainstem flowered was strongly correlated with mainstem leaf number (Fig. 1, r = 0.87,

TABLE 2. Mean number of mainstem leaves produced by four determinate genotypes of white lupin sown on different sowing dates (sowing dates are given in Table 1) at six locations in France

		Sowing date								
	1	2	3	4	5	6				
Lusignan 1990/9	7									
CH304770	39-90	34.00	32-63	26-60	23.50	21-86				
CH304, 71	38-70	37-20	29.89	25.86	22:21	19-48				
CH304/72	30-30	28.80	22.89	19-09	15-35	14-41				
CH304:73	37.00	30.50	25.29	21-56	18-62	16-43				
Lusignan 1991/9	12									
CH304/70	42-78	31.76	28-67	24.76	22.77	19-49				
CH304/71	39-71	30.72	28:37	24.85	20.80	18.00				
CH304/72	26.95	21.84	20.85	17.89	15.65	13.00				
CH304/73	33.08	26.68	23-94	21.65	18.70	15.87				
Caussade 1991/9	92									
CH304/70	45.30	43-65	29-10	24.00						
CH304/71	45.90	43.75	29.00	22.85						
CH304/72	36.55	29.42	21.90	17-78						
CH304/73	42.58	34-30	25.70	20.40						
Dijon 1991/92										
CH304/70	32:36	26-26	23-52							
CH304/71	30.69	27-73	22.79							
CH304/72	27-43	20.50	19.00							
CH304/73	31.85	24.00	20.72							
Cossé-Le-Virien	1991/92									
CH304/70	41.20	36.78	31-35	25.03						
CH304/71	39-35	36.09	29.74	23.50						
CH304/72	26.30	23.97	20.48	17-32						
CH304/73	33-87	29-47	23.86	21.37						
Gotheron 1991/	92									
CH304/70	39.40	32.38	24.85	21.21						
CH304/71	38-20	30-68	22.40	21.56						
CH304/72	33.71	29-41	20.50	18-53						
CH304/73	30.05	22.95	18-83	16-34						

Julier and Huyghe-Branch Architecture of Determinate Lupin

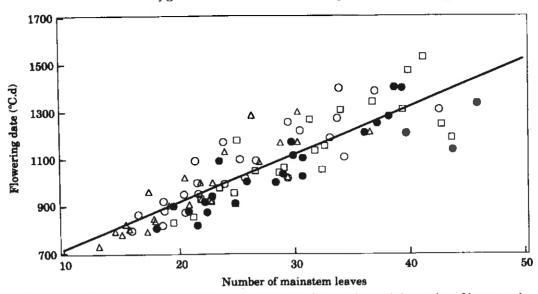


Fig. 1. Relationship between flowering date, in day,degree (°C.d) above 3 °C from sowing, and the number of leaves on the mainstem, for four determinate genotypes grown at five locations in 1990/91 and 1991/92. Genotypes: (\square) CH304/70; (\blacksquare) CH304/71; (\triangle) CH304/72; (\square) CH304/73. Regression line is $y = 512 + 20 \cdot 25x$.

106 d.f.). The linear regression for flowering date (y) on mainstem leaf number (x) for these determinate genotypes (y = 512 + 20.25x) is virtually the same as that observed for the unrelated autumn-sown indeterminate genotypes (y = 476 + 22.85x) (C. Huyghe, unpubl. res.).

Relationship between mainstem and first-order branches

The number of first-order branches per plant varied from none on CH304/72 for the latest-sown plants at Gotheron. Dijon and Lusignan in 1991/92 to 11.8 for the earliest-sown CH304/70 at Lusignan in 1990/91. The total number of leaves present on the whole compartment of first-order branches ranged from none for the epigonal phenotypes without a branch, to 43.4 for early-sown CH304/73 at Lusignan in 1990/91. On average, there were never more than five leaves per branch. Mean leaf number per branch varied with the position of the branch on the mainstem, genotype, sowing date and location.

Both the number of first-order branches and the total number of leaves on these branches were highly correlated with the number of leaves on the mainstem (Fig. 2A, B, r =0.88 and r = 0.87 respectively, both for 106 d.f.), and the total number of leaves on the branches was highly correlated with the number of branches (Fig. 2C, r = 0.95, 106 d.f.). The regression equation relating the number of first-order branch leaves (y) to the number of mainstem leaves (x) (y =-13.66+1.06x) indicates that when the mainstem had less than 13 leaves, no first-ord r branch leaves were present. In autumn-sown indeterminate genotypes, plants with 13 leaves on the mainstem can have up to 17 first-order branch leaves on its branches. The three factors of vegetative development considered here (i.e. number of mainstem leaves, number of branches, number of branch leaves) were also strongly intercorrelated. However, the number of

branch leaves on indeterminates was greater than on determinates, irrespective of the number of mainstem leaves.

Pruning different proportions of leaves from the mainstem at the beginning of stem elongation did not significantly affect the number of first-order branches or the number of leaves (Table 3). However, the removal of leaves did decrease mainstem and branch weights.

Structure of first-order branches

When the overall mean number of leaves per branch was calculated as total leaf number at a branch position in the sample divided by potential number of branches in the sample (in fact number of plants in the sample), irrespective of whether or not they were present, the number varied with the position of the branch on the plant in a relatively uniform manner (Fig. 3). The upper branches, near the mainstem inflorescence usually had few leaves and sometimes none. Successively lower branches down the mainstem had increasing numbers of leaves with the maximum number of leaves per branch being borne between branch positions 4 and 7, depending on the genotype and on sowing date. Beyond this position, the mean number of leaves progressively decreased, usually because fewer plants actually produced these lower-level branches. When the specific mean number of leaves per branch was calculated as the total number of leaves present divided by the number of branches actually present, the number plateaued or slightly decreased at the lower branch positions (e.g. Fig. 6). The shape of the leaf number/branch position curve was influenced by genotype, sowing date and location. A smaner maximum number of leaves per branch and a less dispersed distribution profile were observed for the early-flowering genotype CH304/72, and for a later sowing (Fig. 3). The maximum number of leaves per branch within the profile and the position at which the maximum number occurred

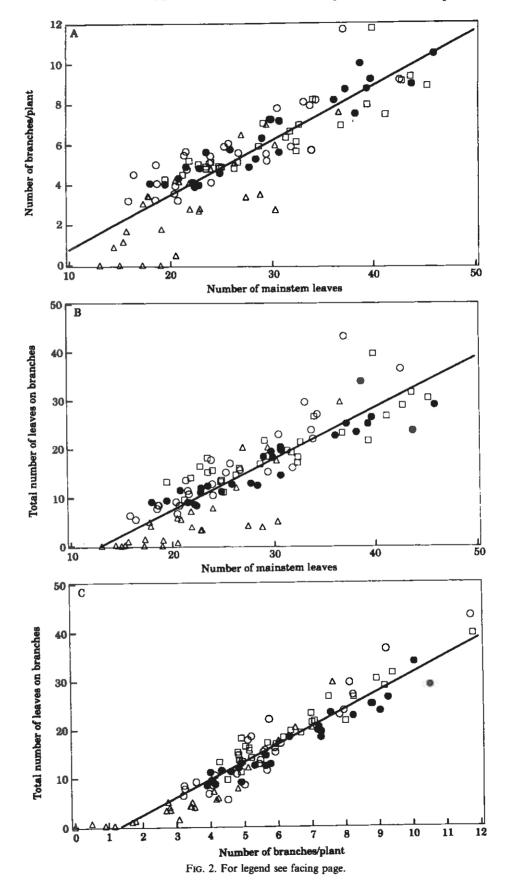


TABLE 3. The effect of varying the number of mainstem leaves on the number of first-order branches, the total number of leaves on the first-order branches and on mainstem and first-order branch weights (in g per plant) for CH304/70 sown on 4 Oct. 1991 at Lusignan

Number of leaves pruned from the mainstem	Number of branches	Number of branch leaves	Mainstem weight	Branch weight
0	5-50*	16·33ª	16-69	6.43
5	5·87*	19·37 ^a	13-51	5-44
10	5·23*	16·93a	10-25	5.07
15	5-30°	16·43*	8.63	4.06

Means for each trait, followed by the same superscript letter do not significantly differ according to the Student-Newman-Keuls multiple range test (P = 0.05).

were both significantly affected by genotype, location and sowing date. When the maximum value of the profile was plotted against the number of first-order branches, the maximum number of leaves per branch increased with the number of branches on the plant up to five to six branches per plant, and then plateaued (Fig. 4). The pattern was not followed by all four genotypes as each of them did not cover the whole range of number of branches.

Influence of plant density on branching

This was tested at Lusignan in 1991/92 on two genotypes sown at three plant densities on three sowing dates. Increasing plant density from 10 to 40 plants m⁻² decreased both the number of first-order branches and the total number of leaves on these branches in each genotype and at each sowing date (Table 4) even when non-significant. The reduction of the number of branches was more important when the density increased from 20 to 40 plants m⁻² than when it increased from 10 to 20 plants m⁻². Increasing density produced narrower leaf profiles but did not affect the maximum number of leaves per branch or the position of the branch carrying the maximum number of leaves within these profiles (Fig. 5).

MODELLING THE PROFILE OF THE NUMBERS OF LEAVES ON THE BRANCHES

A mathematical method of comparing the leaf profile curves was needed to quantify and predict the effect of genotype, location and agronomy on plant structure. Empirical descriptions of the leaf distributions by a single curve has no useful physiological basis. The general shape of a leaf distribution curve results from two phenomena: (a) the distribution of the *specific* number of leaves per branch (as defined previously); and (b) the frequency of occurrence of a branch at a particular position on the mainstem. The curves for the specific number of leaves per branch and the frequency at which particular branches occurred on the mainstem were modelled separately.

The curve for specific leaf number per branch had a sigmoid shape, so it was fitted with a logistic curve (France and Thornley, 1984):

$$y = \frac{x_i x_f}{x_i + (x_f - x_i) e^{-ux}}$$

in which x is the position of the branch on the mainstem; y is the number of leaves on branch x; x_i is the minimum number of leaves per branch, x_i is the maximum number of leaves per branch; and u is the rate of increase of leaves per branch. This logistic curve does not describe cases where the number of leaves on the lower branches decreased, but there were few such cases.

The curve of the frequency of occurrence of branches at particular positions on the mainstem plateaued at 100% for the upper positions on the mainstem, then decreased at an exponential rate. It was fitted with the following model:

in which x is the position of the branch on the mainstem; z is the frequency of plants carrying the branch x; mu is the rate at which the frequency of occurrence decreases with position on the mainstem; and n is the minimum branch number present on a plant.

The total number of leaves present at each branch position (g) is given by the composite model, g = yz. It has five parameters: x_n, x_p, u , mu and n. These parameters were estimated for each of the 108 location, sowing date, genotype combinations. In each case, the fit of the composite model to the experimental data was assessed by a Pearson correlation coefficient.

In all cases, the sub-models for specific leaf number per branch and the frequency of branch occurrence fitted the experimental data well (e.g. Fig. 6). The correlation coefficient for the fit of the composite model to the data was greater than 0.950 in 95 cases of the 108 data set, was between 0.950 and 0.850 in 12 cases, and lower than 0.850 for only one. The composite model thus provided adequate

FIG. 2. Relationships between: A, the number of leaves on the mainstem and the number of the first-order branches; regression line is y = -1.95 + 0.27x; B, the number of leaves on the mainstem and the total number of leaves on the first-order branches; regression line is y = -13.66 + 1.06x; and C, the total number of leaves on the first-order branches and the number of first-order branches, regression line is y = -5.04 + 3.37x, for four determinate genotypes grown at six locations in 1990/91 and 1991/92. Genotypes: (\square) CH304/70; (\square) CH304/71; (\square) CH304/73.

Julier and Huyghe—Branch Architecture of Determinate Lupin

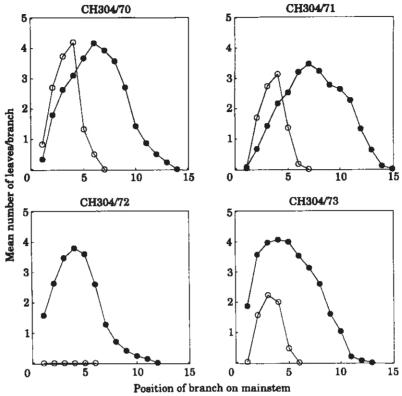


Fig. 3. Profiles of the mean number of leaves per first-order branch with the position of the branch on the mainstem, for four determinate genotypes sown at two sowing dates at Lusignan in 1991/92. () Sown on 18 Sep. 1991 and () sown on 5 Nov. 1991.

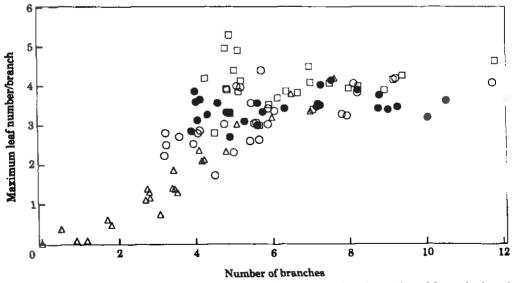


Fig. 4. The maximum mean number of leaves per branch within the profile plotted against the number of first-order branches per plant for four determinate genotypes grown at six locations in 1990/91 and 1991/92. Genotypes: (□) CH304/70; (♠) CH304/71: (△) CH304/72; (○) CH304/73.

descriptions of the patterns of branch and branch leaves development in determinate genotypes across a wide range of situations. The model tended to under-estimate the maximum numbers of leaves per branch within the profile. This was because the logistic model for specific leaf number per branch did not give an optimal fit when leaf number per branch decreased on the lower branches. The individual

parameters were themselves either not correlated or weakly so (Table 5). These low correlations show that all five parameters were needed for a good fit of the data. The parameter n of the branch frequency sub-model was strongly correlated with the number of first-order branches (r = 0.92, $106 \, \text{d.f.}$). Thus the frequency curve can be predicted from the number of branches, which is, in turn, predicted by the

498

TABLE 4. Number of first-order branches and total number of leaves on the first-order branches on two genotypes (CH304/70 and CH304/73) sown at Lusignan in 1991/92 on three sowing dates and at three densities

	Plant density (plants m ⁻²)						
	10)	20)	40)	
Sowing date	Branches	Leaves	Branches	Leaves	Branches	Leaves	
18 Sep. CH304/70	9-47ª	30-27ª	7-57ª	21·67 ^a	7·83ª	22·93ª	
CH304/73	10.53a	33·97ª	9·37ª	31.83 ^R	7∙13"	22.30"	
04 Oct. CH304/70	5·10a	14·63a	4.90a	13·20a	4·27a	10·67a	
CH304/73	5-13 ^a	12·07a	4.73a	11·67*	3·80 ^h	8·30ª	
25 Oct. CH304/70	5·23ª	16·60a	4·77"	15·07 ^b	4-33"	12·70°	
CH304/73	4·03ª	8.80*	3-97ª	8.97*	3-33 ⁿ	8.00a	

Means, within genotype and sowing date treatments, for each trait, followed by the same superscript letter do not significantly differ according to Student-Newman-Keuls multiple range test (P = 0.05).

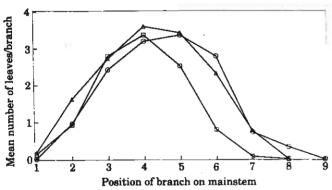


Fig. 5. The effect of plant density on the profiles of the mean number of leaves per first-order branch plotted against the position of the branch on the mainstem. Data are for CH304/70 sown on 4 Oct. at Lusignan in 1991/92 at three densities: (\triangle) 10. (\bigcirc) 20 and (\square) 40 plants m⁻².

number of leaves on the mainstem. The highest correlation among the other parameters was between x_r and number of branches (r = 0.71, 106 d.f.), but the relationship was clearly non-linear. The individual parameters were influenced by genotype, site and sowing date effects. Parameters corresponding to Fig. 6 are given in Table 6.

The profiles for branch and branch leaf number were modelled for the experiment in which plant density was varied at the three sowing dates. Plant density influenced only parameter n of the branch frequency sub-model; the parameters x_i , x_j , u and mu of the specific leaf number sub-model were not affected. The smaller number of branches and leaves per branch at high density are explained by the production of fewer branches on the mainstem resulting in the leaf profile being sharply truncated towards the lower part of the crop canopy.

DISCUSSION

This study shows that leaf production and flowering on the mainstem of newly-developed determinate genotypes of autumn-sown white lupin can be adequately described by the models developed for autumn-sown indeterminate genotypes by Huyghe (1991).

There was a well-defined relationship between the pattern of first-order branching and mainstem development, but the pattern differed from that of indeterminate genotypes. Branches on determinate genotypes are shorter, and they have fewer leaves. Three attributes characterize the patterns of branch and branch leaf development: the number of leaves on the mainstem, the number of branches, and the total number of leaves on the branches. There appears to be a strong functional relationship between the development of the mainstem and that of the first-order branches in that stronger first-order branches develop on plants with more mainstem leaves. Leaf primordia on first-order branches are initiated during the late winter and early spring (C. Huvghe and B. Julier, unpubl. res.) and so leaf number per branch is determined before the start of mainstem elongation. The morphological development of the mainstem may therefore directly regulate the number of first-order branches, but it is not clear whether it also directed leaf number on the branch or if this is an indirect consequence of changes in branch number. Pruning leaves from the mainstem during stem elongation, when all the branches had already been initiated. showed that the number of first-order branches was not modified by restricting the existing number of leaves and leaf area. The control over branch development and morphology is therefore exerted much earlier in development, presumably during branch initiation when the leaf area per plant depends only on the number of mainstem leaves.

High plant densities decreased the dispersion of the leaf distribution profiles and restricted the development of the lower branches on the mainstem resulting in fewer first-order branches totally bearing fewer leaves. Inter-plant competition was apparently more severe in crops sown early; for instance, for CH304/73, branch number was reduced by 32% between the two extreme densities for the early sowing and only by 17% for the late sowing.

Two possible explanations for the regulation of the number of first-order branches by the mainstem are proposed. Either the number of mainstem leaves controls the number of branches that are initiated, and all the branches initiated elongate and develop, or all mainstem leaves produce an axillary branch bud but mainstem leaf

Julier and Huyghe-Branch Architecture of Determinate Lupin

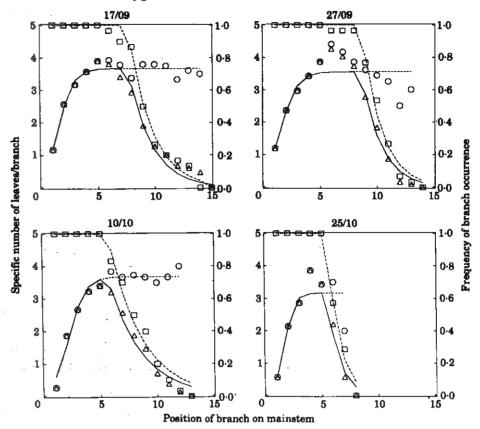


Fig. 6. Fits to experimental data for the composite model for the profiles of mean number of leaves per first-order branch with position of the branch on the mainstem (——) for CH304/70 sown on four dates at Caussade in 1991/92 and the fits of the sub-models for specific number of leaves per branch (——), and the frequency of occurrence of branches (———). Experimental data: (\bigcirc) the specific leaf number curve, (\bigcirc) the frequency of occurrence curve, (\bigcirc) the composite curve.

TABLE 5. Correlation coefficients for interrelationships between the parameters for the logistic sub-model of the specific leaf number per branch (x₁, u and x₁) and for the exponential sub-model of the frequency of occurrence of branches (mu and n)

	x_{i}	ú .	x_f	mu	n
	1	−0.400	0.468	-0·215	0.393
i	-	1	-0.375	0.287	-0.186
f.		-	1	-0.039	0.667
f. ILL		0.00		1	- 0.020
					1

TABLE 6. Parameters for the logistic sub-model of the specific leaf number per branch (x₁, u, x₂), and for the exponential sub-model of the frequency of occurrence of branches (mu and n), for CH304/70 sown at Caussade in 1991/92 on four dates

	x_{i}	и	x_f	mu	n
17 Sep.	0.371	1-466	3.671	0-497	7-670
27 Sep.	0.412	1.338	3-559	0.592	8-632
10 Oct.	0.176	1.349	3.686	0.347	5.696
25 Oct.	0.070	2-252	3-167	0.968	5-443

number controls the number that elongate. Hardwick (1986) has proposed that the adjustment of plant growth rate to the supply of assimilates and nutrients available is achieved by variation in the number of functional meristems. First-order branches are modules according to a definition of Tuomi and Vuorisalo (1989) i.e. they are units of development able to produce daughter units. The number of leaves or internodes, termed metamers according to the definition of White (1979), varies with the position of the subtending module. For branches near the top of the white lupin mainstem, the number of leaves per branch increases substantially with successive branch positions down the stem. It has been observed that in indeterminate genotypes, the rate of primordia production is the same for all of these branches. If this is also true for determinate genotypes, then the amount of vernalization required for each branch to become floral should increase with successive leaves and become constant when the specific number of leaves per branch reaches its plateau within the leaf distribution profile.

The composite model that defines the profiles of leaves on branches developed from this study was robust in that it produced accurate fits for several genotypes with inherently different structures and widely different structures induced by varying the sowing date in a range of environments. The sub-model that predicted the frequency of occurrence of branches on the mainstem described the number of first-order branches exactly. Other parameters, that defined the shape of the specific leaf number curve for the upper branches, were not correlated with morphological data. More accurate measurements of the development of the axillary buds are needed to quantify the genotypic vernalization requirement for the different first-order branch positions, especially since the period during which these meristems are producing leaf primordia before becoming vernalized is very short.

Because the lower first-order branches are longer than the upper ones, these new determinate genotypes produced all their first-order inflorescences at the same level in the canopy, and at the same level as the mainstem inflorescence. One consequence is that the pods, which are potentially photosynthetically active as in pea (Flinn, Atkins and Pate, 1977; Donkin and Price, 1990), are located towards the top of the crop canopy, and thus intercept a large part of the incident solar radiation (Milford et al., 1993). Another is that it synchronizes the flowering and the pod growth of the mainstem and branches, and their demand for assimilates for seed growth and nitrogen for protein storage. The large demand for nitrogen, in particular, may induce remobilization from other parts of the plant and physiologically triggered early senescence, making determinate genotypes less dependent on favourable weather in late-summer or autumn for ripening than indeterminates.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank UNIP (Union Nationale Interprofessionnelle des Plantes Riches en Protéines) for granting this work, and Dr G. F. J. Milford for valuable comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

Donkin ME, Price DN. 1990. Optical properties of the pod wall of the pea (Pisum sativum L.). I. General aspects. Journal of Plant Physiology 137: 29-35.

- Flinn AM, Atkins CA, Pate JS. 1977. Significance of photosynthetic and respiratory exchanges in the carbon economy of the developing pea fruit. *Plant Physiology* 60: 412-418.
- France J, Thornley JHM. 1984. Mathematical models in agriculture. London: Butterworths.
- Hardwick RC. 1986. Physiological consequences of modular growth in plants. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B313: 161-173.
- Herbert SJ. 1979. Density studies on lupins. I. Flower development. Annals of Botany 43: 55-63.
- Huyghe C. 1990. White lupin architecture, genetic variability, agronomic consequences. In: von Baer D, ed. 6th International Lupin Conference. Temuco-Pucon: International Lupin Association, 241-254.
- Huyghe C. 1991. Winter growth of autumn-sown white lupin (Lupinus albus L.): main apex growth model. Annals of Botany 67: 429-434.
- Huyghe C, Papineau J. 1990. Winter development of autumn-sown white lupin: agronomic and breeding consequences. Agronomie 10: 709-716.
- Julier B, Huyghe C. 1992. Heredity of determinate growth in winter white lupin (Lupinus albus). Influence of the sowing time on architecture. Ist European Conference on Grain Legumes. Angers: Association Européenne des Protéagineux, 47-48.
- Julier B, Huyghe C, Papineau J, Milford GFJ, Day JM, Billot C, Mangin P. 1993. Yield and yield stability of determinate and indeterminate autumn-sown white lupins (Lupinus albus) at different locations in France and the UK. Journal of Agricultural Science (in press).
- Milford GFJ, Day JM, Huyghe C, Julier B. 1993. Floral determinacy in autumn-sown white lupins (*Lupinus alhus*): the development of varieties for cooler European climates. Aspects of Applied Biology 34: Physiology of varieties 89-97.
- Porter NG. 1982. Interaction between lateral branch growth and pod set in primary inflorescences of lupin. Australian Journal of Agricultural Research 33: 957-965.
- Ralston ML, Jennrich RI, 1978, DUD, a derivative-free algorithm for nonlinear least squares. *Technometrics* 20: 7-14.
- SAS Institute. 1988. SAS STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. Cary, N.C., USA: SAS Institute Inc.
- Tuomi J, Vuorisalo T. 1989. Hierarchical selection in modular organisms. Trends in Ecology and Evolution 4: 209-213.
- Whisler FD, Acock B, Baker DN, Fye RE, Hodges HF, Lambert JR, Lemmon HE, McKinion JM, Reddy VR. 1986. Crop simulation models in agronomic systems. Advances in Agronomy 40: 141–208.
- White J. 1979. The plant is a metapopulation. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 109-145.

,			

III.2. Un modèle prédictif de l'architecture des ramifications?

Un modèle mathématique peut avoir différents usages. D'une part, il peut servir à "résumer" une courbe par quelques paramètres. Ainsi, dans le modèle précédent, les profils de feuilles sur les ramifications sont caractérisés par 5 paramètres. Ceux-ci peuvent alors servir à comparer les profils entre eux. D'autre part, on peut chercher à utiliser un modèle pour prédire un phénomène. Ayant caractérisé des paramètres, ou sachant comment ils varient selon certains facteurs génétiques ou environnementaux, on essaye alors de prédire, d'après ces facteurs, le phénomène en question. Ici, les paramètres n et xf étaient corrélés au nombre de ramifications. Si on fixe une valeur génétique aux autres paramètres, on peut prédire n et xf d'après le nombre de ramifications et ainsi reconstituer entièrement les profils de nombre de feuilles sur les ramifications. Comme le nombre de ramifications est très corrélé au nombre de feuilles sur la tige principale, et qu'on sait prédire le nombre de feuilles sur la tige principale, on pourrait alors prédire entièrement la structure de la plante. Bien que les modélisations aient été effectuées uniquement sur quatre génotypes, on peut envisager que l'application à d'autres génotypes ne demande qu'une nouvelle estimation des paramètres génétiques.

Le modèle présenté dans Annals of Botany a un défaut. En effet, il tend à sousestimer le maximum de la courbe du nombre de feuilles sur les ramifications. Ces erreurs ne sont pas importantes chez les quatre génotypes CH304 mais, comme nous le verrons plus tard, elles sont très sensibles pour d'autres génotypes. Avant d'essayer d'avoir un modèle prédictif, il a paru important d'aménager un peu le modèle précédent. Après avoir décrit ce nouveau modèle, nous analyserons la valeur prédictive des deux modèles.

III.2.1. Nouveau modèle descriptif de la structure des ramifications

Le premier modèle (décrit dans Annals of Botany) décrit le nombre de feuilles par ramification en fonction de la position de la ramification. Il est composé de deux sous-modèles, l'un décrivant par une courbe logistique le nombre spécifique de feuilles par ramification effectivement développée, l'autre décrivant la fréquence de développement des ramifications à chaque position. Le premier sous-modèle a été ajusté à une courbe logistique qui, par construction, atteint un plateau quand la position de la ramification augmente. Or, dans certains cas, la courbe du nombre spécifique de feuilles décroît avec la position de la ramification, si bien que l'ajustement de la logistique devient moins bon. Ce défaut est responsable de l'ajustement parfois insuffisant du modèle complet au maximum des courbes de nombre de feuilles sur les ramifications.

Pour résoudre ce problème, il faut modifier le modèle décrivant le nombre spécifique de feuilles sur les ramifications, mais garder un modèle ayant une signification biologique. J'ai donc choisi de travailler sur une logistique modifiée, en supposant que la forme générale de la logistique est satisfaisante, mais qu'il faudrait qu'elle décroisse pour des positions de ramifications importantes. En multipliant la logistique par une exponentielle décroissante, on arrive à un tel modèle. On obtient :

$$y = \frac{x_f}{1 + e^{-u[x-m]}} e^{-bx}$$

avec x: position de la ramification

y: nombre spécifique de feuilles sur la ramification x

u : paramètre de pente de la logistique

b: paramètre de décroissance de la courbe quand x augmente

xf: nombre maximal de feuilles sur une ramification (si u est grand devant b, ce qui est vrai a priori puisque la décroissance est relativement faible)

m: point d'inflexion de la logistique seule

Ce modèle comporte 4 paramètres alors que le précédent n'en avait que 3, le paramètre supplémentaire, b, décrivant l'ampleur de la décroissance du nombre de feuilles sur les ramifications inférieures. On ne peut plus considérer ce modèle comme une logistique puisque xf n'est plus le maximum, et m n'est plus l'abscisse du point d'inflexion.

L'ajustement de ce modèle aux courbes de nombres spécifiques de feuilles sur les ramifications a été testé par un r^2 entre valeurs observées et valeurs du modèle. Ce coefficient a été comparé avec celui obtenu avec le modèle logistique (tableau 7). Le modèle logistique modifié permet des ajustements globalement meilleurs avec les courbes de nombre spécifique de feuilles sur les ramifications. Par conséquent, l'ajustement du modèle composite avec les deux sous-modèles est meilleur.

Tableau 7. Comparaison des r^2 d'ajustement des modèles logistique et logistique modifié à la courbe du nombre spécifique de feuilles sur les ramifications : nombre de courbes se situant dans trois catégories de r^2 , pour les quatre génotypes

Valeur du r ²	Logistique	Logistique modifiée
$r^2 > 0.95$	74	85
$0.95 > r^2 > 0.90$	13	10
$r^2 < 0.90$	21	13

Les corrélations entre tous les paramètres du modèle (xf, u, m et b de la logistique) modifiée, et mu et n de l'exponentielle décrivant la fréquence de développement des ramifications) sont présentées dans le tableau 8. On obtient des corrélations élevées entre d'une part xf et d'autre part b, m et n, et entre n et m. La corrélation qui existait entre xf et n dans le premier modèle est conservée.

Tableau 8. Corrélations entre les paramètres du modèle composite, la courbe du nombre spécifique de feuilles sur les ramifications étant décrite par une logistique modifiée.

	и	хf	<i>b</i>	m	ти	n
и	1	-0.009	0.345**	-0.038	0.386**	-0.186
xf		1	0.503***	0.437***	0.022	0.551***
\dot{b}			1	0.210	0.166	-0.055
m				1	-0.000	0.391**
mu					1	-0.020
n						1

** : significatif à 1%, *** : significatif à 1%°

Les corrélations entre ces paramètres et les caractères d'architecture des plantes ont aussi été calculées. On trouve des corrélations entre xf mais aussi u et m et le nombre de ramifications (tableau 9). En fait, les paramètres xf et m sont significativement affectés par le génotype, alors que b et u ne le sont pas. Il n'y a ni effet du lieu ni effet de la date de semis hiérarchisée au lieu pour aucun des paramètres. La corrélation entre xf et le nombre de ramifications est similaire à celle observée pour le premier modèle (figure 4 de Annals of Botany). xf est globalement constant pour chacun des génotypes CH304/70, CH304/71 et CH304/73, mais augmente linéairement avec le nombre de ramifications pour CH304/72.

Tableau 9. Corrélations entre les paramètres du modèle logistique modifié et les caractères

d'architecture des plantes

	Nombre de feuilles de la tige principale	Nombre de feuilles sur les ramifications	Nombre de ramifications
и	-0.502***	-0.421***	-0.362
xf	0.338***	0.448***	0.500***
b	-0.320***	-0.284**	-0.181
m	0.225*	0.098	0.264**

^{*:} significatif à 5%,**: significatif à 1%, ***: significatif à 1%°

Même si le gain de précision obtenu pour décrire les génotypes CH304 apparaît relativement faible, il est important de pouvoir modéliser des profils dont le nombre spécifique de feuilles sur les ramifications les plus basses décroît, puisque d'autres génotypes présentent ce type de profils.

III.2.2. Valeurs prédictives des deux modèles décrivant les profils

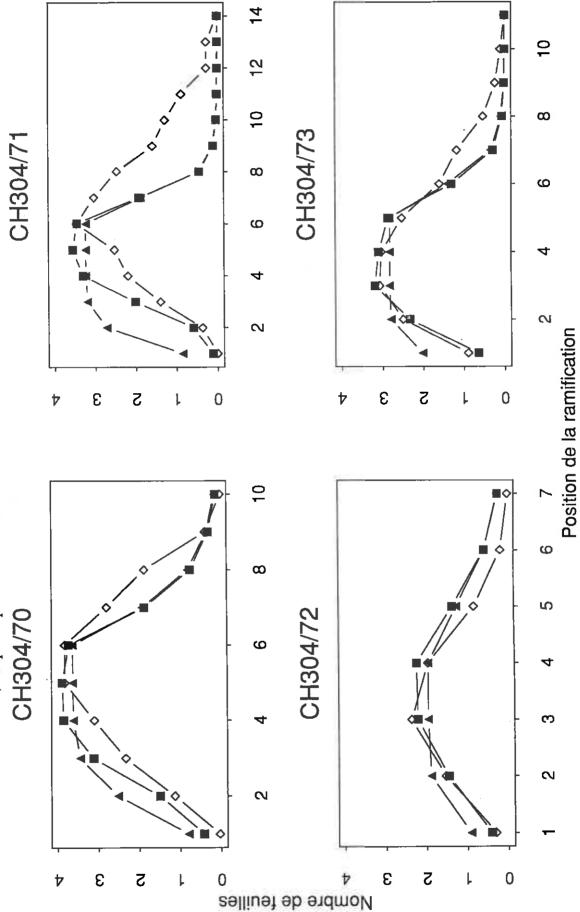
III.2.2.1. Matériel et méthodes

La prédiction des profils de feuilles sur les ramifications a été faite en estimant des valeurs génotypiques moyennes pour les paramètres faiblement influencés par l'architecture des plantes, et en utilisant la courbe de régression entre paramètre et nombre de ramifications pour les autres paramètres.

La distribution des paramètres n'est en général pas normale. Il s'est donc posé la question de savoir si la moyenne était un critère pertinent, et si la médiane ne permettrait pas d'avoir une valeur moins biaisée par les valeurs extrêmes. Si on considère que les 108 combinaisons utilisées pour évaluer la valeur des paramètres sont représentatives de l'ensemble des conditions agronomiques, la moyenne est un bon indicateur de la valeur des paramètres.

Des valeurs génotypiques moyennes ont été attribuées à u, b, m, mu. Le paramètre n est sous la dépendance directe du nombre de ramifications. Quant à xf, on peut lui donner une valeur génotypique pour CH304/70, CH304/71 et CH304/73, mais il dépend du nombre de ramifications pour CH304/72 (tableau 10a pour le premier modèle, tableau 10b pour le second modèle). Les paramètres u et b ne sont pas pas significativement affectés par le génotype ou le lieu, mais comme les moyennes des quatre génotypes sont différentes, on a utilisé les moyennes génotypiques. Le fait de prendre des moyennes génotypiques pour des

Figure 7. Prédictions des profils de nombre de feuilles sur les ramifications par les deux modèles, à Lusignan en 1991/92 (semis du 24/09/91). ◊ : observé, ▲ : prédit par le premier modèle, 🔳: prédit par le second modèle



paramètres d'exponentielles peut conduire à des biais importants. L'exponentielle des moyennes n'est pas la moyenne des exponentielles.

Tableau 10a. Valeurs génotypiques moyennes pour les paramètres du premier modèle

	CH304/70	CH304/71	CH304/72	CH304/73	
xi	0.123	0.078	0.057	0.167	
и	2.078	2.675	3.377	3.678	
xf	3.639	3.239	xf = 0.0666 +	2.827	
			0.462 <i>nb ramif</i> .		
mu	0.870	1.408	0.791	1.416	
n	n = 1.534 + 0.709 nombre de ramifications				

Tableau 10b. Valeurs génotypiques moyennes pour les paramètres du second modèle

	CH304/70	CH304/71	CH304/72	CH304/73		
и	1.634	1.819	2.006	2.195		
xf	5.173	4.716	xf = 0.0241 +	4.3841		
			0.7352nb ramif	•		
b	0.0537	0.0510	0.0716	0.0849		
m	2.459	3.004	1.892	1.754		
ти	0.870	1.408	0.791	1.416		
n		n = 1.534 + 0.709 nombre de ramifications				

La prédiction a été effectuée dans un premier temps pour les 108 combinaisons de lieux, de dates de semis et de génotypes ayant servi à établir les modèles. Bien que cette démarche ne soit pas un test très robuste de la valeur prédictive d'un modèle, elle permet cependant de l'évaluer, sans expérimentation supplémentaire.

Le modèle prédictif a donc la forme suivante :

Pour le premier modèle :

si
$$x \le n$$

$$g = \frac{x_i x_f}{x_i + [x_f - x_i] e^{-ux}}$$
si $x > n$
$$g = \frac{x_i x_f}{x_i + [x_f - x_i] e^{-ux}} e^{-mx[x-n]}$$

Pour le second modèle :

si
$$x \le n$$
 $g = \frac{x_f e^{-bx}}{1 + e^{-u[x-m]}}$
si $x > n$ $g = \frac{x_f e^{-bx}}{1 + e^{-u[x-m]}} e^{-mu[x-n]}$

La valeur de la prédiction peut être testée par plusieurs procédures. L'une consiste à comparer sur le même graphique la courbe observée et la courbe prédite. On peut aussi calculer la régression entre les valeurs observées et les valeurs prédites, et évaluer non

seulement la corrélation mais aussi la pente et l'ordonnée à l'origine de la régression. On cherche à avoir un coefficient de corrélation élevé, une pente de 1 et une ordonnée à l'origine de 0. De plus, dans le cas présent, il apparaît important de calculer la somme du nombre de feuilles prédits par le modèle sur chaque ramification, ce total étant le nombre de feuilles sur les ramifications. La comparaison du nombre total de feuilles sur les ramifications prédit et du nombre observé sera un complément d'information sur la valeur de la prédiction.

III.2.2.2.Résultats

Le coefficient de corrélation entre prédit et observé, et la pente et l'ordonnée à l'origine de la régression sont présentés dans le tableau 11 pour les deux modèles. Globalement, les coefficients de corrélation sont significatifs, mais ils sont plus élevés avec le second modèle. La pente de la régression est inférieure à 1 pour tous les génotypes sauf CH304/73 avec le second modèle, et le premier modèle donne une pente moins élevée que le second, sauf pour CH304/72. L'ordonnée à l'origine de la régression est légèrement supérieure à 0 pour le premier modèle, et elle est très proche de 0 pour le second. Des exemples de prédiction sont présentés figure 7.

Tableau 11. Coefficient de corrélation (r), pente et ordonnée à l'origine pour la régression entre profils prédits et profils observés, pour les deux modèles utilisés. Les valeurs sont les moyennes obtenues pour chacun des 4 génotypes

	Premier modèle			Second modèle		
	r	pente	origine	r	pente	origine
CH304/70	0.931	0.924	0.367	0.937	0.979	-0.005
CH304/71	0.732	0.787	0.462	0.892	0.940	-0.177
CH304/72	0.775	0.904	0.307	0.867	0.860	0.133
CH304/73	0.847	0.878	0.390	0.937	1.043	-0.114

Les régressions obtenues entre les nombres totaux de feuilles sur les ramifications prédits (y) et observés (x) est la suivante, pour l'ensemble des conditions :

$$y = 3.617 + 0.592x$$
 $r = 0.924$ pour le premier modèle
 $y = 3.780 + 0.649x$ $r = 0.930$ pour le second modèle

Bien que les coefficients de corrélation soient élevés, ces régressions montrent que les profils prédits biaisent systématiquement le nombre réel de feuilles sur les ramifications. Cependant, ce biais est moins important avec le second modèle puisque la pente de la régression est plus proche de 1.

III.2.2.3. Discussion

Les deux modèles utilisés sont de bons descripteurs des profils de feuilles sur les ramifications. Mais leur valeur prédictive est médiocre. Ils permettent cependant de donner une image grossière des profils à partir uniquement du nombre de ramifications. Ce caractère est facile à noter, et de plus très corrélé au nombre de feuilles sur la tige principale, lui-même prédictible.

Plusieurs raisons peuvent expliquer cette mauvaise valeur prédictive des modèles:

- l'effet génotype participe plus ou moins fortement, selon le paramètre considéré, à la variation des paramètres. Cependant, les effets lieu et date de semis sont eux aussi significatifs en général, mais n'ont pas pu être caractérisés en fonction de critères environnementaux mesurables. Lors de la prédiction, on ne peut pas tenir compte de ces effets (autrement que par le nombre de ramifications) qui doivent pourtant intervenir.

- par construction des modèles, une fois fixés les paramètres génétiques xf, b, m et u, le nombre de feuilles sur les premières ramifications sera identique quel que soit le nombre de ramifications. Or, cette partie croissante des profils de feuilles sur les ramifications n'est pas identique pour un génotype donné dans différentes conditions. On commet ici une erreur.

Finalement, il apparaît qu'il manque de connaissances sur la mise en place précise du nombre de feuilles sur chaque ramification, particulièrement sur les plus hautes. Les effets du génotype et du milieu, sur ce nombre de feuilles, devront être approfondis. Ce caractère est très difficile à étudier puisque d'une part le nombre de feuilles par ramification est très faible et donc mis en place très rapidement, d'autre part les bourgeons axillaires se construisent juste après la vernalisation de l'apex de la tige principale, moment qu'il est difficile de repérer précisément. Ainsi, la prédiction d'un phénomène imparfaitement expliqué devient plus hasardeuse.

Les profils de feuilles sur les ramifications sont relativement aisés à décrire par un modèle. L'avantage de disposer d'un modèle descriptif est de pouvoir comparer les profils entre eux à l'aide d'un nombre réduit de paramètres. Les paramètres les plus influencés par le génotype sont le nombre maximal de feuilles sur une ramification, et la position de la ramification où la fréquence de développement des ramifications commence à diminuer. Cette position est, par construction, pratiquement confondue avec la position de la ramification portant le plus de feuilles. Ces deux critères sont indispensables pour décrire un profil, et seront utilisés par la suite pour caractériser différents génotypes.

La prédiction des profils d'un génotype dans différents environnements à partir uniquement de paramètres génétiques et du nombre de ramifications est plus aléatoire. L'acquisition de nouvelles connaissances sur l'élaboration du nombre de feuilles sur chaque ramification en fonction de sa position, de ses besoins en vernalisation et des températures est nécessaire pour progresser davantage.

III.3. Variabilité génétique pour l'architecture

Cette étude comporte deux volets, l'un concerne la description de la variabilité disponible, l'autre l'étude de l'interaction entre génotype et lieu pour l'architecture. Une première description de la variabilité génétique a été effectuée sur un grand nombre de génotypes à Lusignan, en 1991/92. Elle a été complétée par l'étude d'un nombre plus réduit de génotypes en trois lieux en 1992/93. L'influence du lieu et l'interaction entre le facteur génotype et le facteur lieu ont été étudiées dans cet essai multilocal de 1992/93. Avant de décrire précisément les dispositifs expérimentaux et les résultats, nous détaillerons l'origine génétique du matériel utilisé.

III.3.1. Matériel végétal

Les génotypes étudiés proviennent essentiellement de trois croisements simples entre un génotype déterminé, CH304, et respectivement Lunoble, Lumineux et CH46, ces derniers étant indéterminés. Des croisements simples ou pyramidaux à quatre parents ont complété la gamme disponible. Les géniteurs déterminés étaient LA298, LA300, et CH304. En 1990/91, la génération F3 était implantée, et 143 plantes déterminées ont été sélectionnées sur le phénotype de manière à garder une gamme étendue de variabilité pour la précocité et l'architecture. Au cours de cette sélection, il est apparu impossible de conserver la structure familiale de départ car dans certaines familles, la descendance présentait peu d'intérêt ou peu de variabilité. Ainsi, le croisement CH304 par Lumineux a été pratiquement éliminé dans le passage à la génération F5 car les plantes déterminées de ce croisement étaient toutes de structure épigonale. Les croisements pyramidaux, qui avaient déjà été triés en 1989/90 en génération F2 ne contenaient pas de génotypes particulièrement novateurs par rapport aux descendances des croisements simples, ce qui laisse supposer un tri trop sévère en F2.

En 1991/92, les 143 génotypes sélectionnés ont été semés dans un dispositif en ligne, et étudiés à Lusignan. Parmi ceux-ci, 44 génotypes ont été sélectionnés pour la saison 1992/93 sur le critère de la variabilité de l'architecture, et étudiés en parcelles dans un dispositif multilocal (tableau 12).

L'ensemble de cette procédure a été motivée par le faible taux de multiplication du lupin, qui ne permet pas, lorsqu'on a repéré une plante intéressante, d'étudier sa descendance dans un dispositif d'essai multilocal l'année suivante. D'autre part, des essais multilocaux ne pouvaient s'envisager qu'avec du matériel suffisamment fixé.

III.3.2. Description de la variabilité génétique

III.3.2.1. Matériel et méthodes

En 1991, les 143 génotypes ont été semés à Lusignan, le 10 octobre. Leur décodage figure en annexe 1. Selon la quantité de semences disponibles, trois ou quatre répétitions ont été effectuées par génotype. Une répétition représentait une ligne de 3 m de long. Le dispositif était entièrement randomisé. L'écartement des rangs était de 0.70 m. La densité était de 15 plantes par m², de façon à observer correctement l'architecture des plantes et à maximiser le taux de multiplication.

Tableau 12. Origine des génotypes étudiés à Lusignan en 1991/92 et en 1992/93.

Code du	Nombi	re de génotypes	Parenté
croisement	1991/92	1992/93	
CH304	27	16	
CH542	35	10	CH304 x Lunoble
CH546	8	1	CH304 x Lumineux
CH556	11	2	CH304 x CH46
CH296	2	~	LA106 x LA298
CH297	2	1	LA195 x LA298
CH298	1	(=)	C146 x LA298
CH300	13	2	CH39(1) x LA300
CH301	11	6	CH39(2) x LA300
CH306	2	4	C32 x LA300
CH359	3	- T	LA298 x LA109
CH476	8	1	CH10 x CH304
CH680	1	1	(ITA30 x C164) x (CH304 x ITA26)
CH681	2	(2)	(C168 x CH304) x (LA109 x ITA56)
CH684	2	1	(ITA56 x C168) x (CH304 x LA109)
CH692	3	1	(GR56 x ITA62 x (CH304 x CH46)
CH693	3	343	(CH46 x CH304) x (LD37 x ITA26)
CH697	7	2	(CH304 x C80) x (ITA26 x CH46)

Les caractères étudiés étaient les suivants :

- Date de floraison de la ligne (50% des plantes avec au moins une fleur entièrement ouverte), en jours de l'année, puis calculée en °C.J depuis le semis en base 3°C : FloTP
- Nombre de feuilles sur la tige principale : ce caractère (y) a été calculé à partir de la date de floraison exprimée en °C.J (x) selon la régression y = 512 + 20.25 x (Partie III.1.)
- Nombre de ramifications primaires (du niveau 2), les axillaires ne comportant qu'une fleur ne sont pas comptés comme des ramifications : NbRn2
 - Nombre de feuilles sur chaque ramification primaire
 - Nombre total de feuilles sur les ramifications primaires (du niveau 2) : NbFn2
 - Nombre de ramifications basales : NbRbas
 - Nombre de feuilles sur les ramifications basales : NbFbas
 - Hauteur de la tige principale : HautTP
 - Hauteur de la plante entière : HautPl
- Nombre de niveaux végétatifs : de 1 (uniquement la tige principale) à 4 (tige principale et trois niveaux de ramifications) : Nbniv

Les hauteurs ont été estimées sur 5 plantes par répétition, et les caractères d'architecture sur 10 plantes par répétition.

Les nombres de feuilles sur chaque ramification n'ont d'intérêt que lorsqu'on trace leur profil en fonction de la position de la ramification pour chaque génotype. Ces profils seront décrits par deux variables les résumant, le nombre de feuilles sur la plus longue ramification (FmaxR), et la position de cette ramification (RMax).

Certains de ces caractères ne sont pas étudiés chez les types indéterminés car ne présentant pas d'intérêt. C'est le cas du nombre total de feuilles sur les ramifications, du nombre de feuilles sur chaque ramification et du nombre de niveaux végétatifs. En effet, chez les indéterminés, le nombre de feuilles est constant pour toutes les ramifications primaires, aussi le nombre de feuilles sur une ramification et le nombre de ramifications primaires suffisent à décrire ce compartiment. Quant au nombre de niveaux végétatifs, il est

potentiellement infini, et dans la pratique essentiellement défini par les conditions environnementales.

Tout d'abord, une évaluation de la variabilité disponible pour chacun des caractères a été entreprise. Une analyse de variance avec un effet génotype a été réalisée. On n'a pas déclaré d'effet lié aux parents des génotypes car la structure en famille n'était pas assez évidente.

$$P_{ij} = \mu + G_i + E_{ij}$$

 P_{ij} : phénotype du génotype i dans la parcelle j μ : moyenne générale G_i : effet génotype, aléatoire de variance σ^2_G , i varie de 1 à g, g = 143 E_{ij} : résiduelle aléatoire de variance σ^2_E

L'effet génotype a été considéré comme aléatoire car le nombre de génotypes étudiés est important et ces génotypes ont été choisis pour représenter la gamme de variabilité connue chez les déterminés. L'analyse de variance se décompose comme indiqué dans le tableau 13.

Tableau 13. Décomposition de l'analyse de variance

Effet	Nombre ddl	CM	Espérance du CM
Génotype	g - 1	$CM_{\mathbf{G}}$	$\sigma^2_E + n \sigma^2_G$
Résiduelle	g (n - 1)	$CM_{\mathbf{E}}^{-}$	$\sigma_{\rm E}^2$

L'héritabilité au niveau des moyennes phénotypiques (H²_G) des caractères a été calculée selon la formule (Gallais, 1990) :

$$H^{2}_{G} = \frac{\sigma^{2}_{G}}{\text{var}P_{i}}$$
 et $\text{var}P_{i} = \frac{1}{n} [\sigma^{2}_{E} + n\sigma^{2}_{G}]$
 $H^{2}_{G} = \frac{CM_{G} - CM_{E}}{CM_{G}}$

n: movenne harmonique du nombre de répétitions, n = 3.67

Les corrélations génétiques entre les caractères pris deux à deux ont été calculées :

$$\rho_{G_{XY}} = \frac{\text{cov}\,G_X G_Y}{\sqrt{\text{var}G_X \text{var}G_Y}}$$

 $\rho_{G_{rr}}$: corrélation génétique entre les caractères X et Y avec

 $cov G_x G_y$, covariance génétique

 $var G_x$, $var G_y$: variances génétiques

Les variances et covariances sont estimées à partir de l'analyse de variance. Leur mode de calcul fait qu'il n'existe pas de méthode pour tester leur signification. D'autre part, il arrive qu'elles sortent de l'intervalle [-1, 1] (Gallais, 1990).

Une analyse en composantes principales a été effectuée pour mettre en évidence les variables essentielles pour la description des génotypes. Dix caractères ont été utilisés : date de floraison, nombre de ramifications, nombre de feuilles sur les ramifications, nombre maximal de feuilles sur une ramification, position de cette ramification, nombre de niveaux, nombre de ramifications basales, nombre de feuilles sur les ramifications basales, hauteur de la tige principale, hauteur de la plante. Le degré de signification des axes a été testé par la méthode proposée par Lebart *et al.* (1979) qui consiste à créer une tabulation par simulation.

Ensuite, étant données les relations mises en évidence, sur un petit nombre de génotypes dans des conditions environnementales variées, entre tige principale et ramifications (Partie III.1.), on a cherché à évaluer la variabilité génétique autour de ces relations. Cette étude avait déjà montré la variabilité pour les profils de feuilles sur les ramifications en fonction des conditions environnementales, mais aussi selon le génotype.

Les conditions climatiques de 1991/92 à Lusignan sont présentées dans le tableau 14. La saison a été caractérisée par un hiver froid, un printemps sec, puis un été chaud et arrosé. Plusieurs orages violents sont intervenus en juin.

Tableau 14. Moyennes mensuelles des températures minimales et maximales (°C), des précipitations (mm) et de l'évapo-transpiration potentielle de Penman (ETPc, en mm) à Lusignan en 1991/92

	Mini	Maxi	Pluie	ETPc
Octobre	7.5	15.2	64.5	36.0
Novembre	4.3	11.1	112.5	16.1
Décembre	1.3	6.9	11.5	7.7
Janvier	0.2	5.9	15.5	15.5
Février	1.4	10.1	34.5	23.2
Mars	4.3	12.7	54.0	53.7
Avril	4.7	14.5	84.5	80.3
Mai	9.5	22.0	33.0	134.0
Juin	12.0	21.7	117.5	118.6
Juillet	13.6	25.3	40.0	133.3
Août	14.5	25.3	104.0	117.7

III,3.2.2. Résultats

III.3,2.2.1. Moyennes générales et héritabilités

Les moyennes, et les héritabilités au niveau des moyennes phénotypiques pour les différents caractères sont présentées dans le tableau 15. Ces valeurs décrivent la variabilité disponible.

La précocité de floraison, représentée par le nombre de feuilles sur la tige principale, balaye toute la gamme connue chez le lupin d'hiver. La date de floraison de la tige principale se situait entre le 22/04 pour le génotype le plus précoce et le 29/05 pour le plus tardif. La structure des ramifications est elle aussi extrêmement variable. Certains génotypes sont épigonaux, sans ramification et donc avec un seul niveau végétatif, d'autres sont fortement ramifiés, ayant jusqu'à 17 ramifications par plante. Le nombre de niveaux atteint un maximum de 4, ce qui donne des génotypes avec 3 ordres de ramification. Le nombre de feuilles par ramification varie de 0 à 11.5, cependant l'ampleur de la variation est plus faible pour la première ramification qui porte moins de feuilles. La hauteur des plantes se situe entre 40 et 120 cm, donc variant entre des plantes très petites ou bien des plantes aussi grandes que

des types indéterminés. Le nombre de feuilles sur la plus longue ramification varie de 0 à 11.5 et la position de cette ramification est comprise entre 1 et 9.

Tableau 15. Moyenne, valeur minimale et valeur maximale, et héritabilité pour chaque

caractère, à Lusignan en 1991/92

Caractère	Moyenne générale	Minimum	Maximum	Héritabilité
Floraison TP (jours)	127.95	113.75	149.00	0.995
Floraison TP (°C.J)	987.90	861.05	1280.00	0.995
Nb feuilles TP	23.21	18.29	34.55	0.995
Nb ramifications n2	3.54	0.00	15.88	0.984
Nb feuilles n2	12.15	0.00	133.38	0.987
Nb ramif basales	0.66	0.00	1.83	0.857
Nb feuilles ramif basales	5.43	0.00	12.10	0.774
Nb niveaux	2,30	1.00	3.85	0.984
Nb feuilles r1	0.41	0.00	2.20	0.885
Nb feuilles r2	1.38	0.00	6.05	0.947
Nb feuilles r3	2.31	0.00	9.53	0.970
Nb feuilles r4	2.35	0.00	10.60	0.976
Nb feuilles r5	1.69	0.00	9.70	0.973
Nb feuilles r6	1.06	0.00	9.53	0.972
Nb feuilles r7	0.69	0.00	10.78	0.982
Nb feuilles r8	0.47	0.00	10.98	0.977
Nb feuilles r9	0.38	0.00	11.50	0.982
Nb feuilles r10	0.32	0.00	11.33	0.978
Nb feuilles r11	0.26	0.00	10.95	0.980
Nb feuilles r12	0.22	0.00	9.63	0.971
Nb feuilles r13	0.17	0.00	8.50	0.950
Nb feuilles r14	0.14	0.00	7.75	0.978
Nb feuilles r15	0.10	0.00	5.40	0.962
Nb feuilles max ramif	2.91	0.00	11.50	0.980
Position ramif max	3.48	1.00	9.00	0.939
Hauteur TP	51.88	31.00	90.20	0.925
Hauteur plante	72.00	46.67	118.75	0.987

En analyse de variance, on obtient pour tous les caractères un effet génotype significatif. L'héritabilité des caractères est très élevée, même pour ce qui concerne les ramifications basales qui ont les héritabilités les plus faibles (tableau 15). Cela montre que les caractères d'architecture sont plus largement influencés par le génotype que par des variations aléatoires. Le développement des ramifications basales, au contraire, fluctue plus largement avec le milieu.

Les profils observés pour quelques génotypes sont présentés figure 8. Ils sont très contrastés, et ont été décrits par les deux critères sont les plus caractéristiques du profil d'un génotype : le nombre maximal de feuilles sur une ramification et la position de cette ramification. Le nombre de ramifications primaires est aussi un caractère décrivant les profils.

Figure 8. Profils du nombre de feuilles par ramification primaire en fonction de la position de la ramification, pour quelques génotypes, à Lusignan en 1991/92

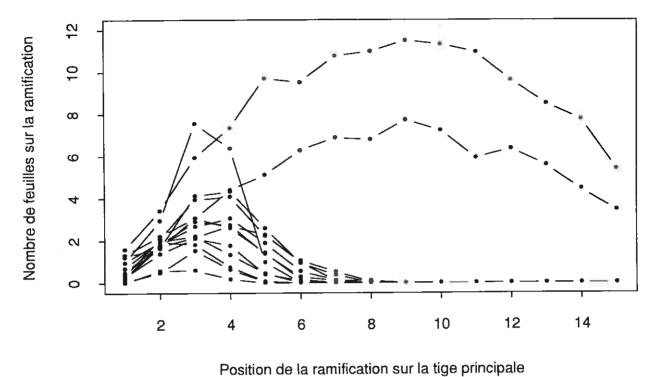
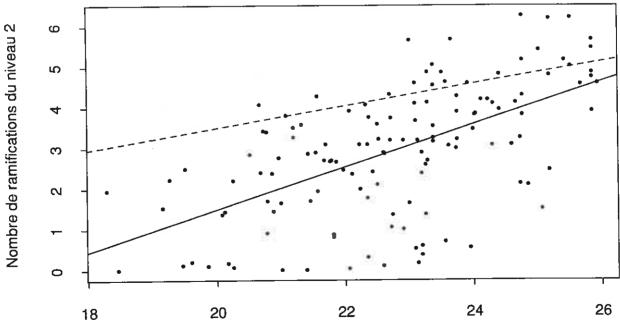


Figure 9. Variabilité pour le nombre de ramifications en fonction du nombre de feuilles sur la tige principale, pour 143 génotypes à Lusignan, en 1991/92. Les points correspondent aux génotypes (les génotypes les plus tardifs ont été omis). Ligne continue : droite de régression pour les données, ligne discontinue : droite de régression pour les quatre génotypes CH304 dans 27 combinaisons de lieux et de dates de semis



Nombre de feuilles sur la tige principale

Figure 10. Variabilité pour le nombre de feuilles sur les ramifications en fonction du nombre de feuilles sur la tige principale, pour 143 génotypes à Lusignan, en 1991/92 (les génotypes les plus tardifs ont été omis). Ligne continue : droite de régression pour les données, ligne discontinue : droite de régression pour les quatre génotypes CH304 dans 27 combinaisons de lieux et de dates de semis

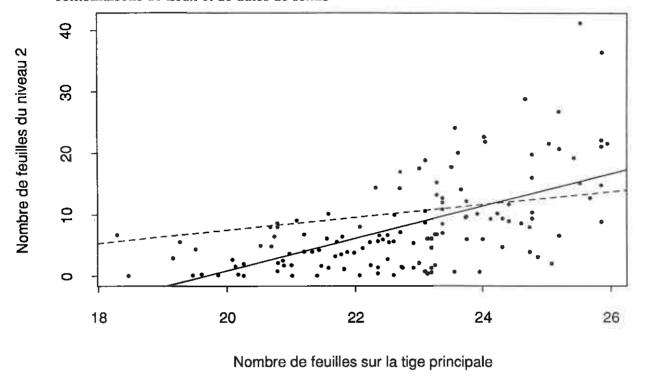
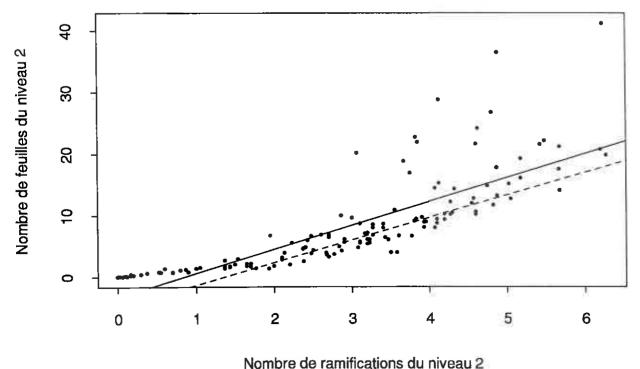


Figure 11. Variabilité pour le nombre de ramifications en fonction de leur nombre total de feuilles, pour 143 génotypes à Lusignan, en 1991/92. Ligne continue : droite de régression pour les données, ligne discontinue : droite de régression pour les quatre génotypes CH304 dans 27 combinaisons de lieux et de dates de semis



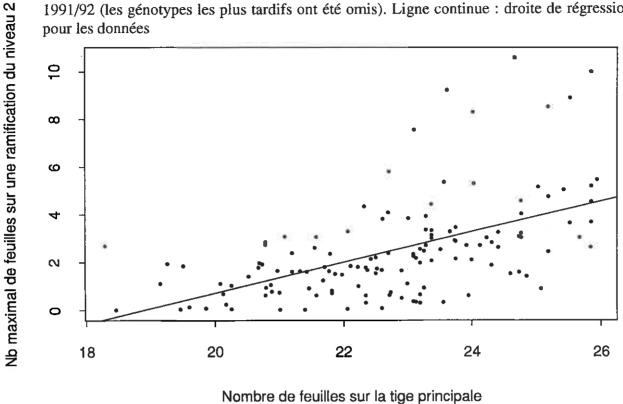
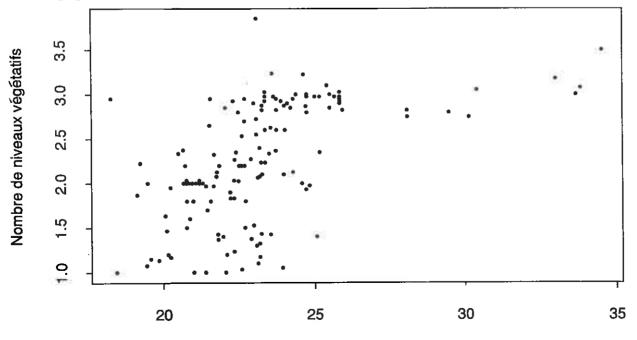


Figure 13. Variabilité pour le nombre de niveaux en fonction du nombre de feuilles sur la tige principale, pour 143 génotypes à Lusignan, en 1991/92



Nombre de feuilles sur la tige principale

III.3.2.2.2. Corrélations entre les caractères

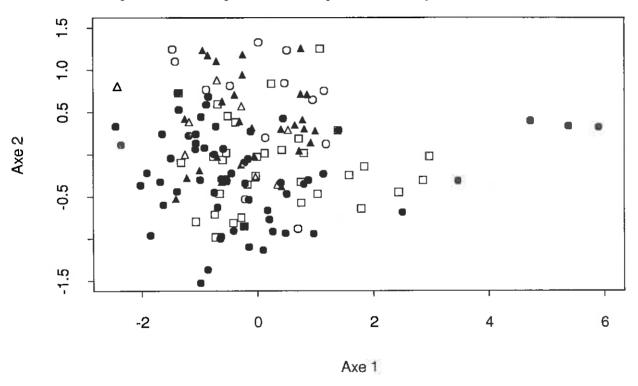
Les corrélations ont été calculées au niveau inter-génotypique (tableau 16). Globalement, on a des relations positives significatives entre la date de floraison de la tige principale, la structure des ramifications et la taille des plantes. Plus le génotype est tardif plus ses ramifications sont nombreuses et portent de feuilles, et plus les plantes sont hautes. Par contre, la date de floraison est corrélée négativement avec les caractères de ramifications basales, mais ces corrélations sont moins fortes.

Toutes ces corrélations, bien qu'élevées, laissent place à une variabilité autour des relations entre caractères. En particulier, la relation entre nombre de feuilles sur la tige principale d'une part et nombre de ramifications (figure 9) et nombre de feuilles sur les ramifications d'autre part (figure 10) ne sont pas absolues comme dans l'étude de quatre génotypes dans une gamme de milieux. Les génotypes précoces sont tous peu ramifiés, par contre, parmi les génotypes tardifs, certains n'ont pratiquement pas de ramifications alors que d'autres sont très ramifiés. Le nombre de feuilles sur la ramification la plus longue est très corrélé avec la précocité. La relation entre nombre de ramifications et nombre de feuilles sur les ramifications est linéaire (figure 11), cependant quelques génotypes s'en éloignent puisqu'ils portent plus de feuilles sur leurs ramifications qu'attendu en raison des ramifications longues. Ils ont aussi des ramifications avec plus de feuilles que les autres génotypes (figure 12). Ces génotypes font partie de deux croisements, CH542 (Lunoble x CH304) et CH301 (CH39 x LA300, CH39 étant un génotype de type hiver très tardif). Le nombre de niveaux augmente globalement avec la tardiveté des génotypes (figure 13) mais fluctue lui aussi autour de cette tendance. Les ramifications basales sont plus rares chez les génotypes tardifs que chez les génotypes précoces, mais la corrélation n'est pas élevée.

Tableau 16. Corrélations inter-génotypiques entre les caractères d'architecture.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Floraison TP	1	_							
2	Nb ramifications	0.852	1							
3	Nb feuilles ramifications	0.834	0.910	1						
4	Nb ramific basales	-0.644	-0.557	-0.549	1					
5	Nb feuilles ram basales	-0.357	-0.358	-0.413	0.815	1				
6	Nb niveaux	0.549	0.722	0.554	-0.499	-0.181	1			
7	Nb feuilles max ramific	0.701	0.780	0.827	-0.609	-0.337	0.780	1		
8	Position ramif max	0.812	0.876	0.843	-0.505	-0.260	0.608	0.698	1	
9	Hauteur TP	0.864	0.751	0.725	-0.600	-0.233	0.499	0.640	0.787	1
10	Hauteur plante	0.843	0.791	0.790	-0.564	-0.232	0.589	0.738	0.796	0.939

Figure 14. Distribution des 143 génotypes en fonction des deux premiers axes d'ACP, à Lusignan en 1991/92. Les symboles représentent l'origine génétique des génotypes : ▲ pour CH304, □ pour CH542, O pour CH546, △ pour CH556, ● pour les autres



III.3.2.2.3. Analyse en composantes principales

Les trois premiers axes de l'ACP représentent dans l'ordre 66.8, 14.0 et 7.4% de l'inertie du nuage et totalisent 88.2% de l'inertie. D'après le test de Lebart et al. (1979), le troisième axe n'est pas significatif. Le premier axe est corrélé positivement aux caractères de précocité et de développement végétatif et négativement aux caractères de ramifications basales et le second axe est corrélé uniquement aux ramifications basales (tableau 17). La distribution des génotypes dans le plan 1-2 est très dispersée (figure 14), elle ne se structure pas en groupes de génotypes. Globalement, même si les descendants de chaque croisement ne couvrent pas l'ensemble de la variation mise en évidence dans l'ACP, les distributions des trois croisements parentaux sur la figure 14 se recouvrent au moins partiellement. Cependant, les génotypes se trouvant en bas, à droite et à gauche sur le graphique d'ACP apportent des caractéristiques différentes des descendants des autres croisements.

Tableau 17. Pourcentage d'inertie des deux premiers axes d'ACP, et contribution des 10 variables à ces axes.

<u> </u>	Axe 1	Axe 2
Pourcentage d'inertie	66.8	14.0
Date de floraison	0.353	0.043
Nb ramifications n2	0.360	0.092
Nb feuilles ramif n2	0.352	0.049
Nb max feuilles ramif	0.333	0.026
Position ramif max	0.337	0.158
Nb ramif basales	-0.264	0.571
Nb feuilles ram bas	-0.156	0.753
Nb niveaux	0.281	0.084
Hauteur tige principale	0.328	0.163
Hauteur plante	0.342	0.187

III.3.2.3. Discussion

Cette étude est la première décrivant la variabilité génétique disponible chez les lupins déterminés d'hiver. Il est probable qu'elle ne couvre pas entièrement ce qui peut être créé dans ce matériel, en particulier du fait du faible nombre de croisements servant de base à cette étude. Néanmoins, comme la gamme de précocité de floraison couvre celle connue chez les lupins d'hiver, on peut espérer décrire convenablement cette architecture. De plus la distribution des génotypes selon leur origine sur l'ACP montre que la diversité intracroisement recoupe largement la variabilité inter-croisement.

Pettavino a étudié, en 1988, les corrélations entre différents caractères chez 130 populations de lupin d'hiver indéterminé. Certaines relations mises en évidence ici sont similaires à celles obtenues chez les indéterminés. Il s'agit des corrélations entre date de floraison de la tige principale et hauteurs de la tige principale et de la plante, ainsi que des corrélations entre d'une part la date de floraison et d'autre part le nombre de ramifications et le nombre de feuilles sur les ramifications. Cependant, les déterminés par rapport aux indéterminés ont plus de ramifications (3.54 contre 2.91) mais totalisent moins de feuilles sur les ramifications (12.15 contre 21.85). La variabilité du nombre de ramifications est beaucoup plus grande chez les déterminés (de 0 à 16) que chez les indéterminés (de 2.27 à 3.53). Le

nombre de feuilles sur les ramifications primaires de certains déterminés dépasse largement celui des indéterminés.

Les caractères comme le nombre de feuilles sur la plus longue ramification, la position de cette ramification, le nombre de niveaux végétatifs et le nombre de ramifications basales ont été étudiés uniquement sur les déterminés. Ils permettent de décrire plus spécifiquement cette architecture. Les deux premiers caractères sont des descripteurs synthétiques des profils de nombre de feuilles sur les ramifications. Le nombre de niveaux végétatifs mesure la réduction de vigueur végétative entraînée par le gène déterminé. Le nombre de ramifications basales et leur nombre de feuilles sont variables. Ces caractères ne sont pas notés chez les indéterminés car le nombre de ramifications basales est toujours faible et la contribution au rendement final minime. Le nombre de ramifications basales est lié négativement, mais faiblement, aux caractères de précocité et de développement végétatif.

La variabilité génétique diffère de celle mise en évidence sur les génotypes CH304/70, CH304/71, CH304/72 et CH304/73 dans une gamme d'environnements. La droite de régression entre nombre de feuilles sur la tige principale (x) et nombre de ramifications (y) est différente :

$$y = -1.95 (\pm 0.42) + 0.27 (\pm 0.02) x$$
 pour les CH304
 $y = -15.31 (\pm 1.03) + 0.81 (\pm 0.04) x$ pour les 143 génotypes

(Les chiffres entre parenthèses sont les écarts-types des coefficients).

Ces droites de régression sont présentées sur les figures 9 à 11. Cependant, on ne dispose pas de données pour estimer l'influence d'une variation, induite par le milieu, du nombre de feuilles de la tige principale sur les ramifications pour chacun des 143 génotypes étudiés. Soit la variation est la même que celle mise en évidence chez les CH304, soit chaque génotype répond de façon particulière, ceci doit être testé.

Pour l'ensemble des caractères, même s'il existe des corrélations assez fortes entre eux, une certaine variabilité est disponible. Cela signifie qu'il est possible de sélectionner des génotypes sur la base de l'architecture, et ce d'autant plus que ce sont des caractères très héritables. Il reste cependant à établir quelle architecture est souhaitable. Ceci sera analysé dans le dernier chapitre. Mais tout d'abord, l'influence du milieu sur l'architecture doit être évaluée.

III.3.3. Evaluation multilocale de la variabilité pour l'architecture

L'observation des génotypes dans différentes conditions environnementales permet de tester l'influence du milieu sur les caractères, d'estimer leur valeur et leur stabilité. Ici, nous nous intéresserons uniquement aux caractères liés à l'architecture.

III.3.3.1. Matériel et méthodes

Parmi les 143 génotypes étudiés en 1991/92 à Lusignan, 44 ont été choisis pour représenter différentes architectures et précocités (tableau 12). Ils ont été implantés en quatre lieux, dans les stations INRA de Lusignan (Vienne), Dijon (Côte-d'Or) et Gotheron (Drôme), et chez le GIE Lupsem à Cossé-Le-Vivien (Mayenne). Aucune donnée n'est disponible pour

l'essai de Dijon car toutes les plantes ont gelé à la suite de froids intenses durant l'hiver. Les dates de semis ont été le 13/10 à Lusignan et le 08/10 à Gotheron et Cossé-Le-Vivien.

Les génotypes ont été répartis en deux groupes selon la précocité de façon à diviser l'essai en deux sous-essais. Ce dispositif permet de ne pas mélanger les génotypes de taille trop différente, ce qui aurait entraîné d'importants phénomènes de compétition entre les parcelles. Une parcelle élémentaire comprenait 5 lignes de 3 m, avec un espacement entre rangs de 0.5 m à Lusignan et à Gotheron, et 3 lignes de 5 m à Cossé-Le-Vivien avec le même inter-rang. La densité à la récolte était d'environ 20 plantes par m². Chaque génotype était répété trois fois à Lusignan et Gotheron, et quatre fois à Cossé-Le-Vivien. Les génotypes étaient entièrement randomisés dans les blocs. Les notations d'architecture n'ont été effectuées que sur trois des quatre blocs à Cossé-Le-Vivien.

Les caractères notés sont :

• Date de floraison de la tige principale : FloTP

• Date de floraison de la ramification primaire la plus basse : FloR

Nombre de ramifications du niveau 2 : NbRn2

• Nombre de feuilles sur chaque ramification du niveau 2

• Nombre total de feuilles sur les ramifications du niveau 2 : NbFn2

• Nombre maximal de feuilles sur une ramification primaire : FmaxR

Position de la ramification ayant le plus de feuilles : RMax

Nombre de ramifications basales : NbRbas

Les dates de floraison ont été notées en jours de l'année puis transformées en °C.J depuis le semis. La date de floraison de la ramification la plus basse est un caractère noté la première fois sur cet essai, son écart avec la date de floraison de la tige principale pouvant être lié avec le développement des ramifications primaires.

D'autres caractères ont été rotés seulement dans un ou deux lieux :

- Nombre de niveaux végétatifs (Lusignan et Cossé-Le-Vivien) : Nbniv
- Fin de la floraison (Lusignan et Cossé-Le-Vivien) : FinFlo
- Nombre de ramifications du niveau 3 (Lusignan et Gotheron) : NbRn3
- Nombre de feuilles sur les ramifications du niveau 3 (Lusignan) : NbFn3

La fin de la floraison est susceptible d'être un indicateur de l'ensemble du développement végétatif. L'écart entre la floraison de la tige principale et la fin de la floraison (FFlo-TP), ainsi que l'écart entre la floraison de la ramification la plus basse et la fin de la floraison (FFlo-R) ont été calculées, en °C.J.

Le modèle d'analyse de variance est le suivant :

$$P_{ijk} = \mu + G_i + l_j + Gl_{ij} + b(l)_{jk} + E_{ijk}$$

avec P_{ijk} : phénotype du génotype i dans la kè répétition du lieu j

 G_i : effet génotype, aléatoire de variance $\sigma^2 G_i$, i varie de 1 à g, g = 44

 l_i : effet lieu, fixe, j varie de 1 à n, n = 3

 Gl_{ij} : interaction génotype * lieu, aléatoire de variance σ^2_{Gl}

 $b(1)_{jk}$: effet bloc hiérarchisé au lieu, fixe, k varie de 1 à b, b = 3

 E_{iik} : résiduelle, aléatoire de variance σ^2 E

L'effet génotype est considéré aléatoire. Si le nombre de génotypes est moins élevé que l'année précédente, il reste cependant important, et le choix de ces génotypes a été effectué de façon à respecter la variation observée. L'effet essai a été occulté, le dispositif utilisé obligerait d'un point de vue statistique à traiter les deux essais séparément, et on ne pourrait plus considérer l'effet génotype comme aléatoire. Dans les trois lieux d'expérimentation, les terrains étaient connus comme homogènes, aussi cette imprécision est mineure. Elle est probablement moindre que celle qu'aurait entraîné un dispositif où les génotypes auraient été entièrement randomisés, et où les génotypes les plus grands se seraient couchés sur les génotypes plus petits.

La décomposition de la table d'analyse de variance est présentée dans le tableau 18 pour le dispositif utilisé.

Tableau 18. Table d'analyse de variance

Effet	Nombre ddl	CM	Espérance CM	
Génotype	g - 1	$CM_{\mathbf{G}}$	$\sigma^2_E + b\sigma^2_{Gl} + bn\sigma^2_{Gl}$	
Genotype * lieu	(g - 1) (n - 1)	CM_{Gl}	$\sigma^2_E + b\sigma^2_{Gl}$	
Résiduelle	-		σ^2_E	

L'héritabilité au niveau des moyennes phénotypiques a été calculée pour chaque caractère ainsi :

$$\begin{aligned} \mathbf{H}^{2}_{G} &= \frac{\sigma^{2}_{G}}{\mathrm{var}P_{i..}} & \text{et} \quad \mathrm{var}P_{i..} &= \frac{1}{bn}(\sigma^{2}_{E} + b\sigma^{2}_{Gl} + bn\sigma^{2}_{G}) \\ \\ \mathbf{H}^{2}_{G} &= \frac{\mathbf{CM}_{G} - \mathbf{CM}_{Gl}}{\mathbf{CM}_{G}} \end{aligned}$$

Les corrélations entre les différents caractères ont été calculées, en particulier celles entre dates de floraison et architecture, pour l'ensemble des lieux et aussi lieu par lieu.

Tableau 19. Moyennes mensuelles des températures minimales et maximales (°C), des précipitations (mm) et de l'évapo-transpiration potentielle de Penman (ETPc, en mm) à Lusignan, Gotheron et Cossé-Le-Vivien, en 1992/93

	Lusignan					Gotheron			Cossé-Le-Vivien			
	Mini	Maxi	Pluie	ETPc	Mini	Maxi	Pluie	ETPc	Mini	Maxi	Pluie	ETPc
Octobre	6.5	13.1	113.0	26.2	7.5	13.6	160.5	27.1	6.1	14.2	68.2	29.9
Novembre	7.3	13.6	128.0	14.9	5.7	12.7	78.0	14.2	6.9	13.4	140.8	13.8
Décembre	3.5	8.5	100.0	10.0	3.3	8.4	40.0	14.9	2.6	8.4	56.1	8.8
Janvier	4.7	10.6	37.0	9.1	1.7	9.7	2.5	15.6	4.8	10.3	72.9	8.4
Février	0.0	8.9	11.0	22.5	-0.7	6.5	5.0	27.6	0.7	7.9	1.4	16.3
Mars	3.1	13.3	9.5	57.3	2.7	13.0	8.0	75.8	2.4	13.3	7.8	49.0
Avril	6.2	14.9	106.0	59.7	7.3	17.1	142.0	83.3	6.4	16.3	60.0	70.3
Mai	9.5	18.9	85.0	92.9	10.8	21.9	63.5	121.1	8.7	19.3	53.2	95.0
Juin	12.6	23.5	118.0	117.0	14.0	25.3	40.5	142.8	11.6	23.3	87.8	116.8
Juillet	12.8	24.4	26.0	124.7	14.0	26.0	89.0	148.0	11.3	22.8	21.6	108.3
Août	12.6	25.1	32.5	124.3	4			_	11.0	25.0	5.5	120.4

Les caractéristiques des trois lieux sont présentées dans le tableau 19. La réserve en eau du sol est de 100 mm à Lusignan, à Gotheron et à Cossé-Le-Vivien. Dans les trois lieux, les hivers ont été aussi froids qu'habituellement. Gotheron a été le lieu où les températures de l'hiver ont été les plus froides. Le printemps et l'été ont été pluvieux et frais, aussi bien à Lusignan qu'à Cossé-Le-Vivien. Au contraire, à Gotheron, l'été a été chaud comme attendu dans cette région. Les pluies orageuses d'été à Gotheron étaient peu utiles car trop violentes et rapidement drainées par le sol. Les conditions climatiques ont été très favorables à la croissance végétative à Lusignan et à Cossé-Le-Vivien (tableau 19).

III.3.3.2. Résultats

III.3,3,2,1. Moyennes des caractères par lieu

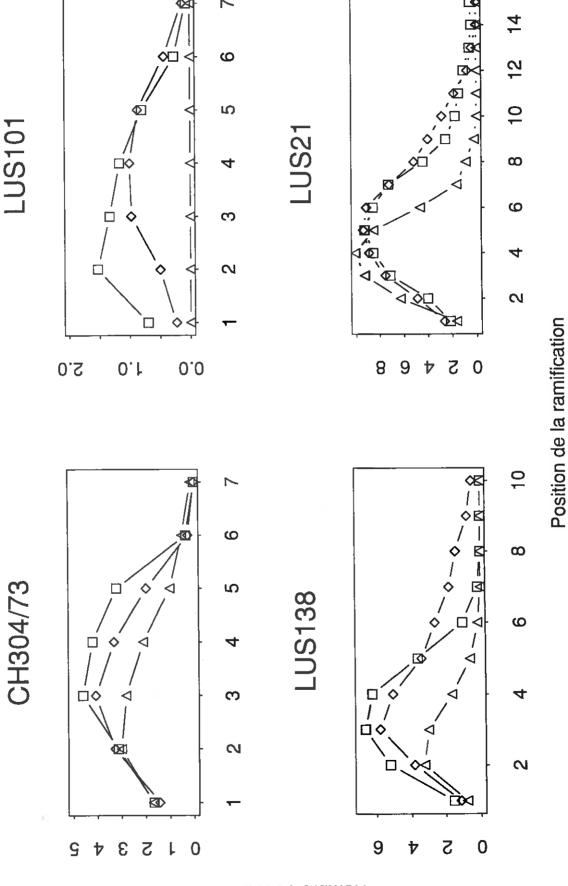
Les trois lieux se distinguent selon l'architecture moyenne des génotypes (tableau 20). La date de floraison en °C.J a été la plus précoce à Gotheron, donc les plantes portaient en moyenne moins de feuilles sur la tige principale. Ceci est relié aux températures plus froides pendant l'hiver que dans les autres lieux. Lusignan a été le lieu où les températures hivernales ont le moins vernalisé la tige principale. Le même ordre entre les lieux s'observe pour la date de floraison de la ramification la plus basse. La date de la fin de la floraison était plus tardive à Cossé-Le-Vivien qu'à Lusignan, ce qui peut être relié au nombre plus élevé de niveaux. Le plus fort degré de vernalisation de la tige principale à Gotheron a entraîné corrélativement une réduction des valeurs des caractères liés au développement des ramifications primaires. Le nombre de ramifications basales est faible dans tous les lieux.

Tableau 20. Moyennes de tous les génotypes à Lusignan, à Gotheron et Cossé-Le-Vivien pour les caractères d'architecture, minimum et maximum pour chaque caractère

	Lusignan	Gotheron	Cossé-Le-	Minimum	Maximum
			Vivien		
FloTP	1081.4	1019.6	1041.4	840	1360
FloR	1217.7	1146.8	1165.0	995	1811
FinFlo	1531.9	-	1667.5	1246	2000
NbRn2	4.41	3.76	4.69	0.4	15.8
NbFn2	15.28	7.89	16.91	0.0	62.6
Nbniv	2.90	-	3.12	1.4	4.7
NbRbas	0.61	0.21	0.48	0.0	2.2
FmaxR	4.09	2.36	4.57	0.0	10.1
RMax	3.35	2.37	3.47	1.0	5.3
NbRn3	4.91	1.92	523	0.0	11.6
NbFn3	15.49	-		0.0	66.6

Les profils de nombres de feuilles sur les ramifications du niveau 2 sont très variables, à la fois entre génotypes et entre lieux (figure 15). Cette variabilité est mise en évidence par le nombre maximal de feuilles sur une ramification et sur la position de cette ramification. Les valeurs de ces deux caractères sont semblables à Lusignan et à Cossé-Le-Vivien, mais beaucoup plus faibles à Gotheron.

fonction de la position de la ramification, en 1992/93, pour quatre génotypes dans trois Figure 15. Variabilité pour les profils de nombre de feuilles sur une ramification en lieux (\Diamond : Lusignan, Δ : Gotheron, \Box : Cossé-Le-Vivien



Nombre de feuilles

III.3.3.2.2. Analyse de variance

Pour tous les caractères, on observe un effet génotype et un effet lieu. L'interaction lieu * génotype est significative pour tous les caractères sauf le nombre de niveaux (tableau 21). L'effet répétition hiérarchisé au lieu est significatif pour le nombre de ramifications du niveau 2, le nombre de ramifications basales, le nombre maximal de feuilles sur une ramification et le nombre de niveaux.

Pour tous les caractères sauf l'écart entre les floraisons de la tige principale et de la dernière ramification et le nombre de ramifications du niveau 2, l'effet lieu est beaucoup plus important que l'effet génotype. Cependant l'effet génotype est toujours significatif. L'interaction génotype * lieu est peu importante comparée aux deux autres effets.

Tableau 21. Valeurs des F et nombre de degrés de liberté (entre parenthèse) de l'analyse de variance, et héritabilités des caractères

(ns: non significatif)

Caractère	F lieu	F génotype	F lieu *	Héritabilité
			génotype	
FloTP	3725 (2)	1741 (43)	48 (86)	0.972
Flo R	1449 (2)	1079 (43)	38 (86)	0.965
FinFlo	2082 (1)	345 (43)	67 (42)	0.806
FloR-TP	50 (2)	149 (43)	25 (86)	0.836
FFlo-R	3789 (1)	124 (43)	66 (42)	0.469
FFlo-TP	3386 (1)	162 (43)	73 (42)	0.549
NbRn2	51 (2)	86 (43)	5 (85)	0.945
NbFn2	482 (2)	152 (42)	8 (84)	0.950
RMax	176 (2)	15 (42)	2 (84)	0.840
FmaxR	544 (2)	108 (42)	8 (84)	0.903
NbRn3	393 (1)	35 (42)	8 (42)	0.784
NbFn3	2	41 (42)	-	
Nbniv	40 (1)	37 (43)	1 (43) ns	0.974
NbRbas	139 (2)	31 (43)	4 (85)	0.872

Pour ces caractères morphologiques dont on connaît relativement bien le déterminisme physiologique, on explique facilement l'effet du milieu. En effet, on a vu précédemment que le nombre de feuilles et la date de floraison de la tige principale d'un génotype sont déterminés par les températures de l'hiver. Ce nombre de feuilles sur la tige principale est corrélé au nombre de ramifications primaires et au nombre de feuilles sur les ramifications primaires. Donc, dès lors que le lieu influence le nombre de feuilles sur la tige principale, il influence aussi les caractères qui lui sont liés. Les températures des trois lieux ont suivi des courbes plus ou moins parallèles pendant l'hiver. Dans ce contexte, il est physiologiquement normal que l'interaction génotype * lieu soit faible pour de tels caractères dont le comportement est presque entièrement décrit par les conditions de températures.

Les héritabilités de ces caractères sont toutes très élevées. Seuls l'écart entre la floraison de la tige principale et la fin de la floraison ainsi que l'écart entre la floraison de la ramification primaire la plus basse et la fin de la floraison sont un peu moins héritables. Le fait que ces écarts soient calculés à partir de deux caractères pourrait être à l'origine des héritabilités plus faibles.

Figure 16. Relation entre l'écart entre la date de floraison de la tige principale et des ramification et la date de floraison de la tige principale, pour 44 génotypes en 1992/93, à Lusignan (\lozenge) , Gotheron (\triangle) et à Cossé-Le-Vivien (\square)

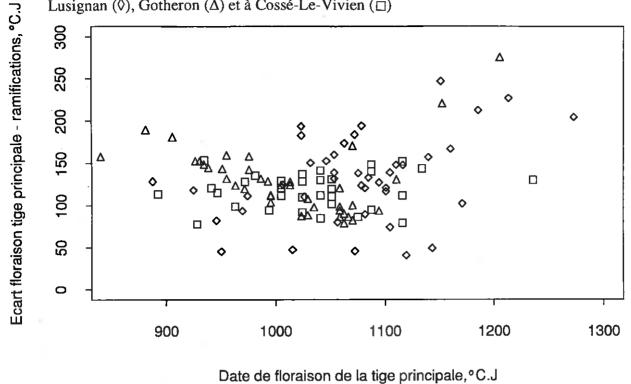
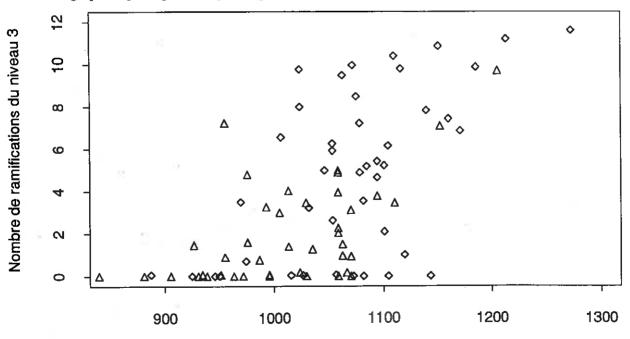


Figure 17. Relation entre le nombre de ramifications du niveau 2 et la date de floraison de la tige principale, pour 44 génotypes en 1992/93, à Lusignan (\Diamond) et Gotheron (Δ)



Date de floraison des ramifications, °C.J

III.3.3.2.3. Corrélations génotypiques entre les caractères

Ces corrélations ont été calculées globalement, sur les caractères notés dans les trois lieux (tableau 22).

On retrouve les mêmes tendances que l'année précédente, c'est à dire des corrélations positives entre précocité de floraison et développement végétatif. La date de floraison de la ramification primaire la plus basse est bien corrélée avec le développement des ramifications primaires. Ce caractère étant héritable et un peu plus facile à noter que le nombre de ramifications primaires, il pourrait s'avérer intéressant pour décrire l'architecture. L'écart entre la floraison de la tige principale et la floraison de la ramification la plus basse est lié de façon quasi-absolue, au niveau génotypique, aux caractères de ramifications. Son héritabilité élevée le rend utilisable comme critère de sélection. Ce caractère est lié assez faiblement à la date de floraison de la tige principale, ce qui prouve la variabilité de développement des ramifications par rapport à la précocité des génotypes. Le nombre de feuilles sur la ramification la plus longue et sa position sont corrélés au nombre de ramifications et au nombre de feuilles sur les ramifications. Ici, ces caractères ont été notés en comptant le nombre de feuilles sur chacune des ramifications primaires, et en repérant ensuite la ramification portant le plus grand nombre de feuilles; ceci est une procédure très longue. Le repérage direct de la ramification portant le plus de feuilles n'est pas immédiat, et pourrait entraîner des erreurs s'il fallait le faire sur des parcelles de sélection. Le développement des ramifications basales est corrélé négativement à la précocité et au développement des ramifications.

Tableau 22. Corrélations génotypiques calculées sur les trois lieux

		1	2	3	4	5	6	7
1	FloTP	1	<u> </u>					
2	Flo R	0.984	1					
3	FloR-TP	0.559	0.699	1				
4	NbRn2	0.580	0.706	0.952	1			
5	NbFn2	0.647	0.821	1*	0.884	1		
6	RMax	0.606	0.750	1*	0.734	0.799	1	
7	FmaxR	0.595	0.770	1*	0.852	0.961	0.788	1
8	NbRbas	-0.555	-0.578	-0.461	-0.642	-0.569	-0.524	-0.394

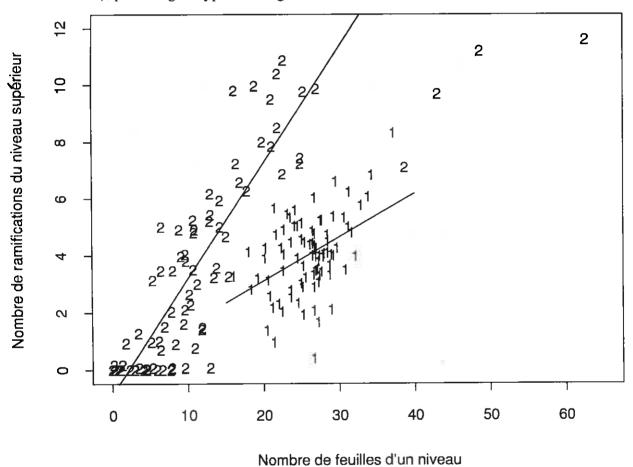
1*: Corrélations calculées supérieures à 1.

Les corrélations génotypiques ont été calculées lieu par lieu pour pouvoir d'une part décrire les corrélations entre caractères qui n'ont pas été mesurés dans tous les lieux, et d'autre part pour voir si les corrélations sont semblables d'un lieu à l'autre (annexe 2).

III.3.3.2.4. Corrélations entre caractères mesurés dans les trois lieux

Globalement, les corrélations sont les plus fortes à Lusignan, elles sont moins élevées à Cossé-Le-Vivien, et encore moins fortes à Gotheron (annexe 2). De façon générale, les corrélations sont de même signe dans les trois lieux, bien que la valeur de certaines corrélations soit nettement différente selon le lieu. Par exemple, la corrélation entre la date de floraison de la tige principale et l'écart entre les floraisons de la tige principale et des ramifications, qui est non négligeable à Lusignan, est égale à zéro à Cossé-Le-Vivien et à Gotheron (figure 16). Plusieurs raisons pourraient expliquer ce phénomène. L'une d'elle est

Figure 18. Relation entre le nombre de feuilles d'un niveau (1 pour niveau 1, 2 pour niveau 2) et le nombre de ramifications du niveau supérieur (respectivement le niveau 2 et le niveau 3), pour 44 génotypes à Lusignan et Gotheron, en 1992/93



que la date de floraison de la ramification la plus basse est difficile à noter car cette ramification est peu visible. D'autre part, son développement et sa floraison sont fonction de facteurs environnementaux divers, et sont parfois retardés par une période sèche. Les corrélations entre cet écart entre la floraison de la tige principale et la floraison de la ramification et les caractères liés au développement des ramifications sont élevées à Lusignan et à Gotheron, mais négligeables à Cossé-Le-Vivien. Il peut aussi s'agir d'une mauvaise notation de la date de floraison des ramifications. D'autre part, en calculant un écart entre deux dates, on additionne leur variance, donc on augmente l'erreur faite sur cet écart.

Dans les trois lieux, on retrouve une corrélation entre d'une part la date de floraison de la tige principale et des ramifications, et d'autre part les caractères liés au développement des ramifications du niveau 2 (nombre de ramifications, nombre de feuilles, nombre maximal de feuilles sur une ramification et position de la ramification portant le plus de feuilles). Les corrélations entre ces caractères des ramifications du niveau 2 sont importantes dans les trois lieux. Les corrélations entre le nombre de ramifications basales et les autres caractères de développement sont négatives dans chacun des lieux.

III.3.3.2.5. Corrélations entre caractères notés seulement dans certains lieux

La date de fin de la floraison est corrélée à la date de floraison de la tige principale, mais son écart avec la date de floraison de la tige principale ou la date de floraison des ramifications est faiblement corrélée à la précocité de floraison de la tige principale. Ceci est en accord avec la variabilité observée dans la relation entre floraisons de la tige principale et des ramifications. Ces deux écarts sont corrélés aux caractères de développement du niveau 2 et au nombre de niveaux. Toutes ces corrélations sont relativement faibles, et de plus les écarts entre dates de floraison étant peu héritables, leur intérêt en sélection doit être discuté.

Le développement des ramifications du niveau 3 est lié à la date de floraison de la tige principale (figure 17). Cependant, le nombre de ramifications du niveau 3 observé à Gotheron est moindre que celui observé à Lusignan. L'été assez sec de Gotheron a été défavorable au développement des ramifications secondaires, et celles-ci sont restées très petites et n'ont pas pu être comptabilisées. Toutefois, comme les deux lieux suivent la même tendance, cette réduction du nombre de ramifications à Gotheron ne pourrait être qu'un effet de la vernalisation plus importante de la tige principale.

Les nombres de ramifications et de feuilles du niveau 3 sont corrélés aux nombres de ramifications et de feuilles du niveau 2. Les génotypes ayant un faible nombre de feuilles sur le niveau 2 n'ont pas de niveau 3, et plus il y a de feuilles sur le niveau 2, plus le niveau 3 est développé. La relation entre nombre de feuilles d'un niveau et nombre de ramifications du niveau supérieur est visualisée dans la 18, à la fois pour la tige principale et pour le niveau 2. La régression entre le nombre de feuilles du niveau 1 et le nombre de ramifications du niveau 2 est faiblement significative. De plus d'après la valeur de l'ordonnée à l'origine (0.05), toute plante porte des ramifications primaires, ce qui n'est pas la réalité. Ce seuil minimal de feuilles du niveau 1 nécessaire pour le développement de ramifications avait été estimé à 13 feuilles pour les quatre génotypes CH304 (Partie III.1.). Il semble que le nombre minimal de feuilles sur le niveau 2 pour que des ramifications se développent sur le niveau 3 soit lui aussi égal à zéro, mais la valeur de la pente de régression (0.407) conduit à un niveau 3 négligeable pour des nombres de feuilles sur le niveau 2 inférieurs à 10. Les pentes des régressions pour

les deux nuages de points de la figure 18 sont différentes. Mais les relations entre les niveaux font penser à un mécanisme d'itération. Des données supplémentaires seraient nécessaires pour la compréhension de ce phénomène. On pourrait avoir une itération directe du profil de nombre de feuilles par ramification du niveau 2 sur les ramifications du niveau 3. Ainsi, si le profil du niveau 2 est en moyenne de 1, 3, 4, 3, 2, 0 pour les positions 1 à 6, chaque ramification du niveau 3 porterait ce même profil. Cependant, toutes les ramifications ne portant pas 6 feuilles, et toutes les feuilles ne développant pas une ramification à son aisselle, il n'y aurait qu'une partie de ce profil par ramification. Par exemple, une ramification du niveau 2 avec 5 feuilles développerait 3 ramifications portant respectivement 1, 3 et 4 feuilles. On peut envisager ce même processus d'itération en appliquant un certain coefficient lors du passage du niveau 2 au niveau 3. Si on fixe ce coefficient à 0.5 dans l'exemple précédent, les 3 ramifications issues du niveau 2 auraient 0.5, 1.5 et 2 feuilles. Ces hypothèses seraient à vérifier sur des données.

Le nombre de niveaux est corrélé positivement au développement du niveau 2 et du niveau 3. Ces corrélations sont élevées. Le nombre de niveaux est déterminé par des facteurs génétiques, certains génotypes étant très ramifiés et d'autres épigonaux, et aussi par des facteurs environnementaux, puisqu'une sécheresse estivale va limiter le développement de niveaux supérieurs.

III.3.3.3. Discussion

Les caractères d'architecture mesurés dans cet essai sont très variables, et influencés à la fois par le génotype, le lieu et dans une moindre mesure par l'interaction génotype * lieu. Ce sont des caractères fortement héritables, sauf les écarts entre floraisons des différents étages. La forte héritabilité des caractères d'architecture est générale chez le lupin (Le Sech et Huyghe, 1991). De plus, ces auteurs ont montré, chez du lupin de printemps, que l'hérédité est principalement additive pour les caractères d'architecture. La notation de la date de floraison de la ramification primaire la plus basse pose manifestement un problème de précision, ainsi que, mais peut-être dans une moindre mesure, la notation de la date de la fin de la floraison.

Tous les caractères d'architecture et de dates de floraison sont corrélés positivement les uns avec les autres, sauf le nombre de ramifications basales qui est corrélé négativement aux autres caractères. Les écarts entre dates de floraison des différents niveaux sont bien corrélés, à Lusignan, avec les nombres de ramifications et de feuilles du niveau 2 et du niveau 3. A Cossé-Le-Vivien, les corrélations sont beaucoup moins fortes, mais les notations de dates de floraison étaient moins précises aussi. Si on a l'objectif de trouver des critères de sélection à la fois utiles et simples à mesurer, on peut noter des dates de floraison facilement, on peut compter des nombres de ramifications sur le niveau 2 et le nombre de niveaux, on peut envisager de compter le nombre maximal de feuilles sur une ramification du niveau 2, mais il est hors de question de compter le nombre total de feuilles sur les niveaux 2 et 3. Une notation soignée des dates de floraison pourrait alors s'avérer "rentable". Il reste certain que ces corrélations doivent être vérifiées sur un essai semblable. Le comptage du nombre de feuilles maximal sur une ramification demande de repérer cette ramification plante à plante. Le profil du nombre de feuilles sur une ramification en fonction de la position de la ramification (nombre spécifique de feuilles par ramification, Chapitre III.1.) présente un plateau plus ou moins prononcé sur une plante. La différence de nombres de feuilles entre deux ramifications consécutives est donc faible. Dans ce contexte, l'erreur qu'on peut faire sur le nombre maximal de feuilles est plus faible.

Le développement du niveau 3 semble corrélé au développement du niveau 2. Le nombre de ramifications n'augmente pas de façon exponentielle chez les déterminés d'un niveau à l'autre comme c'est potentiellement possible chez les indéterminés. D'après la forme en cloche des profils de feuilles sur les ramifications, que ce soit au niveau 2 ou au niveau 3, le nombre de ramifications tend à rester constant ou à augmenter faiblement d'un niveau au suivant. Un mécanisme d'itération plus ou moins direct entre les niveaux est envisageable. Des notations de nombre de feuilles par ramification du niveau 3 ont été réalisées, mais n'ont pas été dépouillées. Cependant, il est clair que les profils de nombre de feuilles sur les ramifications du niveau 3 ne sont pas identiques aux profils du niveau 2. Le facteur d'itération, s'il existe, doit être recherché. L'intérêt botanique de ces études est certes évident, mais l'intérêt agronomique ou en sélection est moindre car le niveau 3, surtout chez les lupins à architecture déterminée, est peu productif et très influencé par le milieu. La régulation de la croissance d'un niveau par le niveau précédent a déjà été mis en évidence par Pigeaire et al. (1985) chez des lupins à croissance indéterminée. Cette équipe montrait que si un niveau n'atteint pas un poids suffisant, le niveau supérieur ne se développe pas. Chez les lupins déterminés, ce type de régulation intervient aussi, chez les génotypes tardifs et très ramifiés. Mais chez les génotypes plus précoces ou moins ramifiés, un contrôle direct du nombre d'organes initiés sur un niveau par le niveau inférieur semble intervenir.

Tous ces résultats confortent et précisent les données obtenues en 1991/92. Il existe une variabilité importante dans le groupe des lupins à architecture déterminée, à la fois pour l'architecture et la précocité de floraison. Les corrélations existant entre les caractères sont élevées mais laissent place à une variation génotypique permettant d'effectuer une sélection sur les différents caractères. L'environnement dans lequel sont placées les plantes modifie profondément leur architecture. Ces modifications peuvent être reliées en premier lieu au degré de vernalisation de la tige principale. Cette vernalisation va ensuite influer sur le développement des étages supérieurs.

Conclusion

Une description de l'architecture déterminée chez le lupin d'hiver est maintenant disponible. La tige principale des lupins déterminés ne se distingue pas de celle des indéterminés. Par contre, ce type d'architecture modifie profondément les ramifications primaires. La variation obtenue en fonction des conditions culturales est large. On peut modéliser l'architecture des ramifications primaires, mais les modèles utilisés ont une faible valeur prédictive. Leur valeur descriptive est bonne dans les cas étudiés, et a permis de caractériser le développement des ramifications par quelques variables clés.

Dans une gamme étendue de génotypes déterminés, on observe une grande variabilité pour tous les caractères d'architecture, et pour les relations entre caractères d'architecture. Ces caractères sont influencés par le lieu, et aussi par les interactions entre lieu et génotype.

Une explication plus fine des facteurs physiologiques, génétiques et environnementaux à l'origine de la mise en place de l'architecture doit encore être recherchée. Le suivi de l'initiation des organes en fonction de ces facteurs sera certainement nécessaire. Une autre voie de recherche serait d'essayer de caractériser le fonctionnement du gène déterminé. Aucune donnée n'est disponible chez le lupin. Chez le soja, dont l'architecture déterminée consiste à un passage à l'état floral d'un bourgeon végétatif, l'intervention d'un composé chimique inhibiteur de croissance est évoquée (Koda et al., 1991). Chez le lupin, aucune hypothèse ne peut être privilégiée. L'intervention directe d'un gène d'hormone végétale paraît peu probable puisque le reste du développement est normal. Par contre, le gène déterminé pourrait agir sur une balance hormonale, éventuellement à un moment précis du développement, et induire ainsi des besoins en vernalisation des ramifications moins importants que chez les indéterminés.

L'architecture étant décrite, il reste à estimer le niveau de rendement de ces génotypes à architecture déterminée, et les composantes de leur rendement (Chapitre V), et à expliquer ce rendement par les caractéristiques morphologiques que nous venons de voir (Chapitre VI). Auparavant, les conséquences de cette architecture déterminée sur l'interception de l'énergie lumineuse par les plantes vont être étudiées (Chapitre IV).

Chapitre IV Influence de l'architecture sur l'interception du rayonnement

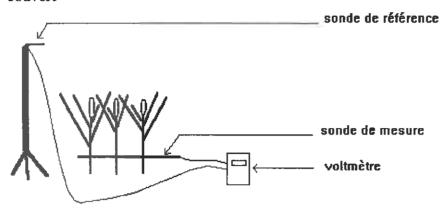
Introduction

La quantité de lumière interceptée par une culture conditionne la biomasse produite (Gosse et al., 1986). Cependant, pour une culture comme le lupin où on s'intéresse non pas au rendement primaire en biomasse mais au rendement secondaire en graines, il faut maximiser à la fois la quantité de lumière captée par les plantes et l'allocation de cette énergie à la croissance des graines. Les génotypes à architecture déterminée ont une tige principale semblable à celle des génotypes indéterminés. Par contre, le développement des ramifications est fortement réduit, puisque ces génotypes ont moins de feuilles par niveau et moins de niveaux végétatifs. Cette architecture doit avoir des conséquences sur la capacité des plantes à intercepter le rayonnement lumineux. On peut se demander dans quelle mesure la réduction du développement végétatif diminue l'efficience d'interception du rayonnement. Dans la littérature, il existe quelques données sur l'efficience d'interception de la lumière par des mutants dont le développement végétatif est diminué par rapport à des génotypes normaux. Ainsi chez le pois, les types normaux interceptent plus de rayonnement que les semi-afila, et les types normaux et semi-afila interceptent plus que les afila (Heath et Hebblethwaite, 1985). Chez le soja, des génotypes à tige brachytique (naine) et à feuilles lancéolées (de surface plus petite) interceptent moins de lumière que les normaux (Wells et al., 1993). Chez la féverole, l'interception de la lumière est identique chez un génotype déterminé ou un génotype indéterminé tout au long du cycle (Stützel et Aufhammer, 1991).

Chez le lupin, les différents modules (ou niveaux) interceptent chacun du rayonnement et produisent de la biomasse. De plus, des interactions existent entre les modules. Il s'agit d'échanges directs, par importation, en général par un niveau inférieur, d'assimilats issus d'un niveau supérieur (Withers et Forde, 1979). Des interactions indirectes interviennent aussi, comme l'ombrage occasionné par un niveau supérieur sur les niveaux inférieurs. La modification de l'architecture va changer la distribution du rayonnement dans le couvert. A priori, le plus faible développement des ramifications des déterminés doit permettre un meilleur éclairement des niveaux inférieurs, et en particulier des gousses qu'ils portent.

Milford et al. (1993b) ont montré qu'au maximum de développement végétatif, Lunoble intercepte 92% du rayonnement incident, alors que CH304/70 n'intercepte que 86% du rayonnement. Duthion et Ney (1992) ont publié des estimations de l'efficience de transformation du rayonnement intercepté en matière sèche chez le lupin blanc. Quatre génotypes de printemps ont été étudiés, trois indéterminés et un déterminé, LA300. LA300 est le parent déterminé des génotypes étudiés dans cette thèse. Il apparaît que l'efficience de transformation du rayonnement en matière sèche est nettement plus faible pour LA300 (de 1.30 à 1.37 g/MJ) que pour les indéterminés (de 1.90 à 2.06 g/MJ). L'architecture déterminée n'étant représentée que par un génotype, on ne peut pas attribuer de façon sûre l'efficience réduite de LA300 au gène déterminé. D'autre part, Stützel et al. (1993) ont comparé le génotype épigonal EpI (qui est le même génotype que LA300) avec la variété indéterminée Kalina pour l'interception de la lumière et la production de matière sèche. Ils montrent que EpI intercepte moins de lumière et produit moins de matière sèche, mais qu'il n'a pas de problème physiologique limitant son développement et son rendement.

Figure 1. Dispositif de mesure de l'efficience d'interception du rayonnement solaire par le couvert



Aucune donnée n'est disponible chez le lupin d'hiver pour l'efficience d'interception de la lumière, l'efficience de conversion de l'énergie lumineuse en matière sèche ou la distribution de la lumière dans le couvert. Or, le fait d'avoir modifié l'architecture doit avoir changé les caractéristiques de l'interception du rayonnement solaire par les plantes. Deux points particuliers ont été analysés ici. D'une part, la dynamique d'interception de la lumière au cours du cycle de la plante a été décrite pour six génotypes déterminés et sept génotypes indéterminés, en relation avec l'architecture. D'autre part, la distribution de la lumière dans le couvert chez deux génotypes déterminés et deux génotypes indéterminés a été comparée à différents stades de développement.

IV.1. Dynamique de l'interception du rayonnement au cours du cycle

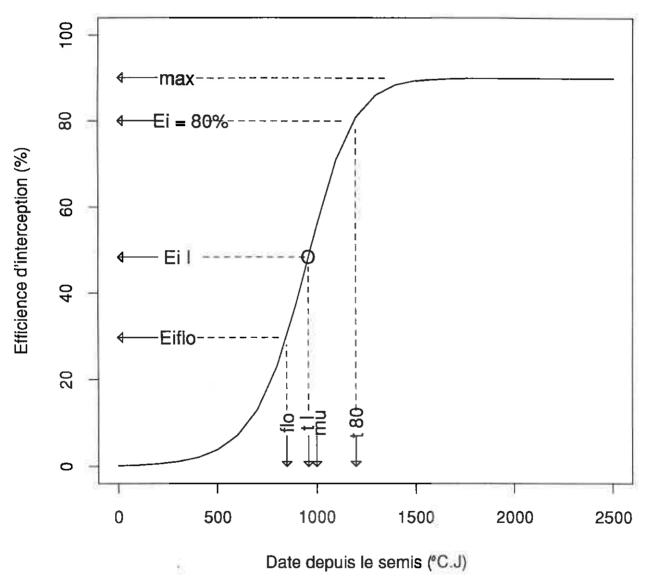
L'architecture déterminée étant très variable, la structure des couverts diffère notablement d'un génotype à l'autre. Il est important de savoir si les déterminés atteignent des couverts complets, et si la mise en place du couvert se fait à la même vitesse que chez les indéterminés. L'expérimentation avait pour objectif de décrire la cinétique de l'interception de la lumière chez différents génotypes déterminés, et de la comparer avec des génotypes indéterminés. Les caractéristiques de cette mise en place du couvert ont été reliées avec les caractères d'architecture des plantes.

IV.1.1. Matériel et méthodes

Sept génotypes déterminés et sept génotypes indéterminés (voir tableau 1) ont été utilisés dans un dispositif qui comprenait en plus six génotypes nains. Ils ont été choisis pour représenter une large gamme de variabilité pour leur architecture et sont de valeur agronomique correcte. Un des génotypes déterminés a dû être éliminé à cause de son hétérogénéité. Deux dates de semis (13/10/1992 et 06/11/1992) et deux densités (10 et 20 plantes/m²) ont été réalisées à Lusignan, en 1992/93. Les densités ont été obtenues en semant à plus forte densité et en éclaircissant à la main avant la montaison. Quand la densité d'une parcelle était nettement inférieure à la densité souhaitée, la parcelle a été écartée du dispositif. La parcelle élémentaire comprenait 5 rangs de 3 m de long, espacés de 0.50 m. Les rangs étaient orientés dans le sens Est-Ouest. Chaque traitement était répété trois fois, et les génotypes étaient entièrement randomisés. L'architecture (date de floraison de la tige principale, nombre de ramifications primaires, nombre total de feuilles sur les ramifications primaires, nombre de feuilles sur la seconde ramification primaire chez les indéterminés et nombre de feuilles sur la ramification la plus longue chez les déterminés) a été notée sur un échantillon de 10 plantes par parcelle.

Les mesures d'interception du rayonnement dans le couvert ont été réalisées à l'aide d'un capteur linéaire de lumière (Delta-T Devices^R). Cet appareil comporte une sonde de référence à placer au-dessus du couvert, et mesurant la quantité de rayonnement incident. Une autre sonde, longue de 68 cm, est placée dans le couvert au niveau du sol et perpendiculairement au sens des rangs. Elle mesure la quantité de lumière parvenant à son niveau (figure 1). Un voltmètre donne le rapport entre la quantité de lumière dans le couvert et la quantité de lumière incidente au-dessus du couvert. Les sondes employées tiennent compte uniquement des longueurs d'ondes utiles à la photosynthèse (PAR), c'est-à-dire comprises entre 400 et 700 nm. Ces mesures ont toujours été effectuées au midi solaire plus

Figure 2. Exemple de courbe d'efficience d'interception du rayonnement, et représentation des paramètres issus de cette courbe



ou moins deux heures. Trois mesures ont été effectuées par traitement dans trois endroits de la parcelle, comme préconisé par le constructeur de l'appareil.

Le rayonnement utile à la photosynthèse absorbé par un couvert (PAR_a) s'exprime ainsi (Gosse *et al.*, 1986) :

$$PAR_a = (PAR_i + PAR_{ts}) - (PAR_r + PAR_t)$$

avec a pour absorbé, i pour incident, ts pour réfléchi par le sol, r pour réfléchi par l'ensemble sol - culture, t pour transmis au sol. Le PAR est une quantité d'énergie.

La mesure des rayonnements réfléchis est difficile, et leur quantité est généralement faible. On peut travailler avec la quantité de rayonnement intercepté (PAR_{int}) qui néglige les rayonnements réfléchis (Varlet-Grancher *et al.*, 1989) :

$$PAR_{int} = PAR_i - PAR_t$$
 ou $\frac{PAR_{int}}{PAR_i} = 1 - \frac{PAR_t}{PAR_i}$

Cette formule peut aussi s'écrire en faisant intervenir l'efficience d'interception de la lumière par le couvert (ϵ_i) :

$$\epsilon_i = \frac{PAR_{int}}{PAR_i}$$

En plaçant la sonde de mesure au niveau du sol, l'appareil utilisé mesure directement la proportion de la lumière incidente qui arrive au sol : $\frac{PAR_t}{PAR_i}$. L'appareil nous donne donc directement une estimation de $1 - \epsilon_i$.

A partir du 18/03/1993 pour la première date de semis et du 20/04/1993 pour la seconde date de semis, l'efficience d'interception de la lumière a été mesurée une fois par semaine jusqu'à ce que le couvert soit complet.

On aboutit à des courbes entre l'efficience d'interception de la lumière et le temps thermique (en °C.J au-dessus de 3°C) depuis le semis (figure 2). Chaque courbe comporte dix points. Pour comparer les génotypes et les conditions de culture, la comparaison point par point n'est pas valable car les valeurs ne sont pas indépendantes les unes des autres. Les courbes ont été ajustées à un modèle les décrivant aussi fidèlement que possible. Les paramètres de ces courbes serviront à analyser les différentes combinaisons d'architectures, génotypes, dates de semis et densités. L'aspect sigmoïde des courbes, avec un plateau inférieur et un plateau supérieur, évoque une courbe logistique. Le modèle choisi est le modèle logistique généralisé:

$$\varepsilon_i = min + \frac{max - min}{\left[1 + \exp(-a(t - mu))\right]^b}$$

avec t: temps, en °C.J depuis le semis

max: asymptote supérieure de la courbe, en % min: asymptote inférieure de la courbe, en %

a: paramètre lié à la pente, en (°C.J)⁻¹

mu: paramètre lié au point d'inflexion, en °C.J

b : paramètre de dissymétrie

Par construction, *min* représente l'efficience d'interception au début du cycle, et est donc égal à 0, ce qui simplifie le modèle ainsi :

$$\varepsilon_i = \frac{max}{\left[1 + \exp(-a(t - mu))\right]^b}$$

L'ajustement du modèle au données a été effectué grâce à la procédure NLIN de SAS (SAS Institute, 1988). Des critères autres que les paramètres de la courbe peuvent servir à l'étude des courbes. L'abscisse (t_I) , l'ordonnée (ϵ_{iI}) et la pente (p_I) au point d'inflexion, la valeur de ϵ_i au moment de la date de floraison (ϵ_{iflo}) et la date à laquelle ϵ_i atteint une certaine valeur, par exemple 80% (t_{80}) sont des critères intéressants. Ce seuil de 80% a été choisi car toutes les parcelles l'atteignent et qu'il donne une date à laquelle l'efficience d'interception est proche du maximum qu'elle atteindra (figure 2).

$$t_I = mu + \frac{1}{a} \ln b$$

$$\varepsilon_{iI} = \frac{max}{\left[1 + \frac{1}{b}\right]^b}$$

$$p_I = \frac{a.max}{\left[1 + \frac{1}{b}\right]^{b+1}}$$

$$t_{80} = mu - \frac{1}{a} \ln \left[\left[\frac{100}{80} \right]^b - 1 \right]$$

$$\varepsilon_{iflo} = \frac{max}{\left[1 + \exp\left[-a\left[flo - mu\right]\right]\right]^b} \quad \text{avec } flo: \text{ date de floraison de la tige principale}$$

Des analyses de variance ont été effectuées avec ces paramètres, estimés pour chaque bloc. D'une part, toutes les données ont été analysées en déclarant tous les effets (date de semis, densité, type d'architecture, génotype hiérarchisé au type d'architecture, bloc hiérarchisé à la date de semis, et les interactions). D'autre part, pour chaque type d'architecture, l'analyse de variance a été effectuée en déclarant des effets date de semis, densité, génotype, bloc hiérarchisé à la date de semis et leurs interactions.

Des corrélations ont été recherchées entre les paramètres du modèle et l'architecture des plantes, à la fois pour les déterminés et pour les indéterminés. Les données d'architecture moyennes pour les trois blocs ont été utilisées. Pour le modèle de l'efficience d'interception, des paramètres ont été estimés pour la moyenne des courbes sur les trois blocs,

car les moyennes des paramètres ne sont pas les paramètres des courbes moyennes. Les résultats concernant les indéterminés ne seront pas développés.

IV.1.2. Résultats

IV.1.2.1. Architecture des génotypes

Tableau 1. Architecture des génotypes étudiés

Tableau 1. Alch	meeture des genotype		J. N.Y. 1 1	
	Date de floraison	Nombre de	* Nombre de	Nombre total de
	de la tige pcp.	ramifications	feuilles par	feuilles sur les
	(°C.J)	primaires	ramification	ramifications
Déterminés				
CH304/70	1049.86	4.36	4.25	13.90
CH304/73	996.62	4.36	3.66	13.11
LUS22	1100.85	5.39	9.88	34.33
LUS26	1067.35	5.18	10.54	38.41
LUS69	1018.10	4.28	2.68	9.25
LUS127	963.25	2.00	2.23	4.28
Indéterminés				
Adam	927.77	3.10	6.84	21.23
LS4001	1031.77	3.28	9.55	31.29
CSL2	915.10	3.12	6.88	21.39
Lucky	836.59	2.69	7.33	19.78
Alex	889.36	3.28	5.94	19.46
Lumineux	899.80	3.02	7.53	22.77
Lunoble	1007.81	3.68	9.06	33.24

^{* :} Nombre de feuilles maximal sur une ramification chez les déterminés, nombre de feuilles sur le seconde ramification chez les ind terminés

L'architecture moyenne des 13 génotypes est présentée dans le tableau 1. La date de floraison est en fait très corrélée au nombre de feuilles sur la tige principale (Huyghe, 1992, Chapitre III.1.). Les génotypes déterminés sont plus tardifs à floraison que les indéterminés. Le nombre de feuilles sur les ramifications primaires est plus faible pour les déterminés, sauf pour LUS22 et LUS26 qui ont plus de feuilles que les types indéterminés. Les caractères d'architecture sont influencés par la date de semis, un semis tardif réduit le nombre de feuilles sur la tige principale (il raccourcit donc le temps nécessaire entre le semis et la floraison de la tige principale) et le nombre de feuilles sur les ramifications. Une densité élevée diminue le nombre de ramifications chez les deux types d'architecture.

IV.1.2.2. Ajustement du modèle aux courbes d'efficience d'interception

L'ajustement du modèle aux courbes a d'abord été recherché avec les 4 paramètres max, a, mu et b. La convergence est obtenue difficilement, et il y a des liaisons très fortes entre les paramètres. En fixant la valeur de b à 1, ce qui revient à un modèle logistique symétrique, la convergence est obtenue, mais l'ajustement est peu satisfaisant, car on obtient une sur-estimation systématique de l'efficience d'interception pour les premières mesures, et une sous-estimation pour les dernières mesures. Pour pallier ces deux difficultés, on a choisi

Figure 3. Relation entre l'efficience d'interception mesurée, et l'efficience d'interception ajustée, pour toutes les courbes étudiées

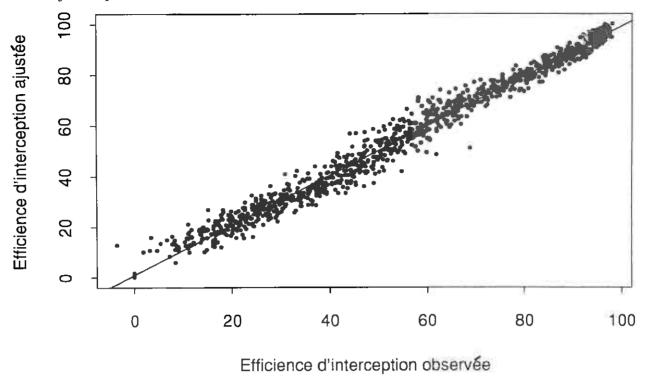
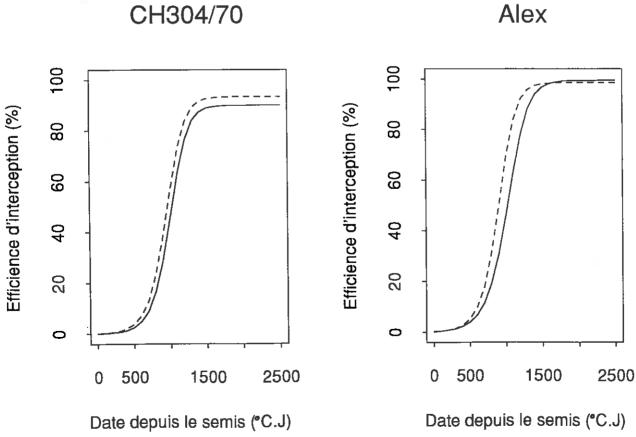


Figure 4. Efficience d'interception pour deux génotypes (CH304/70 et Alex) en fonction du nombre de °C.J depuis le semis. = = :semis du 13/10/1992, —— : semis du 06/10/1992



de fixer b. Par tâtonnement, on trouve que la valeur de b qui réduit le plus les résidus de la régression est 0.7. On travaille alors avec un modèle à trois paramètres, max, a et mu.

L'ajustement du modèle aux courbes ne pose alors plus aucun problème de convergence ni d'ajustement aux données. L'ajustement a été testé par le rapport entre le carré moyen du modèle et le carré moyen total. Il est en moyenne de 0.995, la plus faible valeur est 0.972. La figure 3 montre la relation entre les valeurs observées et les valeurs ajustées, pour toutes les courbes d'efficience d'interception. Les corrélations entre les trois paramètres sont faibles, la plus élevée est celle entre a et mu (r = -0.453). Des exemples d'évolution de l'efficience d'interception au cours du temps sont présentés sur la figure 4.

Etant données les valeurs de a, b et mu, t_I a une valeur très proche de mu, et ne présente pas d'intérêt supplémentaire à mu. Comme b est fixé, ϵ_{iI} qui n'est que max multiplié par une constante. Les analyses seront donc effectuées uniquement sur a, mu, max, p_I , t_{80} et ϵ iflo

IV.1.2.3. Effet du type d'architecture sur les paramètres

Dans l'analyse de variance complète, le type d'architecture a un effet significatif sur max et ϵ_{iflo} . Le max, efficience d'interception maximale, montre que les déterminés n'atteignent pas, en moyenne, un couvert complet, alors que les indéterminés l'atteignent (tableau 2). L'efficience d'interception lors de la floraison de la tige principale, ϵ_{iflo} , est plus élevée pour les déterminés que pour les indéterminés. Dans une analyse de covariance avec comme cofacteur la date de floraison de la tige principale, l'effet du type d'architecture sur ϵ iflo disparaît. En fait, les génotypes déterminés étant plus tardifs que les indéterminés, ils portent plus de feuilles sur leur tige principale et ont donc une efficience d'interception plus élevée au stade de floraison de la tige principale. Pour mu et t_{80} , l'effet du type d'architecture est statistiquement significatif au seuil 5%, mais les différences entre déterminés et indéterminés sont faibles (tableau 2). Pour les autres paramètres (a, p_I) , l'effet du type d'architecture n'est pas significatif. Cela montre que la mise en place du couvert se fait à un rythme semblable chez les déterminés et les indéterminés. Cependant, certains génotypes déterminés sont limités pour leur efficience d'interception maximale.

Tableau 2. Moyennes des paramètres décrivant l'efficience d'interception du rayonnement, pour les deux types d'architecture. Probabilité de l'effet du type d'architecture en analyse de variance, et en analyse de covariance avec la date de floraison comme cofacteur

	max	а	mu	p_I	t80	ϵ_{iflo}
Déterminés	89.4	0.0094	1005.8	0.186	1113.0	60.8
Indéterminés	96.7	0.0090	1016.1	0.193	1127.2	44.9
Analyse Variance	0.0001	ns	0.04	ns	0.03	0.0001
Analyse Covariance	ns	_	ns	_	0.009	ns

IV.1.2.4. Effets du génotype, de la date de semis et de la densité sur les paramètres

IV.1.2.4.1. Chez les déterminés

L'effet du génotype est significatif pour les paramètres décrivant l'efficience d'interception, max, mu, t80 et ϵ_{iflo} , mais pas pour les paramètres liés à la cinétique de l'efficience d'interception au cours du temps, a et p_I (tableau 3). Un des génotypes, LUS127, a une efficience maximale nettement plus faible que les autres (81.3% contre 90.8% en moyenne par les autres). En raison de sa précocité, il atteint une efficience de 80% (t80) plus tôt que les autres génotypes. LUS22 a un mu plus élevé et LUS127 un mu plus faible que les autres génotypes. En analyse de covariance avec l'effet de la date de floraison, l'effet génotype disparaît pour tous les paramètres. Les différences entre génotypes déterminés dépendent uniquement de la précocité.

Tableau 3. Paramètres du modèle logistique décrivant l'efficience d'interception du rayonnement en fonction du temps, pour les génotypes déterminés.

Probabilité de l'effet du génotype en analyse de variance, et en analyse de covariance avec l'effet de la date de floraison comme cofacteur

	max	а	mu	рј	t80	ϵ_{iflo}
Déterminés						
CH304/70	88.0	0.0090	1005.7	0.174	1118.3	61.5
CH304/73	89.6	0.0099	993.2	0.194	1096.7	57.2
LUS22	93.6	0.0087	1042.2	0.181	1155.7	66.7
LUS26	94.5	0.0093	1036.6	0.194	1143.2	64.3
LUS69	88.4	0.0096	1020.3	0.187	1122.9	54.3
LUS127	81.3	0.0105	934.3	0.187	1033.9	57.0
Analyse Variance	0.0004	ns	0.0001	ns	0.0001	0.0004
Analyse Covariance	ns	(2)	ns	-	ns	ns

Le paramètre max est influencé par la densité mais pas par la date de semis. L'efficience d'interception maximale est plus élevée à forte densité qu'à faible (tableau 4). Le paramètre a est affecté par la date de semis, et il est plus élevé pour une date de semis précoce (tableau 4). Mu est influencé par la densité. Une densité faible conduit à une augmentation de mu, c'est à dire à un retard dans la mise en place du couvert. La pente au point d'inflexion, p_I , est affectée par la date de semis et la densité, le semis précoce et la densité forte contribuent à l'augmenter. La date à laquelle l'efficience d'interception atteint 80%, t80, dépend de la densité, elle est plus tardive à densité faible (tableau 4). L'efficience d'interception à floraison, ϵ_{iflo} , est diminuée par un semis tardif (en relation avec un nombre de feuilles sur la tige principale réduit), et par une densité faible.

Les effets d'interactions ne sont significatifs pour aucun paramètre, par contre, on observe un effet du bloc significatif pour a, mu, p_I , t_{80} et ϵ_{iflo} . Pour la première date de semis, mu et t_{80} sont plus élevés et a, p_I et ϵ_{iflo} sont plus faibles dans le premier bloc. Pour la seconde date de semis, la valeur de mu est plus faible et a et p_I sont plus forts dans le bloc 2. L'effet du bloc n'existe pas pour l'architecture. L'effet bloc pourrait être lié à des différences

de fertilité du terrain, celles-ci ayant entraîné dans certains blocs une verse modifiant l'efficience d'interception.

En analyse de covariance avec le cofacteur date de floraison, l'effet de la date de semis devient non significatif. Cet effet était donc entièrement dû à la date de floraison, ou plutôt, au nombre de feuilles sur la tige principale. L'effet de la densité reste significatif même en analyse de covariance, puisque c'est davantage le nombre de plantes par m² qui joue sur le nombre de feuilles par m² que le nombre de feuilles par plante.

Tableau 4. Moyennes des paramètres pour les génotypes déterminés, en fonction de la date de semis et de la densité. Probabilités des effets en analyse de variance, et en analyse de covariance avec la date de floraison comme cofacteur

	max	a	mu	p_I	t80	ϵ_{iflo}
Semis 13/10	89.5	0.0101	1010.1	0.197	1110.5	64.1
Semis 06/11	89.5	0.0088	1001.4	0.174	1115.6	57.3
Analyse Variance	ns	0.006	0.01	0.002	ns	0.001
Analyse Covariance	-	ns	ns	ns	9	ns
Densité 10 pl/m ²	87.6	0.0092	1030.3	0.176	1141.2	55.4
Densité 20 pl/m ²	91.7	0.0098	976.5	0.197	1079.1	67.1
Analyse Variance	0.005	ns	0.0001	0.009	0.0001	0.0001
Analyse Covariance	0.005	-	0.0001	0.01	0.0001	0.0001

IV.1.2.4.2. Chez les indéterminés

Max atteint en moyenne 96.7%, aussi tous les génotypes parviennent à intercepter la totalité du rayonnement incident, quelles que soient la date de semis et la densité (annexe 3a). Il existe une variabilité génétique pour les paramètres, mais la gamme de variation est plus faible que chez les déterminés. L'efficience d'interception augmente plus vite en fonction du temps à forte densité qu'à faible (annexe 3b). L'efficience d'interception à la floraison dépend de la date de semis et de la densité, ε_{iflo} est plus élevé pour un semis précoce et une densité forte.

IV.1.2.5. Corrélations entre paramètres et architecture

Les analyses de covariance ont montré l'importance de la précocité de floraison pour les caractères d'efficience de l'interception. Cependant, si la date de floraison est un caractère qui influe directement sur le nombre de feuilles de la tige principale, il joue aussi sur l'architecture des ramifications. Il est important de quantifier exactement le rôle de chaque organe dans la mise en place du couvert. Ces corrélations ont aussi été calculées en utilisant le nombre d'organes par m² (nombre de feuilles sur la tige principale, calculée à partir de la date de floraison, nombre de ramifications et nombre de feuilles sur les ramifications), de façon à tenir compte des différences de densités.

IV.1.2.5.1. Chez les déterminés

Dans les conditions étudiées, avec les six génotypes concernés, on a des corrélations entre date de floraison, nombre de ramifications et nombre total de feuilles sur les ramifications. Le nombre de feuilles sur la plus longue ramification n'est corrélé qu'au nombre total de feuilles sur les ramifications.

L'efficience maximale d'interception, max, est corrélée positivement aux caractères d'architecture utilisés (tableau 5). Plus les plantes ont eu un développement végétatif important, plus elles interceptent le rayonnement incident. Ce développement végétatif est donc un facteur limitant de l'efficience d'interception. Le paramètre a et la pente du point d'inflexion p_I sont indépendants de l'architecture. Comme ces deux paramètres sont le reflet de la dynamique de l'interception et que les caractères d'architecture utilisés sont des caractères finaux, il n'est pas étonnant de ne pas avoir de corrélation significative. Les paramètres mu et tg_0 sont corrélés positivement à l'architecture individuelle, plus les plantes développent d'organes photosynthétiques, plus tard elles interceptent la lumière dans le cycle. En fait, plus les plantes ont d'organes végétatifs, plus elles sont tardives, et tout leur cycle est retardé. Enfin, l'efficience d'interception au moment de la floraison de la tige principale ϵ_{iflo} , est corrélée essentiellement au nombre de feuilles sur la tige principale par m^2 . Il serait tout à fait logique que ce coefficient soit indépendant du développement des ramifications, mais le développement des ramifications est lié au nombre de feuilles sur la tige principale.

Tableau 5. Valeurs des corrélations significatives entre architecture et paramètres des courbes d'efficience de l'interception chez les déterminés

FTP: nombre de feuilles sur la tige principale, Ram: nombre de ramifications, F/ram: nombre de feuilles par ramification, FRam: nombre total de feuilles sur les ramifications

	FTP	Ram	F/ram	FRam	FTP/m ²	Ram/m ²	FRam/m ²
max	0.560	0.743	0.729	0.748	0.486	0.690	0.711
a	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
mu	0.635	0.734	0.533	0.547	ns	ns	ns
p_I	ns	ns	ns	ns	0.539	0.467	ns
t80	0.552	0.716	0.493	0.531	ns	ns	ns
ϵ_{iflo}	0.683	ns	0.552	ns	0.847	0.719	0.605

IV.1.2.5.1. Chez les indéterminés

Le développement végétatif n'est pas un facteur limitant pour atteindre une efficience d'interception maximale (max) chez les indéterminés (annexe 3c). Par contre, plus les parcelles comportent d'organes photosynthétiques par m², plus l'efficience d'interception est importante à un stade donné.

IV.1.3. Discussion

Une des différences notables entre les deux types d'architecture est que les déterminés n'atteignent pas tous et pas dans toutes les conditions culturales un couvert complet, alors que les indéterminés arrivent à une efficience d'interception supérieure à 95%. L'architecture déterminée limite donc la quantité de lumière interceptée par le couvert. Si la transformation de la lumière interceptée en matière sèche est plus faible chez les déterminés comme publié par Duthion et Ney (1992) pour un génotype épigonal, les déterminés devraient produire beaucoup moins de matière sèche que les indéterminés tout au long du cycle. Or ce n'est pas le cas, les génotypes déterminés d'hiver ont un taux de croissance de la matière sèche en fonction du temps équivalent à celui des indéterminés (Chapitre V). Ils doivent donc avoir une efficience de transformation du rayonnement en matière sèche équivalente à celle des indéterminés. La valeur plus faible pour le génotype de printemps déterminé LA300 (Duthion et Ney, 1992) serait donc le fait du génotype en question et de

l'architecture qu'il avait dans ces expérimentations, et non de son gène d'architecture déterminée.

La mise en place du couvert au cours du cycle est très semblable pour les déterminés et les indéterminés. Les déterminés développent leurs organes photosynthétiques à la même cadence que les indéterminés. Board et Harville (1993) ont montré que la quantité de lumière interceptée dans les premiers stades reproducteurs chez le soja (R1 à R5) ont un effet sur le rendement final. Dans ce cas, les déterminés ne seraient pas limités en assimilats pour la mise en place du nombre de graines par rapport aux indéterminés. Par contre, au moment du remplissage de ces graines, les déterminés interceptent moins de lumière que les indéterminés, et ont en principe moins d'assimilats disponibles. Cependant, du fait de l'arrêt précoce de la croissance végétative chez les déterminés (Chapitre V), ces assimilats servent uniquement à la croissance des graines, et ne sont pas partagés comme chez les indéterminés entre croissance végétative et croissance reproductive. La diminution de l'efficience maximale d'interception chez les déterminés ne serait donc pas forcément préjudiciable au rendement, mais cela reste à vérifier.

Le comportement des deux groupes de génotypes, déterminés et indéterminés, face aux conditions de culture est très semblable. La date de semis a peu d'effet sur les paramètres des courbes d'efficience d'interception de la lumière. L'effet de la date de semis est entièrement expliqué par la date de floraison, elle-même étant une mesure du nombre de feuilles sur la tige principale. L'effet de la densité est prédominant, une plus forte densité permet d'augmenter l'efficience d'interception à tout moment du cycle. Chez les déterminés, une densité forte augmente l'efficience maximale d'interception, alors que chez les indéterminés, l'efficience maximale est la même à forte ou à faible densité. Au sein des deux types d'architecture, il existe une variabilité génétique pour les courbes de l'efficience d'interception. Chez les déterminés, les différences entre génotypes sont reliées à leur précocité de floraison, qui conditionne le nombre d'organes végétatifs.

Chez les déterminés, les variables décrivant les courbes d'efficience de l'interception au cours du cycle sont corrélées à la fois au développement végétatif individuel des plantes et au nombre d'organes par unité de surface. L'importance du développement végétatif est un facteur limitant pour atteindre une efficience d'interception maximale. Pour ces génotypes déterminés, l'augmentation de la densité et une date de semis précoce permet d'augmenter notablement l'efficience d'interception maximale. Dans le monde varié des déterminés, il serait utile de pouvoir définir une efficience maximale d'interception souhaitable. Cependant, ceci ne pourra être fait que par l'étude de l'effet de cette efficience sur le rendement final.

IV.2. Distribution de la lumière dans le couvert

Chez le lupin, les sites principaux de l'élaboration du rendement sont la tige principale et les ramifications primaires. Or les ramifications secondaires, voire tertiaires, ombrent les niveaux inférieurs. On peut supposer que l'interception de la lumière par les niveaux producteurs soient un avantage pour l'économie de la plante. Avant de tester cette hypothèse, il faut savoir s'il existe des génotypes et des conditions culturales permettant une plus grande interception de la lumière par les niveaux inférieurs.

L'objectif de cette expérimentation est de savoir si la lumière interceptée est répartie de la même façon pour les génotypes à architecture déterminée ou indéterminée. En pénétrant dans un couvert végétal uniforme, la proportion de lumière transmise (I/I_0) diminue de façon exponentielle en fonction de l'indice foliaire (IF), selon une formule dérivée de la loi de Beer-Lambert :

$$\frac{I}{I_0} = e^{-k.IF}$$

avec k : coefficient d'extinction de la lumière dans le couvert.

La mesure de la proportion de PAR transmis et de l'indice foliaire par tranches de hauteurs dans le couvert permet de caractériser le couvert par son coefficient d'extinction de la lumière. Cette étude nécessiterait la mesure du PAR transmis à différentes hauteurs du couvert, et des prélèvements destructifs de plantes pour mesurer l'indice foliaire.

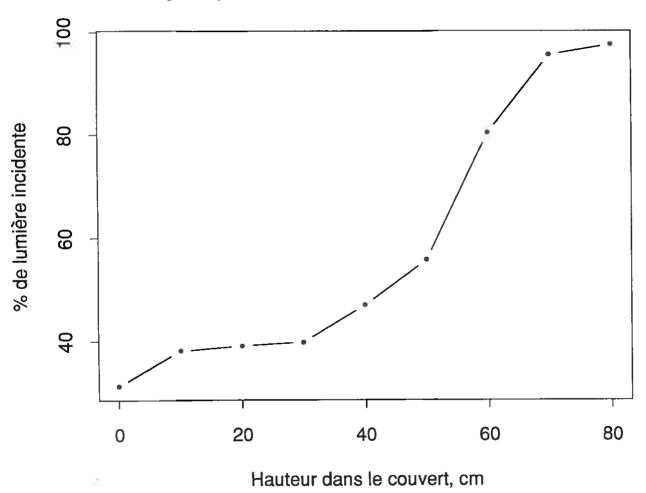
Dans notre cas, seuls les profils de distribution de la lumière dans le couvert ont été mesurés à différents stades phénologiques. La distribution de la lumière dans le couvert doit être reliée à la morphologie des plantes. Pour couvrir une large gamme de variabilité phénotypique pour l'architecture, différentes dates de semis et différentes densités ont été réalisées, pour les génotypes déterminés aussi bien que pour les indéterminés. Les profils de lumière seront comparés entre eux, pour analyser les effets du type d'architecture et des conditions culturales.

IV.2.1. Matériel et méthodes

Quatre génotypes ont été utilisés pour cette expérimentation, deux déterminés, CH304/70 et CH304/73, et deux indéterminés, Lunoble et Alex. Trois dates de semis (18/09, 05/10 et 25/10/1991) et trois densités (10, 20 et 40 plantes par m²) ont été réalisées. Les densités ont été obtenues en semant à plus forte densité et en éclaircissant à la main au stade de début de montaison. Les parcelles mesuraient 2.4 m x 3 m. L'écartement des rangs était de 0.60 m pour les deux plus faibles densités et de 0.30 m pour la plus forte densité. Le dispositif comprenait trois répétitions.

Les mesures de quantité de lumière incidente ont été effectuées avec le même appareil que dans la partie IV.1. Une mesure a été prise tous les 10 cm de hauteur dans le couvert, de façon à obtenir des profils d'interception du rayonnement par les plantes. Les profils ont été réalisés à trois stades de développement : floraison de la tige principale, floraison des ramifications primaires (pour les indéterminés : floraison de la seconde ramification pour 50% des plantes, pour les déterminés : floraison de la plus basse

Figure 5. Distribution de la lumière incidente dans un couvert de CH304/70 semé le 05/10/1991, à 20 plantes par m², au stade de floraison des ramifications



ramification primaire pour 50% des plantes), fin de la floraison. Ces stades phénologiques permettent de comparer les génotypes en fonction de leur stade de développement. Des mesures à des dates données n'auraient pas permis de relier les caractéristiques d'interception de la lumière et l'architecture des génotypes qui aurait différé selon l'avancement du développement.

Chaque courbe d'efficience d'interception en fonction de la hauteur du couvert comporte 5 à 10 points (figure 5). Pour comparer les génotypes et les conditions de culture, la comparaison hauteur par hauteur n'est pas valable. Pour réaliser la comparaison des différentes courbes, chacune d'elles a été ajustée à un modèle mathématique la décrivant aussi précisément que possible.

La forme des courbes semble s'approcher d'un modèle d'hyperbole rectangulaire de type :

$$y[x] = y_0 + \frac{x_m x}{b[x_m - x]}$$

avec: x hauteur dans le couvert, en cm

 x_m : hauteur maximale du couvert

y: % de lumière incidente à la hauteur x

Cependant, la présence d'une asymptote d'équation $x = x_m$ laisse supposer que le couvert est parfaitement continu pour les hauteurs inférieures à x_m , et le modèle n'est pas défini pour la hauteur x_m . Or le couvert ne répond pas à ces lois, puisque la densité de feuilles diminue progressivement quand la hauteur augmente.

Le modèle choisi est un modèle logistique non symétrique. Il présente l'avantage d'être défini et continu pour toute valeur de x. Il a pour équation :

$$y[x] = min + \frac{max - min}{\left[1 + \exp\left[-a[x - mu]\right]\right]^{b}}$$

avec: x: hauteur dans le couvert, en cm

y:% de lumière incidente à la hauteur x

max : % de lumière incidente au-dessus du couvert

min: % de lumière incidente au sol mu : lié à l'abscisse au point d'inflexion

a: paramètre lié à la pente

b: paramètre de dissymétrie (quand b = 1, la courbe est une logistique symétrique)

Par construction, on peut choisir max = 100% puisque la lumière incidente audessus du couvert n'a été interceptée par aucune feuille. Le modèle devient :

$$y[x] = min + \frac{100 - min}{[1 + \exp[-a[x - mu]]]^b}$$

Comme dans la partie précédente, les paramètres, min, a, mu et b ont été estimés à l'aide de la procédure NLIN de SAS pour chaque combinaison de génotype, date de semis,

densité, stade de développement et répétition. L'ajustement des courbes théoriques par rapport aux données a été testé par le calcul d'un r^2 entre le carré moyen de la régression et le carré moyen total. Ensuite, les courbes ont été analysées par l'intermédiaire des quatre paramètres. L'analyse de variance sur les paramètres permettra de conclure sur l'influence des différents facteurs (type d'architecture, génotype hiérarchisé au type d'architecture, date de semis, densité, répétition) sur les courbes d'interception. Le paramètre min qui représente le complément à 1 de l'efficience d'interception de la lumière par le couvert ne sera pas discuté, car cette efficience d'interception a été étudiée en détail dans la partie précédente.

L'architecture des plantes a été notée : nombre de feuilles sur les ramifications, nombre de ramifications, hauteur de la tige principale (du sol jusqu'à la dernière feuille), hauteur de la plante entière. Des relations entre les paramètres de courbes d'interception pour chaque stade et l'architecture finale ont été recherchées.

Le fait de disposer d'un modèle permet de calculer *a posteriori* la quantité de lumière interceptée à une hauteur donnée d'un couvert. En particulier, la quantité de lumière interceptée par les feuilles de la tige principale (INT _{tp}) a été calculée en utilisant les mesures de hauteurs de tiges principales.

INT
$$tp = y(HTP) - y(sol)$$
 avec HTP: hauteur de la tige principale

$$INT_{p} = \frac{100 - min}{\left[1 + \exp\left[-a\left[HTP - mu
brack_{p}
ight]\right]^{b}}$$

Ainsi, on peut comparer l'interception du rayonnement par différents génotypes, au niveau de leur tige principale.

Les résultats de rendement de cette étude ont été analysés dans la partie "Valeur agronomique" (Chapitre V.2).

IV.2.2. Résultats

IV.2.2.1. Description de l'architecture

La plupart des caractères d'architecture sont influencés par tous les facteurs étudiés : type d'architecture, génotype hiérarchisé au type d'architecture, date de semis et densité (tableau 6). Les effets d'interactions sont presque tous significatifs, mais ils sont faibles par rapport aux effets des facteurs principaux.

L'effet du type d'architecture est prédominant, sauf sur la hauteur de la tige principale. On a vu précédemment, dans le chapitre III.1., que la structure de la tige principale est équivalente pour les déterminés et pour les indéterminés. Pour des dates de semis identiques, la structure de la tige principale dépend uniquement des besoins en vernalisation des génotypes. De plus, sur les deux paires de génotypes, les différences de précocité sont faibles. Les indéterminés portent davantage de feuilles sur les ramifications, et ont une hauteur de plante entière plus importante. Par contre, les déterminés ont significativement plus de ramifications primaires (tableau 7).

Tableau 6. Effets de l'architecture, du génotype, de la date de semis et de la densité sur les caractères morphologiques

FRam : nombre de feuilles sur les ramifications primaires, Ram : nombre de ramifications

primaires, HTP: hauteur de la tige principale, HPl: hauteur de la plante

	FRam	Ram	FRam/m ²	Ram/m ²	HTP	HPl
Type	***	***	***	***	ns	***
d'architecture						
Génotype	***	ns	***	ns	***	***
(type)						
Date de semis	***	***	***	***	***	***
Densité	***	***	***	***	***	***

ns: non significatif, *, **, ***: significatif au risque 5%, 1% et 1% respectivement

Pour les indéterminés comme pour les déterminés, le nombre de ramifications est corrélé positivement avec le nombre de feuilles portées par les ramifications ; ces deux caractères sont eux-même corrélés positivement avec la hauteur de la tige principale et la hauteur de la plante.

Tableau 7. Moyennes par génotype pour les caractères d'architecture

	Indéter	minés	Déter	Déterminés		
* = %	Lunoble	Alex	CH304/70	CH304/73	standard	
Hauteur tige principale, cm	57.5	48.1	57.6	49.4	4.5	
Hauteur plante, cm	97.5	83.8	75.5	70.0	4.9	
Nombre de feuilles sur les ramifications	32.8	25.4	17.5	16.2	3.9	
Nombre de ramifications	3.66	3.64	5.95	5.78	1.05	
Nombre de feuilles sur les ramifications par m ²	737.3	571.5	385.1	338.2	136.7	
Nombre de ramifications par m ²	83.6	83.4	133.3	122.1	27.2	

IV.2.2.2. Comparaison des courbes d'interception du rayonnement

IV.2.2.2.1. Modélisation des courbes

Le r^2 d'ajustement des courbes aux données varie, selon des cas, entre 0.94 et 1, ce qui montre le bon ajustement du modèle logistique dissymétrique aux données. Pris deux à deux, les quatre paramètres du modèle ne sont pas strictement corrélés (tableau 8), ce qui montre que chacun d'eux est nécessaire au bon ajustement du modèle aux valeurs mesurées.

Tableau 8. Corrélations entre les paramètres du modèle décrivant la distribution de la lumière dans le couvert

	b	<i>a</i> · · ·	min	ти
\overline{b}	1	-0.58 ***	-0.004 ns	-0.27 ***
a		1	0.17 ***	-0.05 ns
min			1	-0.69 ***
mu		<u></u> .		1

Hauteur dans le couvert, cm 25/10 Figure 6. Distribution de la lumière incidente pour CH304/70 au stade de floraison des ramifications, pour trois dates de semis et trois densités ຄ SO % de lumiere incidente Hauteur dans le couvert, cm 05/10 % de lumiere incidente Hauteur dans le couvert, cm 18/09 10 plantes/m2 20 plantes/m2 40 plantes/m2 etnebioni eréimul eb %

IV.2.2.2. Comparaison des types d'architecture

Quelques exemples de courbes de distribution de la lumière sont présentés sur la figure 6.

L'analyse de variance sur les paramètres du modèle montre un effet de l'architecture sur *min* et *mu*, mais pas sur *b* ni *a*. Ceci montre que la forme des courbes n'est pas fondamentalement différente pour les déterminés et pour les indéterminés. Il existe des effets d'interaction significatifs, mais de faible ampleur comparés aux effets principaux. Par contre, le type d'architecture influence la hauteur où se produit l'interception (en *moyenne*, *mu* = 70.2 cm pour les indéterminés et 61.6 cm pour les déterminés) (tableau 9). L'effet génotype hiérarchisé au type d'architecture est significatif pour *mu* mais pas pour *min*.

Tableau 9. Valeurs moyennes des paramètres pour les quatre génotypes

	Indéter	minés	Déte	Déterminés		
	Lunoble	Alex	CH304/70	CH304/73	standard	
\overline{b}	0.355	0.307	0.296	0.361	0.297	
a	0.997	1.088	1.255	0.875	1.263	
min	28.61	26.77	31.86	34.17	10.79	
ти	71.67	68.76	65.83	57.33	8.68	

IV.2.2.2.3. Effet du stade de développement

Les quatre paramètres sont influencés par le stade de développement de la plante (tableau 10). Plus la plante est développée, plus *mu* augmente (la plante grandit), et plus *min* diminue (la quantité de lumière qui parvient au sol diminue), pour les trois stades étudiés.

Tableau 10. Effet du stade de développement sur les paramètres, chez les déterminés et les indéterminés

	Indéterminés				Déterminés			
	Floraison	Floraison	Fin de la	Floraison	Floraison	Fin de la	Erreur	
	de la tige	des	floraison	de la tige	des	floraison	standard	
	principale	ramific.		principale	ramific.			
b	0.35	0.21	0.42	0.15	0.31	0.52	0.297	
a	1.01	1.31	0.81	1.76	0.77	0.66	1.263	
min	37.46	30.22	15.38	35.83	36.38	26.84	10.79	
mu	53.47	74.07	83.11	56.47	63.83	64.45	8.68	

IV.2.2.2.4. Effet des conditions de culture

Les deux paramètres les plus influencés par la date de semis et la densité sont mu et min (tableaux 11 et 12). Plus le semis est tardif, plus mu diminue (les plantes sont plus courtes) et plus min augmente (le couvert intercepte moins de rayonnement). Ceci est valable aussi bien pour les déterminés que pour les indéterminés. Chez les déterminés, b augmente avec un semis tardif, alors qu'il n'est pas affecté par la date de semis chez les indéterminés. L'augmentation de densité conduit à une augmentation de mu (les plantes sont plus grandes),

à une diminution de min chez les déterminés et les indéterminés. Chez les déterminés uniquement, l'augmentation de densité produit une augmentation de a et une diminution de b.

Tableau 11. Effet de la date de semis sur les paramètres, chez les déterminés et les indéterminés

	Indéterminés			Γ	Déterminés			
Date de semis	18/09	05/10	22/10	18/09	05/10	22/10	standard	
\overline{b}	0.27	0.35	0.38	0.20	0.31	0.48	0.297	
a	0.87	0.99	1.27	0.91	1.27	1.02	1.263	
min	16.3	27.8	38.9	17.0	35.9	46.2	10.79	
mu	96.2	67.3	47.2	87.9	58.1	38.8	8.68	

Tableau 12. Effet de la densité sur les paramètres, chez les déterminés et les indéterminés.

<u> </u>	In	Indéterminés			Déterminés			
Densité	10	20	40	10	20	40	standard	
(plantes/m ²)								
b	0.32	0.30	0.38	0.39	0.35	0.25	0.297	
a	1.12	1.16	0.85	0.85	0.89	1.46	1.263	
min	38.2	29.4	15.4	43.5	35.4	20.2	10.79	
mu	66.5	72.5	71.7	53.2	63.1	68.5	8.68	

IV.2.2.2.5. Corrélations entre paramètres du modèle et caractères d'architecture

Tableau 13. Corrélations entre paramètres et caractères d'architecture et degré de signification, chez les déterminés et les indéterminés

	Indéterminés				Déterminés				
		<u></u>	min	mu	<i>b</i>	a	min	ти	
Nombre de	-0.044	-0.206	-0.300	0.650	-0.340	0.061	-0.576	0.703	
feuilles sur les ramifications	ns	ns	*	***	*	ns	***	***	
Nombre de ramifications	-0.148 ns	-0.189 ns	-0.454 ***	0.703 ***	-0.358 **	0.090 ns	-0.578 ***	0.733 ***	
Nombre de feuilles sur les ramifications/m²	0.390 **	-0.364 **	-0.672 ***	0.346 **	-0.360 **	0.050 ns	-0.786 ***	0.679 ***	
Nombre de ramifications/m²	0.340	-0.300 *	-0.687 ***	0.272 *	-0.368 **	0.078 ns	-0.778 ***	0.642 ***	
Hauteur de la tige principale	0.054 ns	-0.229 ns	-0.775 ***	0.902 ***	-0.579 ***	0.151 ns	-0.854 ***	0.951 ***	
Hauteur de la plante	-0.193 ns	-0.059 ns	-0.769 ***	0.932 ***	-0.579 ***	0.156 ns	-0.845 ***	0.970 ***	

Les deux paramètres de forme des courbes, b et a, ne sont corrélés significativement à aucun paramètre d'architecture, que ce soit au niveau inter-architecture ou intra-architecture. Par contre, les paramètres mu et min sont corrélés au nombre de feuilles sur

les ramifications et au nombre de ramifications, à la hauteur de la tige principale et à la hauteur de la plante (tableau 13). Plus les plantes sont ramifiées et portent de feuilles, et plus la quantité de lumière parvenant au sol est faible. Comme le nombre de ramifications est corrélé avec la hauteur de la plante, on obtient aussi une corrélation entre le nombre de ramifications et mu.

IV.2.2.2.6. Distribution de la lumière dans le couvert

Au stade floraison de la tige principale, la quantité de lumière interceptée par la tige principale n'est pas influencée par le type d'architecture ni par le génotype (tableau 14). Par contre, la date de semis et surtout la densité contrôlent l'interception de la lumière par la tige principale (tableau 15). Au stade de floraison des ramifications, les déterminés se comportent différemment des indéterminés, ils interceptent significativement plus par leur tige principale (28.5% contre 16.5% pour les indéterminés). Les deux génotypes représentant chacun leur architecture n'interceptent pas les mêmes quantités de rayonnement par leur tige principale, Lunoble intercepte plus qu'Alex, et CH304/70 plus que CH304/73. A ce stade aussi, l'augmentation de densité maximise l'interception de la lumière par la tige principale. Au stade de fin floraison, on ne retrouve que les effets du type d'architecture et de la densité.

Tableau 14. Proportions moyennes de lumière interceptée par la tige principale, pour quatre

génotypes à trois stades phénologiques

	Indéter	minés	Déter	Déterminés			
	Lunoble	Alex	CH304/70	CH304/73	_standard		
Floraison de la tige principale	61.4	63.7	64.8	63.6	8.10		
Floraison des ramifications	19.8	13.2	30.6	26.3	9.15		
Fin de la floraison	7.2	4.1	19.6	18.2	8.88		

Tableau 15. Proportions de lumière interceptée par la tige principale en fonction de la date de semis et de la densité à trois stades phénologiques en moyenne pour les quatre génotypes

_	D	ate de sem	is	Dens	Erreur		
	18/09	05/10	22/10	10	20	40	standard
Floraison de la tige principale	85.1	60.5	44.5	46.9	59.8	83.6	8.10
Floraison des ramifications	24.6	22.7	20.2	16.3	20.2	31.0	9.15
Fin de la floraison	14.9	12.2	9.8	9.2	10.5	17.2	8.88

IV.2.3. Discussion

Malgré une architecture fondamentalement modifiée par l'introduction du caractère déterminé, les génotypes déterminés interceptent la lumière par leur couvert de la même façon que les génotypes indéterminés, dans la mesure où les formes des profils d'interception sont similaires.

La distribution de la lumière par rapport à l'emplacement des niveaux est différente chez les déterminés et chez les indéterminés. Les sites de production des lupins étant principalement la tige principale et les ramifications primaires, l'augmentation de la proportion de lumière directement absorbée par la tige principale pourrait être un facteur permettant une meilleure allocation des ressources issues de la photosynthèse. Les génotypes déterminés interceptent plus de lumière par les feuilles de la tige principale. Les assimilats produits par ces feuilles sont donc disponibles pour la croissance des gousses de la tige principale, même à un stade relativement tardif du développement des plantes. D'autre part, si de la lumière parvient jusqu'aux feuilles de la tige principale, cela signifie qu'une certaine quantité éclaire directement les gousses de la tige principale. La mesure exacte de quantité de lumière atteignant les gousses de la tige principale est très difficile à estimer car, dans cette tranche du couvert, on trouve à la fois des gousses et des ramifications portant des feuilles. Cependant, l'éclairement direct des gousses leur permet probablement d'avoir une photosynthèse active, et de synthétiser une partie des assimilats nécessaires à la croissance de leurs graines. En effet, Pate et al. (1977) ont montré que les gousses de légumineuses sont capables de photosynthèse jusqu'à un stade très tardif de leur développement. L'activité photosynthétique s'arrêterait seulement deux semaines avant leur maturité. De plus, le taux interne de CO₂ est élevé, dû à une respiration intense des graines (Flinn et al., 1977). Ce CO₂ est fixé par les gousses, à condition que celles-ci soient éclairées. La teneur élevée en CO2 est un facteur améliorant l'efficacité de la photosynthèse.

Milford et al. (1993a) ont aussi comparé la distribution de la lumière incidente dans le couvert chez Lunoble et CH304/70, en Angleterre. Les mesures avaient été faites au stade de plein développement végétatif, pour une date et une densité de semis. Ils observent de même une moins forte interception de la lumière et une plus grande pénétration de la lumière dans le couvert chez CH304/70. Ce dernier caractère, associé au plus faible développement des ramifications chez les déterminés pourrait être à l'origine de la croissance plus rapide des gousses de la tige principale chez CH304/70 par rapport à Lunoble. Stützel et al. (1993) en comparant deux génotypes de printemps, l'un indéterminé (Kalina) et l'autre déterminé (EpI) montrent que les ramifications contribuent à 90% de l'interception chez Kalina contre 30% chez EpI.

Les paramètres décrivant la forme des profils d'interception du rayonnement ne sont pas significativement affectés par le stade de développement des plantes, ni par les conditions de culture. Cependant, la quantité de lumière interceptée est plus importante pour les semis précoces ou à forte densité. En effet, ces deux facteurs culturaux permettent d'influencer le nombre de feuilles produites par unité de surface, et donc de jouer sur les capacités d'interception de la lumière par les plantes. En particulier, la proportion de lumière interceptée par la tige principale est maximisée par une densité forte et un semis précoce.

Conclusion

L'interception de la lumière par les plantes dépend de leur architecture. L'introduction du caractère déterminé ne modifie pas en elle-même l'évolution de l'efficience d'interception au cours du cycle. Par contre, l'efficience d'interception maximale est plus faible chez les déterminés, en relation avec leur plus faible nombre de feuilles. Les conditions culturales qui augmentent le nombre de feuilles par unité de surface permettent d'accroître l'efficience d'interception tout au long du cycle. Chez les déterminés, elles augmentent aussi l'efficience d'interception maximale.

La répartition de la lumière dans le couvert est modifiée par l'architecture déterminée. Les plantes déterminées interceptent plus de lumière par leur tige principale. Ceci permet une photosynthèse par les feuilles des niveaux où les graines sont produites. D'autre part, la photosynthèse des gousses de ces niveaux, qui sont éclairées, pourrait assurer directement une partie de la nutrition carbonée des graines.

Chapitre V Valeur agronomique des génotypes d'hiver déterminés

<u></u>

Introduction

Les premières lignées de lupin d'hiver à architecture déterminée ont paru prometteuses par leur port plus compact et par leur plus faible développement végétatif. Cependant, une évaluation de leur potentiel s'imposait. Tout d'abord, la première lignée disponible, CH304/70, a été mise en essai de rendement, en comparaison avec Lunoble, dans plusieurs lieux, dès 1989/90. Cette première étude a été complétée par un suivi, au cours du cycle de la plante, de l'accumulation de la matière sèche et de l'azote dans les différents organes. Le développement végétatif ainsi que l'élaboration du rendement sur la plante ont pu être décrits et compris. D'autre part, la variabilité génétique disponible chez les déterminés pour la valeur agronomique a été testée dans un essai multilocal. Dans cet essai, les génotypes étudiés sont ceux dont l'architecture a déjà été étudiée dans le Chapitre III. Dans ces protocoles, on a cherché d'une part à comparer l'architecture déterminée et l'architecture indéterminée pour leur mode d'accumulation de la matière sèche et pour l'élaboration de leur rendement, et d'autre part à tester un grand nombre de génotypes déterminés.



V.2. Accumulation de la matière sèche et de l'azote, et mise en place du rendement

Les résultats concernant les génotypes déterminés ont été acceptés pour publication par agronomie. Ils ont été comparées à des résultats obtenus sur la variété indéterminée Lunoble dans les mêmes dispositifs expérimentaux, et soumis à publication à European Journal of Agronomy (ils figurent en annexes 5 et 6, Julier et al., 1993, Huyghe et al., 1993b).

Dry matter and nitrogen accumulation, and seed yield in determinate autumn-sown white lupins (*Lupinus albus* L)

B Julier, C Huyghe, J Papineau

with technical assistance of JM Pissard and P Cormenier INRA, Station d'Amélioration des Plantes Fourragères, 86600 Lusignan, France (Received 16 July 1993; accepted 26 October 1993)

Summary - Determinate autumn-sown white lupins (Lupinus albus L) are new types potentially interesting for the improvement of yield stability and for cultivation of lupins in Northern Europe. Two determinate genotypes were studied in 1990/91 and 1991/92 at Lusignan, France, under 17 combinations of sowing date, density and irrigation. Dry matter production was 1061 g/m² on average and the duration of the growing season was 2284 °C.D from sowing (base 3°C). Late sowing date and low density induced a reduction of total dry matter at maturity. The leaf area index (LAI) was 2.64 on average at its maximum and the mainstem was the level with the highest LAI, followed by the first-order branches and by the second-order branches. Mean seed yield was 3.65 t/ha, and was rather stable over the agronomic conditions. Yield was correlated with total above-ground matter, but was independent of harvest index. Yield was also correlated with number of seeds per m² but independent of mean seed weight. Yield on the mainstem was, statistically, totally explained by the number of mainstem leaves per m². Relationships between the yields of the different pod orders were detected. Nitrogen accumulation followed dry matter accumulation, and the mean nitrogen harvest index was 0.82. All the results are compared with those obtained on the indeterminate, autumn-sown cultivar Lunoble.

Lupin / determinate architecture / growth / yield / assimilate partitioning

Résumé - Accumulation de la matière sèche et de l'azote, et rendement en graines des lupins d'hiver déterminés (Lupinus albus L). Les lupins d'hiver à architecture déterminée sont potentiellement intéressants pour améliorer la stabilité du rendement et étendre la zone de culture du lupin d'hiver au nord de l'Europe. Deux génotypes déterminés ont été étudiés en 1990/91 et 1991/92 à Lusignan (France) dans 17 combinaisons de dates de semis, de densités et d'irrigation. La production de matière sèche moyenne est de 1061 g/m² et la durée du cycle de végétation de 2284 °C.J depuis le semis (base 3°C). Des dates de semis tardives ou des densités faibles diminuent la production de biomasse. L'indice foliaire (IF) était de 2.64 à son maximum en moyenne, la tige principale ayant le plus fort IF, suivie des ramifications primaires puis des ramifications secondaires. Le rendement moyen en graines est de 3.65 t/ha, et il est relativement stable vis à vis des conditions agronomiques. Les lupins déterminés ont un indice de récolte élevé et stable, mais c'est la production en biomasse qui conditionne le niveau de rendement dans la gamme de conditions étudiées ici. Le rendement est aussi corrélé au nombre de graines par m² mais indépendant du poids moyen d'une graine. La mise en place des gousses est pratiquement simultanée sur la tige principale et les ramifications, ce qui pourrait être à l'origine d'un manque transitoire d'assimilats pendant la nouaison conduisant à une restriction du nombre de graines ou de gousses. Par contre, le remplissage des graines n'est pas un facteur limitant du rendement. Au niveau statistique, le rendement sur la tige principale est entièrement expliqué par le nombre de feuilles sur la tige principale par m². Il existe des relations entre les rendements des différents niveaux. L'accumulation de l'azote est parallèle à l'accumulation de la matière sèche, et l'indice de récolte de l'azote dans les graines est de 0.82. Tous ces résultats sont comparés à ceux obtenus sur la variété indéterminée Lunoble utilisée comme témoin dans cette étude.

Lupin / architecture déterminée / croissance / rendement / répartition des assimilats

INTRODUCTION

Sowing white lupin (Lupinus albus L) in autumn is a common agricultural practice in southern European countries. However, the first cultivars with high levels of frost tolerance were released recently. Their seed yield potential is high (Huyghe et al. 1993) but their yield stability remains poor because of excessive vegetative development in wet conditions and the simultaneous growth of vegetative and reproductive parts. On other legume crops, attempts to reduce vegetative growth were made either by modification of leaf characters as in pea (Snoad, 1974) or by introduction of the determinate growth habit as in field bean (Sjödin, 1971) and soybean (Bernard, 1972). Breeding of autumn-sown lupins has focused on 2 new architectural types, determinate and dwarf (Huyghe, 1990). The determinate character was shown to be monogenic recessive (Julier and Huyghe, 1992). The comparison of a determinate line and an indeterminate line in a large range of environments in France and the UK (Julier et al, 1993b) has shown similar mean seed yields but the seed yield stability was clearly improved in the determinate line. Maturity time of the determinate line was slightly earlier in France, and significantly so in the cool, wet climate of the UK. This new architecture offers prospects for expanding production of autumnsown white lupin further north in Europe, in cool and wet areas (Julier et al, 1993b) and confirms the assumptions obtained by Milford et al. (1993b) after pruning experiments on indeterminate genotypes.

The study of the late-flowering, indeterminate cultivar Lunoble by Huyghe *et al* (1993) and Julier *et al* (1993a) showed that it produced 1500 g/m² of above-ground dry matter with the major part stored in the mainstem and branches. Each branch level developed numerous leaves so that, at the density of 10 or 20 plants/m², each level reached a leaf area index (LAI) of 2 and the maximum LAI of the whole canopy was 5.5. The seed yield depended similarly on the number of seeds per m² and the mean seed weight. There was a negative relationship between the seed yield on the mainstem and the weight of the branches, showing competition for assimilates between the pods and the vegetative plant parts.

The determinate growth habit has already been studied in spring-sown white lupin (Mikolajczyk et al, 1984). With spring lupins, determinate architecture presented little interest be-

cause of the extreme reduction of its vegetative growth. But the vegetative development of lateflowering determinate autumn-sown genotypes is not so reduced, and at least 1 branch order is produced (Julier and Huyghe, 1993). The reduction of vegetative development in determinate types compared with indeterminates allows us to assume that within-plant competition between vegetative and reproductive growths will be lessened. Dry matter accumulation in the various parts of determinate lupin plants, according to growing conditions (season, sowing date and plant density), is described in this paper. The influence of these growing conditions on seed yield, in relation to dry matter production, will be tested. The results will be compared with those previously obtained on the indeterminate autumn-sown cv Lunoble by Huyghe et al (1993) and Julier et al (1993a).

MATERIAL AND METHODS

Two closely related determinate genotypes, CH304/70 and CH304/73, originating from the same cross, were studied. Both of them are late-flowering lines but CH304/73 flowers earlier than CH304/70. Field trials were conducted at INRA, Lusignan, France, in a deep clay silt soil at pH 6.7, with an available soil water content at field capacity of 100 mm within the rooting zone.

Experiment 1 involved CH304/70 in 1990/1991 and both CH304/70 and CH304/73 in 1991/1992. Sowings were performed on 2 dates, on 05/10 and 22/10 in 1990, and on 05/10 and 25/10 in 1991. For each sowing date, 2 plant densities were used, 13 and 20 plants/m² in 1990/1991 and 10 and 20 plants/m² in 1991/1992. The densities were obtained by handthinning plots at the beginning of March. The experiment was in a randomized block design with 3 replications, and also included the indeterminate cv Lunoble as a control. Lunoble is one of the highest yielding autumn-sown cultivar presently available. Each year, plots were irrigated as needed until the beginning of July to avoid plant wilting. In 1990/1991 and 1991-1992, 73 mm and 80 mm of water were added respectively during the late spring (see Julier et al, 1993a). The plot size was 7 x 7.2 m with 12 rows, 0.6 m apart. During the growing season, 8 samplings of 1 m² each were made, starting at the beginning of stem elongation and ending at maturity. Each sampling was separated from the following by 1 edge row. Plants were separated into tap-root, and per influorescence level, into stems, leaves and pods. Basal branches were also separated. Dry weights were obtained after ovendrying at 80°C for 36 h. Maximum growth rate was calculated as the slope of dry matter against thermal time during the linear growth period, for the curves of total and pod dry matter. The duration of the linear growth

period was empirically determined on the graphs and will be presented with the values of the slopes. Nitrogen content in each plant part was estimated by the Kjeldahl method using an Auto-Analyzer^R II. TechniconR. Sampling dates were transformed into sums of degree-day (°C-D) above 3°C from sowing (Huyghe, 1991). Specific leaf weight, calculated as the mass of leaf tissue per unit leaf area, was estimated for each genotype on the second, third and fourth samplings. Three and 6 plants of low and high densities, respectively, were taken to determine leaf area with a planimeter (Delta-T Devices^R) and leaf dry weight per level. The leaf weight per m² of soil in each sampling was transformed into LAI through the specific leaf weight. Plant morphology was described by the mean of 30 plants for the number of mainstem leaves, the number of leaves on the first-order branches, and the number of first-order branches. In this paper, A0 will refer to the mainstem. A1 to first-order branches. A2 to second-order branches (Farrington and Greenwood, 1975). Seed yield and mean seed weight per level were estimated at the last sampling.

In experiment 2, CH304/70 and CH304/73 were sown at 3 dates in 1991 (18/09, 05/10 and 25/10) and 3 densities each (10, 20, 40 plants per m²). Rows were 0.6 m apart for the 2 lowest densities and 0.3 m apart for the highest. The design had 3 replications, and included the cv Lunoble as a control. This experiment was not irrigated. The yield was measured on a plot of 3 x 1.2 m. On a subplot of 3 x 0.6 m, plants were separated at maturity into stems, and per level into seeds and pod walls, and weighed. Seed number was counted to calculate mean seed weight. Plant morphology was recorded as previously described.

Experiments 1 and 2 were combined for the analysis of variance of yield, number of seeds per m², mean seed weight and harvest index.

RESULTS AND DISCUSSION

Influence of climate on architecture

Winter weather was colder during 1991/1992 than during 1990/1991 resulting in a lower number of leaves on the mainstem in 1991/1992 (table I) as modelled by Huyghe (1991). Each year. delayed sowing reduced the number of mainstem leaves. The number of leaves on firstorder branches and number of first-order branches were strongly associated with the number of mainstem leaves and only slightly decreased at the highest density (Julier and Huyghe, 1993). The early-flowering line CH304/ 73 carried fewer leaves on each level than CH304/70. Spring and summer 1991 were hot and dry. Spring 1992 was dry, and summer 1992 rather wet (Julier et al, 1993a). Irrigation had no significant influence on the architecture of the mainstem and first-order branches (table I); this architecture was defined very early in the season at a time when no water stress had occurred.

Table I. Leaf number on the mainstem and first-order branches, for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) grown in 1990/1991 and 1991/1992 at 3 sowing dates and 3 plant densities (10 or 13, 20 and 40 plants/m²) at Lusignan, France, with (irrig) or without irrigation (un-irrig).

Sowing date	Number of mainstem leaves	Number of leaves on first-order branches								
	mainstem teaves	13/10 plants/m ²		20 p	lants/m²	40 plants/m²				
		irrig	un-irriy	irrig	un-irrig	irrig	un-irrig			
1990/1991 CH	304/70									
05/10	31.5	22.9	_	23.6	_	_	_			
22/10	28.8	15.3	-	13.4	-) (-			
1991/1992 CH	304/70									
18/09	42.3	_	30.3	_	21.7	=	22.9			
05/10	28.7	17.5	14.6	13.3	13.2	_	10.7			
25/10	22.8	16.9	16.6	15.0	15.1	_	12.7			
1991/1992 CH	304/73									
18/09	33.1	_	34.0	_	31.8	_	22.3			
05/10	23.9	13.0	12.1	11.8	11.7	-	8.3			
25/10	18.7	10.1	8.8	9.4	9.0	_	8.0			

Growth and development (experiment 1)

Total dry matter

Accumulation of total dry matter during the growing season followed the same general sigmoid curve for each genotype, sowing date and density (fig 1). The linear growth period started at flowering of the mainstem (between 980 and 1090°C•D from sowing depending on the genotypes and the conditions) for the low density and before flowering for the high density. The curves were different for the slope of the linear growth period, the maximum dry weight and the duration of the season (table II). Delaying sowing date had little influence on maturity date, so the duration of the growing season expressed in °C-D was reduced. Maturity occurred on average at 2352 and 2216 °C-D for the first and the second sowing respectively. This thermal time requirement allows us to estimate if CH304/70 or CH304/73 can be cultivated in different regions, considering their long-term average temperatures. These 2 determinate genotypes matured earlier than Lunoble (2352°C•D for determinates and 2600 °C•D for Lunoble when sown in early-October). This can allow the extension of autumn-sown white lupin in northern Europe, under cool and wet climates. Successful maturation was actually observed in Rothamsted (UK) in 1990/1991 (Julier et al, 1993b).

The maximum dry matter tended to decrease with low density and late sowing date (table II).

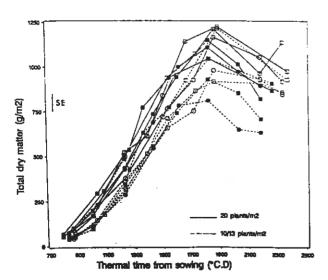


Fig 1. Total dry matter accumulation for 2 determinate genotypes (□,■: CH304/70 and O,●: CH307.73) in 1990/1991 and 1991/1992, sown at 2 dates (O,□: early sowing, ●,■: tate sowing) with 2 densities.

Maximum dry matter was 1118 g/m² on average for the early sowing and 1014 g/m² for the late sowing. Final dry matter mainly results from a combination of the duration of the growing season and the maximum growth rate. The late sowing reduced both the duration of the growing season and the maximum growth rate in 1990/1991. and only the duration of the growing season in 1991/1992. The low plant density significantly only reduced the dry matter-in 1991/1992 and this was related to lower maximum growth rates. Compared with Lunoble, the dry matter production of determinate genotypes was strongly reduced (on average 1118 versus 1506 g/m² in the early-October sowing). This was the consequence of a shorter growing season associated with a lower overall growth rate (1.05 and 1.34 q-m-2.°C-1.D-1 for the determinates and Lunoble, respectively, when sown in early-October).

At maximum dry matter stage (table III), level A0 represented the heaviest part of the plants, between 48 and 66% of the total dry matter; A1 accounted for 24 to 37%; and A2 represented only between 4 and 15% of total weight, and was more important for CH304/73 than for CH304/70. At the lower density, A0 was reduced, A2 was increased, and A1 was increased only in 1990/ 1991. Late sowing reduced dry matter on A0 in relation with the reduction of number of mainstem leaves. While the weight of A0 was similar for determinates than for Lunoble (Julier et al, 1993a), A1 and A2 were less developed on determinates than on Lunoble as a consequence of the modification of the structure of the first-order branches (Julier and Huyohe, 1993). Some basal branches developed and always weighed less than A2.

Leaf dry weight

Mean specific leaf weight was similar for CH304/70 and CH304/73: 59.5 ± 0.3 g/m² of leaves. Leaf dry matter was transformed into LAI using this coefficient (fig 2). LAI increased rapidly during spring, then reached a maximum and declined to 0. At maturity, all the leaves had fallen. Maximum LAI averaged 2.64 but varied between 1.84 and 3.50 de, ending on the seasc. I, sowing date and density. LAI was greater in 1990/1991 than in 1991/1992, at high density than at low density, and under an early sowing date than under a late sowing date. An LAI of 2.5 which allows 90% interception of incident radiation (Huyghe, 1992) was not reached by the 4 low-

Table II. Date of maturity, maximum total dry matter, growth rates (g-m⁻²-°C⁻¹-d⁻¹) for total dry matter and for pod dry matter during the linear growing period (duration of this period in brackets), and pod dry matter at maturity for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) grown in 1990/1991 and 1991/1992 at 2 sowing dates and 2 plant densities at Lusignan.

Sowing date	Plant density	Maturity date	Maturity date (°C-D)	Maximum total dry matter (g/m²)		growth luration)		d dry matter naturity (g/m²)	Pod gro (dura	
1990/19	91 CH304	l/70		-			•			
05/10	13	07/08	2376	1214	1.166	(1021)		554	1.144	(503)
05/10	20	77		1224	1.214	(1021)		549	1.120	(503)
22/10	13	13/08	2270	1044	0.976	(1042)		577	0.962	(605)
22/10	20	4		1045	1.011	(1042)		542	0.939	(605)
1991/19	92 CH304	1/70								
05/10	10	05/08	2340	916	0.943	(1003)	-	602	0.875	(633)
05/10	20		84	1210	1.143	(1003)		741	1.038	(633)
25/10	10	04/08	2189	928	0.943	(996)		518	0.911	(595)
25/10	20	я		1149	1.134	(996)		604	1.114	(595)
1991/19	92 CH304	1/73								
05/10	10	05/08	2340	978	0.925	(1003)		628	0.884	(633)
05/10	20	₩		1164	1.065	(1003)		662	1.053	(633)
25/10	10	04/08	2189	809	0.942	(996)		465	1.037	(595)
25/10	20		•	1108	1.124	(789)		684	1.098	(389)
Mean			2284	1061	1.049			594	1.015	
LSD ger	notype		0	94.8	0.0727	,		101.2	0.0977	
	wing date		18.8	89.3	0.1260)		97.7	0.0944	
LSD de			0	89.3	0.0702			87.6	0.1597	

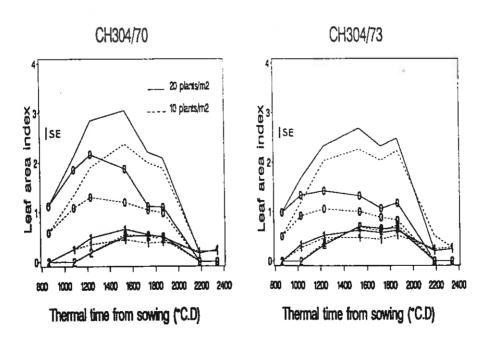


Fig 2. Leaf area index per level (0: A0; 1: A1; 2: A2) and total leaf area index (lines without symbols) for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) in 1991/1992, sown on 05/10 with 2 densities. Leaves on basal branches were omitted. SE are for the total leaf area index curves.

Table III. Dry matter (g/m²) per level at maximum dry matter stage, for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) grown in 1990/1991 and 1991/1992 at 2 sowing dates and 2 plant densities at Lusignan.

Sowing date	Plant density	Basal branches	AO	A1	A2
1990/19	91 CH304	l/70		-	
05/10	13	-	725	347	68
05/10	20	-	808	295	43
22/10	13	_	602	320	54
22/10	20	-	672	265	31
1991/19	92 CH304	1/70			
05/10	10	17	546	246	60
05/10	20	0	798	278	63
25/10	10	13	442	345	80
25/10	20	0	682	351	53
1991/19	92 CH304	1/73			
05/10	10	45	429	311	147
05/10	20	9	671	315	106
25/10	10	49	347	256	120
25/10	20	10	605	347	96
Mean		12	611	306	76
LSD ger	notype	8.6	49.0	42.6	15.3
_	ving date	8.1	46.2	40.2	14.4
LSD der	_	8.1	46.2	40.2	14,4

density crops in 1991/1992. During the growing season, A1 and A2 never intercepted 90% of incident radiation (fig 2). As a consequence, the A0 was never totally shaded. The duration of the period during which LAI of the whole plant exceeded 2.5 varied between 0 and 652°C•D, although it varied between 797 and 1128°C•D on Lunoble. The duration of LAI above 2.5 (y) was related to the maximum total dry matter (x) for the 2 growth habits (fig 3), but the regression lines were very different (y = 273 + 0.46x for Lunoble, r = 0.90, P < 0.001; y = -1420 + 1.58x for determinates, r = 0.88, P < 0.001).

Pod growth

Pod growth followed sigmoid curves (fig 4). Expressed in °C-D from sowing, pod growth started earlier for late sowing than for early sowing. Indeed late-sown plants had less mainstem leaves to expand before flowering and pod set. In 1990/1991, final pod dry matter was affected by neither sowing date nor density. But in 1991/1992, it

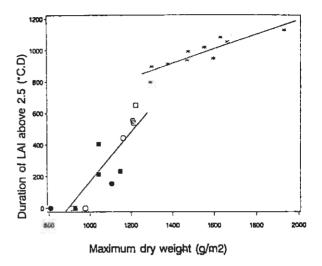


Fig 3. Maximum dry weight as influenced by duration of LAI above 2.5 for 2 determinate genotypes (D, III: CH304/70 and O, III: CH304/73) in 1990/1991 and 1991/1992, sown at 2 dates (O, III: early sowing, III: late sowing) with 2 densities and for 2 indeterminate cultivar (*: Lunoble) during 4 seasons and 2 or 3 densities.

decreased for late sowing and low density (table II). On the determinate lines, pod growth became significant when the vegetative growth (stems and leaves) was finished (fig 5). On the contrary, on Lunoble, the pod growth concomitant with the vegetative growth.

For the conditions studied, pod growth rate was significantly lower at low density but was not affected by sowing date (table II). Pods on A0 represented the largest part of total pods especially at high density (fig 4). Pod weights on A1 were similar at low and high densities in 1991/ 1992, but were significantly higher in 1990/1991 at low density than at high density. Pods on A2 and basal branches always represented a negligible proportion of the total pods. Pod growth rate was higher on determinates (1.02 g·m-2. °C⁻¹•D⁻¹) than on Lunoble (0.81 g·m⁻²•°C⁻¹• D⁻¹). The reduction of vegetative development in determinates could explain this better feeding of growing pods. This feature has also been observed by Milford et al (1993a) for the growth in length of the individual pods.

Root/stem ratio

Plotting tap-root dry matter (x) against dry matter of stems (y: mainstem and branches) showed an allometric relationship ($y = 1.128x^{1.344}$, r = 0.99, P < 0.001, fig 6). All genotypes including Lunoble, sowing dates, densities and growth stages

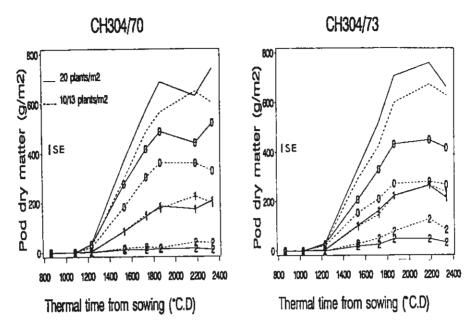


Fig 4. Pod dry weight per level (0: A0; 1: A1; 2: A2) and total pod dry weight (lines without symbols) for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) in 1991/1992, sown 05/10 with 2 densities. SE are for the total pod curves.

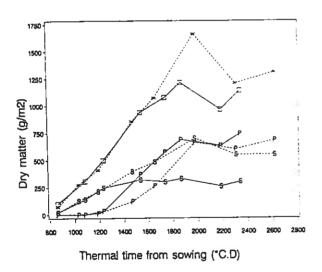
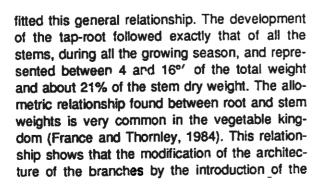


Fig 5. Overall (n*), pod (P), and stem (S) growth during the growing season on CH304/70 (——) and Lunoble (---*--) sown on 05/10/1991 at 20 plants/m².



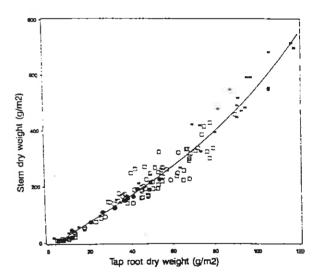


Fig 6. Relationship between tap-root dry weight and stem dry weight for 2 determinate genotypes (2,III: CH304,70 and 0,III: CH304/73) in 1990/1991 and 1991/1992, sown at 2 dates (0,III: early sowing, IIII: late sowing) with 2 densities and for 1 indeterminate cultivar (** : Lunoble) sown at the early date with 2 densities. 8 samplings were made during the growing season.

determinate trait induced a reduction of the taproot, but did not change the relationship between the root and the stems. No data is available on whether the volume of the tap-root is related to the volume of soil prospected by the rootlets. Passioura (1983) argued that the root system of many crops may be unnecessarily large and that, if it was smaller, more assimilate could be available for the shoot and grain production. In this context, the reduction of tap-root dry weight in determinate lupin might not be a problem for the plant nutrition and growth. Charles-Edwards (1982) stated that the growth of roots or stems depends on their activities. He suggested that the root and stem activities were proportional. This could explain their parallel development.

Nitrogen accumulation

Nitrogen (N) accumulation in the plants during the growth period was parallel to total dry matter accumulation (data not shown). At maturity, the mean total N amount was 23.8 g/m²; 95% of it was in pods (table IV) and the rest was in the stems and tap-root. N amount was lower at the late sowing date and low density. Total accumulated N was lower than for Lunoble (30.4 g/m², Julier et al, 1993a) as a consequence of lower total dry matter. The mean N content of the plant was on average 2.8% with variation during the growing season (fig 7). The leaves had on average 4.5% N. The N content of the leaves was

maximum at 1500°C•D after sowing and decreased during the senescence of the leaves. The root and stems had 1.6% of N in early spring and this content decreased to less than 0.5% at maturity. The pods had a constant N content, 3.8%, throughout the growing season.

Seed yield and mean seed weight (experiments 1 and 2)

Total seed yield

In both experiments, mean seed yields were similar (3.68 and 3.63 t/ha in experiments 1 and 2 respectively, LSD = 0.253). Significantly higher yields were obtained in early sowing and at high plant density (table V). CH304/70 and CH304/73 yields were significantly different, on average 3.47 and 3.89 t/ha respectively (LSD = 0.251). Distribution of yield on the plant levels was significantly affected by genotype and density, but not by sowing date. Yield on A0 increased with the density and was more significant for CH304/70 than for CH304/73. It averaged 70% of total yield. At the opposite, yield on A1 increased at

Table IV. Nitrogen yield (g/m²) at maturity for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) grown at Lusignan, at 2 sowing dates and 2 densities in 1990/1991 and 1991/1992.

Sowing date	Plant density	Tap-root	Stems	Р	ods	Total	N Harvest index	
				Walls	Seeds			
1990/1991 CH	304/70	·			12.00			
05/10	13	0.43	1.49	1.53	20.30	23.75	0.855	
05/10	20	0.50	2.12	1.61	20.26	24.49	0.827	
22/10	13	0.36	1.44	2.17	21.11	25.03	0.843	
22/10	20	0.33	1.25	1.60	19.38	22.55	0.859	
1991/1992 CH	304/70							
05/10	10	0.18	0.92	4.37	17.77	23.16	0.767	
05/10	20	0.27	1.25	3.90	26.10	31.57	0.827	
25/10	10	0.16	0.75	2.69	15.78	19.38	0.814	
25/10	20	0.20	0.79	3.18	19.08	23.25	0.821	
1991/1992 CH	304/73							
05/10	10	0.13	0.72	4.20	17.92	22.92	0.781	
05/10	20	0.16	0.88	3.46	22.43	26.94	0.833	
25/10	10	0.13	0.51	3.13	12.94	16.66	0.777	
25/10	20	0.15	0.67	3.48	20.94	25.25	0.829	
Mean		0.25	1.07	2.94		23.75	0.820	
LSD genotype	and year	0.058	0.258	0.739	3.974	4.354	0.0309	
	ate and density	0.055	0.243	0.697	3.747	4.105	0.0292	

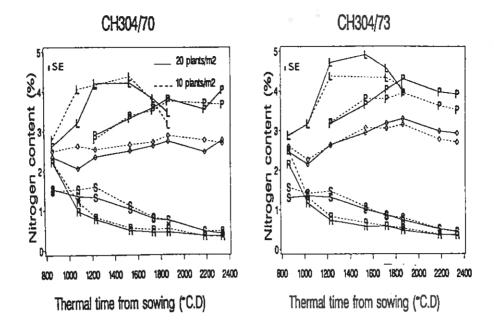


Fig 7. Nitrogen content in the different organs (P: pods; L: leaves; S: stems; R: tap-root; 0: overall) during the growing season, for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) in 1991/1992, sown on 05/10 with 2 densities. SE are for the overall nitrogen curves

low density but its contribution to total yield only averaged 26%. A2 only yielded on CH304/73 in the irrigated experiment 1. Basal branches only contributed total yield in early sowings at low density. Despite covering a wide range of husbandry techniques and environmental conditions, the seed yield proved to be stable. The standard deviations of the means were 0.37 t/ha for CH304/70 and 0.66 t/ha for CH304/73. This stability was achieved through compensation between levels. In Lunoble, where the average yield was higher (4.09 t/ha), such a stability was not observed, and the standard deviation of the mean was 0.87 t/ha in the experiments described by Huyghe et al (1993). Indeed, in 1991/1992, the determinates yielded similarly with or without irrigation while Lunoble yield was negatively affected by irrigation because of an excessive vegetative development. In contrast, the irrigation did not change the vegetative development of the determinates. This better stability of both determinate genotypes confirms the results of Julier et al (1993b).

Mean seed weight

Mean seed weight was significantly affected by experiment, genotype, sowing date and plant density (table V). Mean seed weight was higher in the unirrigated experiment 2 than in experiment 1 (288 and 269 mg respectively, LSD =

9.1), for CH304/70 than for CH304/73 (295 and 261 mg, LSD = 9.0) and in late sowing (267, 279 and 289 mg for the first, second and third sowings respectively, LSD = 11.5). Mean seed weights were similar on A0 and on A1 (280 *versus* 274 mg). When available, mean seed weight on A2 and on basal branches appeared very small.

Yield was highly correlated with seed number per m^2 (r = 0.84, P < 0.001), but was independent of mean seed weight (r = -0.15, P > 0.05). The same trends were observed for each level. As seed number per pod is a very stable component (Withers, 1984), this showed that pod setting was the main limiting factor for higher yield on determinates. Flower production was important on each influorescence, and the percentage of flower abscission was large, as on indeterminates; about 80% of the flowers do not produce a mature pod (unpublished data). However, the fact that pod setting was almost synchronous on mainstem and on branches could induce a lack of assimilates available for pod growth at a given moment of the season, and then induce early pod or seed abortions. But seed filling was not limited. Indeed, during seed filling, vegetative growth stopped, and so assimilates produced were available for reproductive growth. On Lunoble, yield was related to both seed number per m² and mean seed weight (Huyghe et al, 1993). In indeterminate plants, seed filling and

Table V. Yield (t/ha), mean seed weight (mg) per level and harvest index for 2 determinate genotypes (CH304/70 and CH304/73) grown at Lusignan, at 2 sowing dates and 2 plant densities in 1990/1991 and 1991/1992 (experiment 1) and at 3 sowing dates and 3 densities in 1991/1992 (experiment 2).

Sowing date	Plant densit	y		Yield				Mean	seed w	eight	_	Harvest inde
		Total	Basal	AO	A1	A2	Total	Basal	AO	A1	A2	
Experiment 1 1990/1991 Cl	H304/70										•	
05/10	13	3.50	0	2.58	0.92	0	306	_	307	306	_	0.38
05/10	20	3.39	0	2.92	0.47	0	322	_	323	314	-	0.35
22/10	13	3.62	0	2.25	1.34	0.03	284	_	284	283	-	0.40
22/10	20	3.44	0	2.57	0.86	0	300	-	304	287	70	0.40
1991/1992 CI	H304/70											
05/10	10	3.56	0.22	1.97	1.17	0.20	265	_	267	262		0.46
05/10	20	4.67	0.01	3.21	1.40	0.05	274	_	279	263	72.25	0.44
25/10	10	3.02	0.01	1.61	1.33	0.06	245	_	250	240	723	0.47
25/10	20	3.59	0	2.50	1.07	0.02	293	-	300	272	-	0.48
1991/1992 CI	1304/73											
05/10	10	3.92	0.25	1.71	1.48	0.47	230	_	224	237	_	0.51
05/10	20	4.19	0	2.73	1.29	0.18	247		246	247	-	0.50
25/10	10	2.85	0.09	1.42	1.10	0.25	208	_	213	201	_	0.51
25/10	20	4.36	0.02	2.61	1.53	0.20	248	-	252	241		0.54
Experiment 2 CH304/70 18/09	10	3.22	0.24	2.31	0.67	0.01	287	258	289	288	255	0.37
18/09	20	3.39	0.05	2.81	0.51	0.01	267	228	272	246	245	0.32
18/09	40	3.23	0	3.03	0.19	0	277	_	276	297	-	0.28
05/10	10	3.30	0.06	2.41	0.83	0	309	276	307	317	233	0.50
05/10	20	3.48	0	3.02	0.45	0	301	7	305	274	_	0.45
05/10	40	3.32	0	3.29	0.03	0	283	_	283	262	_	0.38
25/10	10	3.07	0	1.89	1.16	0.01	302	150	306	298	151	0.52
25/10	20	3.31	0	2.78	0.51	0.02	350	-	352	338	336	0.53
25/10	40	3.88	0	3.72	0.17	0	347	-	347	341	-	0.47
CH304/73												
18/09	10	4.61	0.88	2.07	1.66	0	259	259	267	248	-	0.45
18/09	20	4.65	0.35	2.42	1.88	٥	266	264	271	260	1	0.40
18/09	40	4.40	0.12	2.91	1.37	0	246	215	255	230	-	0.40
05/10	10	3.41	0.13	1.91	1.34	0.03	272	267	267	284	237	0.57
05/10	20	3.67	0.03	2.79	0.85	0	257	239	260	245	_	0.53
05/10	40	4.11	0	3.64	0.47	Ō	280	_	283	255	-	0.48
25/10	10	2.71	0.10	1.60	0.95	0.06	278	241	283	277	242	0.56
25/10	20	3.19	0	2.34	0.85	0	304	_	307	297	214	0.57
25/10	40	4.46	0	3.71	0.73	0.01	308	-	312	289	_	0.52
Mean		3.65	0.09	2.56	0.95	0.05	281	244	283	274	231	0.46
LSD genotyp	18	0.251		0.15	0.14	0.03	9.1	26.6	9.0	11.1	10.9	9 0.012
LSD experim		0.253		0.15	0.14	0.03	9.2		9.1	11.2	_	0.012
LSD date		0.321		0.19	0.18	0.04	11.6		11.5	14.2	14.7	
LSD density		0.321		0.19	0.18	0.04	11.6			14.2	12.2	

vegetative growth occur at the same time, so available assimilates were shared between these 2 sinks.

Nitrogen content

N seed yield averaged 19.50 g/m² (table IV), and the N content of the seeds was 5.4%. In the pods at maturity, pod walls stored 13% of N, most of the N stored here during the pod growth had been remobilized towards the seeds. N content of the seeds were similar to that of Lunoble, showing no deleterious effect of reduction of vegetative vigour on seed quality. Nitrogen harvest index (N seed yield divided by total above-ground N) varied between 0.78 and 0.86, and averaged 0.82 (table V). Similar N harvest indices of 0.88 and between 0.80 and 0.91 were reported by Duthion et al (1987) and Larson et al (1989) respectively.

Relationship between yield and plant structure

Relationships between yield and vegetative development were assessed. Yield on A0 (y) was non-linearly linked to number of mainstem leaves per m² (x) (fig 8). The curve equation was: $y = 0.885 + 4.587 \times 10^{-3} \ x - 2.034 \times 10^{-6} \ x^2 \ (r = 0.89, P < 0.001)$. The maximum yield on A0 was obtained for 1134 mainstem leaves per m², and was 3.5 t/ha. It can be reached by early sowing (leading to numerous leaves on the mainstem) and high density. An excess of mainstem leaves

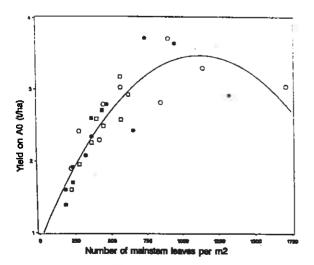


Fig 8. Yield on AO as influenced by the number of mainstern leaves by unit area, for 2 determinate genotypes (O.D:CH304/70 and O.M: CH304/73), in 1990/1991 and 1991/1992, in experiment 1(D.M) and experiment 2 (O.O).

per m2 was detrimental to A0 yield. In the conditions experienced at Lusignan, plants sown early at high density lodged, which induced bad pod setting and seed filling. Yield on A1 was not correlated with the number of A1 leaves per m2 (r = -0.27, P > 0.05). Yields on A0 and A1 were negatively correlated (r = -0.58, P < 0.001). As the first-order branches of the determinates bear few leaves (Julier and Huyghe, 1993), the delay between flowerings of the mainstem and of these branches is short. Consequently, the seed filling of the pods of these 2 levels occurs almost simultaneously. The mainstem pods and the branch pods formed an unique sink (Milford et al, 1993a); they shared the same pool of assimilates. This explains the negative relationship between the yields on A0 and A1 and the compensation between pod levels for the total seed yield. Total yield could not be directly predicted by any of the morphological characters studied and may not be obtained with the conditions maximizing yield on A0. On Lunoble (Huyghe et al, 1993; Julier et al, 1993a) and on indeterminate spring-sown genotypes (Porter, 1982; Pigeaire et al, 1992), yield on A0 was negatively correlated with upper branch development, but this feature was not observed on determinates.

Harvest index (HI), calculated as seed yield divided by total above-ground dry matter at maturity (table V), varied between 0.28 and 0.57. In 1991/1992, for the same sowing dates (05/10 and 25/10) and the same densities (10 and 20 plant/m²), HI was significantly higher in the unirrigated experiment 2 than in the irrigated experiment 1 (0.52 and 0.45, respectively, LSD = 0.012). HI was influenced by genotype (0.42 for CH304/70, 0.50 for CH304/73, LSD = 0.012), sowing date (delaying sowing increased HI), and density (HI increased at lower density). Yield was not correlated with HI (r = -0.03, P >0.05), but was correlated with total aboveground dry matter (r = 0.61, P < 0.001). However, HI and total above-ground dry matter were negatively correlated (r = -0.76, P < 0.001). HI was higher on determinates than on Lunoble (0.46 versus 0.41). In the determinates, the lower within-plant competition between vegetative and reproductive growths during the growing season could explain a more efficient partitioning of the dry matter into pods.

This study has shown that the modification of plant architecture leads to a modification of the accumulation and partitioning of dry matter during all the growing season. The determinate architecture induces the reduction of dry matter

production, and causes the reproductive growth to be almost entirely separated from the vegetative growth so within-plant competition was lessened.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank UNIP (Union Nationale Interprofessionelle des plantes riches en Protéines) for financial support.

REFERENCES

- Bernard RL (1972) Two genes affecting stem termination in soybean. *Crop Sci* 12, 235-239
- Charles-Edwards DA (1982) Physiological Determinants of Crop Growth. Academic Press, Sydney
- Duthion C, Amarger N, Mariotti A (1987) Accumulation potentielle de matière sèche et d'azote chez le lupin blanc de printemps (*Lupinus albus* L). agronomie 7, 585-593
- Farrington P, Greenwood EAN (1975) Description and specification of the branching structure of lupins. Aust J Agric Res 26, 507-510
- France J, Thornley JHM (1984) Mathematical Models in Agriculture. Butterworths, London
- Huyghe C (1990) White lupin architecture, genetic variability, agronomic consequences. *Proc 6th Int Lupin Conf* (D von Baer, ed), International Lupin Association, Temuco-Pucon, 241-254
- Huyghe C (1991) Winter growth of autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L): main apex growth model. Ann Bot 67, 429-434
- Huyghe C (1992) Le lupin. In: Amélioration des espèces végétales cultivées, objectifs et critères de sélection (A Gallais, R Bannerot, eds) Paris, 204-217
- Huyghe C, Julier B, Papineau J, Harzic N (1993) Yield and yield components on autumn-sown white lupin cv Lunoble (submitted) Eur J Agron
- Julier B, Huyghe C (1992) Heredity of determinate growth in winter white lupin. Influence of the sowing time on architecture. *Proc 1st Eur Conf on Grain Legume*. Angers, 47-48
- Julier B, Huyghe C (1993) Description and model of the architecture of four genotypes of determinate

- autumn-sown white lupin (Lupinus albus L) as influenced by location, sowing date and density. Ann Bot (in press)
- Julier B, Huyghe C, Papineau J (1993a) Dry matter and nitrogen accumulation on autumn-sown white lupin cv Lunoble (submitted) Eur J Agren
- Julier B, Huyghe C, Papineau J, Milford GFJ, Day JM, Billot C, Mangin P (1993) Yield and yield stability of determinate and indeterminate autumn-sown white lupins (*Lupinus albus* L) at different locations in France and the UK. *J Agric Sci*, Cambridge 121, 177-186
- Larson KJ, Cassman KG, Phillips DA (1989) Yield, dinitrogen fixation and aboveground nitrogen balance of irrigated lupin in a mediterranean climate. *Agron J* 81, 538-543
- Mikolajczyk J, Stawinsky S, Wiza M (1984) Directions actuelles de l'amélioration et l'état actuel des recherches sur l'acclimatation du lupin blanc en Pologne. Proc 3rd Int Lupin Conf, International Lupin Association, La Rochelle, 570-571
- Milford GFJ, Day JM, Huyghe C, Julier B (1993a) Floral determinacy in autumn-sown white lupins (Lupinus albus): the development of varieties for cooler European climates. Aspects Appl Biol, Physiology of varieties 34, 89-97
- Milford GFJ, Day JM, Leach JE, Stevenson HJ, Huyghe C, Papineau J (1993b) The effect of modifying plant structure on the yield and maturity of the white lupin *Lupinus albus*. Ann Appl Biol 122, 113-122
- Passioura JB (1983) Root and drought resistance. Agric Water Manage 7, 265-280
- Pigeaire A, Seymor M, Delane R, Atkins CA (1992)
 Partitioning of dry matter into primary branches and pod initiation on the main inflorescence of Lupinus angustifolius. Aust J Agric Res 43, 685-696
- Porter NG (1982) Interaction between lateral branch growth and pod set in primary influorescences of lupin. Aust J Agric Res 33, 957-965
- Sjödin J (1971) Induced morphological variation in *Vicia faba* L. *Hereditas* 67, 155-180
- Snoad B (1974) A preliminary assessment of "leafless" peas. Euphytica 23, 257-265
- Withers NJ (1984) Components of lupin seed yield. Proc 3rd Int Lupin Conf International Lupin Association, La Rochelle, 270-287

V.3. Variabilité génétique pour le rendement et ses composantes

La variabilité génotypique du rendement a été décrite, en 1991/92. Cette étude dans un seul lieu a permis de comparer un grand nombre de génotypes.

En 1992/93, la variation induite par le milieu a été évaluée par rapport à la variabilité génotypique. Le rendement et ses composantes étant par nature les caractères les plus influencés par le milieu, il fallait les étudier. De plus, les premiers résultats sur CH304/70 faisaient état d'une grande stabilité du rendement en fonction du milieu. Cette stabilité devait être analysée pour une gamme élargie de génotypes déterminés.

Enfin, des profils de distribution du rendement sur la plante ont été décrits. Cette partie largement exploratoire comporte deux facettes. D'une part, les composantes du rendement ont été mesurées sur les différents niveaux morphologiques de la plante (tige principale, ramifications primaires, ramifications secondaires, ramifications basales). Cette décomposition du rendement sur la plante paraît importante dans la mesure où les différents niveaux se développent plus ou moins simultanément, surtout en ce qui concerne les gousses. D'autre part, le rendement des ramifications primaires, en fonction de leur position, a été décrit. Il est apparu rapidement que les différentes ramifications de ce niveau ne produisent pas le même nombre de gousses.

Outre l'analyse de la variabilité obtenue, ces études permettront de relier les distributions de rendement au développement végétatif des niveaux, et plus particulièrement, de comparer les profils de distribution du rendement sur les ramifications primaires avec les distributions de feuilles sur ce même niveau (Chapitre VI).

V.3.1. Matériel et méthodes

En 1991/92, 143 génotypes ont été évalués dans un dispositif en ligne à Lusignan (dispositif décrit dans la partie III.3.2.). Ce dispositif, conçu pour observer l'architecture et maximiser le taux de multiplication des plantes, avec des parcelles de petite taille, une densité de culture réduite et un fort écartement entre les rangs, ne permet pas de tirer des conclusions fermes sur la valeur des génotypes, mais donne des indications à leur sujet.

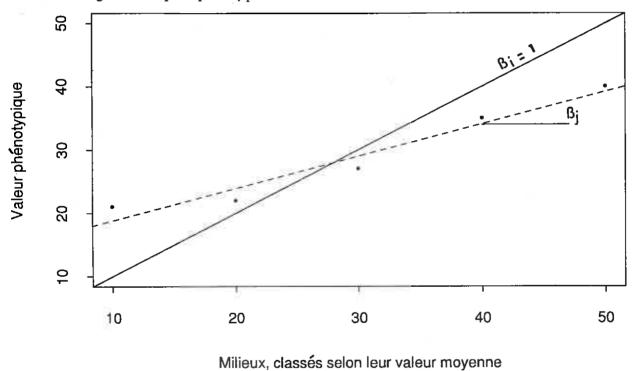
En 1992/93, 44 de ces génotypes ont été évalués dans un dispositif multilocal (dispositif décrit dans la partie III.3.3.). Dans ce cas, le dispositif permet d'évaluer correctement la valeur agronomique des génotypes.

De plus, le rendement a été décomposé selon les niveaux pour comparer les différents modes d'accumulation du rendement sur la plante. En 1991/92, le protocole a concerné 12 génotypes, en 1992/93, il a été appliqué à tous les génotypes à Lusignan, et à 15 d'entre eux à Gotheron. A Lusignan en 1992/93, le rendement sur les ramifications primaires a été décomposé selon la position de la ramification.

Les composantes du rendement mesurées étaient les suivantes :

- Rendement en grains, en q/ha, à 0% d'humidité
- Poids de 1000 grains (PMG), à 0% d'humidité
- Nombre de graines par m²

Figure 9. Décomposition de l'interaction génotype * milieu selon le modèle de Finlay et Wilkinson (1963). Les points représentent les valeurs d'un génotype dans plusieurs milieux. Leur régression a pour pente β_i



Le rendement a été mesuré au niveau de la parcelle. Le poids de 1000 grains a été estimé sur un échantillon de 500 graines issues de la récolte parcellaire. Le nombre de graines a été calculé à partir du rendement et du PMG.

Le rendement par niveau a été mesuré sur l'ensemble des plantes de la parcelle en 1991/92 à Lusignan, sur 10 plantes consécutives par parcelle à Lusignan en 1992/93, et sur deux lignes par parcelle à Gotheron en 1992/93. Les pourcentages de rendement sur chaque niveau, estimés sur ces prélèvements, ont servi à calculer les rendements par niveau pour chaque parcelle. A Lusignan en 1992/93 seulement, le nombre de gousses sur les niveaux 1 et 2 a été compté, et permet de calculer le nombre de graines par gousse.

De plus, deux caractères ont paru importants pour évaluer les potentialités des génotypes :

- La verse, qui affecte sensiblement plus les premiers génotypes déterminés que les lignées indéterminées. Deux types de verse sont identifiables, l'une concerne un déchaussement de la racine pivotante, l'autre une pliure ou cassure de la tige. De par la structure des plantes, la verse chez les plantes déterminées fait que les gousses touchent terre, et les risques de pourriture sont alors importants. Les dégâts sont d'autant plus graves que la verse intervient précocement au cours du cycle. Une note de verse, entre 0 (tout versé) et 10 (aucune verse) a été attribuée pour chaque parcelle.
- La date de maturité (en jours ou en °C.J) est un critère mesurant le temps nécessaire pour la culture. Dans la mesure où la tardiveté de maturité est un facteur limitant de la culture du lupin au nord de la Loire, la date de maturité des génotypes déterminés indiquera la possibilité d'entreprendre une culture de lupin déterminé.

Des analyses de variance ont été réalisées, les moyennes de chaque caractère ont été calculées, ainsi que leurs héritabilités au niveau des moyennes phénotypiques. Les corrélations génotypiques ont aussi été estimées (voir le Chapitre III.3). Pour les rendements par niveau, le plus faible nombre de données et le dispositif incomplet limite les analyses statistiques. Ainsi les corrélations génotypiques entre ces variables n'ont pas été calculées.

Pour le rendement, on a cherché à caractériser l'interaction entre génotype et lieu. L'utilisation de modèles de régression a été proposée par Yates et Cochran (1938), puis reprise par Finlay et Wilkinson (1963) et Eberhart et Russel (1966). Ces modèles ont été largement utilisés pour décrire les interactions entre génotype et milieu. Le modèle de régression conjointe a montré son intérêt, il conduit à décomposer l'interaction génotype * milieu ainsi :

$$(G*m)_{ij} = \beta_i m_i + d_{ij}$$

avec m_j , l'effet du milieu j, β_i , le coefficient de régression de l'interaction sur l'effet du milieu, et d_{ij} , la déviation du génotype i par rapport à sa droite de régression.

Dans la pratique, cette méthode consiste à établir la droite de régression pour chaque génotype entre les performance moyennes des milieux et les performances du génotype dans ces milieux (figure 9). Il conduit à deux paramètres, α_i , l'origine de la régression qui donne la performance du génotype en milieu pauvre, et β_i , la pente de la

régression qui mesure la réactivité du génotype à la qualité du milieu, c'est à dire la capacité de répondre aux potentialités du milieu. Plus α_i est élevé, plus le génotype est performant en milieu à faible potentiel. Quand β_i est supérieur à 1, le génotype est très performant dans les milieux riches et très mauvais dans les milieux pauvres, mais quand β_i est compris entre 0 et 1, le génotype tamponne les variations du milieu, l'extrême étant le génotype dont la performance ne dépend pas du milieu et pour lequel β_i est nul.

D'autre part, le critère d'écovalence (Wricke, 1962) permet de mesurer la contribution de chaque génotype à l'interaction génotype * milieu observée. L'écovalence d'un génotype (W_i) se calcule ainsi :

$$W_i = \sum_{i} (P_{ij.} - P_{i..} - P_{.j.} + P_{..})^2$$

Plus W_i est élevé, et plus le génotype i contribue à l'interaction. Si W_i est faible, le génotype se comporte comme la moyenne des génotypes étudiés dans les milieux étudiés.

Ces calculs ont été faits sur les valeurs des rendements des 44 génotypes dans les trois lieux en 1992/93, et à Lusignan en 1991/92. Cette étude de la stabilité du rendement ne se veut pas exhaustive. Des méthodes autres que la régression linéaire conjointe ont montré leur intérêt dans ce genre d'études (Denis et Vincourt, 1982). De plus, tous les caractères, aussi bien des composantes du rendement que des caractères d'architecture, pourraient être analysés par ces méthodes.

V.3.2. Résultats

V.3.2.1. Description de la variabilité génétique (1991/92)

Moyennes générales et héritabilités

Les moyennes et les héritabilités sont présentées dans le tableau 6. Le rendement moyen est assez faible, mais les variations entre génotypes sont énormes. Les génotypes de cette étude n'ayant pas été choisis selon des critères de rendement mais pour couvrir toute la gamme d'architecture, certains d'entre eux ont des potentialités limitées. De plus, la largeur de l'inter-rang limite les rendements moyens. Le PMG et le nombre de grains par m² sont aussi variables. La date de maturité intervient dans un laps de temps de 1 mois pour l'ensemble des génotypes, le génotype ayant mûri le dernier a été récolté de 23 Août. La verse est en moyenne importante, elle a été amplifiée par un orage à la fin du mois de juin. Certains génotypes semblent verser très facilement, mais d'autres sont beaucoup plus résistants.

Une analyse de variance montre un effet génotype très élevé et significatif. Les héritabilités de tous ces caractères sont élevées, mais légèrement moindres que celles des caractères d'architecture. Les variations aléatoires sont donc plus importantes sur ces composantes du rendement.

Tableau 6. Moyenne, minimum, maximum et héritabilité pour les caractères de rendement, à Lusignan, en 1991/92

	Moyenne	Minimum	Maximum	Héritabilité
Rendement (q/ha)	26.28	4.67	58.41	0.932
PMG	266.1	160.5	386.5	0.939
Nb grains/m ²	993.7	228.7	2409.5	0.934
Date de maturité (jours)	212	202	236	0.963
Verse	5.7	0.3	10.0	0.882

Corrélations génétiques entre caractères

Ces corrélations figurent dans le tableau 7. Le rendement est fortement corrélé au nombre de grains par m² et corrélé au PMG beaucoup plus faiblement (figure 10). Le PMG et le nombre de grains par m² sont indépendants. Plus les génotypes sont tardifs à maturité, plus leur rendement est élevé et plus ils produisent de grains par m². Par contre, la date de maturité est indépendante du PMG. La corrélation entre productivité et date de maturité (figure 11) peut être expliquée par deux facteurs. Ou bien l'allongement du cycle permet de produire plus, ou bien il y a d'autres corrélations qui expliquent la relation entre productivité et date de maturité, en particulier, entre d'une part tardiveté et développement végétatif, et d'autre part entre développement végétatif et productivité. La verse est indépendante des facteurs précédents, cela ne voulant pas dire qu'elle n'a pas de conséquence sur la production en graines. Des génotypes résistants à la verse existent dans toute la gamme de date de maturité.

Tableau 7. Corrélations au niveau génotypique entre les composantes du rendement, à Lusignan, en 1991/92

	Rendement	PMG	Nombre de grains/m²	Date de maturité	Verse
Rendement	1				
PMG	0.407	1			
Nombre grains/m ²	0.937	0.094	1		
Date de maturité	0.739	0.085	0.803	1	
Verse	-0.170	0.145	-0.242	-0.227	1

V.3.2.2. Evaluation multilocale du rendement (1992/93)

Moyennes des caractères par lieu

Le tableau 8 montre les moyennes, minimum et maximum des caractères pour les trois lieux d'expérimentation. Le niveau de rendement est très contrasté d'un lieu à l'autre, et d'un génotype à l'autre. Les rendements par génotype et par lieu figurent dans l'annexe 7. Les rendements moyens à Cossé-Le-Vivien ont été très faibles, et s'expliquent par une verse précoce de la plupart des génotypes (mi juin) intervenue à la suite d'un orage violent. Le PMG ainsi que le nombre de grains par m² sont les plus faibles à Cossé-Le-Vivien et les plus forts à Lusignan. Le PMG est en moyenne faible. La date de maturité a été la plus précoce dans le lieu le plus chaud et sec, Gotheron, et la plus tardive à Lusignan. A Lusignan et Gotheron, la verse est moins importante qu'à Lusignan en 1991/92, ce qui peut s'expliquer d'une part parce qu'on a éliminé les génotypes les plus sensibles à la verse, d'autre part par l'absence d'orage violent en 1993.

Figure 10. Relation entre (a) le rendement et le nombre de grains par m² et entre (b) le rendement et le poids de 1000 grains, pour 143 génotypes à Lusignan en 1991/92

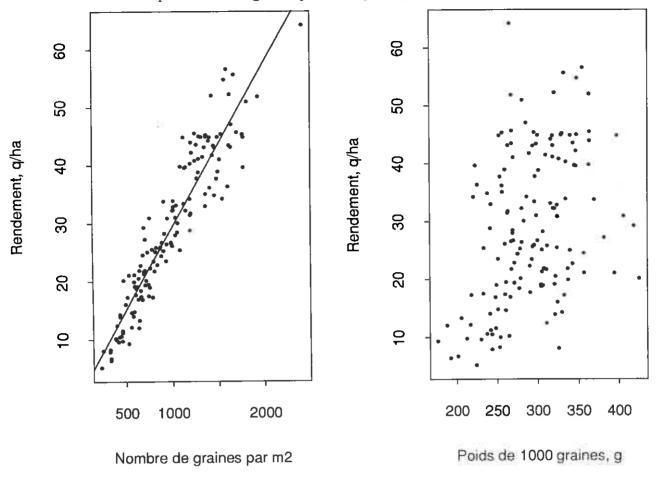


Figure 11. Relation entre le rendement et la date de maturité, pour 143 génotypes à Lusignan en 1991/92

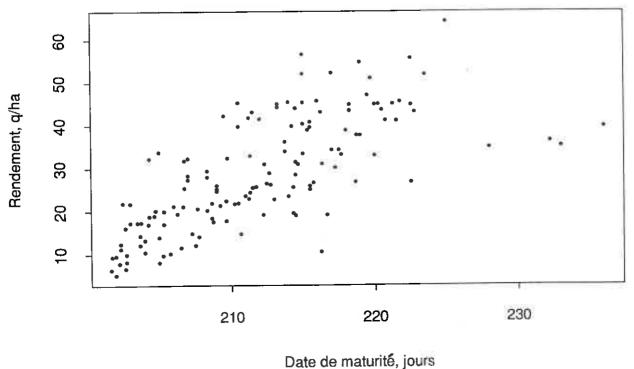


Tableau 8. Moyenne, minimum et maximum pour les composantes du rendement, à

Lusignan, Gotheron et Cossé-Le-Vivien, en 1992/93

	Lusignan			(Gotheron			Mayenne		
	Moy	Mini	Maxi	Moy	Mini	Maxi	Moy	Mini	Maxi	
Rendement	41.07	9.02	59.02	31.76	16.93	42.86	21.31	8.24	36.74	
PMG	262.3	192.5	373.7	239.8	168.8	325.2	211.8	151.1	286.5	
Nb grains/m²	1609	462	2611	1347	564	1982	1025	514	1870	
Date de	2470	2059	2813	2172	2036	2525	2316	2097	2597	
maturité (°C.J)										
Verse	8.33	0.00	10.00	9.39	1.00	10.00	2.55	0.00	8.67	

Stabilité des composantes du rendement

Pour tous les caractères, on observe un effet du lieu, du génotype, et une interaction génotype * lieu (tableau 9). L'effet lieu est l'effet principal, suivi de l'effet génotype. L'interaction entre le génotype et le lieu est faible. L'héritabilité de ces caractères est élevée, mais plus faible que celle des caractères d'architecture. Comparé aux caractères d'architecture, les rapports entre le F du génotype ou le F de l'interaction génotype * lieu et le F du lieu sont plus faibles. L'héritabilité du PMG est supérieure à celle du rendement ou du nombre de grains par m². La date de maturité a une héritabilité élevée, alors que la verse est moins héritable. Pour de nombreux génotypes, la note de verse était proche de 10 à Lusignan et à Gotheron, et proche de 0 à Cossé-Le-Vivien. Pour tous ces caractères, l'effet du lieu est prépondérant et tend à masquer l'effet du génotype.

Tableau 9. Valeurs des F de l'analyse de variance et héritabilité des facteurs de rendement

	F lieu	F génotype	F génotype * lieu	Héritabilité
Rendement	1197	38.6	6.9	0.719
PMG	204	26.7	3.2	0.881
Nombre grains/m ²	542.8	43.1	8.0	0.815
Date de maturité	7156	207	34	0.837
Verse	2406	30	9	0.687

Les interactions génotype * lieu pour le rendement sont représentées graphiquement dans la figure 12. Les rendements sont plus variables dans les deux milieux les plus productifs, Lusignan en 1991/92 et 1992/93. Quelques génotypes ont une évolution linéaire sur les quatre lieux et ne contribuent pas à l'interaction génotype * lieu. Mais d'autres sont particulièrement supérieurs ou inférieurs dans un lieu donné. Par exemple, LUS138 est un des meilleurs génotypes à Cossé-Le-Vivien et à Lusignan, mais un des moins bons à Gotheron. LUS130 a un rendement faible à Cossé-Le-Vivien, le meilleur rendement de l'essai à Gotheron, et un rendement plutôt bon à Lusignan. Le comportement de tels génotypes qui se classent très différemment d'un lieu à l'autre pose problème à la fois pour le sélectionneur et pour l'agriculteur. Mais dans cette gamme de génotypes, la plupart des génotypes classés parmi les premiers dans un lieu sont aussi les premiers dans les autres lieux. De même, les plus mauvais génotypes sont les mêmes dans les quatre lieux.

Lors de l'analyse de l'interaction génotype * lieu pour le rendement par la régression conjointe, on observe une corrélation négative entre la performance en milieu pauvre (ordonnée à l'origine de la régression) et la pente de la régression (réactivité par

Figure 12. Evolution du rendement selon le milieu, pour 44 génotypes, en fonction de la moyenne de rendement de chaque milieu

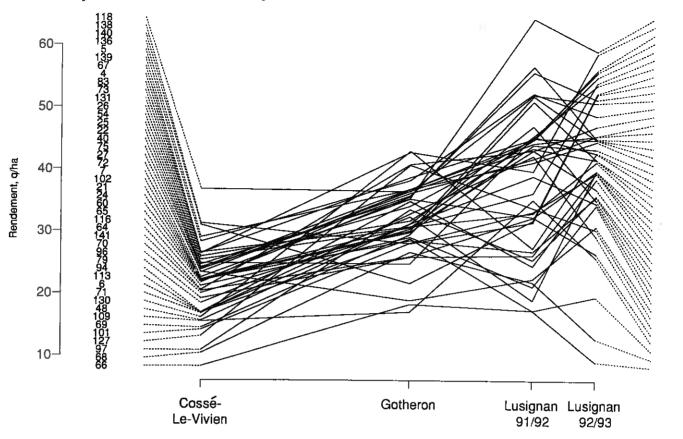
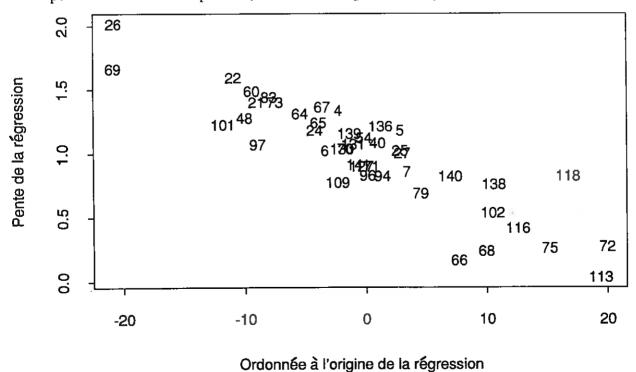


Figure 13. Distribution de 44 génotypes selon leur réactivité au potentiel du milieu (pente de la régression de chaque génotype selon le rendement moyen des lieux) et leur performance en milieu pauvre (ordonnée à l'origine de la régression linéaire)



rapport au milieu) (figure 13). Parmi les génotypes étudiés, ceux qui ont le rendement moyen le plus élevé sont ceux qui ont une pente de régression élevée (LUS26, LUS4, LUS83, CH304/73, LUS67, LUS136). Seule exception, LUS118, classé au second rang de rendement, parvient à cette performance par une pente de régression modérée et une valeur élevée en milieu pauvre. Ce génotype allie donc stabilité du rendement et haut niveau de rendement.

La figure en annexe 8 donne la contribution de chaque génotype à la valeur de l'interaction génotype * lieu. La valeur observée de l'écovalence ne semble pas reliée au niveau de rendement des génotypes. On trouve des génotypes ne participant pas à l'interaction génotype * lieu dans toute la gamme de rendements.

Corrélations entre les caractères

Tableau 10. Corrélations génotypiques entre facteurs du rendement

	Rendement	PMG	Nombre de grains/m²	Date de maturité	Verse
Rendement	1				
PMG	0.168	1			
Nb grains/m ²	0.743	-0.514	1		
Date de maturité	0.357	0.004	0.252	1	
Verse	-0.066	-0.360	-0.148	-0.533	1

On retrouve une corrélation positive importante entre le rendement et le nombre de grains par m² (tableau 10, figure 14a). La corrélation entre le rendement et le PMG est négligeable (figure 14b), et celle entre le PMG et le nombre de grains par m² est négative. La date de maturité est faiblement corrélée au rendement, et liée négativement à la verse. Ces corrélations diffèrent de celles établies en 1991/92 sur une gamme plus étendue de génotypes à Lusignan, où les corrélations entre rendement et PMG, et entre date de maturité et rendement étaient élevées, et où la corrélation entre PMG et nombre de grains par m² était nulle.

Les corrélations calculées lieu par lieu (annexe 9) montrent sensiblement les mêmes tendances. Cependant, à Gotheron, le rendement est lié autant au nombre de grains par m² qu'au PMG, alors que dans les deux autres lieux, le rendement n'est lié qu'au nombre de grains par m². Le nombre de grains par m² est défini assez tôt au cours du cycle de la plante, par contre, le PMG dépend plus fortement des conditions environnementales tout au long du remplissage des grains. A Cossé-Le-Vivien, les génotypes mûrissant le plus tard sont les plus productifs, alors que la date de maturité est indépendante du niveau de rendement dans les autres lieux. La verse n'est corrélée avec aucun des caractères étudiés, sauf la date de maturité à Gotheron. Dans ce lieu, il y a eu peu de verse, et ce sont les plus grands et les plus tardifs seulement qui ont été atteints.

V.3.2.3. Répartition du rendement par niveau

Ces analyses regroupent les données sur 44 génotypes à Lusignan en 1992/93, de 12 génotypes à Lusignan en 1991/92, et de 15 génotypes à Gotheron en 1992/93. Les données de Lusignan en 1991/92 ne comportent que les rendements par niveau, mais pas les nombres de grains par m² ni les PMG par niveau.

Figure 14. Relation entre (a) le rendement et le nombre de grains par m² et entre (b) le rendement et le poids de 1000 grains, en moyenne sur trois lieux (Lusignan, Cossé-Le-Vivien et Gotheron), en 1992/93

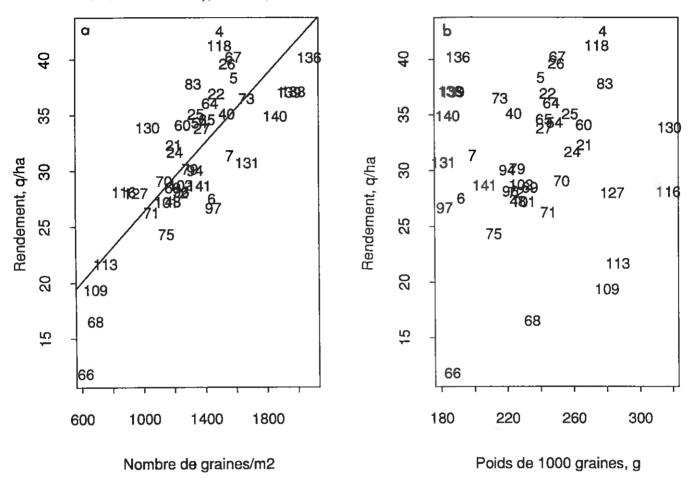


Figure 15. Distribution du rendement par niveau pour 44 génotypes à Lusignan en 1992/93 (a), pour 15 génotypes à Gotheron en 1992/93 (b) et pour 12 génotypes à Lusignan en 1991/92 (c). Dans chaque lieu, les génotypes sont classés par rendement croissant

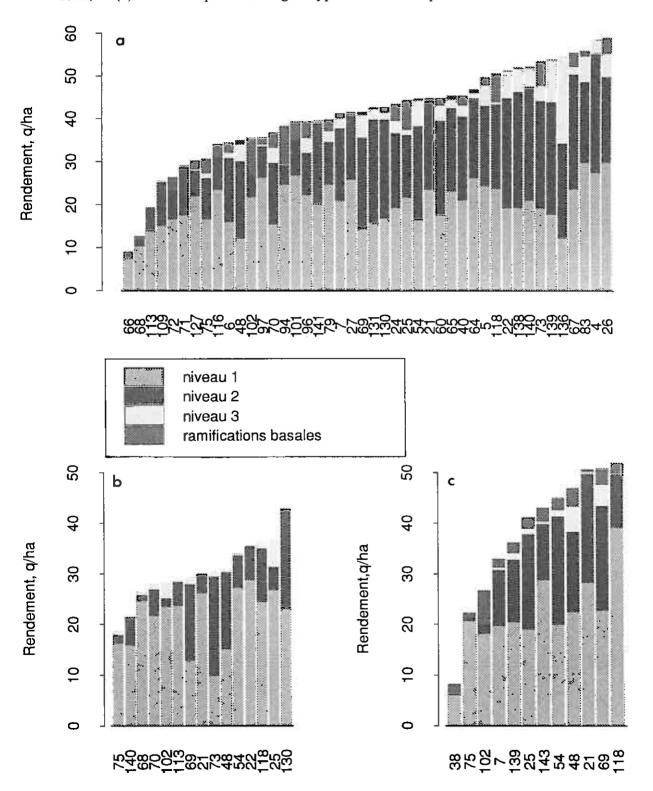
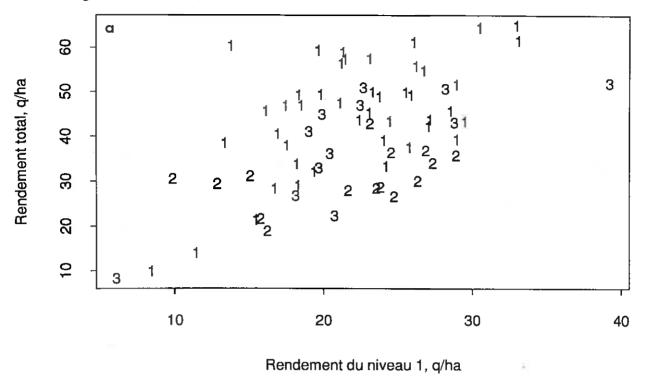
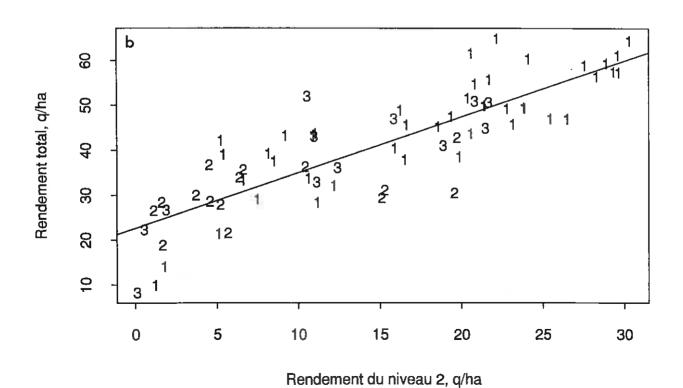


Figure 16. Relation entre (a) le rendement total et le rendement sur le niveau 1 et entre (b) le rendement total et le rendement sur le niveau 2, pour 44 génotypes à Lusignan en 1992/93 (1), pour 15 génotypes à Gotheron en 1992/93 (2) et pour 12 génotypes à Lusignan en 1991/92 (3)





Quatre niveaux ont été séparés : niveau 1 (tige principale), niveau 2 (ramifications primaires), niveau 3 (ramifications secondaires), et ramifications basales.

Variabilité de la production par niveau

Tableau 11. Distribution du nombre de graines par m², du rendement (g/m²) et du PMG sur

les niveaux : moyenne, minimum et maximum

	1	Viveau	1	Niveau 2		Niveau 3			Ramif basales			
	Min	Max	Moy	Min	Max	Moy	Min	Max	Moy	Min	Max	Moy
Nb graines/m ²	381	1291	781	44	1346	549	0	1061	92	0	380	70
% Nb graines	22	92	56	4	65	34	0	41	5	0	24	5
Rendement	61	391	220	1	303	147	0	225	21	0	99	21
% Rendement	23	93	57	1	64	33	0	37	4	0	35	6
PMG	172	405	280	161	393	278	180	400	267	103	403	275

Le rendement, en g/m², est en moyenne le plus élevé sur le niveau 1, suivi du niveau 2. Le niveau 3 et les ramifications basales ont des productions similaires (tableau 11). On observe une très grande variabilité de production sur les différents niveaux selon les génotypes considérés (figure 15). De même, le pourcentage de rendement sur les niveaux est variable. A Gotheron, aucune production n'a été enregistrée sur le niveau 3, quel que soit le génotype. A Lusignan, la production du niveau 3 atteint 22.5 q/ha pour un génotype, LUS136. La distribution du nombre de graines par m² sur les niveaux est semblable à celle du rendement. Le PMG est en moyenne constant sur tous les niveaux, mais on distingue des génotypes à fort PMG et à faible PMG.

Analyse de l'effet du niveau

Les rendements, nombre de graines par m² et PMG par niveau ont été étudiés avec une analyse de variance comprenant un effet lieu, un effet génotype, un effet niveau, un effet bloc hiérarchisé au lieu et les effets d'interaction entre les facteurs. Les effets lieu, génotype, niveau et lieu * génotype sont significatifs pour les trois variables. L'interaction génotype * niveau n'est pas significative pour le PMG. Pour le rendement et pour le nombre de grains par m², le niveau 1 est supérieur au niveau 2, lui-même supérieur au niveau 3 et aux ramifications basales. Les productions du niveau 3 et des ramifications basales ne sont pas différentes. L'effet du niveau observé sur le PMG résulte du PMG plus faible du niveau 3 par rapport aux autres niveaux. Le nombre de graines par gousse, observé uniquement à Lusignan en 1992/93 sur les niveaux 1 et 2, montre un effet génotype, niveau et génotype * niveau. Le nombre de graines par gousse est supérieur sur le niveau 1 (3.57) par rapport au niveau 2 (3.00).

Corrélations phénotypiques entre composantes du rendement, niveau par niveau

Quel que soit le niveau, on retrouve, comme au niveau global, une corrélation positive et significative entre nombre de graines par m² et rendement (tableau 12). Les corrélations entre nombre de grains par m² et PMG sont significatives et négatives pour les niveaux 1 et 3, et non significatives pour le niveau 2 et pour les ramifications basales. Ces corrélations, bien que faibles, traduiraient une certaine compétition entre le nombre de grains présents et leur remplissage. Enfin, il existe des corrélations positives significatives entre

rendement et PMG pour tous les niveaux sauf le troisième, mais ces corrélations sont faibles. Ces résultats montrent un comportement semblable des quatre niveaux pour les trois composantes principales du rendement, et le facteur explicatif principal du rendement est le nombre de grains par m².

Tableau 12. Corrélations entre le rendement, le nombre de grains par m² et le PMG, sur les

différents niveaux, à Lusignan en 1991/92 et 1992/93 et à Gotheron en 1992/93

	Nb grains/m² et rendement	Nb grains/m² et PMG	Rendement et PMG
Niveau 1	0.845 ***	-0.205 **	0.265 ***
Niveau 2	0.948 ***	-0.046 ns	0.202 **
Niveau 3	0.981 ***	-0.299 **	-0.191 ns
Ramifications basales	0.985 ***	0.097 ns	0.223 **

Corrélations entre les niveaux

Pour le nombre de grains par m² et le rendement, il y a une corrélation positive importante entre le niveau 2 et le niveau 3, mais pas entre les autres niveaux (tableau 13). Les génotypes qui ont une production élevée sur le niveau 2 ont aussi une production élevée sur le niveau 3. Les autres niveaux pris deux à deux n'ont pas des productions corrélées. Les PMG de tous les niveaux pris deux à deux sont corrélés, mais les corrélations du PMG des ramifications basales et du PMG des autres niveaux sont plus faibles. Les ramifications basales ont un comportement sensiblement différent de celui des autres niveaux pour le PMG.

Tableau 13. Corrélations phénotypiques entre niveaux, pour les composantes du rendement (caractères normaux : nombre de grains par m², caractères gras : rendement, caractères italiques : PMG). Nombre de grains/m² et PMG : Lusignan et Gotheron en 1992/93,

rendement: Lusignan en 1991/92 et 1992/93 et Gotheron en 1992/93

	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3	Ramifications basales
Niveau 1	1		-	
	1			
	1			
Niveau 2	-0.018 ns	1		
11000 2	0.059 ns	1		
	0.877 ***	1		
Niveau 3	-0.054 ns	0.502 ***	1	
	-0.139 ns	0.452 ***	1	
	0.802 ***	0.861 ***	I	
Ramifications	0.093 ns	-0.184 *	-0.245 **	1
basales	0.156 ns	-0.140 *	-0.170 *	1
	0.659 ***	0.678 ***	0.620 ***	I
Total	0.466 ***	0.866 ***	0.668 ***	0.075 ns
	0.550 ***	0.816 ***	0.583 ***	0.109 ns
	0.885 ***	0.889 ***	0.837 ***	0.485 ***

Les niveaux 1, 2 et 3 ont une production corrélée à la production totale (tableau 13). La production du niveau 2 conditionne majoritairement la production totale (figure 16a). Il semble donc important que les plantes aient un rendement maximal sur ce niveau. La contribution du niveau 1 au rendement total est significative aussi mais moindre (figure 16b). Le niveau 3 dont l'apparition est variable en fonction du génotype et du milieu a contribué à ce que le rendement final soit élevé. Les ramifications basales n'apportent pas de bénéfice systématique au rendement total. Le PMG des niveaux 1, 2 et 3 sont bien corrélés au PMG global. Il apparaît donc que PMG du niveau 3 d'un génotype donné est toujours plus faible que le PMG des autres niveaux mais il leur est lié. Au contraire, le PMG des ramifications basales est peu corrélé au PMG global, ce qui montre la particularité de ce compartiment par rapport aux autres.

V.3.2.4. Répartition du rendement du niveau 2 selon ses ramifications

Les données n'ont été recueillies qu'à Lusignan en 1992/93 (tableau 14). Pour le nombre de gousses, le nombre de grains par m² et le rendement, on trouve des effets significatifs du génotype, de la position de la ramification et de l'interaction entre le génotype et la position de la ramification. La production est en moyenne la plus importante sur la ramification 3, suivie dans l'ordre par les ramifications 2, 4, 1, 5, 6, 7 et 8. Les profils de distribution du rendement sur les ramifications sont présentés dans la figure 17 pour quelques génotypes. Au contraire, le PMG ne présente qu'un effet génotype, les autres effets ne sont pas significatifs. Cela montre que toutes les ramifications d'un génotype donné produisent des graines de même PMG. Le nombre de graines par gousse est affecté par le génotype, la position de la ramification et leur interaction. En fait, seules les ramifications les plus basses (7 et 8) ont moins de graines par gousse.

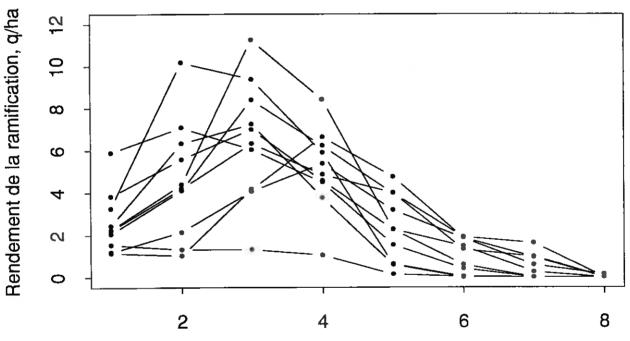
Tableau 14. Nombre de grains par m², rendement (g/m²), PMG et nombre de grains par gousse, en moyenne pour 44 génotypes, sur les 8 ramifications du niveau 2, à Lusignan en 1992/93

	Nb grains/m²	Nb grains/	Rendement	PMG
		gousse		
Ramification 1	80	2.97	22.7	287
Ramification 2	151	2.93	41.7	285
Ramification 3	178	3.05	49.2	283
Ramification 4	106	2.96	30.1	290
Ramification 5	42	2.97	11.5	283
Ramification 6	15	3.05	4.2	285
Ramification 7	5	2.61	1.5	280
Ramification 8	1	2.77	0.1	239

V.3.3. Discussion

La gamme de génotypes déterminés observés comprend des rendements et des composantes du rendement divers. Ces génotypes ayant été choisis pour couvrir l'ensemble de la gamme d'architectures observées, ils ne couvrent pas forcément la gamme disponible de rendement et de PMG. En particulier, chaque type d'architecture n'était pas forcément représenté par un groupe de génotypes ayant des composantes du rendement variées. Cependant, le grand nombre de génotypes permet de valider les résultats obtenus.

Figure 17. Profil de rendement par ramification du niveau 2 en fonction de la position de la ramification sur la tige principale, pour quelques génotypes à Lusignan en 1992/93



Position de la ramification du niveau 2

Les caractères de rendement, rendement, nombre de grains par m² et PMG, sont fortement héritables. De même, la date de maturité est héritable. La verse est un caractère moins héritable. Les valeurs d'héritabilité sont inférieures à celles obtenues pour les caractères d'architecture, ce qui est un résultat déjà observé chez le lupin. En effet, sur lupin de printemps, Le Sech et Huyghe (1991) ont montré que les caractères d'architecture ont une hérédité principalement additive et une forte héritabilité, alors que les composantes du rendement ont une hérédité où les phénomènes de dominance interviennent, et une héritabilité inférieure. De plus, le rendement étant sous la dépendance de tout le cycle de développement, il est naturel que son élaboration soit la plus influencée par les conditions du milieu. Cependant, en valeur absolue, l'héritabilité du rendement est très élevée. Elle résulte de la valeur faible de la variance de l'effet génotype * milieu par rapport à la variance génétique. En sélection, pour estimer la valeur des génotypes, il suffit d'un faible nombre de lieux d'essais. Cela permet une économie de moyens, ou bien, pour les mêmes moyens, de tester plus de génotypes.

Pour les deux années d'expérimentation de ce matériel, des corrélations au niveau génotypique ont été calculées. Leur interprétation est délicate dans la mesure où une corrélation élevée entre deux caractères n'est pas la preuve d'une relation de cause à effet entre ces deux caractères mais peut avoir pour explication une corrélation entre d'autres caractères. D'autre part, il faut arriver à distinguer les corrélations purement génétiques et les corrélations physiologiques. Les corrélations génotypiques calculées en 1991/92 sont légèrement différentes de celles calculées en 1992/93. En particulier, en 1991/92, le rendement était lié essentiellement au nombre de grains mais aussi au PMG. En 1992/93, la corrélation entre rendement et PMG est nulle. On peut supposer que la sélection des génotypes effectuée entre les deux années a contribué à casser cette corrélation. Cependant, il est possible que l'élaboration du rendement se soit effectuée différemment pendant les deux années, et qu'en 1991/92 les conditions de remplissage des graines aient été déterminantes dans le poids final de graines récoltées. Au contraire, en 1992/93, le remplissage des graines n'aurait pas été un facteur limitant du rendement. De fortes corrélations entre rendement et nombre de grains par m² ont aussi été observées chez CH304/70 dans un grand nombre de lieux (Chapitre V.1.) et chez CH304/70 et CH304/73 dans un grand nombre de conditions agronomiques (Chapitre V.2.). Chez les indéterminés de type hiver, le rendement est corrélé à la fois au nombre de grains par m² et au PMG (Huyghe et al., 1993b; Huyghe, 1989). Il y a donc une concordance entre les corrélations inter-génotypiques et intra-génotypiques entre le rendement et le poids de 1000 grains. L'architecture déterminée doit accentuer la corrélation entre le rendement et le PMG, non pas comme conséquence du caractère lui-même mais comme conséquence du port de la plante et du mode d'élaboration du rendement sur la plante.

Les corrélations de 1992/93 sont différentes d'un lieu à l'autre. Ainsi, si à Cossé-Le-Vivien et à Lusignan le rendement ne dépend que du nombre de graines, à Gotheron il dépend à la fois du nombre de graines et du PMG. Les conditions climatiques sèches pendant l'été à Gotheron ont certainement perturbé le remplissage des graines et induit une maturité précoce de l'ensemble des génotypes. D'autre part, on observe seulement à Cossé-Le-Vivien une corrélation positive entre tardiveté de maturité et rendement. Dans les deux autres lieux, la corrélation est nulle, on trouve des génotypes de tout niveau de rendement quelle que soit la date de maturité. Il existe une corrélation entre PMG et date de maturité à Gotheron et à Cossé-Le-Vivien, ce qui montre que dans ces deux lieux, les conditions de mûrissement des graines ont influé sur leur remplissage. Dans aucun des lieux la verse n'est corrélée à un autre caractère.

Le rendement et ses composantes sont surtout influencés par le lieu. L'effet du génotype est largement moins fort que l'effet du lieu, mais il est significatif. En effet, les trois lieux choisis ont produit des rendements moyens très contrastés : 21, 31 et 41 q/ha, respectivement pour Cossé-Le-Vivien, Gotheron et Lusignan. Cependant, dans chacun des lieux, on observe une variabilité des performances, et le lieu le plus productif, Lusignan, est aussi le lieu où la variabilité des rendements est la plus grande. L'interaction entre génotype et lieu est statistiquement faible. Globalement, les meilleurs génotypes sont les mêmes dans les trois lieux, et les moins bons génotypes à Gotheron sont aussi les moins bons à Lusignan et à Cossé-Le-Vivien. Il y a quelques contre-exemples à cette généralité. Ces génotypes montrent une adaptation particulièrement bonne à un des lieux associée à des performances médiocres dans d'autres conditions. Ces génotypes spécifiquement adaptés à un milieu donné peuvent se révéler comme de très bonnes variétés qui ne pourront être développées que pour des zones précises. Au contraire, les génotypes stables, c'est à dire dont la performance est liée aux potentialités moyennes du milieu, pourront avoir un développement agricole sur une large gamme de milieux. Parmi les génotypes étudiés, la plupart de ceux qui ont un fort rendement moyen sont très réactifs aux potentialités du rendement, donc peu stables. D'autres associent rendement et stabilité corrects. Enfin, l'un des meilleurs génotypes est stable dans ses performances. Dans cette étude, les trois lieux sont grossièrement représentatifs de trois climats très différents. Il paraît logique que la variété la plus performante dans les conditions chaudes et sèches de Gotheron ne soit pas la meilleure sous le climat humide et plus frais de Cossé-Le-Vivien. La sélection du lupin à architecture déterminée comme pour toute autre plante demande de définir plusieurs types de variétés adaptées à des climats différents. Cependant, une certaine stabilité de la performance est nécessaire pour que les niveaux de production ne soient pas trop dépendants des aléas environnementaux. Il est difficile de comparer la stabilité globale des génotypes déterminés par rapport à celle des indéterminés, dans la mesure où des données sur des essais similaires ne sont pas disponibles. Mais il apparaît qu'un bon nombre de génotypes déterminés ont des performances stables d'un milieu à l'autre, ce qui confirmerait les résultats acquis sur les premiers génotypes déterminés, CH304/70 et CH304/73.

Le rendement s'élabore essentiellement sur les deux premiers niveaux. Le niveau 3 et les ramifications basales sont peu productifs, et leur contribution au rendement final est variable en fonction des conditions du milieu. En effet, aucune graine n'a été produite sur le niveau 3 à Gotheron, les conditions sèches ayant conduit à l'arrêt précoce du développement de ce niveau. Le niveau 1 est le plus productif, mais c'est le rendement du niveau 2 qui est le plus corrélé au rendement total. Quel que soit le niveau, le rendement est fortement corrélé au nombre de grains par m² et faiblement corrélé au PMG. La production en graines du niveau 2 est indépendante de la production du niveau 1. Par contre, les génotypes qui produisent le plus sur le niveau 2 sont aussi ceux qui produisent le plus sur le niveau 3, ce qui améliore d'autant le rendement total. La mise en place du nombre de graines sur le niveau 1 et sur le niveau 2 n'a pas lieu de façon compétitive. De même, les graines sont remplies de la même façon sur ces deux niveaux puisque leur PMG est identique. Cette égalité des PMG des différents niveaux avait déjà été observée sur CH304/70 (Crochemore et al., 1993). La plante fonctionne donc comme si les niveaux 1 et 2 ne constituaient qu'un seul puits pour les assimilats de la plante, ces assimilats étant distribués aux deux niveaux en fonction de leur nombre de graines. Ce fonctionnement diffère fondamentalement de celui des génotypes indéterminés pour lesquels le niveau possédant le plus fort PMG est celui qui produit le plus (Crochemore et al., 1993).

Les profils de rendement par ramification du niveau 2 ont une forme en cloche qui rappelle exactement les profils de nombre de feuilles sur les ramifications. La ramification en moyenne la plus productive est la troisième, mais ici aussi il existe une grande variabilité entre génotypes. Le PMG et le nombre de graines par gousse sont constants quelle que soit la ramification considérée, sauf pour les plus basses. Ces ramifications basses sont peu productives. Le comportement semblable des ramifications du niveau 2 pour le PMG montre que leur remplissage s'effectue de la même façon. Par contre, le nombre de graines que chaque ramification élabore pourrait être lié à sa vigueur végétative.

V.4. Possibilité de culture des lupins à architecture déterminée en France

Nous avons donné des estimations de dates de maturité en °C.J depuis le semis pour CH304/70 et CH304/73 et pour la gamme de génotypes étudiés. Ces résultats peuvent être extrapolés pour déterminer les régions géographiques où ce type de génotypes déterminés pourraient être cultivés. Plusieurs paramètres interviennent. L'un est le niveau de résistance à l'hiver des plantes, qui peut être mesuré en conditions contrôlées pour chaque génotype (Papineau et Huyghe, 1992). Connaissant ce niveau de résistance et les températures moyennes de l'hiver dans un lieu, on peut estimer si on peut implanter un génotype. Ensuite, il faut déterminer la date de semis optimale pour avoir un développement végétatif suffisant. Pour cela on peut se baser sur le nombre de feuilles souhaitable sur la tige principale. Ce nombre de feuilles étant prédictible par les températures de l'hiver et les besoins en vernalisation du génotype (Huyghe, 1991, Billaudeau, 1993), on peut estimer une époque de semis. Comme le nombre de feuilles sur la tige principale conditionne le développement des ramifications (Chapitre III.1.), on assure ainsi un développement végétatif suffisant. Connaissant les sommes de températures moyennes nécessaires entre le semis et la récolte, on peut prédire la date de récolte pour le lieu en question. Selon cette date, et les conditions moyennes climatiques à ce moment, on décide de la possibilité de cultiver le génotype dans ce lieu. Le génotype étudié ici sera seulement CH304/70 dont on connaît bien les exigences.

V.4.1. Matériel et méthodes

Les relevés de températures de quelques lieux (Lusignan dans la Vienne, Saint-Pol-de-Léon dans le Finistère, Amiens dans la Somme et Versailles dans les Yvelines) ont été recueillis. Les températures minimales et maximales quotidiennes pour quelques années ont été utilisées. A Lusignan, 21 années de données sont disponibles, à Saint-Pol-de-Léon, 24 années, à Amiens 12 années, et à Versailles 21 années.

Dans un premier temps, on a cherché la date de semis optimale, pour chaque lieu. Pour cela, on a considéré que la lignée CH304/70 a un développement végétatif optimal avec 25 à 26 feuilles sur la tige principale. Ses besoins en vernalisation ont été estimés à 658.3°C.J (entre 1 et 14°C) dans des essais combinant beaucoup de lieux et de dates de semis (C. Huyghe, non publié). On a pu estimer quelle date de semis permet d'obtenir ces caractéristiques pour chaque année en utilisant le modèle de développement de la tige principale de Huyghe (1991; 1993). La date de semis optimale pour le lieu considéré est la moyenne des dates de semis obtenues pour les années étudiées.

Ensuite, en fixant le semis à la date déterminée, on a calculé les sommes de températures depuis le semis, en °C.J au-dessus de 3°C. CH304/70 mûrit environ après 2350°C.J. On suppose que la durée du cycle depuis le semis jusqu'à la maturité est constante. Le jour calendaire où cette somme de températures a été obtenue a été repéré pour chaque année. Sur l'ensemble des années disponibles, on obtient un intervalle de temps où CH304/70 peut être récolté. Selon la date de cette période, on considérera si CH304/70 est cultivable dans chaque site étudié. A titre de comparaison, on a calculé la date de récolte pour Lunoble, en considérant une date de semis identique à celle de CH304/70. Lunoble mûrit en 2600 °C.J après le semis (Julier *et al.*, 1993). Ces deux génotypes étant de même précocité de floraison, ils peuvent être semés à la même date.

V.4.2. Résultats

V.4.2.1. Caractérisques climatiques des quatre lieux

Les températures moyennes mensuelles des minima et des maxima sont présentées dans le tableau 15. En hiver, les températures les plus chaudes sont observées à Saint-Pol-de-Léon, et les plus froides à Amiens et Versailles. En été, les températures sont fraîches à Saint-Pol-de-Léon et chaudes à Lusignan, elles sont intermédiaires à Amiens et Versailles.

Tableau 15. Moyennes mensuelles des températures minimales et des maximales (°C) dans

quatre lieux

	Amiens		Lusignan		St-Pol-de-Léon		Versailles	
_	Mini	Maxi	Mini	Maxi	Mini	Maxi	Mini	Maxi
Janvier	2.0	6.6	1.3	7.3	4.0	9.0	1.0	5.9
Février	1.7	7.3	1.7	8.9	3.6	9.1	1.0	7.0
Mars	3.5	10.7	3.1	11.8	4.8	10.6	3.1	10.6
Avril	5.0	13.9	4.6	14.3	5.8	11.8	4.3	13.3
Mai	8.6	17.7	8.2	18.1	8.1	14.6	7.9	17.4
Juin	11.9	21.3	11.2	21.7	10.6	17.1	10.8	20.5
Juillet	13.9	23.4	13.3	24.9	12.6	19.5	12.7	23.3
Août	13.7	23.9	13.0	24.8	12.7	19.6	12.3	23.5
Septembre	11.3	20.1	10.8	21.7	11.3	18.2	10.0	20.1
Octobre	8.0	14.8	7.5	16.6	9.1	15.4	7.3	15.1
Novembre	4.8	10.2	3.8	11.2	6.3	11.9	3.6	9.9
Décembre	2.6	7.0	2.0	8.0	4.9	9.9	2.1	7.1

V.4.2.2. Dates de semis

Parmi les différentes dates de semis testées dans chaque lieu, certaines permettent de s'approcher de l'optimum de 25-26 feuilles sur la tige principale (tableau 16). Une date de semis du 5 Octobre à Amiens et Versailles semble convenir. A Lusignan, le semis doit avoir lieu autour du 10 Octobre. Enfin, à Saint-Pol-de-Léon, seul un semis très tardif du 10 Novembre permet d'obtenir un nombre de feuilles de 25 feuilles. En effet, les températures très douces pendant l'hiver vernalisent lentement l'apex de la tige principale. Cette date a été retenue, mais une date du 25 Octobre a été rajoutée car elle convient probablement mieux aux pratiques culturales.

Tableau 16. Nombre de feuilles sur la tige principale de CH304/70 pour différentes dates de

semis dans quatre lieux

Date de semis	Amiens	Lusignan	Saint-Pol	Versailles
25/09	31.2	-	_	29.7
01/10	28.2	30.0	39.0	26.9
05/10	26.5	28.1	37.2	25.2
10/10	24.4	26.0	35.1	23.2
15/10	22.8	24.1	33.1	21.4
20/10	21.4	22.5	31.3	20.0
25/10	20.2	21.2	29.6	19.0
30/10	22	20.1	28.1	18.2
05/11	-	-	26.6	2.60
10/11	-	2	25.7	240

V.4.2.3. Dates de maturité

Les dates de semis utilisées sont celles calculées précédemment. Les dates moyennes de maturité sont présentées dans le tableau 17. La maturité est obtenue beaucoup plus tôt pour CH304/70 que pour Lunoble, ce qui accroît les possibilités de culture de ce génotype déterminé. La date de maturité à Saint-Pol-de-Léon est tardive pour un semis du 10/11, le semis du 25/10 convient mieux de ce point de vue. Dans la figure 18, la distribution des dates de maturité dans chaque lieu est représentée. Le nombre d'années pour lesquelles la date de maturité dépasse le 15 Septembre a été dénombré (tableau 17). En effet, deux risques principaux sont liés à une maturité tardive. D'une part, on prend le risque de devoir retarder la récolte en raison de conditions climatiques défavorables même si les plantes sont mûres. D'autre part, une récolte tardive pourrait désorganiser les rotations des cultures prévues par l'agriculteur.

Tableau 17. Dates de maturité obtenues en moyenne dans quatre lieux pour deux génotypes,

et pourcentage d'années où cette date est postérieure au 15 Septembre

	CH30	4/70	Lunc	hla
	Спо	4/70	Luiic	obie
Amiens, 05/10	14/08	0	14/09	50
Lusignan, 10/10	12/08	0	28/08	10
Saint-Pol, 25/10	04/09	8	25/09	79
Saint-Pol, 10/11	14/09	42	07/10	92
Versailles, 05/10	23/08	0	12/09	30

IV.4.3. Discussion

La détermination d'une date de semis optimale ne pose pas de problème dans la plupart des cas. Que ce soit à Lusignan, Amiens ou Versailles, un semis du début du mois d'octobre conduit à un nombre de feuilles sur la tige principale satisfaisant. A Saint-Pol-de-Léon, la douceur de l'hiver induit une vernalisation très lente de la tige principale, et un nombre de feuilles sur la tige principale élevé pour un semis du mois d'octobre. Selon ce critère du nombre de feuilles, la date de semis doit avoir lieu aux environs du 10 Novembre. Ce lieu semble en fait défavorable à la culture du lupin.

27/10 27/10 28/08 17/09 07/10 01//0 Versailles, 05/10 Amiens, 05/10 Figure 18. Distribution des dates de maturité calculées, pour CH304/70 et Lunoble dans 17/09 28/08 80/80 80/80 19/07 19/07 0 2 0 3 7 9 9 Þ 9 Date de maturité CH304/70 27/10 Lunoble 27/10 Saint-Pol-de-Léon, 25/10 07/10 07/10 Lusignan, 10/10 28/08 17/09 17/09 quatre lieux 28/08 80/80 80/80 19/07 19/07 7 0 9 8 0 8 9 **ヤ** 7

Nombre d'années

La date de maturité obtenue pour les dates de semis calculées sont variables selon l'année. CH304/70 mûrit en moyenne de 15 à 30 jours avant Lunoble. Si Lunoble est cultivable à Lusignan sans beaucoup de risques de ne pas pouvoir le récolter, ces risques augmentent fortement dans les lieux du nord de la France. A Versailles, la récolte interviendrait dans 30% des années après le 15 Septembre. En comparaison, CH304/70 sera toujours récoltable avant le 15 Septembre à Lusignan, Amiens et Versailles. A Saint-Pol-de-Léon, la date de maturité conviendrait pour un semis du 25 Octobre, cependant elle serait trop tardive pour un semis du 10 Novembre. Dans ce lieu, il est pratiquement impossible de combiner une date de semis optimale pour le nombre de feuilles sur la tige principale, et une date de semis optimale pour la date de maturité.

La possibilité de culture de lupins déterminés du type de CH304/70 semble donc meilleure que celle des indéterminés au nord de la France. Ceci est lié à des exigences de températures plus faibles pour atteindre la maturité. Alors que la culture de lupins d'hiver indéterminée est risquée au nord de la Loire, celle de lupins déterminés ne pose pas de problème. Parmi les génotypes déterminés étudiés, il existe toute une gamme de variation de la date de maturité. Des génotypes de bon niveau agronomique avec des besoins en températures entre 2200 et 2500°C. J existent. Ils pourraient être exploités pour une adaptation spécifique de certains génotypes à certaines régions. Les zones susceptibles de cultiver du lupin seraient donc élargies par la commercialisation de variétés déterminées d'hiver.

Ce genre d'étude peut être facilement mené quand on dispose des relevés météorologiques d'un site pour une période de plusieurs années. On peut ainsi évaluer les chances de réussites de la culture. Cependant, d'autres facteurs interviennent pour statuer sur l'intérêt du lupin pour une zone donnée. L'un d'entre eux est le pH du sol et la teneur en calcaire actif. Le sol doit être acide et sans calcaire actif. L'autre facteur est le risque de gel, que l'on peut estimer en fonction de la tolérance des génotypes et des températures minimales du lieu considéré. Tant que les plantes ne sont pas à l'état floral, elles résistent jusqu'à une température qui dépend de leur génotype. On peut tester, en fonction des températures minimales de l'hiver, les risques de gel. Quand l'apex est passé à l'état floral, la résistance au gel est très limité, aussi des températures en dessous de zéro degré le détruira. De la même façon qu'on a estimé la proportion d'années où la maturité intervient après le 15 Septembre dans un lieu, on peut calculer le pourcentage d'années où la culture risque de geler. D'après la date de maturité, les risques de gel de la plante et la nature du sol, on détermine exactement de la possibilité de cultiver du lupin d'architecture déterminée dans la zone géographique concernée.

Conclusion

Les lupins blancs déterminés d'hiver montrent des niveaux de rendement équivalents à ceux des variétés indéterminées. En raison de la réduction de leur appareil végétatif, leurs potentiels sont moins élevés. Par contre, la diminution de la compétition intraplante entre croissance végétative et croissance reproductive assure un rendement stable en fonction des conditions environnementales. Ce gain de stabilité compense largement les pertes en potentiel de rendement. Chez les déterminés, le rendement est réparti essentiellement sur la tige principale et les ramifications primaires. Chez les indéterminés, la contribution importante des ramifications secondaires est une des sources de l'instabilité du rendement puisque le rendement de ce niveau s'élabore dans des conditions environnementales variables.

Des progrès de rendement, par rapport aux premières lignées déterminées, sont réalisables. Certains génotypes allient haut niveau de rendement, stabilité des performances et résistance à la verse. Ils ne proviennent pourtant que du premier cycle de sélection pour le matériel déterminé. Aussi, d'autres progrès pourront être obtenus en effectuant de nouveaux plans de croisements.

Les lupins déterminés, par leur date de maturité plus précoce, semblent bien adaptés à une culture dans le nord de l'Europe. Ceci permettrait une diversification des espèces protéagineuses cultivées dans ces régions.

Chapitre VI

Conséquences agronomiques de l'architecture déterminée sur le rendement et définition de critères de sélection

i
Ì

Introduction

L'étude de la variabilité de l'architecture (chapitre III) et du rendement (chapitre V) montre la diversité disponible pour tous ces caractères chez les lupins d'hiver déterminés. Dans un but de compréhension de la mise en place du rendement sur la plante, et aussi dans un but de sélection, il faut faire le lien entre l'architecture des génotypes et leur potentiel de production de graines. Les données déjà présentées dans les chapitres précédents permettront de relier les rendements obtenus dans différentes conditions avec l'architecture des plantes. Pour quelques génotypes, le rendement total a été décomposé selon les niveaux de la plante, et pourra faire l'objet d'une étude plus précise.

Les sélectionneurs recherchent, pour repérer facilement les génotypes prometteurs, des caractères corrélés au rendement et faciles à mesurer. Ici, il s'agira des caractères d'architecture. Ces caractères sont plus héritables que le rendement lui-même, et par conséquent, leur mesure est moins influencée par des paramètres du milieu. Connaissant les caractères d'architecture favorables à un fort rendement, il est possible d'éliminer précocement dans les générations de sélection les génotypes qui ne conviennent pas, alors même que les quantités de graines nécessaires à l'estimation de leur rendement n'ont pas été produites. D'autre part, ces caractères aident à décider des génotypes à faire intervenir dans les plans de croisement. Par exemple, si on montre qu'une certaine tardiveté de floraison est nécessaire pour obtenir des descendants à haut potentiel, il faudra veiller à introduire des géniteurs tardifs dans les plans de croisement. L'étude des caractères liés au rendement permet de définir un idéotype (Donald, 1968), c'est à dire une plante modèle qui assure a priori des niveaux de rendement élevés.

La mise en évidence de relations entre l'architecture et le rendement conduit à proposer non seulement des critères de sélection, mais aussi à tirer des conclusions sur les pratiques agronomiques. La verse est un problème agronomique propre aux génotypes déterminés. On a cherché une méthode pour diminuer l'importance de la verse. L'une d'elle est l'application de régulateurs de croissance de la famille des triazoles qui réduisent la hauteur des tiges. Des essais ont été menés sur des génotypes indéterminés de lupin (Billot et Huyghe, 1990), et montrent que la tige principale est effectivement réduite par le régulateur de croissance. Cependant, sur ces génotypes indéterminés, les ramifications se développent normalement par la suite si bien que le développement végétatif n'est guère atténué. Chez les déterminés où la tige principale trop haute est responsable de la verse, on peut espérer de bons résultats avec ce type de produit.

Figure 1. Relation entre le rendement et le nombre de niveaux végétatifs, pour 143 génotypes, à Lusignan en 1991/92. Chaque point représente un génotype

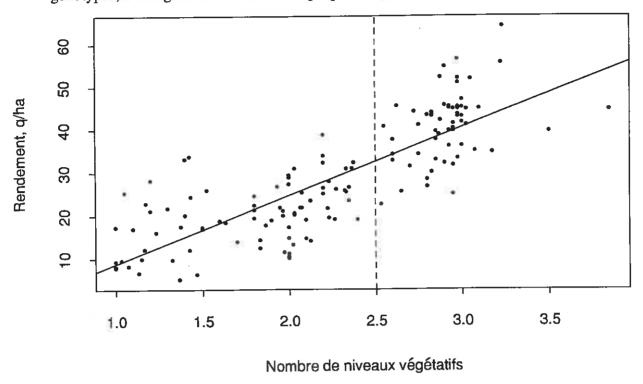
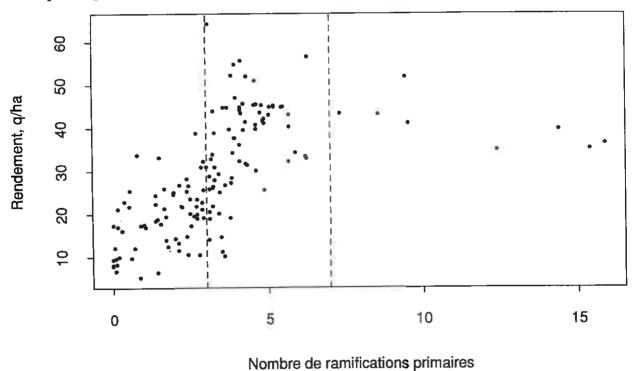


Figure 2. Relation entre le rendement et le nombre de ramifications primaires moyen par plante, pour 143 génotypes, à Lusignan en 1991/92



VI.1. Matériel et méthodes

Les protocoles ont déjà été décrit dans les chapitres III et V pour l'architecture et pour le rendement et ses composantes. Rappelons brièvement qu'en 1991/92, 143 génotypes ont été étudiés à Lusignan, et qu'en 1992/93, 44 de ces génotypes ont été expérimentés à Lusignan, Gotheron et Cossé-Le-Vivien. Pour tous les génotypes à Lusignan en 1992/93, 12 génotypes à Lusignan en 1991/92 et 15 génotypes à Gotheron en 1992/93, le rendement a été décomposé selon quatre niveaux de production, la tige principale, les ramifications primaires, les ramifications secondaires et les ramifications basales. De plus, le rendement sur les ramifications primaires des 44 génotypes étudiés à Lusignan en 1992/93 a été décomposé selon la position des ramifications.

Les données de Lusignan en 1991/92 d'une part et les données multilocales de 1992/93 d'autre part ont été analysées en modèle aléatoire, et des corrélations génétiques ont été calculées entre les caractères. Les autres données, qui forment un dispositif trop déséquilibré, ont été analysées uniquement au niveau des moyennes.

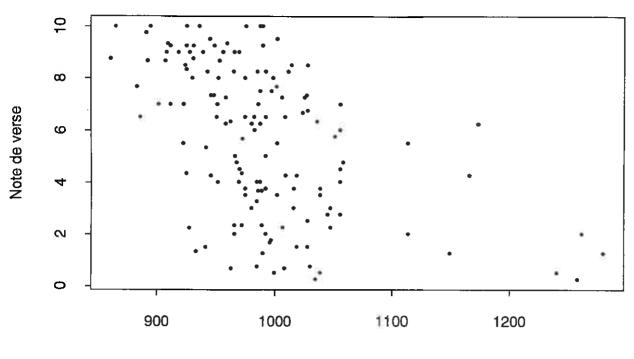
Une expérimentation avec deux génotypes (CH304/70 et CH304/73), trois dates de semis (18/09, 03/10, 25/10) a été conduite en 1991/92 à Lusignan. Au début de la montaison (le 03/04/1992 pour les deux premières dates de semis, et le 29/04/1992 pour la troisième date de semis), un régulateur de croissance, le Baronet, a été appliqué ou non, à une dose de 1 kg par hectare. Cette dose est plus élevée que la dose de 0.5 kg/ha recommandé par Billot (1989). La matière active du Baronet est le triapenthénol, qui appartient à la famille des triazoles. Le mode d'action des triazoles (Davis *et al.*, 1988) est principalement d'inhiber la biosynthèse de l'acide gibbérellique. Ils ne bloquent pas l'action d'acide gibbérellique puisque l'application d'acide gibbérellique permet d'annuler l'effet des triazoles. Ces triazoles pourraient aussi interférer avec la biosynthèse des stérols, et modifier la structure et le fonctionnement des membranes cellulaires, ce qui contribuerait à réduire la croissance de la plante. L'absorption de ces produits étant principalement racinaire, on a veillé à ce que les applications se fassent sur un sol humide. Le dispositif comprenait trois répétitions, la parcelle élémentaire mesurait 3 m x 3 m, avec 5 rangs espacés de 0.60 m. A maturité, une note de verse a été donnée aux parcelles, et le rendement a été mesuré.

VI.2. Résultats

VI.2.1. Relation entre architecture et rendement pour 143 génotypes (Lusignan, 1991/92)

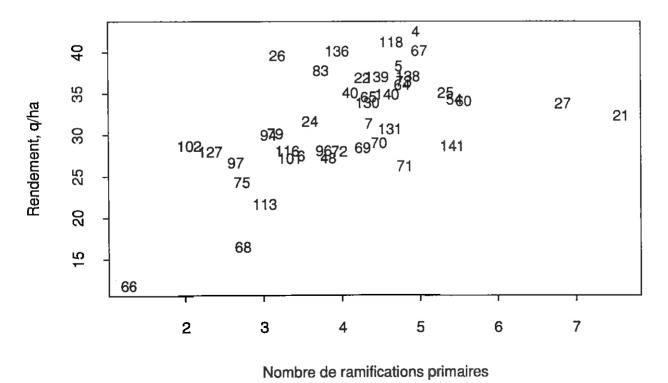
Les données de rendement de cet essai présentent l'inconvénient d'avoir été estimées sur des parcelles de petite taille. Cependant, on met en évidence des corrélations positives (tableau 1) entre le rendement et la tardiveté de floraison, ainsi qu'entre le rendement et le développement végétatif (nombre de ramifications, nombre de feuilles...). Les plantes les plus tardives ont en moyenne un fort développement végétatif et un bon rendement. En particulier, plus le nombre de niveaux végétatifs est élevé et plus le rendement est important (figure 1). Le développement du compartiment des ramifications primaires joue aussi un rôle positif. La figure 2 montre qu'un nombre de ramifications primaires entre 3 et 6 permet d'atteindre un rendement élevé, mais qu'au delà de 6 ramifications, le niveau du rendement tend à diminuer. Le développement des ramifications basales est corrélé négativement au rendement total, mais plutôt qu'une relation de cause à effet, on peut y voir

Figure 3. Relation entre la verse (notée entre 0: tout versé et 10: non versé) et la précocité de floraison de la tige principale, pour 143 génotypes, à Lusignan en 1991/92



Date de floraison de la tige principale, °C.J

Figure 4. Relation entre le rendement et le nombre de ramifications primaires moyen par plante, pour 44 génotypes, en moyenne sur trois lieux (Lusignan, Gotheron, Mayenne) en 1992/93



la conséquence du fait que les plantes tardives ont peu de ramifications basales mais un fort rendement. Le nombre de graines par m² et le rendement sont corrélés de façon similaire aux caractères d'architecture. On avait établi précédemment que le rendement et le nombre de grains par m² étaient deux caractères très liés (chapitre V). Le PMG est indépendant des caractères d'architecture mesurés, mais la gamme de variation disponible pour le PMG est assez réduite. La date de maturité est liée à la date de floraison de la tige principale, et au développement végétatif des plantes. Quant à la verse, elle est liée négativement à la date de floraison de la tige principale, mais la variabilité autour de cette relation est large (figure 3), si bien qu'on trouve des génotypes résistants à la verse dans toute la gamme de précocité. Les plantes les plus hautes sont en moyenne plus sensibles à la verse, mais la valeur de la corrélation est faible. Les autres critères d'architecture ne sont pas liés à la verse.

Tableau 1. Corrélations génétiques entre les composantes du rendement et l'architecture, pour

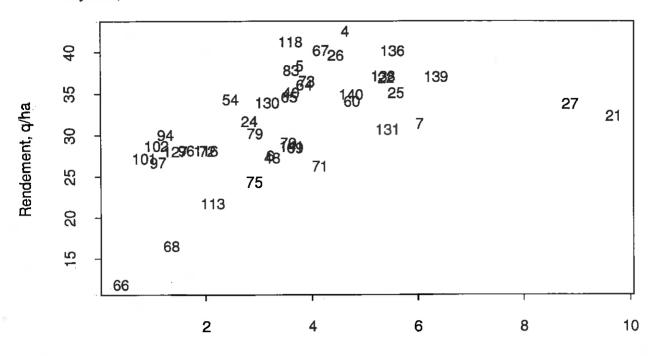
143 génotypes déterminés étudiés à Lusignan en 1991/92

	Rendement	Nombre	PMG	Date de	Verse
		graines/m ²		maturité	
Floraison TP	0.539	0.662	-0.145	0.760	-0.537
Nb de niveaux	0.845	0.837	0.261	0.773	-0.195
Nb ramifications n2	0.500	0.663	0.026	0.794	-0.364
Nb feuilles n2	0.463	0.576	-0.089	0.753	-0.335
Ramif max	0.710	0.673	-0.032	0.722	-0.375
Feuilles max	0.582	0.770	0.078	0.796	-0.242
Nb ramif basales	-0.420	-0.522	0.110	-0.503	0.381
Nb feuilles ramif basales	-0.031	-0.156	0.234	-0.219	0.141
Hauteur TP	0.658	0.718	0.135	0.818	-0.451
Hauteur plante	0.463	0.576	-0.089	0.753	-0.335

Si on considère, au lieu les corrélations globales, chaque caractère comme un facteur limitant du rendement, on définit une gamme de variation pour chacun des caractères dans laquelle se trouvent les meilleurs génotypes. Pour la date de floraison de la tige principale, les génotypes ayant les meilleurs rendements se situent dans la gamme 950-1050 °C.J, ce qui correspond à 22-26 feuilles sur la tige principale. Ce critère est assez peu fiable puisque très influencé par les températures de l'hiver. On peut envisager un hiver très froid conduisant à un nombre de feuilles entre 18 et 22 feuilles pour les meilleurs génotypes. Le nombre de ramifications primaires souhaitable se situe entre 3 et 7, et les ramifications primaires doivent porter au total entre 10 et 30 feuilles. La ramification primaire la plus longue doit porter plus de 2.5 feuilles, et avoir une position entre 3 et 5. Un nombre de niveaux végétatifs supérieur à 2.5 permet de maximiser le rendement. Si on combine tous les caractères de développement végétatif ainsi délimités, en excluant la date de floraison, on sélectionne, parmi les 143 génotypes, 35 génotypes qui correspondent à cette architecture. Ces génotypes sont LUS 4, 5, 9, 15, 22, 26, 33, 34, 40, 43, 46, 47, 52, 54, 57, 60, 61, 62, 63, 64, 67, 69, 83, 98, 118, 119, 125, 131, 136, 138, 139, 140, 141, 142, 143. Leur rendement moyen est de 42.9 q/ha, alors que l'ensemble des génotypes a un rendement moyen de 28.9 q/ha. Si on rajoute comme condition supplémentaire que la note de verse soit supérieure à 5/10, on ne retient plus que 15 génotypes (LUS 5, 9, 22, 26, 34, 46, 60, 67, 69, 83, 118, 119, 136, 138, 139, 141), dont le rendement moyen est de 45.9 q/ha.

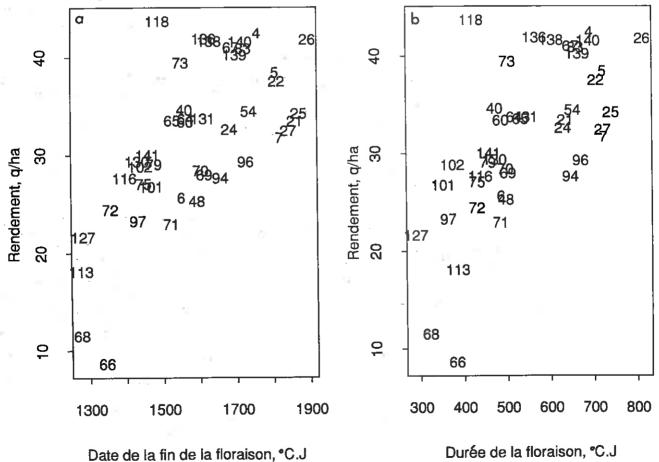
Cette sélection, par niveau indépendant, permet ici de retenir un certain nombre de génotypes. En effet, tous les caractères retenus sont corrélés positivement entre eux. Un

Figure 5. Relation entre le rendement et le nombre maximal de feuilles sur une ramification primaire, pour 44 génotypes, en moyenne sur trois lieux (Lusignan, Gotheron, Mayenne) en 1992/93



Nombre maximal de feuilles sur une ramification primaire

Figure 6. Relation entre (a) le rendement et la date de la fin de la floraison et entre (b) le rendement et la durée de la floraison pour 44 génotypes, en moyenne sur deux lieux (Lusignan, Mayenne), en 1992/93



rendement élevé s'obtient grâce à un développement végétatif suffisant, mais pas excessif. Mais en définissant la gamme de valeurs souhaitables pour un seul caractère, on sélectionne les meilleurs génotypes, mais aussi d'autres génotypes de niveaux plus faibles (figures 1 et 2). Ces derniers génotypes ont un rendement limité par un ou d'autres facteurs.

VI.2.2. Relation entre architecture et rendement dans un dispositif multilocal, en 1992/93

Pour les caractères mesurés dans les trois lieux, les corrélations génétiques entre l'architecture et les composantes du rendement ont été calculées (tableau 2). On retrouve, comme l'année précédente, une corrélation positive entre le rendement et la tardiveté de floraison de la tige principale, mais elle est moins élevée. Les génotypes fleurissant avant 950 °C.J ou après 1200 °C.J sont inférieurs aux autres. Le développement des ramifications primaires influe positivement sur le rendement total (figure 4). Trois à six ramifications primaires permettent le rendement maximal, et les deux génotypes ayant plus de 6 ramifications semblent légèrement pénalisés. Les génotypes ayant des ramifications primaires avec plus de trois feuilles semblent avantagés, mais au delà de 8 feuilles, le rendement stagne (figure 5). Le nombre maximal de feuilles sur une ramification du niveau 2 est un caractère au moins aussi lié au rendement que le nombre total de feuilles sur le niveau 2 (tableau 2). Plus de 10 feuilles sur les ramifications du niveau 2 semblent nécessaires. Tous les génotypes étudiés sauf 2 ont moins de 20 feuilles. Ces deux autres génotypes, qui ont plus de 40 feuilles, n'ont pas un rendement meilleur. Les génotypes ayant le meilleur rendement ont entre 2.5 et 10 feuilles sur la ramification la plus longue. Les génotypes portant des ramifications basales ont des rendements plus faibles, mais on peut penser que cette relation est une conséquence de la corrélation négative entre précocité et développement des ramifications basales. Comme en 1991/92, le nombre de graines par m² et le rendement sont corrélés avec l'architecture, et le PMG est indépendant de l'architecture (tableau 2). La date de maturité est fortement liée aux dates de floraison de la tige principale et des ramifications, et plus faiblement liée au développement des ramifications. Enfin la verse est peu corrélée à l'architecture, cependant les génotypes les plus tardifs sont en moyenne les plus touchés par la verse, ce sont aussi les plus hauts.

Les corrélations génétiques ont aussi été calculées lieu par lieu, ce qui permet de tester les corrélations entre les composantes du rendement et les caractères d'architecture qui n'ont pas été mesurés dans tous les lieux. Ces corrélations figurent en annexe 10. Quelques unes de ces corrélations sont présentées dans le tableau 3. Certaines des corrélations révélées dans l'analyse globale des trois lieux n'existent en fait qu'à Lusignan, comme les corrélations entre d'une part la date de floraison de la tige principale et la date de floraison des ramifications et d'autre part le rendement. A Lusignan et Cossé-Le-Vivien où la date de la fin de la floraison a été notée, il y a une relation positive entre la date de fin de la floraison et le rendement, et entre la durée de floraison (écart entre la floraison de la tige principale et la fin de la floraison) et le rendement (figures 6a et 6b). Une durée de floraison d'au moins 400 °C.J assure un rendement minimum de 20 q/ha. Que ce soit pour la date de la fin de la floraison ou pour la durée de la floraison, on ne montre pas de valeurs supérieures limitantes. Le nombre de ramifications sur le niveau 3 est corrélé au rendement à Lusignan, mais pas à Gotheron. En moyenne sur ces deux lieux, le fait de développer un niveau 3 semble assurer un certain niveau de rendement (figure 7). Quant au nombre de niveaux végétatifs, il est très lié au rendement (figure 8) et au nombre de graines par m², que ce soit à Lusignan ou Cossé-Le-Vivien. Les meilleurs génotypes ont au moins 2.5 niveaux.

Figure 7. Relation entre le rendement et le nombre moyen de ramifications sur le niveau 3 par plante, pour deux lieux (Lusignan, Gotheron), en 1992/93

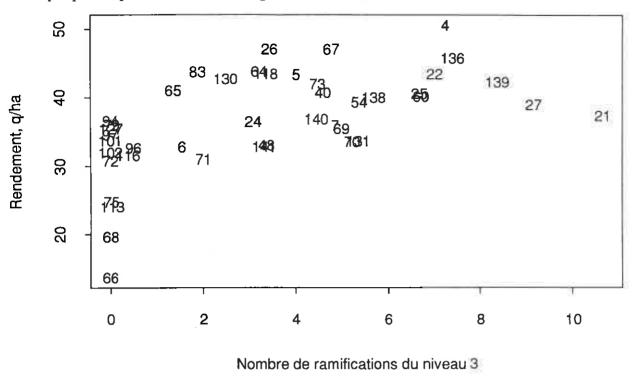


Figure 8. Relation entre le rendemen et le nombre moyen de niveaux végétatifs par plante, pour deux lieux (Lusignan, Cossé-Le-Vivien), en 1992/93

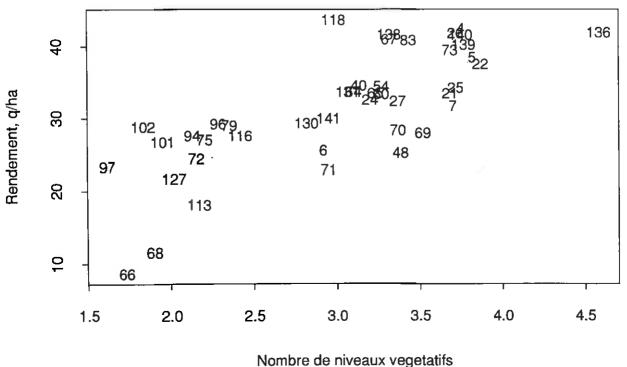


Tableau 2. Corrélations génétiques entre les composantes du rendement et les caractères

d'architecture pour 44 génotypes dans un dispositif multilocal

	Rendement	Nombre de	PMG	Date de	Verse
		graines/m ²		maturité	
Floraison TP	0.399	0.296	-0.028	0.826	-0.415
Floraison Ramif	0.432	0.331	0.013	0.764	-0.383
Floraison R-TP	0.342	0.289	0.126	0.253	-0.122
Nb ramifications n2	0.640	0.459	0.137	0.302	-0.286
Nb feuilles n2	0.454	0.366	0.046	0.390	-0.217
Nb ramif basales	-0.767	-0.771	0.137	-0.409	0.451
Ramif max	0.449	0.273	0.140	0.370	-0.276
Feu Rmax	0.583	0.545	-0.056	0.356	-0.242

Tableau 3. Corrélations génétiques lieu par lieu entre les composantes du rendement et quelques caractères d'architecture

Caractères normaux : Lusignan, caractères gras : Gotheron, caractères italiques : Mayenne

	Rendement	Nombre de	PMG	Date de	Verse
		graines/m ²		maturité	
Floraison TP	0.528	0.421	-0.003	0.311	-0.107
	0.189	0.253	-0.085	0.822	-0.544
	0.146	0.084	-0.003	0.692	-0.310
Fin Floraison	0.724	0.708	-0.138	0.166	0.085
	0.394	0.265	0.103	0.567	-0.367
Fin Flo - FloTP	0.646	0.685	-0.196	0.049	0.262
	0.401	0.282	0.106	0.415	-0.307
Nb ramifications n3	0.705	0.655	-0.025	0.059	-0.008
	0.215	0.186	0.049	0.463	-0.359
Nb niveaux	0.783	0.712	0.014	0.050	0.010
	0.689	0.587	0.096	0.475	-0.211

Les caractéristiques d'architecture permettant un rendement maximal sont assez similaires de celles mises en évidence en 1991/92. Il faut des génotypes avec des ramifications bien développées, mais les génotypes portant plus de 6 ramifications primaires et plus de 20 feuilles sur ces ramifications semblent pénalisés. L'augmentation du nombre de niveaux végétatifs est un facteur positif pour le rendement. Il permet d'augmenter le nombre d'inflorescences, et donc les sites de production de graines. Une floraison longue, de plus de 400 °C.J, semble favoriser le rendement, ce qu'on peut expliquer par une durée prolongée de la mise en place des gousses et par conséquent du nombre de grains. Le nombre de grains étant la composante essentielle du rendement, une floraison prolongée influe positivement sur le rendement. Cependant, si la durée de floraison est un facteur de productivité, c'est aussi un facteur d'instabilité du rendement car la nouaison et le remplissage des dernières gousses formées auront lieu dans un environnement de valeur aléatoire.

Si, comme pour les données de 1991/92, on fixe une gamme de valeurs pour chaque caractère, on sélectionne quelques génotypes. On a fixé le nombre de ramifications primaires entre 3 et 7, le nombre de feuilles sur les ramifications primaires entre 10 et 30, le nombre de feuilles maximal sur une ramification primaire entre 2.5 et 10, le nombre de ramifications secondaires supérieur à 2, le nombre de niveaux végétatifs supérieur à 2.5 et la

Figure 9. Evolution du rendement sur la tige principale en fonction du nombre de feuilles sur la tige principale par m², à Lusignan en 1992/93 et 1991/92, et Gotheron en 1992/93. Les génotypes encadrés correspondent à CH304/70 et CH304/73. La courbe représente le modèle présenté dans le Chapitre IV.2. pour CH304/70 et CH304/73

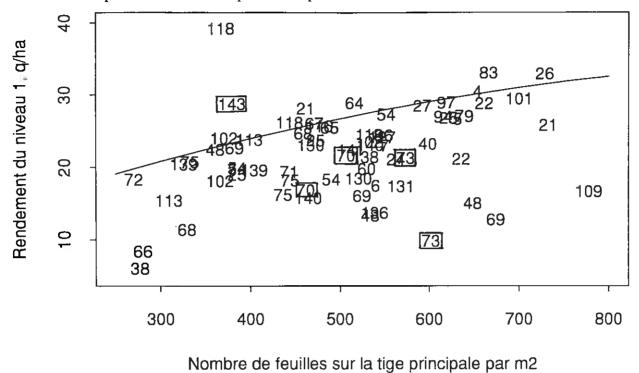
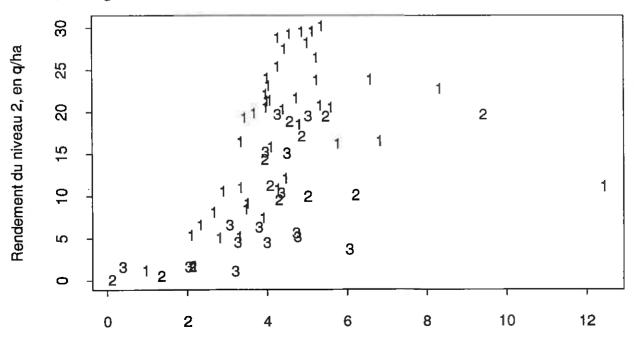


Figure 10. Relation entre le rendement du niveau 2 et le nombre de ramifications du niveau 2, à Lusignan en 1992/93 (1) et 1991/92 (2), et Gotheron en 1992/93 (3)



Nombre de ramifications du niveau 2

durée de la floraison supérieure à 400 °C.J. Cette sélection a été effectuée sur les données moyennes pour les trois lieux. On sélectionne 21 génotypes parmi les 44, et leur rendement moyen est de 35.6 q/ha au lieu de 31.4 q/ha pour l'ensemble des génotypes. Si on exige en plus que les génotypes aient une note de verse supérieure à 5 en moyenne sur les deux lieux les plus touchés (Lusignan et Mayenne), on ne garde plus que 12 génotypes, LUS 25, 26, 40, 67, 118, 130, 131, 136, 138, 139, 140, 141, dont le rendement moyen est 36.1 q/ha. Il faut remarquer dans cette liste la sur-représentation des génotypes issus du croisement CH301 (LUS 131 à 141). Ces génotypes présentent la particularité d'être relativement précoces pour la floraison de la tige principale, et d'avoir des ramifications avec beaucoup de feuilles, et un nombre de niveaux importants.

VI.2.3. Architecture et distribution du rendement par niveau

Le rendement total est la somme des rendements sur les différents niveaux de la plante. L'acquisition des rendements par niveau est une procédure longue mais qui renseigne sur le fonctionnement de la plante, surtout si on met en relation la distribution du rendement et l'architecture. L'étude se limite à l'analyse des corrélations au niveau des moyennes phénotypiques, pour des raisons de dispositif expérimental. Il est particulièrement important de savoir quels organes végétatifs sont responsables des rendements sur les niveaux 1 et 2 qui contribuent le plus au rendement total. Le rendement du niveau 2 est corrélé au rendement total, il faut donc chercher à l'expliquer.

Tableau 4. Corrélations phénotypiques entre les rendements par niveau et les caractères d'architecture, à Lusignan en 1991/92 et 1992/93 et à Gotheron en 1992/93

*, **, ***: corrélations significatives aux seuils 5 %, 1% et 1%o, respectivement					
	Rendement	Rendement	Rendement	Rendement	
	Ramifications	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3	
	basales				
Floraison TP	0.163	0.409***	0.397***	0.219	
Nb ramifications n2	-0.219	0.270*	0.578***	0.137	
Nb feuilles n2	-0.237*	0.189	0.495***	0.171	
Ram max	-0.081	0.317**	0.372**	0.162	
Feuilles Ram max	-0.219	0.194	0.561***	0.318**	
Nh Ramif basales	0.438***	-0.288*	-0 392***	-0.234*	

Sur les données disponibles dans les trois lieux, on observe une corrélation positive entre date de floraison de la tige principale et rendement du niveau 1 (tableau 4). Sur CH304/70 et CH304/73 (Chapitre V.2.), on a mis en évidence une relation curvilinéaire entre le nombre de feuilles sur la tige principale par m² et le rendement du niveau 1. En calculant le nombre de feuilles sur la tige principale à partir de la date de floraison, la relation obtenue sur les données de Lusignan en 1991/92 et 1992/93 et de Gotheron diffère fortement de celle obtenue sur CH304/70 et CH304/73 (figure 9). Le rendement du niveau 2 est corrélé au nombre de ramifications du niveau 2 (figure 10), au nombre de feuilles du niveau 2 et au nombre maximal de feuilles sur une ramification du niveau 2. Le rendement du niveau 3 est peu corrélé aux caractères d'architecture mesurés ici, et le rendement des ramifications basales est corrélé au nombre de ramifications basales. On a finalement, pour chaque niveau, des corrélations entre le rendement du niveau et son développement végétatif.

Pour d'autres caractères d'architecture notés uniquement à Lusignan en 1992/93, les corrélations sont présentées dans le tableau 5. La date de floraison des ramifications, qui

Figure 11. Evolution du rendement du niveau 2 (a) et du niveau 3 (b) selon le nombre de niveaux végétatifs, à Lusignan en 1992/93 (1) et 1991/92 (2)

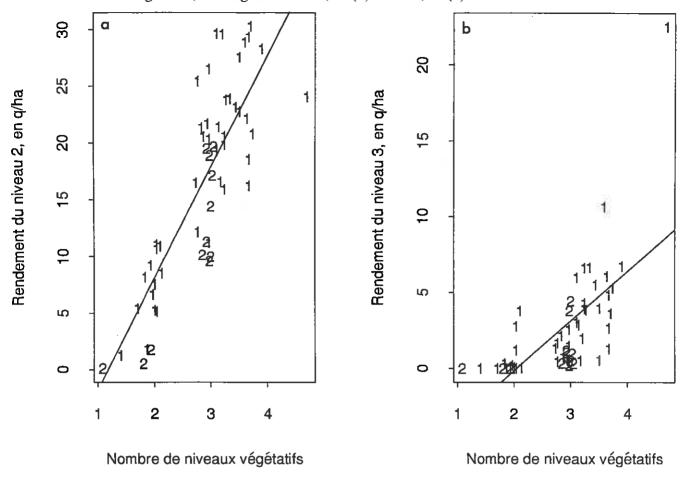
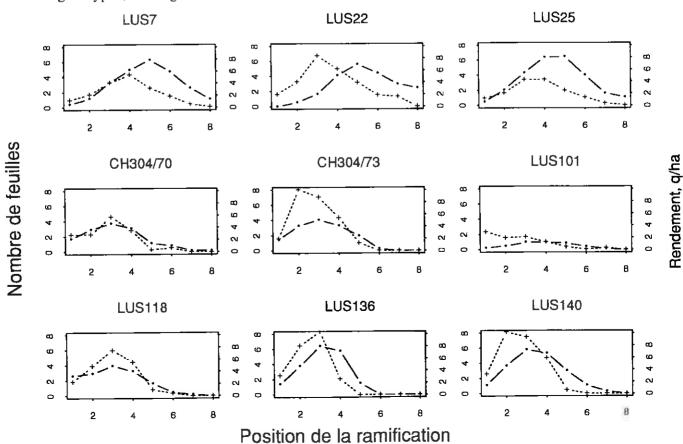


Figure 12. Profils de nombres de feuilles sur les ramifications primaires, et profils de rendement sur les ramifications en fonction de la position de la ramification, pour quelques génotypes, à Lusignan en 1992/93



est corrélée au développement végétatif du niveau 2, est reliée au rendement du niveau 2. La date de la fin de la floraison est corrélée aux rendements du niveau 2 et du niveau 3. Le temps pendant lequel les génotypes fleurissent (écart entre la floraison de la tige principale et la fin de la floraison) est lié aux rendements des niveaux 2 et 3 (figures 11a et 11b). Ce temps correspond à l'établissement du nombre de grains, lui-même composante essentielle du rendement. Plus les plantes ont de niveaux et plus elles produisent de graines sur les ramifications des niveaux 2 et 3. Enfin, le développement végétatif du niveau 3 est lié à sa production et plus encore à celle du niveau 2. Dans ces corrélations, plusieurs phénomènes interviennent. D'une part, le rendement du niveau 3 est bien évidemment dépendant de la présence d'un niveau 3. D'autre part, le développement du niveau 3 est corrélé au nombre d'organes sur le niveau 2. Or ce développement du niveau 2 conditionne le rendement du niveau 2. Il est difficile de distinguer la cause et la conséquence dans ces corrélations.

Tableau 5. Corrélations phénotypiques entre les rendements par niveau et les caractères d'architecture, à Lusignan en 1992/93

*, **, ***: corrélations significatives aux seuils 5 %, 1% et 1%, respectivement

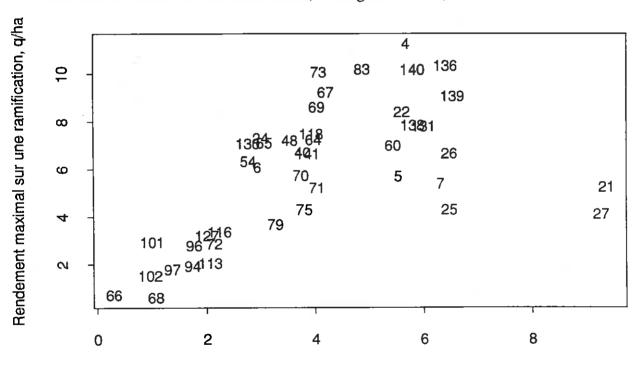
	Rendement	Rendement	Rendement	Rendement
	Ramifications	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3
	basales		_	
Floraison Ramif	-0.100	0.327*	0.566***	0.291
Fin Floraison	-0.159	0.281	0.696***	0.527***
Fin Flo - Flo TP	-0.314*	0.092	0.711***	0.649***
Nombre niveaux	-0.304*	0.087	0.838***	0.686***
Nb ramifications n3	-0.375*	0.086	0.810***	0.509***
Nb feuilles n3	-0.356*	0.208	0.590***	0.458**

VI.2.4. Architecture et distribution du rendement sur les ramifications du niveau 2

On a vu précédemment que le rendement du niveau 2 conditionne le rendement total. Or, le rendement de ce niveau s'élabore sur un certain nombre de ramifications, qui n'ont pas une structure identique selon leur position. Il apparaît que le rendement maximal sur une ramification (x) est très exactement corrélé au rendement du niveau 2 (y) par la relation : y = 1.94 + 0.272x (r = 0.94). On a donc une estimation très proche du rendement du niveau 2 par le rendement maximal d'une ramification.

Les distributions du nombre de feuilles sur les ramifications et du rendement de ces ramifications ont été représentées pour quelques génotypes dans la figure 12. On observe un certain parallélisme entre les deux courbes. Globalement, plus une ramification porte de feuilles, plus son rendement est élevé. La relation entre la hauteur du maximum du profil de feuilles et la hauteur du maximum du profil de rendement (figure 13) est assez linéaire. Les génotypes ayant un faible nombre de feuilles sur leur ramification la plus longue produisent un faible rendement par ramification. Parmi les génotypes ayant plus de trois feuilles par ramification, il existe une large gamme de variation du rendement par ramification. La plupart des génotypes s'alignent sur une relation linéaire, mais quelques uns (LUS5, LUS7, LUS21, LUS25, LUS26, LUS27) portent un rendement nettement inférieur que ne laisse espérer leur nombre de feuilles par ramification. Ces génotypes, tous tardifs à fort développement végétatif, ont donc un rendement par ramification qui n'est pas limité par le

Figure 13. Rendement maximal sur une ramification primaire en fonction du nombre maximal de feuilles sur une ramification, à Lusignan en 1992/93



Nombre maximal de feuilles sur une ramification

nombre de feuilles sur ces ramifications, mais par un autre facteur. Parmi les caractères mesurés, seule la date de floraison de ces six génotypes est différente de celle des autres génotypes. Elle est plus tardive, et on peut penser que la tardiveté de l'ensemble de leur développement perturbe la mise en place du rendement. Ils ont en effet mis en place et rempli leurs graines plus tard dans le cycle, quand les conditions extérieures deviennent moins favorables (sécheresse, verse). D'autre part, ces six génotypes descendent du même croisement, CH542, entre Lunoble et CH304. Il pourrait aussi y avoir une origine génétique à leur comportement.

VI.2.5. Contrôle de la verse

Les notes de verse et les rendements moyens sont présentés dans le tableau 6. Pour la première date de semis, la verse était importante sans application de régulateur de croissance, et elle était réduite par le Baronet. Le rendement était nettement supérieur pour les parcelles traitées. Pour la seconde date de semis, le Baronet a aussi diminué la verse, mais la différence de rendement entre parcelles traitées et non traitées était peu importante. Enfin, les plantes semées en troisième date de semis n'ont pas versé. L'application de Baronet n'a pas affecté le rendement moyen de ces parcelles.

L'application de régulateur de croissance chez les lupins déterminés semble donc prometteuse pour réduire la verse. Elle permet d'augmenter le rendement au cas où les risques de verse sont élevés. Mais le régulateur de croissance n'a pas d'effet défavorable sur le rendement dans le cas où il n'y a pas de verse sur les parcelles non traitées.

Tableau 6. Note de verse (entre 0, tout versé et 10, non versé) et rendement (q/ha) pour deux génotypes semés à trois dates de semis à Lusignan en 1991/92, et traités ou non avec un régulateur de croissance

		CH304/70		CH30	4/73
		Non traité	Traité	Non traité	Traité
18/09	Verse	0	7	5	10
	Rendement	30.0	41.3	43.0	48.7
05/10	Verse	5	10	7	10
	Rendement	43.7	45.2	44.6	45.2
25/10	Verse	10	10	10	10
	Rendement	41.7	38.9	42.2	39.6

VI.3. Discussion

Ces données ont été obtenues dans quatre milieux différents, qui sans couvrir l'ensemble du territoire où le lupin pourrait être cultivé, représentent une gamme de climats contrastés. Les conclusions pourraient être différentes dans d'autres environnements, en particulier, dans des zones plus froides, où la vernalisation des plantes pendant l'hiver est intense et où la période possible de croissance, mesurée en °C.J est plus courte.

VI.3.1. Mise en place du rendement

L'ensemble des données montre l'importance d'un développement végétatif suffisant pour obtenir un fort rendement. Tout particulièrement, les ramifications du niveau 2 doivent être nombreuses, et porter beaucoup de feuilles. Cependant, un niveau 2 avec beaucoup de ramifications et beaucoup de feuilles est défavorable au rendement. Le développement de ramifications sur le niveau 3 semble être un atout positif pour améliorer le rendement. Ce développement végétatif relativement important conduit à une tardiveté de maturité, mais celle-ci se situe toujours avant celle des indéterminés. Cependant, l'excès de tardiveté de floraison et de développement végétatif nuisent au niveau de rendement, et retardent l'ensemble du cycle.

L'architecture la plus favorable à un bon rendement chez les déterminés se rapproche finalement de la structure indéterminée dans la mesure où la vigueur végétative est un atout majeur. Mais ces génotypes avec beaucoup de ramifications ont cependant un développement végétatif limité et s'orientent à un moment donné entièrement vers la croissance des gousses. Ils combinent donc les avantages de la vigueur des indéterminés et l'avantage d'un développement limité des déterminés.

Dans la gamme de génotypes étudiés, le PMG n'est corrélé à aucune caractéristique d'architecture. Pourtant, un PMG élevé est important pour assurer une bonne qualité d'implantation de la culture (Huyghe, 1993), ce qui est nécessaire pour la survie des plantules à l'hiver. Il semble possible de sélectionner des génotypes à fort PMG quelle que soit l'architecture souhaitée. La gamme de PMG disponible chez les génotypes étudiés était assez faible par rapport à ce qui existe chez le lupin. De nouveaux plans de croisements faisant intervenir des géniteurs à gros grains permettraient d'augmenter la variabilité pour le PMG.

La liaison entre développement végétatif et rendement moyen s'observe à tous les niveaux de la plante. La production de la tige principale est liée à sa date de floraison, autrement dit à son nombre de feuilles. De la même façon, les ramifications basales se comportent comme un compartiment isolé, le rendement sur les ramifications basales dépend principalement du nombre de ramifications basales. La production du niveau 2 dépend à la fois du développement des ramifications du niveau 2, mais aussi des ramifications du niveau 3. Quand au rendement du niveau 3, il dépend en premier lieu de l'existence de ramifications à ce niveau. Cependant, au sein de l'architecture déterminée, le développement végétatif de certains génotypes est excessif et peut pénaliser la production comme chez les indéterminés. Pour chaque niveau, le rendement dépend surtout du nombre de graines. L'élaboration du nombre de graines pourrait être fonction du nombre d'organes végétatifs assurant leur nutrition à ce moment. Plus le nombre de feuilles d'un niveau est important et plus ce niveau peut installer un grand nombre de gousses et de graines. Cette hypothèse ne préjuge en rien de

la façon dont s'effectue ultérieurement le remplissage des gousses. On avait mis en évidence une relation curvilinéaire assez stricte entre le rendement de la tige principale et le nombre de feuilles de la tige principale par m² pour CH304/70 et CH304/73 (Chapitre V). On ne la retrouve pas ici, ni pour la gamme de génotypes, ni pour ces deux génotypes particuliers. D'autres facteurs ont pu intervenir pour limiter le rendement de la tige principale.

Les compétitions entre développement végétatif d'un niveau et développement reproductif d'un autre niveau sont réduites. La production de la tige principale est peu influencée par le nombre de ramifications. Chez les indéterminés (Pigeaire et al., 1992b, Huyghe et al., 1993b), il y a une compétition entre le développement végétatif des ramifications et le rendement sur la tige principale. Chez les déterminés, l'influence des ramifications serait plutôt positive sur le rendement de la tige principale. Cette absence de compétition entre niveau 1 et niveau 2 avait déjà été remarquée chez les génotypes déterminés CH304/70 et CH304/73 étudiés dans une gamme de milieux (Chapitre V.2.). Le fait de retrouver ce phénomène sur une gamme de génotypes confirme la diminution, chez les lupins à architecture déterminée, de la compétition intra-plante entre croissance végétative et croissance reproductive. D'une part, le développement végétatif chez la plupart des génotypes déterminés est trop réduit pour entrer en compétition avec le développement des gousses et des graines, d'autre part, le développement végétatif et la croissance des gousses sont décalés dans le temps. Mais les génotypes tardifs issus du croisement CH542 atteignent un développement végétatif qui semble pénaliser la production de graines.

Il existe une forte relation entre le niveau 2 et le niveau 3 à la fois pour le développement végétatif et pour les composantes du rendement. On a supposé que le développement végétatif du niveau 2 était fonction du développement du niveau 1 (Chapitre III.1.). Cette régulation trophique aurait lieu très tôt dans le développement des ramifications du niveau 2, au moment de leur initiation. De la même façon, on peut supposer que l'initiation des ramifications du niveau 3 soit sous la dépendance trophique du niveau 2. Le développement végétatif du niveau 3 dépendrait du développement du niveau 2. Par la suite, les feuilles du niveau 3 sont celles qui interceptent la lumière et elles ombrent le niveau 2. Comme leur production en graines est faible, il est probable que les assimilats qu'elles produisent soient redistribués vers les niveaux inférieurs, et en premier lieu vers le niveau 2. Cela expliquerait que le rendement du niveau 2 soit corrélé au nombre de ramifications du niveau 3. Withers et Forde (1979) ont montré que chez le lupin, les transferts d'assimilats ont toujours lieu d'un niveau supérieur vers les niveaux inférieurs. Ces travaux ont été effectués sur des lupins indéterminés, mais doivent rester vrais chez les déterminés. Dans les deux cas, les photo-assimilats sont produits dans le haut de la plante et consommés dans le bas de la plante. La faible productivité du niveau 3 peut s'expliquer par deux phénomènes. Tout d'abord, sa floraison intervient tardivement dans le cycle de la plante, à un moment où les conditions de température et de pluviométrie sont défavorables à la nouaison. De plus, des gousses sont déjà en croissance à ce moment sur les niveaux inférieurs et pourraient exercer une compétition sur la nouaison et la croissance de gousses sur le niveau 3.

Lorsqu'on décompose le rendement du niveau 2 en fonction de ses ramifications, on observe pour chaque génotype un profil de distribution du rendement globalement parallèle au profil de distribution des feuilles sur ces ramifications. Le rendement maximal sur une ramification du niveau 2 est corrélé au nombre de feuilles maximal sur une ramification. Les génotypes qui s'écartent de cette règle produisent moins qu'attendu d'après leur nombre de feuilles par ramification. Ils sont tardifs pour l'ensemble du cycle, et ne

bénéficient pas des conditions plus favorables du début du printemps pour mettre en place les gousses et les graines. Le rendement maximal d'une ramification du niveau 2, très corrélé au rendement du niveau 2, doit être maximisé. Les génotypes avec de longues ramifications ont donc des potentialités de rendement supérieures, mais un haut niveau de rendement n'est atteint que s'ils sont relativement précoces dans leur développement. En comparaison avec les indéterminés d'hiver qui portent entre 6 et 10 feuilles par ramification primaire, les génotypes déterminés ayant des longues ramifications ne portent que 4 à 6 feuilles sur la plus longue ramification.

VI.3.2. Conséquences en sélection

On arrive à définir un certain nombre de caractères liés au rendement. En sélectionnant les génotypes à partir de leur architecture, on n'élimine que ceux dont les potentiels de rendement sont faibles. Les caractères essentiels sont un nombre de ramifications primaires entre 3 et 7, un nombre total de feuilles sur les ramifications primaires entre 10 et 30, un nombre de feuilles sur la plus longue ramification primaire supérieur à 2.5 et inférieur à 7, le développement d'un niveau 3, même réduit, un nombre de niveaux végétatifs supérieur à 2.5 en moyenne. La durée de la floraison doit être longue pour augmenter le nombre de gousses sur les plantes. De plus, la date de floraison ne doit pas être trop tardive, sinon elle conduit à une nouaison tardive des gousses au cours du cycle, dans des conditions climatiques peu favorables. Ce problème est issu du fait que les génotypes déterminés ayant un développement végétatif suffisant ont une floraison de la tige principale tardive. Avec les génotypes déterminés, on se situe dans une gamme de tardiveté différente de celle des indéterminés. En effet, parmi les génotypes ayant une valeur agronomique correcte, les génotypes déterminés les plus précoces sont d'une tardiveté équivalente aux génotypes indéterminés les plus tardifs.

D'autres caractères doivent être utilisés pour sélectionner des génotypes productifs. La notation de la verse est un critère essentiel pour un sélectionneur. Tout génotype, même s'il présente une architecture favorable, sera éliminé si sa note de verse est trop faible. Aucun caractère d'architecture n'est corrélé à la verse, aussi la note de verse est indispensable. La date de maturité est aussi un caractère qui doit être estimé si on veut sélectionner des variétés pour cultiver sous des climats frais et humides. La gamme de variation de la durée du cycle entre 2000 et 2800 °C.J (base 3°C) pour les génotypes étudiés laisse prise à la sélection.

Ce type de sélection sur l'architecture permet effectivement de repérer des génotypes intéressants parmi ceux étudiés. Les essais de rendement restent indispensables pour juger des capacités réelles, mais ils pourront se faire sur des génotypes présentant des caractéristiques favorables.

Parmi les caractères étudiés, certains sont plus faciles à noter que d'autres. En particulier, l'estimation du développement du niveau 2 pose un problème. Le nombre de ramifications de ce niveau est facile à estimer, mais le nombre total de feuilles est long à compter. Cependant, on peut aussi compter le nombre de feuilles maximal sur une ramification. Le repérage de cette ramification peut poser problème, cependant, comme les profils de nombre de feuilles par ramification montre souvent un plateau pour une plante individuelle, l'erreur sera mineure. L'écart de temps entre la floraison de la tige principale et la floraison de la ramification primaire la plus basse peut aussi être utilisé. Mais la notation de

la floraison de la ramification la plus basse est elle aussi délicate. Par contre, un des critères les plus liés au rendement, le nombre de niveaux végétatifs, est très facile à compter. L'héritabilité des caractères entre aussi en jeu. Parmi les caractères d'architecture, tous sont hautement héritables, si bien que ce critère intervient peu ici.

Le choix des critères à utiliser en sélection dépendra des moyens du sélectionneur. On peut conseiller de noter au minimum les caractères suivants :

- la date de floraison de la tige principale
- le nombre de niveaux végétatifs
- le nombre de ramifications primaires
- la date de maturité
- la verse

On peut y ajouter d'autres caractères :

- le nombre de feuilles sur la ramification la plus longue
- la date de floraison de la ramification la plus basse
- la date de la fin de la floraison

VI.3.3. Conséquences agronomiques

Deux problèmes agronomiques sont soulevés par ces lupins déterminés. Dans la mesure où leur développement végétatif est réduit, on peut poser la question de la densité de culture souhaitable. D'autre part, l'occurrence de la verse chez les génotypes déterminés semble beaucoup plus fréquente que chez les génotypes indéterminés.

Si les génotypes tardifs à fort développement végétatif sont avantagés dans les essais étudiés ici, certains génotypes beaucoup moins ramifiés ont montré des potentialités intéressantes. Le dispositif expérimental utilisé, avec des écartements entre les rangs assez larges (50 cm) et des densités faibles (20 à 25 plantes par m²), favorise les génotypes qui arrivent à utiliser toute la surface disponible. Les densités utilisées étaient seulement légèrement supérieures à celles utilisées pour les indéterminés. Les génotypes peu ramifiés atteignent alors tardivement un couvert complet au cours de leur cycle. Ces génotypes pourraient parvenir à de meilleurs niveaux de rendement à plus forte densité. Cette remarque pose le problème de sélectionner des génotypes dans un milieu approprié à leur développement. Dans le cas des lupins déterminés, la très grande variabilité de développement végétatif empêche de trouver des conditions de densités favorables à tous. A l'avenir, deux solutions sont envisageables. Ou bien, on estime que la culture du lupin doit se faire à des écartements de rangs élevés. Ceci demande d'utiliser des semoirs pneumatiques de précision, et donc que les agriculteurs disposent de ce matériel. Dans ce contexte, l'implantation aura lieu dans de bonnes conditions de profondeur de semis et de régularité de densité, et de plus les parcelles pourront être binées. Mais dans ces conditions, les génotypes intéressants devront avoir un développement végétatif important. Ou bien, on considère qu'on peut modifier les conditions de culture du lupin, et diminuer l'écartement entre les rangs pour augmenter la densité. Dans ce cas, les agriculteurs utiliseront des semoirs à céréales. Le semis sera beaucoup moins régulier, ce qui pourrait compromettre la survie des plantes à l'hiver. Mais la culture du lupin serait accessible à tous les agriculteurs cultivant déjà des céréales. c'est à dire à un grand nombre d'éleveurs qui cultiveront le lupin pour une utilisation à la ferme. Dans ce contexte, certains génotypes dont le développement végétatif est assez limité pourront montrer leur potentiel. Avec un écartement réduit entre les rangs, les génotypes moyennement ramifiés comme CH304/70 ou CH304/73 ne devraient pas être trop pénalisés.

Connaissant l'importance de la qualité de l'implantation sur les performances ultérieures, l'utilisation de semoirs de précision a toujours été recommandée pour le lupin d'hiver (Agrotech-Lupin, 1990). Changer ces préconisations ferait prendre des risques aux agriculteurs. Toujours est-il que cette réflexion doit être menée avant d'entreprendre un programme de sélection, car il est toujours préférable de sélectionner dans les conditions où les futures variétés seront cultivées. Dans la mesure où il existe des lupins à architecture déterminée ayant un développement végétatif compatible avec des écartements entre rangs élevés, il n'est pas nécessaire de modifier le mode de culture du lupin pour développer ce nouveau type morphologique.

La verse n'est corrélée à aucun critère morphologique, et on peut trier dans toute la gamme d'architecture des génotypes résistants à la verse. L'architecture déterminée semble favorable à la verse puisque l'ensemble des gousses sont produites vers le sommet de la plante et que les ramifications assez courtes ne permettent pas aux plantes d'un couvert de s'entrelacer. Cependant, il existe des génotypes résistants, ce qui prouve que la verse n'est pas inhérente à cette architecture. D'autre part, il existe deux voies principales pour réduire la verse dans les cultures. La première consiste à appliquer sur les plantes, au stade de montaison, un régulateur de croissance qui diminue l'élongation des entre-noeuds. Les essais menés chez deux génotypes déterminés confirment une diminution importante de la verse. Il s'ensuit un gain de rendement à la récolte pour les parcelles où le régulateur avait été appliqué par rapport aux parcelles correspondantes qui avaient versé. Le surcoût lié à cette application reste modérée (350 F/ha) face aux pertes possibles en cas de verse importante. La seconde voie consiste à combiner ce caractère déterminé avec le caractère de nanisme disponible chez le lupin et qui réduit la taille de la tige principale et des ramifications (Harzic, 1992). Les génotypes déterminés et nains combineraient les avantages des déterminés (stabilité du rendement, précocité de récolte, niveau de rendement) et les avantages des nains (verse réduite et probablement nouaison importante). Cette seconde voie ne pourra déboucher sur des variétés qu'après quelques années de travaux, alors que l'application de régulateur de croissance est un moyen immédiat pour éviter la verse.



L

L'architecture déterminée se traduit chez le lupin par un passage précoce des bourgeons végétatifs à l'état floral, conduisant à une réduction du développement végétatif. L'hérédité monogénique récessive rend ce caractère facile à manipuler dans des plans de croisement. Son expression est stable vis à vis du milieu. Ce caractère n'affecte pas du tout le développement de la tige principale, par contre, il modifie profondément l'organisation des ramifications. La structure des ramifications primaires a été modélisée pour essayer de comprendre sa mise en place en fonction du génotype et du milieu. Cette modélisation a permis de mettre en évidence quelques caractères permettant la description synthétique des ramifications. Mais faute de connaissances plus approfondies de l'effet du génotype et du milieu sur l'établissement des ramifications, le modèle utilisé se révèle non prédictif. La structure de la plante est très variable selon le génotype et les conditions environnementales. Une liaison générale existe entre la tardiveté de floraison et le développement végétatif. Cependant, on peut trouver des génotypes relativement précoces avec un développement végétatif important, et réciproquement, des génotypes tardifs ayant un appareil végétatif réduit.

La réduction de la croissance végétative chez les déterminés pourrait avoir des incidences sur la quantité de lumière captée par les plantes. Au cours de la mise en place du couvert, l'augmentation de l'efficience d'interception a lieu à la même vitesse chez les déterminés et les indéterminés en fonction du temps thermique. Mais l'efficience d'interception maximale de la lumière est plus faible chez les déterminés que chez les indéterminés, et ceci est entièrement lié au plus faible nombre de feuilles chez les déterminés. L'énergie lumineuse captée est donc inférieure. La distribution de la lumière dans le couvert est en partie modifiée par l'architecture déterminée. La quantité de lumière parvenant jusqu'aux feuilles de la tige principale est accrue, conduisant d'une part à l'éclairement direct des gousses, et d'autre part, à l'éclairement des feuilles portées par les niveaux contribuant le plus au rendement final. La production des assimilats par les niveaux producteurs ne peut être qu'un avantage dans la gestion des ressources par la plante.

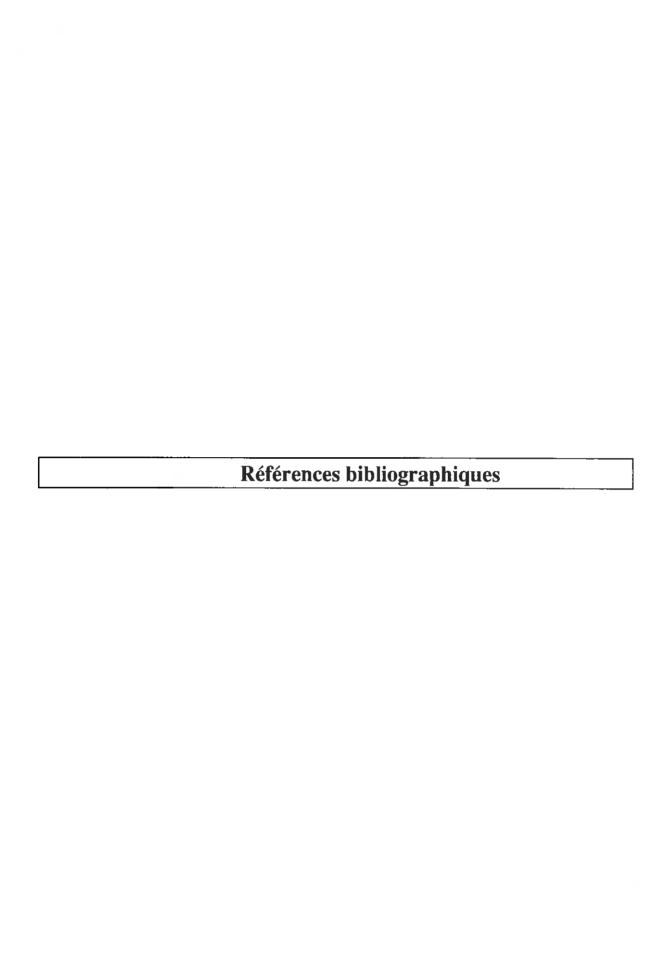
Chez les déterminés, la production de matière sèche est fortement diminuée par rapport aux indéterminés. Mais le rendement en graines des déterminés est au moins équivalent à celui des indéterminés. Des gains significatifs de précocité de récolte et de stabilité de rendement ont été obtenus. La réduction du développement végétatif, et son décalage dans le temps par rapport à la croissance reproductive diminuent fortement la compétition à l'intérieur de la plante entre les deux puits principaux pour les assimilats : la croissance végétative et la croissance reproductive. La distribution du rendement sur la plante en est profondément modifiée. La tige principale et les ramifications primaires sont les sites principaux de production. Le remplissage des graines de ces deux niveaux n'est pas perturbé par la croissance végétative des niveaux supérieurs comme chez les indéterminés.

Cependant, l'intérêt de l'architecture déterminée chez le lupin doit être discuté en fonction du lieu de culture. Plus le milieu conduit à un risque de développement végétatif excessif chez les indéterminés, plus les déterminés montrent leurs avantages. Les lieux les plus intéressés par l'architecture déterminée sont donc situés dans le nord de la France, voire de l'Europe. Les possibilités de culture dans ces zones dépendent de la durée du cycle de la plante. D'après les données météorologiques à long terme d'un lieu donné, on peut estimer la date de maturité et donc juger des possibilités de culture.

Selon les génotypes, les potentialités de rendement varient beaucoup. On a pu relier le niveau de rendement avec des caractères de développement végétatif des plantes. Pour certains caractères d'architecture, la gamme de variation dans laquelle on trouve les meilleurs génotypes a été définie. On met ainsi en évidence des architectures souhaitables qui permettent de maximiser le rendement. Les génotypes ne possédant pas les critères souhaités peuvent être éliminés car ils ne pourraient pas atteindre des niveaux de rendement convenables. Les fortes valeurs d'héritabilité pour les composantes du rendement, et plus encore pour les caractères d'architecture, rendent opportuns la définition de tels critères de sélection.

Suite à ces travaux, d'autres questions se posent. Tout d'abord, la mise en place de la structure des ramifications reste mal comprise. Ni l'effet génotypique, ni l'effet environnemental, ni leur interaction n'ont été entièrement détaillés. Des phénomènes physiologiques très fins intervenant dans un espace de temps réduit gouvernent cette architecture. D'autre part, on a remarqué la rapidité du développement des gousses chez les déterminés. La diminution de la compétition intra-plante entre parties végétatives et parties reproductives en est probablement à l'origine. Cependant, l'explication d'un tel phénomène permettrait de progresser dans la compréhension de la mise en place du rendement. Un problème agronomique est apparu avec les génotypes déterminés étudiés ici, la verse. Si des pratiques agricoles permettent de la diminuer fortement, une solution génétique serait préférable dans un contexte agricole limitant les intrants. La sélection de génotypes résistants à la verse semble possible, cependant, l'introduction du caractère de nanisme des tiges serait une solution efficace. Des génotypes à la fois nains et déterminés sont en cours de sélection à l'INRA de Lusignan. Enfin, l'interrogation sur le mode d'action du gène déterminé demeure. Elle ne gène heureusement pas son utilisation.

Chez la plupart des protéagineux, l'architecture déterminée n'a pas permis d'obtenir les progrès escomptés pour le rendement ou la stabilité du rendement. Chez le soja uniquement, l'architecture déterminée a permis d'accroître les rendements dans certaines zones agroclimatiques. Le lupin blanc est désormais un autre exemple de protéagineux pour lequel l'architecture déterminée est une voie majeure d'amélioration.



ĺ,
1

- Ablett G.R., Beversdorf W.D., Dirks V.A., 1989. Performance and stability of indeterminate and determinate soybean in short-season environments. *Crop Science* 29, 1428-1433.
- Ablett G.R., Beversdorf W.D., Dirks V.A., 1991. Row width and seeding rate performance of indeterminate, semideterminate, and indeterminate soybean. *Journal of Prod. Agriculture* 4, 391-395.
- Adams M.W., 1982. Plant architecture and yield breeding. *Iowa State Journal of Research* 56, 224-254.
- Agrotech-Lupin, 1990. Recueil de fiches pratiques sur la culture du lupin. 29p.
- Aufhammer W., Stützel H., Rautenkranz A., Falfus J., Nalborczyk E., 1993. Lichtaufnahme und Stoffproduktion eines konventionellen und eines epigonalen Genotyps der Weiβen Lupine (Lupinus albus). Journal of Agronomy & Crop Science 171, 1-12.
- Austin R.B., Morgon C.L., Ford M.A., 1981. A field study of the carbon economy of normal and topless field beans (*Vicia faba*). In *Vicia faba : physiology and breeding*. R. Thompson (ed), Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, 193-209.
- Ayisi K.K., Putman D.H., Vance C.P., Graham P.H., 1992a. *Bradyrhizobium* inoculation and nitrogen fertilizer effects on seed yield and protein of white lupin. *Agronomy Journal* 84, 857-861.
- Ayisi K.K., Putman D.H., Vance C.P., Graham P.H., 1992b. Dinitrogen fixation, nitrogen and dry matter accumulation, and nodulation in white lupine. *Crop Science* 32, 1197-1202.
- Bassett M.J., 1989. List of genes. Annual Report of Bean Improvment Cooperation 32, 1-15.
- Beaver J.S., Johnson R.R., 1981a. Response of determinate and indeterminate soybeans to varying cultural practices in the northern USA. *Agronomy Journal* 73, 833-838.
- Beaver J.S., Johnson R.R., 1981b. Yield stability of determinate and indeterminate soybeans adapted to the northern United States. *Crop Science* 21, 449-454.
- Beaver J.S., Cooper R.L., Martin R.J., 1985a. Dry matter accumulation and seed yield of determinate and indeterminate soybeans. *Agronomy Journal* 77, 675-679.
- Beaver J.S., Paniaga C.V., Coyne D.P., Freytag G.F., 1985b. Yield stability of dry bean genotypes in the Dominican Republic. *Crop Science* 25, 923-926.
- Bernard R.L. 1972. Two genes affecting stem termination in soybean. *Crop Science* 12, 235-239.
- Billaudeau V., 1993. Programme de simulation : structure de la tige principale du lupin. IUT-STID Vannes, INRA Lusignan, 39 p. + annexes.

- Billot C., 1989. Lupin protéagineux d'hiver, recherches sur les techniques culturales et l'utilisation de régulateurs de croissance. Document INRA.
- Billot C., Huyghe C., 1990. Triazole growth regulators on winter white lupin. *Proceedings* of the 6th International Lupin Conference, Temuco-Pucon, Chile, 288-290.
- Bishop A., Hamblin J., Nelson P., 1984. Yield and harvest index of branched and reduced branching lupins (*Lupinus angustifolius*). *Proceedings of the 3rd International Lupin Conference*, La Rochelle, France. 586-587.
- Blanchet R., Bouniols A., Constant S., Gelfi N., Marty J.R., Puech J., 1986. Biologie et formation du rendement de sojas déterminés et indéterminés en bonnes conditions culturales. *Eurosoya* 4, 10-17.
- Board J.E., 1985. Yield components associated with soybean yield reductions at non optimal planting dates. *Agronomy Journal* 77, 135-140.
- Board J.E., Harville B.G., 1993. Soybean yield component responses to a light interception gradient during the reproductive period. *Crop Science* 33, 772-777.
- Board J.E., Harville B.G., Saxton A.M., 1990. Branch dry weight in relation to yield increase in narrow-row soybean. *Agronomy Journal* 82, 540-544.
- Board J.E., Settimi J.R., 1986. Photoperiod effect before and after flowering on branch development in determinate soybean. *Agronomy Journal* 78, 995-1002.
- Bramel P.J., Hinz P.N., Green D.E., Shibles R.M., 1984. Use of principal factor analysis in the study of three stem termination types of soybean. *Euphytica* 33, 387-400.
- Bromerek S., Mikolajczyk J., Wiza M., 1984. Mutation autofinissante du lupin bleu. Proceedings of the 3rd International Lupin Conference, La Rochelle, France, 566-567.
- Calmès J., Gelfi N., Viala G., Cavalié G., Blanchet R., 1987. Photosynthèse et élaboration des réserves des graines chez divers types de sojas à croissance indéterminée, semi-déterminée et déterminée. *Agronomie* 7, 33-40.
- Chang J.F., Green D.E., Shibles R., 1982. Yield and agronomic performance of semi-determinate and indeterminate soybean stem types. *Crop Science* 22, 97-101.
- Charles-Edwards D.A., 1982. Physiological determinants of crop growth. Academic press, Sydney, 161 p.
- Chaturvedi G.S., Aggarwall P.K., Sinha S.K., 1980. Growth and yield of determinate and indeterminate cowpeas in dryland agriculture. *Journal of Agricultural Science*, *Cambridge* 94, 137-144.
- Clapham W.M., Barnes S.L., 1990. Development and maturation of white lupine seed. Agronomy Journal 82, 707-710.

- Cohen D., 1971. Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources. *Journal of Theoretical Biology* 33, 299-307.
- Cooper R.L., 1981. Development of short statured soybean cultivars. *Crop Science* 21, 127-131.
- Coyne D.P., 1980. Modification of plant architecture and crop yield by breeding. HortScience 15, 244-247.
- Crochemore M.L., Huyghe C., Papineau J., Julier B., 1993. Intra-plant variability in seed size and seed quality in *Lupinus albus* L. *Agronomie* (sous presse).
- Czerwinski T. et Swiecicki W., 1989. Lupin breeding aspects in a semi-continental European climate. Proceedings of the joint CEC-NCRD Worshop, Lupin production and bio-processing for feed, food and other by-products, Tiberias, Israel, 57-67.
- Davis T.D., Steffens G.L., Sankhla N., 1988. Triazole plant growth regulators. Horticultural Review 10, 63-105.
- Dayde J., Ecochard R., 1984. Elaboration de la matière sèche chez le soja. I. Comparaison des types déterminé et indéterminé. *Agronomie* 5, 127-134.
- Debely G. et Derbensky V., 1988. Determinant forms of blue lupine (Lupinus angustifolius): salient genetic features. Proceedings of the 5th International Lupin Conference, Poznand, Pologne, 494-498.
- Delane R., Bishop A., Hamblin J., 1986. Growth and water use of normal branching and reduced branching lupins. *Proceedings of the 4th International Lupin Conference*, Geralton, Western Autralia, 313.
- Demarly Y., 1977. Génétique et amélioration des plantes. Masson, Collection Sciences Agronomiques, 287 p.
- Denis J.B., Vincourt P., 1982. Panorama des méthodes statistiques d'analyse des interactions génotype x milieu. *Agronomie* 2, 219-230.
- Donald C.M., 1968. The breeding of crop ideotypes. Euphytica 17, 385-403.
- Donkin M.E., Price D.N., 1990. Optical properties of the pod wall of the pea (*Pisum sativum L.*). I. General aspects. *Journal of Plant Physiology* 137, 29-35.
- Downes R.W., Gladstones J.S., 1984a. Physiology of growth and seed production in *Lupinus angustifolius* L. I. Effects of pod and seed set of controlled short duration high temperatures at flowering. *Australian Journal of Agricultural Science* 35, 493-499.
- Downes R.W., Gladstones J.S., 1984b. Physiology of growth and seed production in Lupinus angustifolius L. II. Effect of temperature before and after flowering. Australian Journal of Agricultural Science 35, 501-509.

- Downes R.W., Gladstones J.S., 1984c. Physiology of growth and seed production in *Lupinus angustifolius* L. III. Effects of defoliation and lateral branch excision on dry matter and seed production at different growth temperatures. *Australian Journal of Agricultural Science* 35, 493-499.
- Duthion C., 1992. Comportement du lupin blanc, *Lupinus albus* L., cv Lublanc, en sols calcaires. Seuils de tolérance à la chlorose. *Agronomie* 12, 439-445.
- Duthion C., Amarger N., Mariotti A., 1987. Accumulation potentielle de matière sèche et d'azote chez le lupin blanc de printemps (*Lupinus albus* L.). *Agronomie* 7, 585-593.
- Duthion C., Ney B., 1992. Dry matter accumulation and seed formation in relation to radiation absorbed by a white lupin canopy. *First European Conference on Grain Legume*, 1-3 Juin 1992, Angers, France, 205-206.
- Eberhart S.A., Russell W.A., 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science* 6, 36-40.
- Egli D.B., Leggett J.E., 1973. Dry matter accumulation patterns in determinate and indeterminate soybeans. *Crop Science* 13, 220-222.
- Erickson H.T., 1992. Inheritance of growth habit and qualitative flowering response in Lima beans (*Phaseolus lunatus* L.). *HortScience* 27, 156-158.
- Farrington P., Greenwood E.A.N., 1975. Description and specification of the branching structure of lupins. *Australian Journal of Agricultural Research* 26, 507-510.
- Fasoulas A.C., 1993. Principles of crop breeding. A.C. Fasoulas (ed), Thessaloniki, Grèce, 127p.
- Finke M.L., Coyne D.P., Steadman J.R., 1986. The inheritance and association of resistance to rust, common bacterial blight, plant habit and foliar abnormalities in *Phaseolus vulgaris* L. *Euphytica* 35, 969-982.
- Finlay K.W., Wilkinson G.N., 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. Australian Journal of Agricultural Research 14, 742-754.
- Flinn A.M., Atkins C.A., Pate J.S., 1977. Significance of photosynthetic and respiratory exchanges in the carbon economy of the developing pea fruit. *Plant Physiology* 60, 412-418.
- Foley T.C., Orf J.H., Lambert J.W., 1986. Performance of related determinate and indeterminate soybean lines. *Crop Science* 26, 5-8.
- France J. Thornley J.H.M., 1984. Mathematical models in agriculture. London, Butterworths, 335 p.
- Frauen M., Brimo M., 1983. The inheritance of semi-determinate growth in *Vicia faba* (L.). Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 91, 261-263.

- French R.J., Turner N.C., 1991. Water deficits change dry matter partitioning and seed yield in narrow-leafed lupins (*Lupinus angustifolius L.*). Australian Journal of Agricultural Research 42, 471-484.
- Gallais A., 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson, Collection Sciences Agronomiques, Paris, 588 p.
- Gladstones J.S., 1974. Lupins in the Mediterranean region and Africa. Technical Bulletin, Western Australian Department of Agriculture 26, 48p.
- Gladstones J.S., 1984. Present situation and potential of Mediterranean/African lupins for crop production. *Proceedings of the 4th International Lupin Conference*, Geraldtown, 244-277.
- Gladstones J.S., 1988. More important problems in Lupinus angustifolius breeding. Proceedings of the 5th International Lupin Conference, Poznan, Pologne, 15-39.
- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.M., Lemaire G., 1982. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6, 47-56.
- Green D.E., Burlamaqui P.F., Shibles R., 1977. Performance of randomly selected soybean lines with determinate and indeterminate growth habits. *Crop Science* 17, 335-339.
- Greenwood E.A.N., Farrington P., Beresford J.D., 1975. Characteristics of the canopy, root system and grain yield of a crop of *Lupinus angustifolius* cv. Unicrop. *Australian Journal of Agricultural Research* 26, 497-510.
- Grima-Pettenati J., Bailly-Fenech G., Latche J.C., 1987. Etude comparative des migrations d'assimilats chez deux variétés de soja, de type déterminé ou indéterminé. Influence d'une carence en azote. *Agronomie* 7, 447-456.
- Gross R., 1986. Lupins in the old and new world a biological, cultural coevolution. Proceedings of the 4th International Lupin Conference, Temuco-Tucon, Chili, 241-254.
- Gupta S.C., Kapoor R.K., 1991. Inheritance of growth habit in pigeonpea. *Crop Science* 31, 1456-1459.
- Hamblin J., Delane R., Bishop A., Gladstones J., 1986. Yield potential of reduced-branching lupins (*Lupinus angustifolius*) on sandy soils in a short season environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 37, 611-620.
- Hardwick R.C., 1986. Physiological consequences of modular growth in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B313, 161-173.
- Harrison J.E.M. et Williams W., 1982. Genetical control of alkaloids in *Lupinus albus*. *Euphytica* 31, 357-364.

- Harzic N., 1992. Variabilité phénotypique et génotypique de l'architecture des lupins blancs nains d'hiver: conséquences sur l'interception du rayonnement et l'élaboration du rendement. *Mémoire de DEA*, 52 p, INA-PG.
- Heath M.C., Hebblethwaite P.D., 1985. Solar radiation interception by leafless, semi-leafless and leafed peas (*Pisum sativum*) under contrasting field conditions. *Annals of applied Biology* 107, 309-318.
- Herbert S.J., 1977. Growth and grain yield of *Lupinus albus* at different plant populations. *N.Z. Journal of Agricultural Research* 20, 459-465.
- Herbert S.J., 1979. Densities studies on lupins. I. Flower development. *Anals of Botany* 43, 55-63.
- Husain M.M., Hill G.D., Gallagher J.N., 1988a. The response of field beans (*Vicia faba L.*) to irrigation and sowing date. 1. Yield and yield components. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 111, 221-232.
- Husain M.M., Hill G.D., Gallagher J.N., 1988b. The response of field beans (*Vicia faba L.*) to irrigation and sowing date. 2. Growth and development in relation to yield. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 111, 233-254.
- Huyghe C., 1989. Discussion of selection criteria for grain yield in Lupin breeding. Proceedings of the joint CEC-NCRD Worshop, Lupin production and bioprocessing for feed, food and other by-products, Tiberias, Israel, 21-30.
- Huyghe C., 1990. White lupin architecture, genetic variability, agronomic consequences. *Proceedings of the 6th International Lupin Conference*, Temuco Pucon, Chile, 241-254.
- Huyghe C., 1991. Winter growth of autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.): Main apex growth model. *Annals of Botany* 67, 429-434.
- Huyghe C., 1992a. Lupin plant architectural models. Proceedings of the workshop on Physiological and genetic approaches to adapting the architecture of the white lupin (Lupinus albus L.) for successful cultivation in different regions of Europe, INRA-AFRC, Lusignan, France, 1-5.
- Huyghe C., 1992b. Le lupin. In Amélioration des espèces végétales cultivées, objectifs et critères de sélection (A. Gallais & H. Bannerot, eds). Institut National de la Recherche Agronomique, 204-217.
- Huyghe C., 1993. Growth of white lupin seedlings during the rosette stage as affected by seed size. Agronomie 13, 145-153.
- Huyghe C., Julier B., Harzic N., Papineau J., 1993a. Breeding of *Lupinus albus*: new architectures for a further domestication. In *Proceedings of the 7th International Lupin Conference*, Evora, Portugal.

- Huyghe C., Julier B., Harzic N., Papineau J., 1993b. Yield and yield components of indeterminate autumn-sown white lupin (*Lupinus albus*) cv. Lunoble. *European Journal of Agronomy*, soumis.
- Huyghe C., Papineau J., 1990. Winter development of autumn sown white lupin: agronomic and breeding consequences. *Agronomie* 10, 709-716.
- Huyghe C., Papineau J., 1991. Winter development of autumn-sown white lupin: Agronomy and breeding consequences. *Agronomie* 10, 709-716.
- Huyghe C., Welcker C., Papineau J., 1990. Dry matter and nitrogen accumulation in autumn-sown white lupin. *Proceedings og the 6th International Lupin Conference*, Temuco-Pucon, Chili, 303-306.
- Jeuffroy M.H., 1991. Rôle de la vitesse de croissance, de la répartition des assimilats et de la nutrition azotée, dans l'élaboration du nombre de graines du pois protéagineux de printemps. *Thèse de Doctorat*, 208 p + 63 p annexes.
- Julier B., Huyghe C., Papineau J., 1993. Dry matter and nitrogen accumulation on autumnsown white lupin (*Lupinus albus*) cv. Lunoble. *European Journal of Agronomy*, soumis.
- Julier B., Huyghe C., 1992. Heredity of determinate growth in winter white lupin (*Lupinus albus*). Influence of the sowing date on architecture. *First European Conference on Grain Legumes*. Angers, Association Européenne des Protéagineux, 47-48.
- Kawano K., 1990. Harvest index and evolution of major crop cultivars in the tropics. *Euphytica* 46, 195-202.
- Kelly J.D., Adams M.W., Varner G.V., 1987. Yield stability of determinate and indeterminate dry bean cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* 74, 516-521.
- Koda Y., Yoshida K., Gotoh K., Okazawa Y., 1989. Endogenous factors controlling stem growth habit of soybean plants. I. Comparison of abscisic acid levels in determinate and indeterminate types. *Japanese Journal of Crop Science* 58, 111-113.
- Koda Y., Yoshida K., Kikuta Y., 1991. Evidence for the involvement of jasmonic acid in the control of stem-growth habit of soybean plants. *Physiologia Plantarum* 83, 22-26.
- Kornegay J.L., White J.W., Ortiz De La Cruz O., 1992. Growth habit and gene pools effects on inheritance of yield in common bean. *Euphytica* 62, 171-180.
- Koscielniak J., Filek W., Augustyniak G., 1990. Photosynthetic activity in different organs of field beans (*Vicia faba* L. minor) with indeterminate and determinate growth habit. *Acta Physiologiae Plantarum* 12, 95-103.
- Kozlowski J., 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Tree* 7, 15-19.

- Larson K.J., Cassman K.G., Phillips D.A., 1989. Yield, dinitrogen fixation, and aboveground nitrogen balance of irrigated white lupin in a mediterranean climate. *Agronomy Journal* 81, 538-543.
- Lebart L., Morineau A., Fénelon J.P., 1979. Traitement des données statistiques, ed Dunod, Paris, 510p.
- Le Ducq-Le Sech L., 1993. Utilisation de mesures de distances génétiques comme prédicteurs de la valeur en lignées de croisements en vue d'une exploitation rationnelle de la variabilité génétique chez le lupin blanc. *Thèse de Doctorat*, Ecole Nationale Agronomique de Rennes, 155p.
- Lejeune-Henault I., 1991. Etude du comportement de deux variétés de soja dans le nord de la France. Influence de la densité. *Agronomie* 11, 659-667.
- Le Sech L. et Huyghe C., 1991. Diallel analysis in white lupin: consequences for breeding. *Agronomie* 11, 719-726.
- Lin M.S., Nelson R.L., 1988a. Relationship between plant height and flowering date in determinate soybean. *Crop Science* 28, 27-30.
- Lin M.S., Nelson R.L., 1988b. Effect of plant height and flowering date on seed yield of determinate soybean. *Crop Science* 28, 218-222.
- Lopez-Bellido L., Fuentes M., 1990. Growth, yield, and yield components of lupin cultivars. *Agronomy Journal* 82, 1050-1056.
- Mayers J.D., Lawn R.J., Byth D.E., 1991a. Agronomic studies on soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) in the dry season of the tropics. I. Limits to yield imposed by phenology. Australian Journal of Agricultural Research 42, 1075-1092.
- Mayers J.D., Lawn R.J., Byth D.E., 1991b. Agronomic studies on soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) in the dry season of the tropics. II. Interaction of the sowing date and sowing density. *Australian Journal of Agricultural Research* 42, 1093-1107.
- McGibbon R., Williams W., 1980. Effects of plant and canopy density on seed yield and oil content in white lupin (*Lupinus albus*). Experimental Agriculture 16, 409-414.
- Mikolajczyk J., Stawiski S., Wiza M., 1984. Directions actuelles de l'amélioration et l'état actuel des recherches sur l'acclimatation du lupin blanc en Pologne. *Proceedings of the 4th International Lupin Conference*, La Rochelle, France, 570-571.
- Milford G.F.J., Day J.M., Huyghe C., Julier B., 1993a. Floral determinacy in autumn-sown white lupins (*Lupinus albus*): the development of varieties for cooler European climates. Aspects of Applied Biology 34, Physiology of varieties, 89-97.
- Milford G.F.J., Day J.M., Leach J.E., Stevenson H.J., Huyghe C., Papineau J., 1993b. The effect of modifying plant structure on the yield and maturity of the white lupin Lupinus albus. Anals of Applied Biology 122, 113-122.

- Milford G.F.J., Day J.M., Leach J.E., Stevenson H.J., Scott T., McEwen J., 1991. Effects of sowing date and plant structure on radiation interception, time of maturity and yield of autumn-sown Lupinus albus. Aspects of Applied Biology 27, Production and Protection of Legumes, 183-188.
- Nagl K., 1981. Some reflections and data about useful plant types in *Vicia faba* breeding. In *Vicia faba*: physiology and breeding. R. Thompson (ed), Martinus Nijhoff Publishers, La Hague, Hollande, 193-209.
- Nienhuis J., Singh S.P., 1985. Effects of location and plant density on yield and architectural traits in dry beans. *Crop Science* 25, 579-584.
- Papineau J., Huyghe C., 1992. Measure of the frost resistance of autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.) under controlled conditions. First European Conference on Grain Legumes, 1-3 juin 1992, Angers, France, 33-34.
- Parvez A.Q., Gardner F.P., Boote K.J., 1989. Determinate and indeterminate type of soybean cultivar responses to pattern, density and planting dates. *Crop Science* 29, 150-157.
- Passioura J.B., 1983. Root and drought resistance. Agricultural and Water Management 7, 265-280.
- Pate J.S., Sharkey P.J., Atkins C.A., 1977. Nutrition of a developing legume fruit. *Plant Physiology* 59, 506-510.
- Pate J.S., Williams W., Farrington P., 1985. Lupin (*Lupinus* spp.). In Grain Legume Crops (R.J. Summerfield et E.H. Roberts), Collins, London. 699-746.
- Perry M.W., 1975. Field environment studies on lupins. II. The effects of time of planting on dry matter partition and yield components of *Lupinus angustifolius* L. *Australian Journal of Agricultural Science* 26, 809-818.
- Perry M.W., Poole M.L., 1975. Field environment studies on lupins. I. Developmental patterns in *Lupinus angustifolius* L., the effects of cultivar, site and planting time. *Australian Journal of Agricultural Science* 26, 81-91.
- Pigeaire A., Duthion C., Turc O., 1986. Characterization of the final stage in seed abortion in indeterminate soybean, white lupin and pea. *Agronomie* 6, 371-378.
- Pigeaire A., Delane R., Seymour M., Atkins C.A., 1992a. Predominance of flowers and newly formed pods in reproductive abscission of *Lupinus albus L. Australian Journal of Agricultural Science* 43, 1117-1129.
- Pigeaire A., Reponty H., Duthion C., 1985. Construction de la plante de lupin blanc: relations entre la quantité de matière sèche formée et son mode de répartition. Agronomie 5, 939-947.
- Pigeaire A., Seymour M., Delane R., Atkins C.A., 1992b. Partitioning of dry matter into primary branches and pod initiation on the main inflorescence of *Lupinus angustifolius*. Australian Journal of Agricultural Research 43, 685-696.

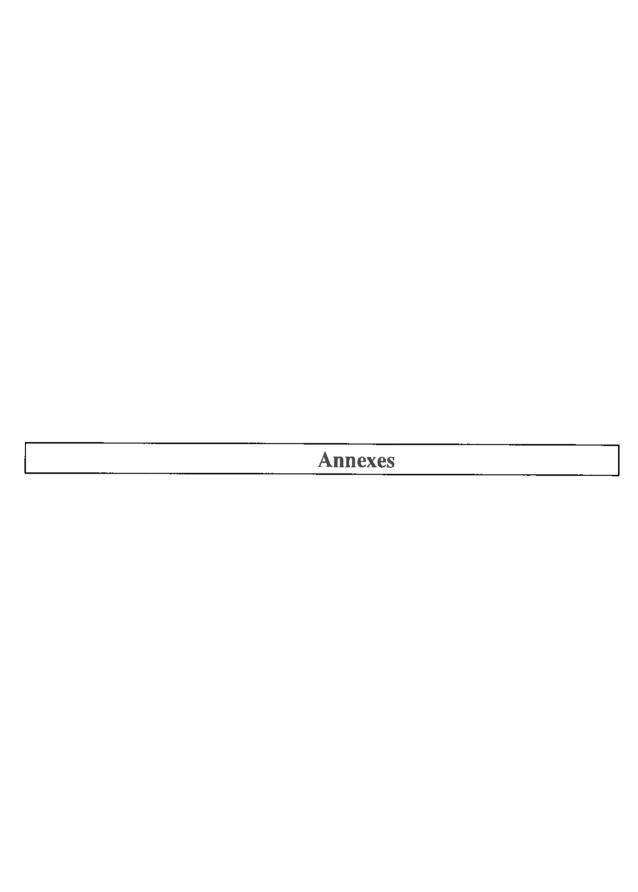
- Pilbeam C.J., Akatse J.K., Hebblethwaite P.D., Wright S.D., 1989. Yield production in two contrasting forms of spring-sown faba bean in relation to water supply. *Field Crops Research* 29, 273-287.
- Pilbeam C.J., Duc G., Hebblethwaite P.D., 1990a. Effects of plant population density on spring-sown field beans (*Vicia faba*) with different growth habits. *Journal of Agricultural Science* 114, 19-33.
- Pilbeam C.J., Hebblethwaite P.D., Ricketts H.E., 1990b. The response of an autumn-sown determinate faba bean to different plant distributions. *Annals of Applied Biology* 117, 137-145.
- Pilbeam C.J., Hebblethwaite P.D., Ricketts H.E., Hassan O.A., 1990c. Effects of autumn sowing dates on growth and yield of indeterminate and determinate field beans (Vicia faba). Journal of Agricultural Science, Cambridge 114, 339-352.
- Pilbeam C.J., Hebblethwaite P.D., Nyongesa T.E., Ricketts H.E., 1991a. Effects of plant population density om determinate and indeterminate forms of winter field beans (*Vicia faba*). 2. Growth and development. *Journal of Agricultural Science*, Cambridge 116, 385-393.
- Pilbeam C.J., Hebblethwaite P.D., Ricketts H.E., Nyongesa T.E., 1991b. Effects of plant population density om determinate and indeterminate forms of winter field beans (*Vicia faba*). 1. Yield and yield components. *Journal of Agricultural Science*, Cambridge 116, 375-383.
- Poehlman J.M., 1959. Breeding field crops. Holt, Rinehart and Winston Inc., EU, 427 p.
- Porter N.G., 1982. Interaction between branch growth and pod set in primary inflorescence of lupin. *Australian Journal of Agricultural Research* 33, 957-965.
- Quintero C.F., Murty B.R., Zerpa V., 1990. Differential growth patterns in some induced mutants of cowpea and mungbean of Venezuela. *Journal of Genetics and Breeding* 44, 149-156.
- Ralson M.L., Jennrich R.I., 1978. DUD, a derivative-free algorithm for nonlinear least squares. *Technometrics* 20, 7-14.
- Ram H.H., Prasad N.B., 1985. Linkage among genes for growth habit, plant height pod size and pod shape in *Phaseolus vulgaris* L. *Crop Improvement* 12, 14-17.
- Römer P., 1993. A determinated mutant of *Lupinus mutabilis* as a possible source of early maturity. *Abstract of the 7th International Lupin Conference*, Evora, Portugal, Theme 1, n°13.
- Roumet P., 1988. Effets de densités croissantes sur la productivité de différents génotypes de soja (*Glycine max* L.). Liens avec la morphologie de la plante. *Thèse de Doctorat*, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 138p.
- SAS Institute, 1988. SAS/STAT User Guide, release 6.03, SAS Institute Inc, Cary, NC, USA

- Shibles R.M., Weber D.E., 1969. Morphological and physiological considerations in breeding for narrow rows. In W.R. Fehr (ed), *Proceedings of the Soybean Breeding Conference*, Iowa State University, 1-12.
- Silim S.N., Saxena M.C., 1992a. Comparative performance of some faba bean (*Vicia faba*) cultivars of contrasting plant types. 1. Yield, yield components and nitrogen fixation. *Journal of Agricultural Science*, *Cambridge* 118, 325-332.
- Silim S.N., Saxena M.C., 1992b. Comparative performance of some faba bean (*Vicia faba*) cultivars of contrasting plant types. 1. Growth and growth development in relation to yield. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 118, 333-342.
- Simmonds N.W., 1979. Principles of crop improvement. Longman, London, 408 p.
- Singer S.R., Hsiung L.P., Huber S.C., 1990. Determinate (det) mutant of *Pisum sativum* (*Leguminosae*: *Papilionoideae*) exhibits an indeterminate growth pattern. *American Journal of Botany* 77, 1330-1335.
- Singh S.P., 1982. A key for identification of different growth habits of *Phaseolus vulgaris* L. Bean Improvement Cooperation 25, 92-94.
- Sjödin J., 1971. Induced morphological variation in Vicia faba L. Hereditas 67, 150-180.
- Smartt J., Hymowitz T., 1985. Domestication and evolution of grain legumes. In *Grain Legume Crops*, R.J. Summerfield et E.H. Roberts (eds), Collins, London, 37-72.
- Snoad B., 1974. A preliminary assessment of 'leafless' peas. Euphytica 23, 257-265.
- Steele W.M., Mehra K.L., 1980. Structure, evolution and adaptation to farming systems and environments in *Vigna*. In *Advances in Legume Science*, R.J. Summerfield, A.H. Bunting (eds), 393-404.
- Stoddard F.L., 1993. Termination of flowering in 'indeterminate' faba beans (*Vicia faba*). Journal of Agricultural Science 120, 79-87.
- Stützel H., Aufhammer W., 1991. Canopy development of a determinate and an indeterminate cultivar of *Vicia faba* L. under contrasting plant distributions and densities. *Annals of Applied Biology* 118, 185-199.
- Stützel H., Aufhammer W., 1992. Grain yield in determinate and indeterminate cultivars of *Vicia faba* with different plant distribution patterns and population densities. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 118, 343-352.
- Stützel H., Aufhammer W., Rautenkranz A., Wagner B., Falfus J., Nalborczyk E., 1993. Die Ertragsbildung und Ertragsstrucktur eines konventionellen und eines epigonalen Genotyps der weissen Lupine (*Lupinus albus*). *Journal of Agronomy & Crop Science*, 170, 177-186.
- Sunderland N., Brown N., 1976. Development during vegetative growth in the apical region of the shoot of *Lupinus albus*. Annals of Botany 40, 199-212.

- Swiecicki W.K., 1987. Linkage in *Pisum L. IV*. The gene Det (determinate growth). Genetica polonica 28, 74-78.
- Tancogne M., Bouniols A., Wallace S.U., Blanchet R., 1991. Effect of nitrogen fertilization on yield component distribution and assimilation translocation of determinate and indeterminate soybean lines. *Journal of Plant Nutrition* 14, 963-973.
- Tuomi J., Vuorisalo T., 1989. Hierarchicalselection in modular organisms. *Trends in Ecology and Evolution* 4, 209-213.
- UNIP, 1993. Recueil de données, statistiques protéagineux. 56 p.
- Varlet-Grancher C., Gosse G., Chartier M., Sinoquet H., Bonhomme R., Allirand J.M., 1989. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 9, 419-439.
- Wallace S.U., 1986. Yield and seed growth at various canopy locations in a determinate soybean cultivar. *Agronomy Journal* 78, 173-178.
- Wallace S.U., Blanchet A., Bouniols A., Gelfi N., 1990. Influence of nitrogen fertilisation on morphological development of indeterminate and determinate soybeans. *Journal of Plant Nutrition* 13, 1523-1537.
- Wallace D.H., Munger H.M., 1966. Studies of the physiological basis for yield differences. II. Variations in dry matter distribution among aerial organs for several dry bean varieties. *Crop Science* 6, 503-507.
- Weber C.R., Shibles R.M., Byth D.E., 1966. Effect of plant population and row spacing on soybean development and production. *Agronomy Journal* 58, 99-102.
- Weaver D.B., Akridge R.L., Thomas C.A., 1991. Growth habit, planting date, and row spacing effects on late-planted soybean. *Crop Science* 31, 805-810.
- Weil R.R., Khalil N., Tomlinson P.R., 1990. Canopy response of soybean affected by growth habit and late season competition. *Agronomy Journal* 82, 534-540.
- Welcker C., Huyghe C., 1990. Research of parameters for yield stability on spring white lupin. *Proceedings of the 6th International Lupin Conference*, Temuco-Pucon, Chili, 382-385.
- Wells R., Burton J.W., Kilen T.C., 1993. Soybean growth and light interception: response to differing leaf and stem morphology. *Crop Science*, 33, 520-524.
- Whisler F.D., Acock B., Baker D.N., Fye R.E., Hodges H.F., Lambert J.R., Lemmon H.E., McKinion J.M., Reddy V.R., 1986. Crop simulation models in agronomic systems. *Advances in Agronomy* 40, 141-208.
- White J., 1979. The plant as a metapopulation. Annual Review of Ecology and Systematics 10, 109-145.

- White J.W., Kornegay J., Castillo J., Molano C.H., Cajiao C., Tejada G., 1992. Effect of growth habit on yield of large-seeded bush cultivars of common bean. *Field Crops Research* 29, 151-161.
- Wilcox J.R., 1980. Comparative performance of semideterminate and indeterminate soybean lines. *Crop Science* 20, 277-280.
- Wilcox J.R., Frankenberger E.M., 1987. Indeterminate and determinate soybean responses to planting date. *Crop Science* 79, 1074-1078.
- Withers N.J., 1984. Components of lupin seed yield. *Proceedings of the 3rd International Lupin Conference*, La Rochelle, France, 270-287.
- Withers N.J., Forde B.J., 1979. Tanslocation of ¹⁴C in Lupinus albus. New Zealand Journal of Agricultural Research 22, 561-569.
- Wricke G., 1962. Uber eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. Zeitschrift für Pflanzenzuechechtung 47, 92-96.
- Yates F., Cochran W.G., 1938. The analysis of groups of experiments. *Journal of Agricultural Science* 28, 556-580.

			ľ



1	
ŀ	
į,	
ĺ	

Annexe 1 : Décodage des génotypes utilisés en 1990/91 et en 1991/92 (*)

LUS1	CH542.SD1.11.03	LUS73	CH296.ee21.SD1.5.13
LUS2	CH542.SD1.11.04	LUS74	CH297.ee21.SD1.3.14
LUS3	CH542.SD1.11.10	LUS75	CH297.ee21.SD1.9.03 *
LUS4	CH542.SD1.11.19 *	LUS76	CH300.ee22.SD1.2.01
LUS5	CH542.SD1.11.21 *	LUS77	CH300.ee22.SD1.1.27
LUS6	CH542.SD1.15.06 *	LUS78	CH300.ee22.SD1.4.12
LUS7	CH542.SD1.19.15 *	LUS79	CH300.ee22.SD1.5.16 *
LUS8	CH542.SD1.21.31	LUS80	CH300.ee22.SD1.8.04
LUS9	CH542.SD1.23.04	LUS81	CH300.ee22.SD1.9.01
LUS10	CH542.SD1.23.17	LUS82	CH300.ee22.SD1.9.01
LUSII	CH542.SD1.23.23	LUS83	CH300.ee22.SD1.10.19 *
LUS12	CH542.SD1.26.08	LUS84	CH300.ee22.SD1.11.15
LUS13	CH542.SD1.37.03	LUS85	CH300.ee22.SD1.12.03
LUS14	CH542.SD1.40.21	LUS86	CH300.ee22.SD1.15.20
LUS15	CH542.SD1.42.09	LUS87	CH306.ee22.SD1.6.03
LUS16	CH542.SD1.42.17	LUS88	CH306.ee22.SD1.8.06
LUS17	CH542.SD1.44.10	LUS89	CH359.e22.SD1.3.05
LUS18	CH542.SD1.47.17	LUS90	CH359.e22.SD1.4.01
LUS19	CH542.SD1.56.12	LUS91	CH359.e22.SD1,15.05
LUS20	CH542.SD1.62.05	LUS92	CH304.ee21.SD1.1,15
LUS21	CH542.SD1.63.04 *	LUS93	CH304.ee21.SD1.2.05
LUS22	CH542.SD1.63.27 *	LUS94	CH304.ee21.SD1.5.15 *
LUS23	CH542.SD1.79.08	LUS95	CH304.ee21.SD1.6.17
LUS24	CH542.SD1.84.01 *	LUS96	CH304.ee21.SD1.6.18 *
LUS25	CH542.SD1.84.12 *	LUS97	CH304.ee21.SD1.7.20 *
LUS26	CH542.SD1.89.08 *	LUS98	CH304.ee21.SD1.9.16
LUS27	CH542.SD1.93.29 *	LUS99	CH304.ee21.SD1.11.10
LUS28	CH542.SD1.94.19	LUS100	CH304.ee21.SD1.11.18
LUS29	CH542.SD1.03.08	LUS101	CH304.ee21.SD1.14.04
LUS30	CH542.SD1.39.01	LUS102	CH304.ee21.SD1.20.15 *
LUS31	CH542.SD1.60.06	LUS103	CH304.ee21.SD1.25.03
LUS32	CH542.SD1.60.25	LUS104	CH298.ee21.SD1.3.07
LUS33	CH542.SD1.78.01	LUS105	CH476.SD1.11.1.03
LUS34	CH542.SD1.91.03	LUS106	CH476.SD1.13.1.13
LUS35	CH542.SD1.12.08	LUS107	CH476.SD1.15.1.02
LUS36	CH546.SD1.18.01	LUS108	CH476.SD1.15.1.09
LUS37	CH546.SD1.22.12	LUS109	CH476.SD1.15.1.10 *
LUS38	CH546.SD1.76.05	LUS110	CH476.SD1.15.2.04
LUS39	CH546.SD1.81.06	LUS111	CH476.SD1.15.3.01
LUS40	CH546.SD1.81.12 *	LUS112	CH476.SD1.15.3.26
LUS41	CH546.SD1.91.15	LUS113	CH680.SD1.48.01 *
LUS42	CH546.SD1.80.24	LUS114	CH681.SD1.7.01
LUS43	CH546.SD1.05.01	LUS115	CH681.SD1.11.07
LUS44	CH546.SD1.12.31	LUS116	CH684.SD1.13.01 *
LUS45	CH556.SD1.16.24	LUS117	
LUS46	CH556.SD1.16.27	LUS118	CH692.SD1.72.02 *
LUS47	CH556.SD1.98.32	LUS119	CH692.SD1.72.12
LUS48	CH556.SD1.04.06 *	LUS120	CH692.SD1.87.05
LUS49	CH556.SD1.04.13	LUS121	CH693.SD1.1.02
LUS50	CH556.SD1.15.12	LUS122	CH693.SD1.6.04
LUS51	CH556.SD1.22.02	LUS123	CH693.SD1.46.10
LUS52	CH556.SD1.50.19	LUS124	CH697.SD1.17.03
LUS53	CH556.SD1.71.04	LUS125	CH697.SD1.40.01
LUS54	CH556.SD1.87.03 *	LUS126	CH697.SD1.40.21
LUS55	CH556.SD1.90.05	LUS127	CH697.SD1.73.01 *
LUS56	CH304.200.SD.202.SD4	LUS128	CH697.SD1.75.22
LUS57	CH304.200.SD.204.SD4	LUS129	CH697.SD1.83.16
LUS58	CH304.200.SD,204.01	LUS130	CH697.SD1.83.32 *
LUS59	CH304.200.SD.204.SD4	LUS131	CH301.SD1.SD2.8.11 *
LUS60	CH304.200.SD2.3.(8).24.2.SD5 *	LUS132	CH301.SD1.SD2.18.05
LUS61	CH304.200.SD2.3.(17).25.2.SD7	LUS133	CH301.SD1.SD2.21.27
LUS62	CH304.200.SD2.3.(45).23.2.SD8 (CH304/73) *	LUS134	CH301.SD1.SD2.21.02
LUS63	CH304.200.SD2.3.(24).D5.2.SD8 (CH304/71) *	LUS135	CH301.SD1.SD2.2.02
LUS64	CH304.200.SD2.3.(36).D5.1.SD8 *	LUS136	CH301.SD1.SD2,2.22 *
LUS65	CH304.200.SD2.3.(36).D5.2.SD8 *	LUS137	CH301.SD1.SD2.2.28 *
LUS66	CH304.200.SD2.3.(38).D5.1.SD8 *	LUS138	CH301.SD1.SD2.7.03 *
LUS67	CH304.200.SD2.3.(46).D5.2.SD7 *	LUS139	CH301.SD1.SD2.7.17 *
LUS68	CH304.200.SD2.3.(46).D5.3.SD7 *	LUS140	CH301.SD1.SD2.7.02 *
LUS69	CH304.200.SD2.3.(53).D5.2.SD7 *	LUS141	CH301.SD1.SD2.13.16 *
LUS70	CH300.SD1.SD2.39.08	LUS142	CH304/70 doux *
LUS71	CH300.SD1.SD2.56.16	LUS143	CH304/70 amer
LUS72	CH296.ee21.SD1.2.04		

	ĺ
	ľ
	ĺ
	ĺ
	ĺ
	Ī
	Ī
	Ì
	ĺ
	į
	ĺ
	Ī
	Ī
	Ī

Annexe 2 : Corrélations génotypiques en 1992/93 pour 44 génotypes, dans les trois lieux d'essai

	Corrélations génotypiques à Lusignan													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	FloTP	1												
2	Flo R	0.90	1											
3	FinFlo	0.80	0.91	1										
4	FloR-TP	0.40	0.75	0.72	1									
5	FFlo-TP	0.47	0.70	0.91	0.78	1								
6	FFlo-R	0.40	0.50	0.82	0.46	0.92	1							
7	NbRn2	0.63	0.80	0.70	0.74	0.58	0.35	1						
8	NbFn2	0.67	0.84	0.76	0.78	0.64	0.41	0.88	1					
9	RMax	0.64	0.74	0.66	0.59	0.52	0.36	0.62	0.67	1				
10	FmaxR	0.62	0.84	0.85	0.86	0.81	0.60	0.81	0.94	0.69	1			
11	NbRn3	0.59	0.83	0.87	0.87	0.87	0.67	0.83	0.83	0.63	0.89	1		
12	NbFn3	0.66	0.83	0.83	0.76	0.76	0.59	0.74	0.85	0.73	0.87	0.88	1	
13	Nbniv	0.52	0.74	0.85	0.78	0.88	0.74	0.68	0.64	0.53	0.80	0.91	0.77	1
14	NbRbas	-0.55	-0.65	-0.69	-0.54	-0.62	-0.53	-0.61	-0.56	-0.36	-0.64	-0.70	-0.58	-0.69

	Corrélations génotypiques à Gotheron									
		1	2	4	7	8	9	10	11	
1	FloTP	1								
2	Flo R	0.86	1							
4	FloR-TP	-0.09	0.43	1						
7	NbRn2	0.20	0.38	0.39	1					
8	NbFn2	0.41	0.73	0.71	0.75	1				
9	RMax	0.38	0.58	0.46	0.89	0.79	1			
10	FmaxR	0.38	0.70	0.70	0.77	0.97	0.83	1		
11	NbRn3	0.55	0.74	0.48	0.63	0.81	0.79	0.85	1	
12	MbR bas	_0.35	_0.27	0.00	_n 4g	_0.30	-0.56	-0.42	-0.33	

	Corrélations génotypiques à Cossé-Le-Vivien											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	13
1	FloTP	1										
2	Flo R	0.96	1									
3	FinFlo	0.58	0.63	1								
4	FloR-TP	0.09	0.38	0.30	1							
5	FFlo-TP	0.34	0.41	0.96	0.31	1						
6	FFlo-R	0.34	0.38	0.96	0.21	0.99	1					
7	NbRn2	0.67	0.66	0.65	0.13	0.53	0.53	1				
8	NbFn2	0.46	0.44	0.61	0.13	0.52	0.52	0.61	1			
9	RMax	0.50	0.50	0.62	0.12	0.55	0.55	0.59	0.68	1		
10	FmaxR	0.59	0.57	0.62	0.05	0.52	0.53	0.75	0.93	0.64	1	
13	Nbniv	0.66	0.65	0.64	0.04	0.55	0.56	0.89	0.69	0.81	0.81	1
_14	NbRbas	-0.49	-0.48	-0.54	-0.08	-0.46	-0.46	-0.62	-0.76	-0.78	-0.78	-0.66

111

Annexe 3 : Analyse des courbes d'interception du rayonnement au cours du cycle, pour les génotypes indéterminés

a. Paramètres du modèle logistique décrivant l'efficience d'interception du rayonnement en fonction du temps pour les génotypes indéterminés.

Probabilité de l'effet du génotype en analyse de variance et en analyse de covariance avec

l'effet de la date de floraison comme cofacteur

Indéterminés	max	a	mu	p_I	t80	ϵ_{iflo}
Adam	97.0	0.0092	1019.1	0.198	1126.9	42.3
LS4001	96.2	0.0093	1054.4	0.199	1161.3	55.4
CSL2	97.1	0.0102	983.3	0.219	1082.2	46.5
Lucky	97.0	0.0081	998.6	0.173	1121.3	33.4
Alex	98.5	0.0089	1007.1	0.193	1119.5	40.1
Lumineux	97.0	0.0085	1030.3	0.183	1146.5	37.8
Lunoble	94.8	0.0095	1005.9	0.199	1111.7	58.8
Analyse Variance	0.0006	0.02	0.0001	0.02	0.0001	0.0001
Analyse Covariance	0.03	ns	0.0003	ns	0.0004	0.006

b. Moyennes des paramètres pour les génotypes indéterminés, en fonction de la date de semis et de la densité. Probabilités des effets en analyse de variance et en analyse de covariance avec la date de floraison comme cofacteur

	max	a	mu	p _I	t80	ϵ_{iflo}
Semis 13/10	96.7	0.0093	1020.8	0.198	1129.0	47.1
Semis 06/11	96.8	0.0087	1010.9	0.186	1125.3	42.5
Analyse Variance	ns	ns	0.05	ns	ns	0.001
Analyse Covariance	-	\$ - 54	ns	_	-	ns
Densité 10 pl/m ²	96.7	0.0085	1056.1	0.181	1173.5	38.6
Densité 20 pl/m ²	96.8	0.0095	978.4	0.204	1083.6	50.9
Analyse Variance	ns	0.0005	0.0001	0.0003	0.0001	0.0001
Analyse Covariance	1.00	0.0006	0.0001	0.0004	0.0001	0.0001

c. Valeurs des corrélations significatives entre architecture et paramètres des courbes d'efficience de l'interception chez les indéterminés

FTP: feuilles sur la tige principale, Ram: nombre de ramifications, F/ram: nombre de

feuilles par ramification, FRam: nombre total de feuilles sur les ramifications

TOWILLOD	b par familieation, i fram: nomore total de feames sur les familieations								
	FTP	Ram	F/ram	FRam	FTP/m ²	Ram/m ²	FRam/m ²		
max	-0.617	-0.372	-0.722	-0.737	ns	ns	-0.458		
a	0.440	ns	ns	ns	0.662	0.653	0.627		
mu	ns	ns	ns	ns	-0.632	-0.758	-0.553		
p_I	0.381	ns	ns	ns	0.656	0.660	0.599		
t80	ns	ns	ns	ns	-0.693	-0.803	-0.614		
ϵ_{iflo}	0.749	0.513	0.606	0.696	0.805	0.730	0.873		

	1

Annexe 4: Seed yield and yield stability of determinate and indeterminate autumnsown white lupins (*Lupinus albus*) grown at different locations in France and the UK

Article publié par Journal of Agricultural Science

Journal of Agricultural Science, Cambridge (1993), 121, 177-186. © 1993 Cambridge University Press

177

Seed yield and yield stability of determinate and indeterminate autumn-sown white lupins (Lupinus albus) grown at different locations in France and the UK

B. JULIER¹, C. HUYGHE¹, J. PAPINEAU¹, G. F. J. MILFORD², J. M. DAY², C. BILLOT³
AND P. MANGIN⁴

¹ INRA Station d'Amélioration des Plantes Fourragères, 86600 Lusignan, France ² AFRC Institute of Arable Crops Research, Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Herts AL5 2JO, UK

³ INRA Service de Recherches Intégrées Végétales, Domaine de Gotheron, 26320 Saint-Marcel-Les-Valence, France ⁴ INRA Centre de Recherches de Dijon, Domaine d'Epoisses, 21110 Bretennières, France

(Revised MS received 7 December 1992)

SUMMARY

The seed yields and maturity dates of an indeterminate cultivar (Lunoble) and a determinate line (CH304/70) of *Lupinus albus* L. were measured at three locations in France (Lusignan, Dijon and Gotheron) and at Rothamsted, UK, in 1989/90 and 1990/91. Different combinations of sowing dates, plant densities and irrigation treatments were tested at some sites.

Averaged over all sites, CH304/70 yielded more than Lunoble (3·26 v. 2·98 t/ha) but there were significant genotype × location interactions for yield and date of maturity. Both genotypes gave similar yields at the three locations in France (3·13 and 3·06 t/ha, respectively). But under the cool and wet conditions at Rothamsted, CH304/70 yielded 4·26 t/ha compared with only 2·02 t/ha for Lunoble. Yields of CH304/70 were more stable than those of Lunoble across locations and years; the coefficients of variation about the overall means were 14 and 22 °°0, respectively. CH304/70 ripened up to 16 days sooner than Lunoble in France, and 6 weeks earlier than Lunoble in the cooler conditions of the UK.

In wet growing conditions (Lusignan 1989/90, Rothamsted 1990/91) Lunoble had increased vegetative growth which decreased the proportion of yield produced by mainstem pods and correspondingly increased the proportion borne on second-order branches. This continued branching also delayed harvest, especially in the UK where the crop was not harvestable until early November. In these conditions, CH304/70 outyielded Lunoble at Lusignan (3·4 v. 2·7 t/ha) and at Rothamsted (4·3 v. 2·0 t/ha) and was harvested acceptably early in mid-September. However, under warm, dry conditions, Lunoble produced only one order of branches at Gotheron and two orders at Lusignan in 1990/91. At Gotheron, both genotypes matured at the same time but CH304/70 yielded slightly better (3·1 v. 2·8 t/ha) because it produced a higher proportion of its yield on the mainstem, whereas at Lusignan, Lunoble yielded better than CH304/70 (4.1 v. 3.4 t/ha) because of extra yield from pods on second-order branches.

CH304/70 produced seeds of larger mean size and had greater stability of seed size across years and locations than Lunoble did. This was apparently the result of CH304/70's determinate structure, in which c. 75–100% of the yield was from pods on the mainstem and first-order branches, whose seeds were larger and less variable in size than those from pods on higher-order branches of indeterminates.

The development of autumn-sown genotypes with a determinate structure that combine adequate yield and early harvest under cool conditions offers the prospect of extending the geographical range of lupins, grown for grain, both to the cool regions of northern Europe and to hotter and drier regions in southern Europe where summer drought limits the yield of conventional indeterminate types.

INTRODUCTION

The white lupin (Lupinus albus L.) originates from the Mediterranean area (Gladstones 1984). Until recently, the majority of genotypes evaluated as potential grain legumes for Europe were indeterminate in their flowering and were spring sown. This combination restricted their use as crop plants to the warmer, drier central European and circum-Mediterranean areas where they yield well, and where hot, dry weather and moisture deficiency during the later stages of growth stops flowering and hastens maturation. Attempts to develop spring-sown, indeterminate cultivars of L. albus as protein crops in Germany in the nineteenth century, and more recently in the UK in the late 1970s, largely failed because although the cultivars grew well they failed to ripen acceptably early (Gross 1986; Milford et al. 1991). Genetic epigonal lines, that produce only a mainstem and a terminal inflorescence, have been selected in spring genotypes (Mikolajczyk et al. 1984) but tend to have unacceptably small yields and little yield stability across seasons and sites. The first adaptation to make lupins more suited to the cooler, northern areas of Europe was the selection of autumn-sown lines with sufficient cold tolerance to over-winter successfully (Huyghe 1990). However. such types are also indeterminate and late flowering. and have vigorous vegetative growth under cool conditions which competes strongly with the developing pods for assimilates during reproductive growth and can be detrimental to yield and ripening. They yield well and ripen suitably early, except in the cool. wet years of northern areas such as the UK (Milford et al. 1991).

A second development was the selection of florally determinate, autumn-sown genotypes with restricted vegetative development (Huyghe 1990). Their vegetative development is less extensive and less vigorous than that of indeterminates in that the upper firstorder branches grow progressively shorter and bear fewer leaves. This results in a corymbose form with the majority of the pods being borne in conditions of good light, close to the top of the crop canopy. Whether second-order branches are produced depends on growing conditions, but they are usually few and weak and produce relatively few pods. Experiments in France and the UK, in which plants of indeterminate cultivars were pruned to a range of fully- and semideterminate forms showed that plants with a mainstem plus one order of branching produced adequate vields and matured acceptably early, even in cool seasons in the UK (Milford et al. 1993). Theoretically, semi-determinate genotypes should have a greater yield potential and stability of yield than epigonals, and should mature earlier than indeterminates and thus be more suited to northern European conditions. The flowering of the new determinate genotypes is more synchronous than in indeterminates, and although it starts later it is completed sooner. This should favour determinate genotypes in areas where lupins experience dry conditions in early summer as they should be able to set sufficient pods to produce an acceptable yield prior to the onset of drought, whereas indeterminates often cannot. These hypotheses were tested by comparing the yield and date of maturity of a determinate line and an indeterminate cultivar of autumn-sown *L. albus* at several locations in France and the UK.

MATERIALS AND METHODS

Trials at three INRA research centres in France (Lusignan, Dijon and Gotheron) and at Rothamsted Experimental Station in the UK in 1989/90 and 1990/91 compared the seed yield and maturity date of CH304/70, a determinate line with restricted branching and flowering, with the indeterminate cultivar, Lunoble. At Lusignan, the two genotypes were compared, with irrigation, at two densities and one sowing date in 1989/90. In 1990/91, the two genotypes were compared at two densities with irrigation, at one density without irrigation, and CH304/70 was also grown at a later sowing date with irrigation. Also in 1990/91 the two genotypes were compared at three sowing dates at Dijon, with and without irrigation at a single sowing date at Gotheron. and at a single sowing date at Rothamsted. The treatments were arranged within randomized blocks. Details of the treatments and experimental design are summarized in Table 1.

The soil at Lusignan is a deep clay silt of pH 6·7 and an available soil water content at field capacity (SWC) of 100 mm, that at Dijon is a deep clay chalk marl (pH 7·1, SWC = 55 mm), and that at Gotheron is a deep sandy silt with flints (pH 5·9, SWC = 100 mm). At Rothamsted, the soil is a deep, well-drained clay loam with flints over chalk (pH 6·8, SWC = 145 mm).

In each experiment, the final number of leaves on the mainstem was counted. The harvest date, seed yield at 100% dry matter, mean weight per seed and number of seeds/m² were measured, as well as the yields and components of yield for each pod level in some experiments. All statistical analyses were performed using the Generalized Linear Model procedures of the Statistical Applications Systems package.

RESULTS

Climate

In France, winter weather at Lusignan in 1989/90 was cooler and spring weather wetter than average, and the summer was hot and dry (Table 2). In 1990, the summer weather at all the French sites was hot and dry, especially at Gotheron. The winter of 1990/91 was very cold at Dijon, cold at Rothamsted and Gotheron and cool at Lusignan. In the UK, spring

Table 1. The experimental design and agronomic treatments used in trials of indeterminate (Lunoble) and determinate (CH304/70) genotypes of autumn-sown lupins grown at different locations in France and the UK in 1989/90 and 1990/91

Location and season	No. of replicate blocks	Plot area (m²)	Row width (cm)	Genotypes	Sowing date	Plants/m ^{2*}	Irrigation (mm)
Lusignan	3	5.4	60	CH304/70, Lunoble	8 Oct	20	67
1989/90						10	67
Lusignan	3	10.5	60	CH304/70, Lunoble	4 Oct	20	80
1990/91						13	80
						18	Nil
				CH304/70	22 Oct	20	80
						13	80
Dijon	4	10-5	60	CH304/70, Lunoble	19 Sep	15	Nil
1990/91				·	4 Oct	19/16	Nil
					14 Oct	13/14	Nil
Gotheron	4	10.8	60	CH304/70, Lunoble	10 Oct	16/19	Nil
1990/91				-		16/19	80
Rothamsted 1990/91	3	12.6	35	CH304/70, Lunoble	10 Oct	31/23	Nil

^{*} Where two values are given, the first is for CH304/70 and the second for Lunoble.

Table 2. Monthly means for maximum (°C max) and minimum (°C min) temperature, monthly totals of rainfall and evapotranspiration (ETP) under grass at the five experimental locations

	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct
Lusignan, 1989/90														
°C min	10.8	8.9	3.5	3.0	2.8	6.6	3-9	4.9	9.9	11-0	13-9	14-1	-	
°C max	23.2	19.7	12-1	9-7	9-1	13.4	14-7	14.5	22.5	21-3	27.3	28-3	-	-
Rain (mm)	12	23	48	78	80	105	2	69	37	35	42	34		
ETP (mm)	84.0	46.5	12.0	9.3	6.2	24.3	56:0	74.8	112	113	161	140	-	
Lusignan, 1990/91														
°C min	8.6	8-1	3-7	-2.2	-0.4	-4 ·7	4-8	2∙4	5.8	10.3	13.9	14-1		-
°C max	22.8	18-2	18-2	10-9	6.7	6.0	13:4	14.6	17.8	20.0	26.2	28.9		
Rain (mm)	31	143	69	57	94	14	77	39	26	53	33	21		1000
ETP (mm)	89	42	ND*	ND*	13	15	ND*	84	124	113	156	137	100	4
Dijon, 1990/91														
°C min	8.6	8-1	3.7	- 2.2	-0.4	−4 ·7	4.8	2.4	5.8	10-3	13-9	14-1	100	-
°C max	20.9	17-4	8.8	3·1	5·1	4.3	13.6	14-6	17-5	20-5	27.6	18-0	77	
Rain (mm)	25	94	76	60	33	19	107	44	4-5	64.5	27	48		-
ETP (mm)	79	40	11	6	12	13	45	76	120	110	165	144	-	-
Gotheron, 1990/91														
°C min	_	10.7	4.5	-0.3	1.5	-0.6	6-4	5-1	8.4	13-2	16.5	16.6	100	-
°C max	-	18-6	10.0	3.9	6-7	7-1	14-3	15-9	18-8	24.2	29.7	29-8	3	1
Rain (mm)	-	124	124	95	15	30	160	46	10	47	33	23	-	-
ETP (mm)	-	49	19	13	17	24	60	95	144	140	182	156	-	-
Rothamsted, 1990/91														
°C min	8.4	8-2	3.8	1.2	0.3	-2·4	3-8	3.2	5.6	7.7	12.0	12-0	9-1	6.
°C max	17.5	15-1	9-1	6.2	5.8	3.9	11-2	11-6	13.8	16-1	21.7	22.8	19.6	13-1
Rain (mm)	37	91	39	62	83	54	28	74	15	100	73	46	61	29
ETP (mm)	49.7	21.3	4.7	6.0	5-1	7.6	27-1	53.8	59-1	68-0	93.5	89-8	48-1	18-4

^{*} ND = no data available.

Table 3. Number of mainstem leaves, hurvest dates, yields and mean seed weights of indeterminate (cv. Lunoble) and determinate (CH304/70) genotypes of autumn-sown lupins at different locations in France and the UK in 1989/90 and 1990/91

			=				THI TEST CALL		1 / 1	· · ·	i
Location sand season	Sowing date	Plant density*	gation (mm)	CH304/70	Lunoble	C.H.304/70	Lunoble	CH304/70	Lunoble	CH304/70	Lunoble
	! 0	90	(7)	_		233361	J.Aug	3.39	2.51	274	245
Lusignan 1090 /00	3	Q C	2 69	74.7	<u></u>	23 Jul	1 Aug	3.51	3-06	233	213
06/6061	5	2 5	S	~ ~		7 Aue	23 Aug	3-39	4.13	293	263
Lusignan 1000 / 01	3	? <u>~</u>		37.6	9.6	7 Aug	23 Aug	3.50	4.12	278	245
16/0661		<u>: ×</u>	Ž		i	7 Aug	15 Aug	3.43	3-34	308	246
•	22 Oct	£ 5	(08	7		L3 Aug	1	3.44	1	273	1
-	}	-	Ç.	<u>-</u>		Li Aug		3.62	!	258	
	10 Can	· <u>·</u>	Ž	×. ≎.	ž	2 Aug	6 Aug	2:48	2-42	290	231
10/0001	1 2 2	91/61	Ž	×.	0.0	6 Aug	10 Aug	3.12	3.60	276	231
	3 3	13/14	Ž	ं च हें ट	000	6. Aug	17 Aug	2.79	2.73	273	227
	i d	01/91	Ž			1x Jul	18 Jul	2:39	2.15	286	768
1940/91	3	61/91	£		Č.	20 Jul	19 Jul	3.12	2.87	255	247
bed	10 Oct	31/23	Ē	ς. Υ.	۲. پ	19 Sep	Nor.	4.26	2.02	245	700

* Where two values are given, the first is for CH304/70 and the second for Lunoble. † At 100% DM.

weather at Rothamsted was cooler and drier than average, and the summer weather cool and wet except for a warm, dry spell in late August and early September.

Harvest date

Harvest dates, and the mean yields and dry weights per seed, are shown in Table 3. Both genotypes were harvested earlier in France than in the UK. The two genotypes were harvested at the same time at Gotheron, but irrigation delayed maturation by 11 days. At other locations in France, the determinate CH304/70 was harvested between 8 and 16 days earlier than the indeterminate cv. Lunoble, the delay being greater when irrigation had been applied. In the UK, CH304/70 was harvested 6 weeks before Lunoble.

Yield, yield components and yield stability

There were significant differences in yield between locations and a significant genotype × location interaction. Averaged over all experiments, CH304/70 yielded more than Lunoble (3·26 v. 2·99 t/ha) and the yields of CH304/70 were more stable across sites and treatments. Yields of Lunoble ranged from 2·02 t/ha at Rothamsted to 4·13 t/ha at Lusignan 1990/91, with a coefficient of variation (C.v.) of 24%, and yields of CH304/70 ranged from 2.39 t/ha without irrigation at Gotheron to 4·26 t/ha at Rothamsted, with a c.v. of 15%.

The smaller mean yield and greater variation in yield of Lunoble was due largely to its poorer performance in the UK. The difference in yield between the two genotypes was significant only at Rothamsted where, in a cool, wet summer, CH304/70 yielded well and Lunoble yielded poorly. Where direct comparisons were made at the three French sites, there was little difference in the overall yields of CH304/70 and Lunoble (3·11 v. 3·09 t/ha) but CH304/70 showed slightly better yield stability (C.v.; 14 v. 22%).

The two genotypes were compared at two densities with an early-October sowing date at Lusignan in 1989/90 and 1990/91. Increasing the plant number from 10-13/m2 to 20/m2 did not greatly affect the yield of either genotype. Growing conditions were cooler in winter and wetter in spring in 1989/90 than in 1990/91, and the yields of Lunoble were smaller in the first year than in the second, but those of CH304/70 were similar in both years. The effect of irrigation was tested at both Lusignan and Gotheron in 1990/91; it increased the yield of the indeterminate Lunoble at both sites but increased the yield of CH304/70 only under the hot and dry conditions at Gotheron. In 1990/91, sowing date effects were tested on both genotypes at Dijon and on CH304/70 at Lusignan. An early sowing date was optimal for yield at Dijon because cold winter weather was detrimental to seedling development, but at Lusignan, delaying sowing until the third week in October had no effect on the yield of CH304/70.

The differences in yield between locations depended more on the number of seeds/m² than the mean dry weight per seed. The mean seed weight of CH304/70 was larger than that of Lunoble at all locations; on average, seeds of CH304/70 weighed 272 mg (c.v. = 7%) and those of Lunoble 238 mg (c.v. = 8%). The mean seed weight of CH304/70 ranged from 233 mg at Lusignan in 1989/90 to 308 mg without irrigation at Lusignan in 1990/91 and that of Lunoble from 200 mg at Rothamsted to 263 mg in the high density crop at Lusignan. Mean seed weight tended to be greater in dry conditions than in high rainfall or irrigated conditions.

Figure 1 shows the distribution of yield between the different pod levels. At Gotheron, CH304/70 and Lunoble behaved similarly and produced pods only on the mainstem and first-order branches. At Lusignan, CH304/70 also produced pods only on the mainstem and first-order branches but Lunoble produced an additional level of pods on its secondorder branches. At Rothamsted, CH304/70 produced two orders of pod-bearing branches in addition to the mainstem and Lunoble three, but the third level bore only a few pods. As growing conditions became cooler from Gotheron to Rothamsted, the proportion of yield produced from pods on the mainstem of Lunoble progressively decreased; there was a similar but lesser trend in CH304/70. The mainster pods of CH304/70 produced a greater proportion of the total vield than of Lunoble in all treatments at all locations. In conditions where yield on the mainstem was restricted. Lunoble compensated by producing a greater proportion of its yield from higher-order branches.

DISCUSSION

This series of experiments compared the yields of the two genotypes under a range of sowing dates and densities, some of which were specific to particular locations, e.g. the September sowing date at Dijon and the high plant populations at Rothamsted. There were highly significant differences between genotypes and significant genotype x location interactions in both yield and mean seed weight. Although most of the experiments were sown in early October, seedlings were vernalized to different extents owing to the diverse temperature conditions during early growth at the four locations. Progressively fewer leaves are produced on the mainstem with early and more intense vernalization (Huyghe & Papineau 1991). The number of leaves on the mainstem (Table 2) is a cumulative index of the extent of vernalization, and greatly affects the eventual structure of the plant. especially the height, time of flowering and, to a

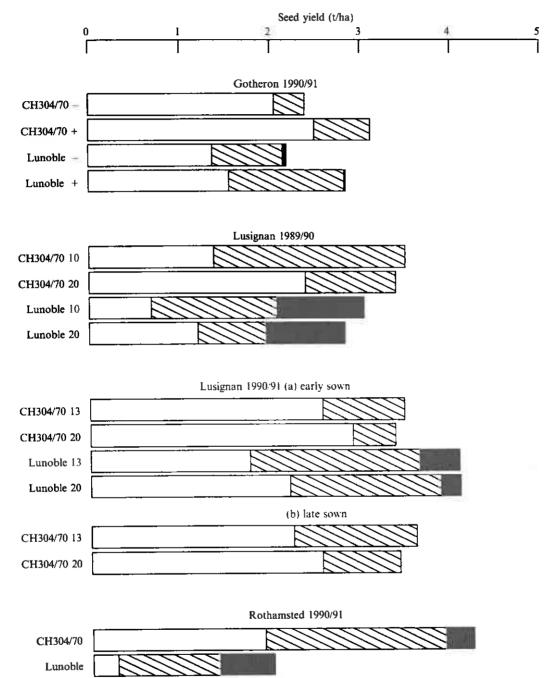


Fig. 1. The effects of location, sowing date and plant density on the distribution of seed yield between mainstem (\square), first-order (\boxtimes) and second-order (\boxtimes) pod levels in indeterminate (Lunoble) and determinate (CH304/70) autumn-sown lupins in France and the UK in 1989/90 and 1990/91. Crops at Gotheron were grown with (+) or without (-) irrigation, and crops at Lusignan were grown with different numbers of plants/ m^2 (10, 13 or 20) or, in 1990/91, were sown on different dates.

certain extent, the amount of branching. Plant density, within the range used in these experiments, had little effect on the amount of branching, total dry matter

production or yield, as had been shown previously by Huyghe (1990), but did affect the distribution of yield between the various pod levels. When the effects of

Table 4. Mean weights for seed (mg, 100% dry matter) of different pod levels on the plant, and the overall value for the whole plant of indeterminate (cv.

					Branches	hes				
	Mainstem	stem	First-order	order	Second-order	-order	Third-order	order	Whole plant	plant
	CH304/70 Lunoble	Lunoble	CH304/70 Lunoble	Lunoble	CH304/70 Lunoble	Lunoble	CH304/70 Lunoble	Lunoble	CH304/70 Lunoble	Lunoble
Lusignan 1989/90	246	231	244	226		981	[1]		245	213
20 plants/m²	276	253	268	235		206	ļ	()	274	233
Early sown						;				i
13 plants/m²	279	258	278	241		213	1	l	278	242
20 plants/m²	294	281	286	5 1 4		223	ŧ	ľ	293	263
Late sown									6	
13 plants/m ²	258		257					!	228	ļ
20 plants/m²	277		261					8	273	ij
Rothamsted 1990/91	249	220	246	<u>다</u>	22%	171		145	245	200

sowing date and density were removed in an analysis of covariance, using mainstem leaf number and plant density as covariates, the differences between locations in yield and mean seed weight and the genotype × location interaction still remained highly significant (Table 4). The genotype × location interaction on yield largely depended on the exceptionally good performance of CH304/70 and the poor performance of Lunoble at Rothamsted.

Indeterminate lupins can produce up to four orders of branches in a season, should growing conditions permit. These branches can bear 8-10 leaves and internodes and under favourable conditions plants can grow up to 200 cm tall. Pods and branches develop simultaneously throughout growth and when vegetative growth is vigorous, competition for assimilates between growing branches and developing pods can result in much pod abortion. In particular, few mainstem pods may be retained if there is severe competition from growing first-order branches (e.g. as in Lunoble at Rothamsted; Fig. 1). The determinate CH304/70 produces a well-developed mainstem and first-order branches and a few, weak second-order branches. A maximum of four leaves are produced on the lowest first-order branch on the mainstem and progressively fewer leaves on the upper ones (B. Julier, unpublished). This limits branch length, makes flowering on the mainstem and branch inflorescences more synchronous, and lessens the degree of competition between branches and developing mainstem pods. Also, because the lower branches grow longer than the upper ones, all of the pods are borne at the same height and in good light conditions close to the top of the plant canopy where they grow faster and ripen earlier (G. F. J. Milford & J. M. Day, unpublished). For these reasons, the determinate line CH304/70 ripened earlier and yielded as well as, or better than, the indeterminate Lunoble at most locations in this series of experiments.

Indeterminate lupins tend to be well adapted to those regions of southern France where their vegetative growth and branching are restricted by warm and dry growing conditions. For instance, at Lusignan in 1990/91, and under typical seasonal weather conditions for that site, the growth of Lunoble was restricted to a mainstem plus two orders of branches even with irrigation, and most of the yield was produced from pods on the mainstem and first-order branches. Under such conditions, there was little advantage in having a genetically restricted form. Under the hot and dry conditions of Gotheron, the vegetative growth of Lunoble was restricted even further, to the mainstem plus the first-order branches. This limited yield because, Lunoble being late flowering, high summer temperatures and drought increased the abortion of the later-produced flowers and pods on the lateral branches. The determinate CH304/70 performed better under these conditions,

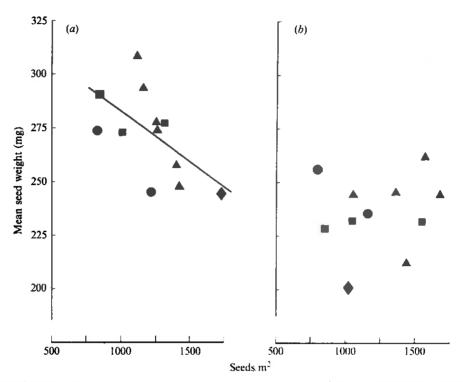


Fig. 2. Relationships between mean seed weight (mg) and number of seeds m^2 for (a) a determinate cultivar, CH304/70 (regression of y on x; y = 328 - 0.045x, s.e. for b = 0.019) and (b) an indeterminate cultivar. Lunoble, of autumn-sown lupin grown at Gotheron (\blacksquare), Dijon (\blacksquare), Lusignan (\blacktriangle) and Rothamsted (\spadesuit) in 1989/90 and 1990/91.

because its flowering was more synchronous and there was less internal competition between developing branches and mainstem pods. This meant that more of its yield was produced early on the mainstem, and these pods largely avoided the harmful effects of a later drought.

The determinate CH304/70 also performed better under cooler and wetter conditions. At Lusignan (1989/90) and Rothamsted (1990/91), the indeterminate growth of Lunoble was vigorous and the strongly-growing first-order branches shaded and competed strongly with mainstem pods for assimilates. Although many pods were set on the main-stem inflorescence, a large proportion of them subsequently aborted. Good yields were obtained at Lusignan, because the loss of pods from the mainstem was compensated for by extra pods set on second-order branches. At Rothamsted, the cool weather persisted into early summer, vegetative growth continued, and three orders of branches were produced, none of which set sufficient pods to compensate for the small number on the mainstem. Therefore, the total yield was decreased, with very little being produced on the mainstem. In contrast, CH304/70 produced most of its yield on the mainstem and first-order branches at both locations. Even under the continued cool

growing conditions at Rothamsted in 1990/91, there were only a few weak second-order branches which produced few pods. Milford et al. (1993) described experiments at Rothamsted which compared the growth of another indeterminate cultivar. Lugel, in contrasting seasons. In the hot, dry summer of 1989/90, Lugel yielded 4:45 t/ha of which 80% was produced on the mainstem and first-order branches. In the cool, wet 1990/91 season, there was more extensive growth in Lugel than in Lunoble; it produced five orders of branches, four of which bore pods at harvest. Lugel yielded only 1:27 t/ha, of which little was produced by pods on the mainstem and 60% was produced by those on second- and third-order branches.

The climates at Gotheron and Rothamsted in 1990/91 probably represent the two extremes under which lupins are likely to be grown in Europe. The series of experiments described here suggest that across this range determinate genotypes are likely to have better yield stability than indeterminates. Under ideal conditions, such as those at Lusignan, indeterminates probably have greater yield potential because of their ability to produce yield on high-order branches. Under both hot/dry and cool/wet conditions, determinates have the potential to outyield

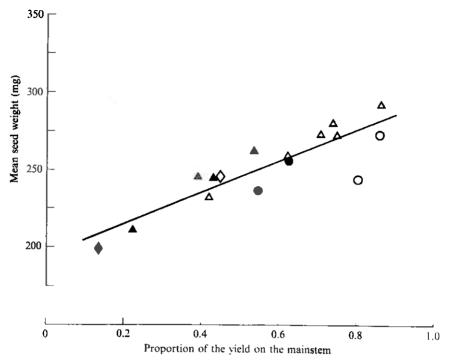


Fig. 3. Relationship between mean seed weight (mg) and the proportion of yield on the main stem for a determinate line. CH304/70 (open symbols) and an indeterminate cultivar. Lunoble (closed symbols) of autumn-sown lupin grown at Gotheron ($\bigcirc \bigcirc$). Lusignan ($\triangle \triangle$) and Rothamsted ($\bigcirc \bigcirc$) in 1989/90 and 1990/91 (regression of y on x: y = 195 + 100x, s.e. for b = 15).

indeterminates. This conclusion is not likely to be influenced by the comparisons in these experiments being made at different plant densities at the various sites because Huyghe et al. (1990) have shown, at least for indeterminate lupins, that yields are not sensitive to plant densities from 7 to 21 plants/m² because decreased plant number is accompanied by a proportional increase in the number of pods per plant.

Seed size progressively decreases in pods borne higher on the plant in indeterminate Lunoble, but remains nearly constant in CH304/70 (Milford et al. 1993). As a consequence, mean seed weight tends to be more stable across sites in CH304/70, in which the mainstem and the first-order pods produce all of the yield in France and most of it in the UK. In Lunoble. a variable proportion of the yield is produced by the higher-order branches where seed size is smaller. The overall mean seed weight was larger in CH304/70 than in Lunoble (Table 4), and was negatively correlated with the number of seeds/m² in CH304/70 (Fig. 2a; r = -0.594, 11 D.F.) but not in Lunoble (Fig. 2b; r = 0.221, 9 D.F.). However, differences in mean seed weights between locations were also strongly and positively correlated with the proportion of yield produced on the mainstem with the relationships for the indeterminate Lunoble and the determinate CH304/70 conforming to a common regression of mean seed weight on mainstem proportion of yield (Fig. 3: $r = 0.877, 14 \, \text{D.F.}$). Seed size is a heritable character (Le Seeh & Huyghe 1991), but these graphs show that there is also site and season variation in seed size as a consequence of differences in crop structure brought about by different weather conditions.

The breeding of autumn-sown genotypes with a determinate structure is a breakthrough that should extend the geographical range of lupins, grown for grain, in Europe. This first comparison of the performance of the new determinate line CH304/70 in France and England confirms the conclusions from earlier physiological pruning studies on the potential for autumn-sown, determinate genotypes in cooler climates (Milford et al. 1993). In particular, improved yield stability combined with early harvest under cool conditions potentially makes lupins a commercially viable crop for the UK. The determinate lupin has some features which also make it better suited than indeterminates to hot, dry areas. There is sufficient genetic variability within the new determinate architecture to select for early flowering, thus further increasing the potential of determinate lupins in southern Europe.

REFERENCES

- GLADSTONES, J. S. (1984). Present situation and potential of Mediterranean/African lupins for crop production. In *Proceedings of the 3rd International Lupin Conference*, pp. 18-37. La Rochelle, France: International Lupin Association.
- GROSS, R. (1986). Lupins in the old and new world a biological, cultural coevolution. In Proceedings of the 4th International Lupin Conference, Geraltown, pp. 244-277. South Perth, Australia: Western Australia Department of Agriculture.
- HUYGHE, C. (1990). White lupin architecture: genetic variability and agronomic consequences. In *Proceedings* of the 6th International Lupin Conference (Ed. D. von Baer), pp. 241–254. Temuco-Pucon, Chile: International Lupin Association.
- HUYGHE, C. & PAPINEAU, J. (1991). Winter development of autumn-sown white lupin: agronomy and breeding consequences. Agronomie 10, 709-716.
- HUYGHE, C., WELCKER C. & PAPINEAU, J. (1990). Dry matter and nitrogen accumulation in autumn-sown white lupin. In Proceedings of the 6th International Lupin Conference

- (Ed. D. von Baer), pp. 303-306. Temuco-Pucon, Chile: International Lupin Association.
- LE SECH, L. & HUYGHE, C. (1991). Diallel analysis on white lupin: breeding consequences. Agronomie 11, 719-726.
- MIKOLAICZYK, J., STAWINSKY, S. & WIZA, M. (1984). Directions actuelles de l'amélioration et l'état actuel des recherches sur l'acclimatation du lupin blanc en Pologne. In *Proceedings of the 3rd International Lupin Conference*, pp. 570-571. La Rochelle, France: International Lupin Association.
- MILFORD, G. F. J., DAY, J. M., LEACH, J. E., SCOTT, T. & MCEWEN, J. (1991). The effects of sowing date and plant structure on radiation interception, time of maturity and yield of autumn-sown Lupinus albus. Aspects of Applied Biology 27, Production and Protection of Legumes, 183–188.
- MILFORD, G. F. J., DAY, J. M., LEACH, J. E., STEVENSON, H. J., HUYGHE, C. & PAPINEAU, J. (1993). The effect of modifying plant structure on the yield and maturity of the white lupin Lupinus albus. Annals of Applied Biology 122, 113-122.

Autumn-sown white lupin (Lupinus albus L.) is a minor legume crop in

INTRODUCTION

Dry matter and nitrogen accumulation on autumn-sown white lupin (Lupinus albus)

cv. Lunoble

France, and the first cultivar, Lunoble, was released in 1989. Yield and yield stability are assumed to be higher in winter types than in spring types, as with other legumes Etévé and Derieux, 1982). Lupin seeds are a valuable source of protein, especially for

animal feeding, as the protein content ranges from 35 to 45 per cent of the seed dry

matter.

Annexe 5 : Accumulation de la matière sèche et de l'azote chez la variété indéterminée de lupin d'hiver Lunoble

Article accepté par European Journal of Agronomy

Station d'Amélioration des Plantes Fourragères Institut National de la Recherche Agronomique B. Julier, C. Huyghe and J. Papineau 86600 Lusignan, France

Abstract

branches contributed most to final dry weight and final pod weight. The distribution of dry matter among levels was influenced by year and density; the production of the Leaf area index reached 5.5 at its maximum. Each branch level sequentially developed a The duration of a LAI above 2.5 was positively correlated with the total dry matter production. Pod weight was not correlated with total dry matter. During pod filling, the leaf dry matter and nitrogen decreased, possibly indicating direct mobilization of dry matter and nitrogen accumulation of autumn-sown white lupin Total net dry matter accumulation was more than 1500 g m⁻² in most conditions, and net nitrogen accumulation reached 30 g m⁻² at harvest time. The mainstem and first-order (Lupinus albus L.) cv. Lunoble was studied in four seasons at different plant densities. mainstem increased and the production of upper levels decreased at the high density. LAI of 2, intercepting the major part of the incident light and shading the previous one. matter from leaves to pods. The dry

growing cycle lasts about 10 or 11 months.

Key-words: white lupin, dry matter accumulation, nitrogen content, partitioning, growth

During autumn and winter, the plant remains as a rosette which corresponds to reproductive plant parts compete for assimilates. In spring-sown white lupin, Duthion et the vegetative stage of the main apex and the period of leaf primordia production elongates and flowers. Then, the branches at each level elongate and flower. From the ime of flowering and pod set on the mainstem until maturity, both vegetative and al. (1987) found that 66 per cent of the final dry matter was accumulated during flowering. Pods are produced on different branch levels of the plants. The complete (Huyghe, 1991). After the vernalization requirement has been met, the mainstem

Various environmental factors can influence dry matter production. With autumn-sown white lupin, early sowings promoted vegetative development by increasing reported that higher plant populations produced greater dry matter of leaves, pods and seeds. In spring lupins, both Withers (1984) and Herbert (1977) noted that dry matter production at higher branch levels declined with increased density. With Lupinus ungustifolius L., unirrigated plants produced less total dry matter than irrigated ones the number of leaves on the mainstem (Huyghe and Papineau, 1990). Herbert (1977) French and Turner, 1991). In this study, dry matter and nitrogen accumulations in different canopies of autumn-sown white lupin cv. Lunoble were analyzed. The effets of season and density on the partitioning of dry matter and nitrogen between the different organs throughout

the plant cycle was studied. Yield and yield components were also studied in this design, in relation to vegetative production and are presented in another paper (Huyghe et al.,

MATERIALS AND METHODS

Experiments were in a randomized block design with three replications. The densities 1991/92 at INRA, Lusignan, in France, with the indeterminate autumn-sown cultivar used during the first two seasons were 7, 13 and 20 plants m^{-2} ; during 1990/91, 13 and sowing at higher density and by hand-thinning the plots at the end of the winter. Sowing Each year, plots were irrigated as needed to avoid drought stress. The soil was a deep clay with a water content at field capacity of 100 mm (depth 0-100 cm). The soil pH was 6.8. The crops were not inoculated as sufficient populations of Bradyrhizobium lupini are Field trials were conducted in four seasons, 1988/89, 1989/90, 1990/91 and Lunoble. This cultivar is characterized by high frost resistance and late flowering, 20 plants m⁻²; during 1991/92, 10 and 20 plants m⁻². These densities were obtained by dates were 10 October 1988, 08 October 1989, 04 October 1990 and 08 October 1991. naturally available in this soil.

second-order and third-order branches, respectively. The morphology of the mainstem was described by the number of mainstem leaves. The number of leaves on the second branches was also recorded. Thirty plants were recorded to provide means per plant in Plant morphology was described as in Farrington and Greenwood (1975). The different levels were named A0 for the mainstem, A1, A2 and A3 for the first-order, A1 branch was counted. In 1990/91 and 1991/92, the total number of leaves on A1 each season.

account, so this paper only renorts results on net dry matter. Each campling was The plot size was 7 m by 7.2 m, with 12 rows, 0.6 m apart. During the growing season, eight samplings of 1 m² each were made from the beginning of stem elongation onwards, the last occurring at maturity. The lost dry matter was not taken into

and pods. Dry weights were obtained after oven-drying at 80°C for 36 h. In separated from the previous one by one edge row. In 1989 and 1990, plants were separated into tap root, mainstem, branches, leaves and pods. The pods were separated method using an Auto-Analyzer^R II (Technicon^R). For statistical analyses, the date from by level. In 1991 and 1992, plants were separated into tap root, and by level into stems, 1990/91 and 1991/92, the nitrogen content in each organ was measured by Kjeldahl to sampling was transformed into degree days (°C d) above 3°C (Huyghe, sowing 1991).

index (LAI) through the specific leaf area. Huyghe (1992) indicated that a LAI of 2.5 was enough to intercept 90 per cent of the incident light in a lupin crop. The duration in C d, of LAI above 2.5 was estimated for each crop. For this, the curves of LAI (y) in The fit of the model to each curve was assessed by calculating a R2 as the ratio between the mean square of the regression and the total mean square of the model. The time in C d during which LAI was more than 2.5 was calculated as $sqrt(b^2-4c(a-in2.5))/c$. The NLIN procedure of SAS Software (SAS Institute, 1988) was used to fit the model to the unit mass of tissue) was estimated by the slope of the regression between the leaf area and the leaf weight. The leaf weight of each 1 m² sample was transformed into leaf area In 1990/91 and 1991/92 on the second, third and fourth samplings, specific respectively, were sub-sampled. Their total leaf areas were determined with a planimeter (Delta T DevicesR) and the leaves were weighed. The specific leaf area (leaf area per terms of thermal time (x) were adjusted to the exponential model : $y = \exp(a + bx + cx^2)$. leaf area was estimated by level. Three and six plants for low and high densities, data.

RESULTS

Influence of climate on architecture

The four years had contrasting weather (see Table 1 in Huyghe et al., 1993). 1986 he w The 1000.09 seas --- s char---zed t--- ot and summ 9

induced early lodging. The winter 1990/91 was intermediate, but spring and summer of 1991 were very hot and dry. In 1991/92, the winter was very cold, the spring and summer were rather wet but warm. Late lodging (at the beginning of July 1992) occurred due to excessive vegetative development, rains and wind. Winter temperature was warmer than usual, the spring rather mild, and a violent storm (19 May 1990) conditions influenced number of mainstem leaves (Table 1), as already described by Huyghe (1991). The cold winter in 1991/92 induced intense vernalization and a low number of mainstem leaves, but the mild winter 1989/90 induced a high leaf number. The structure of the branches, described by leaf number on the second A1 branch, was also influenced by year (Table 1). The densities had no effect on number of mainstem leaves and number of branches per plant.

Total net dry matter

In 1990 and 1992, the irregular shape of the curves was the consequence of severe In all cases, the growth curves had the same general sigmoid shape (Figure 1). lodging which variously affected the rows of the plots. Until 900 °C d in the winter, when canopy closure occurred. Maximum net dry matter, which was the maximum total density than at low densities in 1989 and 1990 (Table 2). In all years, maturity occurred at about 2600 °C d, corresponding to dates varying from 02 August in 1990 to 23 there was no significant growth. A linear growth period began after mainstem flowering, net dry weight of all the samples, was reached at about 2100 °C d; sooner at high weight, A0 accounted for the larger part of the total, followed by A1 and then A2. A3 August in 1991. At higher densities, dry matter accumulation started sooner in the spring At maturity however, the differences between densities were small. At the maximum dry matter stage, which corresponded to the sampling date with the maximum total net dry and the difference between densities was still present at maximum dry matter (Table 2). always contributed very little to the total net dry matter (Table 2).

Net leaf dry matter

The change in net leaf dry matter with thermal time was completely different from that of total net dry matter (Figure 2) as final leaf weight was zero because all the maturity. The maxima of the leaf dry weight curves had a peak in the dry summers of 1989 and 1991 but a plateau in the wet springs of 1990 and 1992. The maximum net leaf lry weight occurred on average at 1550 °C d and was 264 g m⁻². It was mainly affected leaves had fallen. This partly explains the decline of total net dry matter just before by year, but within each year, the highest densities had the highest leaf dry weight.

3). The various levels developed sequentially. Maximum dry weight was almost equal on A1 and A2, and both were higher than on A0. In 1992, development of A3 was equal to lower levels, although in 1991 the A3 level was very small. This was the consequence of The total leaf dry matter was the sum of the leaf dry matter per level (Figure dry summer in 1991 which stopped vegetative development. The development of the A3 in 1992 was responsible for the plateau of the total leaf weight. The same phenomenon may have occurred in 1990. Reducing plant density decreased leaf weight on mainstem, increased it on A3 branches in 1992 and affected it little on A1 and A2 oranches.

Neither year, stage of development, density nor level had significant effect on specific leaf area. The mean specific leaf area was $2.07~\mathrm{dm}^2~\mathrm{g}^{-1}$, and this value was index (LAI). The maximum LAI was about 5.5. The fit of the LAI curves to the considered constant over all the conditions to transform leaf dry weight into leaf area exponential model was good as the R2 was above 0.938 for the 10 crops considered. The time (in "C d) during which LAI was more than 2.5 varied from 797 °C d (in 1991 at 13 plants m⁻²) to 1128 °C d (in 1990 at 21 plants m⁻²). This time was highly correlated with the maximum total dry matter (Figure 4, r = 0.90, P < 0.001). Al and then A2 requentially reached a LAI of 2, which means that as soon as the last branch level had developed, it intercepted most of the incident light, and the lower levels were then shaded 00

Net pod dry matter

The evolution of total net pod weight in terms of thermal time had a sigmoid shape (Figure 5). The beginning of pod development as a consequence of the flowering date was the earliest in 1992 and the latest in 1990. After flowering, net pod weight increased linearly with accumulated temperature. Between 2200 °C d and maturity, pod dry weight was maximum and did not change. During this time, assimilate may be relocated from pod walls to seeds. In 1990, pod growth was very slow, probably as a consequence of early lodging which induced pod abscission on the mainstem and a poor pod set on the upper levels.

The effect of density on pod weight by level was important on A0 where the lowest density was less productive per m². This trend was not evident on A1 branches, and was reversed for A2 branches. Few pods were produced on A2 branches, and the number on A3 branches was negligible.

Tap root and stems

Tap root weight varied between 43.4 and 147.5 g m⁻² at maximum total dry matter stage (Table 2). It represented about 6 per cent of total dry matter. Stem weight was between 42 and 62 per cent of dry matter at its maximum (Table 2). In 1992, despite the formation of a third branch level, the amount of dry matter in the stems was less than in 1989 and 1990. A3 branches represented a small portion of the dry matter, only 5 per cent of the total stems at maximum dry matter stage. The stem dry weight decreased by 132 g m⁻² on average during the end of the growing cycle but the probably more susceptible to breakage or abcission. The dry matter lost by branches was partly available for pod filling.

Nitrogen content

The amount of N in the plants increased during the growing season, and the maximum N accumulation rate was concomittant with maximum dry matter accumulation rate (data not shown). In 1991/92, less nitrogen was accumulated at low than at high density, but in 1990/91, there was no effect of density on total nitrogen accumulation. Maximum N accumulation in leaves was observed at 1500 °C d in 1991 and 1992 (data not shown), and declined when N was rapidly accumulated in the pods, suggesting direct mobilization from leaves to pods. Total net N accumulation was 31.4 g m⁻² in 1990/91 and 29.4 g m⁻² in 1991/92. At harvest, the pods contained the majority of plant nitrogen (90 per cent), while the tap root and the stems were almost free of nitrogen (Table 3).

The overall percentage of nitrogen during the growing period was 2.6 per cent, the concentration being higher in early spring (Figure 6). Tap roots and stems had 2.4 and 1.4 per cent, respectively, of nitrogen at the beginning of the spring, and this concentration decreased to less than 1 per cent at maturity. Leaves had between 3 and 5 per cent of nitrogen with some variation during the season, but the concentration decreased during senescence. The nitrogen concentration of the pods was around 3.3 per cent when young, and reached 4.4 per cent at maturity.

DISCUSSION

With the autumn-sown cultivar Lunoble, the maximum net dry matter reached 1500 g m⁻² in most of the conditions encountred in this study. This is more than reported elsewhere for spring lupin: between 1200 and 1500 g m⁻² depending on the density by Herbert (1977) in New-Zealand, 1000 g m⁻² for Duthion *et al.* (1987) in France, 1200 g m⁻² for Ayisi *et al.* (1992) in north USA. Larson *et al.* (1989) obtained between 900 and 1500 g m⁻² when autumn-sowing a spring cultivar in a mediterranean climate. The general sigmoid shape of growth curves was the same as described

is ty.

reser

o hoi

198

hion

vious lupin

growth and yield. No significant relationship was evident between total dry matter at vegetative dry weight. This feature was partly the consequence of a large amount of dry matter stored in structural organs such as stems. The structural parts as dwarf (Huyghe, 1990) and determinate (Julier et al., 1993) with shorter internodes fewer branch levels, respectively, store less dry matter in the stems. Growth habit As a consequence of the wet spring of 1990 and the wet summer of 1992, vegetative growth was greater in 1989/90 and 1991/92 than during the dry years of 1988/89 and 1990/91. The production of dry matter depended on the duration of the time when LAI was above 2.5. However, the LAI of the crops was higher than needed to intercept the incident radiation. Brown (1984) states that in most cases, extra LAI is not detrimental to maturity and pod weight (r=0.25, P>0.05), showing that high yield was not associated weakly contributed to final translocations towards seeds. Other architectural types, such Indeed, Silim and Saxena (1992) on faba bean showed that determinate lines partitioned curve, excepted the leaves which had all abcissed at maturity. The quantity of dry matter in vegetative parts was always greater than in reproductive parts (pod walls and seeds). probably affects dry matter partitioning between vegetative and reproductive parts. proportionately more of the dry matter to the reproductive parts. with high

The dry matter was mainly present in A0 and A1 levels, even when A2 and A3 branches developed. Each level had a LA1 of at least 2 at its maximum. The pods were present on three or four levels, but those of A0 and A1 contributed most to final pod weight. The A2 pods represented up to 10 per cent of the total pods, and the A3 pods never developed. The contribution of the different levels to dry matter and pod production was influenced by year and density. The dry weight of A0 was higher at high density than at low, but the upper branches developed more at low density.

The influence of density on dry matter accumulation was mainly important in the early stages of development. When the second level started to develop, the differences in total dry matter between various densities lessened. Indeed, the indeterminate growth habit allowed great morphological variations in relation to the

growing conditions. The upper branch levels are the means of buffering the plants against environment variations (Withers, 1984), and this is especially true on autumnsown lupin which has a high vegetative vigour. A late genotype such as Lunoble has a large number of mainstem and branch leaves. Its vegetative development allows, whatever the plant densities studied here, a LAI of at least 2.5 when the AI branches develop. After this stage, all the crops produced the same amount of dry matter. At low densities, dry matter of leaves, stems or pods on A0, in g m⁻², were lower than at high densities. At all densities of this study, the AI level tended to have the same dry matter weight per unit area for each plant part, stem, leaf and pod. The A2 level was often more developed, per unit area, at low density, as already observed by Herbert (1977) on spring lupin. The fact that density had little effect on dry matter expressed in g m⁻² meant that individual plant development was significantly modified by density, and that all the components in g per plant decreased when density increased.

During pod growth, total leaf dry weight and leaf nitrogen content declined. Greenwood et al. (1975) speculated on the sources of carbon assimilate for seed filling. They proposed, as already observed on pea by Flinn and Pate (1970) and Pate and Flinn (1973), three possible sources: (i) the remaining green leaves, (ii) the assimilate mobilized from stems and senescing leaves and (iii) the photosynthetic recycling of respiratory CO₂ within the pod. For lupin, these three assimilate sources may also contribute to pod growth. At the beginning of seed filling, the green leaves were photosynthetically active, even though rapidly senescing. This leaf senescence may have provided assimilate for pod growth but some carbon losses occurred as senescent leaves fell on the ground. Mobilization of assimilates from stems was less important than from leaves. In our experiments, stems lost on average 25 per cent of their dry matter between the maximum dry weight stage and maturity. Photosynthetic activity of lupin pods is potentially important in carbon economy (Pate et al., 1977). However, even though lupin pods can photosynthesize, most of them were severely shaded by upper leaves in cv. Lunoble. During growth, the A1, A2 and then A3 branches sequentially reached a

LAI of 2. Most of the pods contributing to the final yield were on the A0 and A1 levels. These pods were completely shaded by the time the A2 and A3 branches developed.

It is likely that on indeterminate plants, the end of vegetative development is induced by two phenomena, (i) a dry climate, and/or, (ii) the higher sink strength of the pods than sink strength of the vegetative part. In the four growing seasons considered, maturity occurred nearly at the same time (2600 °C d) although vegetative growth was greater in 1990 and 1992 than in 1989 and 1991. The spring cultivar Kali needed about 1700 °C d (base 3 °C) from sowing till maturity in the three seasons studied (Duthion et al., 1987). The autumn-sown cv. Lunoble needed about 900 °C d more than the springsown cv. Kali. This difference was accounted by the duration of the winter. However, the maturity date of a spring crop does not always occur before that of an autumn crop (expressed in calendar days). The requirement of 2600 °C d from sowing to maturity prevents the cultivation of cv. Lunoble in Northern Europe. Trials in the UK with Lunoble showed that it failed to mature acceptably early (Milford et al., 1991). For Northern Europe, lupin crops recommended are either spring types or more likely determinate winter types (Julier et al., 1993).

Nitrogen accumulation at harvest was 30.4 g m⁻². Duthion *et al.* (1987) found that a spring-sown lupin accumulated 30 g N m⁻² and Larson *et al.* (1989) on spring types sown in autumn observed between 21.9 and 27.6 g N m⁻². In our study, plants nodulated normally so they were probably not N-limited at any time during growth (Ayisi *et al.*, 1992). Symbiotically fixed N represented between 67 and 78 per cent of total N content according to Larson *et al.* (1989) and 80 per cent according to Duthion *et al.* (1987). Duthion *et al.* (1987) calculated that 47 per cent of N came from accumulation during the seed filling period, and 53 per cent was provided by mobilization of N accumulated before this period. Leaves and pods were the richer plant parts in nitrogen. Nitrogen from leaves was remobilized or fell on the ground at the end of the growing period. Duthion *et al.* (1987), on spring white lupin, found that 88 per cent of leaf nitrogen was remobilized. And mainly accumulated by pods. So when the

leaves fell on the ground, the loss in nitrogen is much lower than the loss in carbon. Nitrogen from pods was mainly stored in the seeds, as the pod walls had less than 1.5 per cent of nitrogen at maturity. Efficiency of mobilization of nitrogen from all the plant organs towards the pods was very high as the quantity of nitrogen in stems, root and leaves at maturity was near zero.

AKNOWLEDGEMENTS

We thank J.-M. Pissard and P. Cormenier for their technical assistance, and Union Nationale Interprofessionnelle des plantes riches en Protéines for financial

REFERENCES

- Ayisi K.K., Putman D.H., Vance C.P. and Graham P.H. (1992). Dinitrogen fixation, nitrogen and dry matter accumulation, and nodulation in white lupine. Crop Sci., 32, 1197-1202.
- Brown R.H. (1984). Growth of the green plant. In: M.B. Tesar (ed) Physiological basis of crop growth and development. Madison: American Society of Agronomy Inc. & Crop Science Society of America Inc., pp. 153-174
- Duthion C., Amarger N. and Mariotti A. (1987). Accumulation potentielle de matière sèche et d'azote chez le lupin blanc de printemps (Lupinus albus L.). Agronomie, 7, 585-593.
- Etévé G. and Derieux M. (1982). Variabilité de la durée de la phase végétative chez le pois (*Pisum sativum L.*). Application à la sélection de types résistants à l'hiver et à la détermination de la date de semis. *Agronomie*, 2, 813-817.
- Farrington P. and Greenwood E.A.N. (1975). Description and specification of the branching structure of lupins. Aust. J. Agric. Res., 26, 507-510.
- Flinn A.M. and Pate J.S. (1970). A quantitative study of carbon transfer from pod and subtending leaf to the ripening seeds of the field pea (Pisum arvense L.). J. Exp. Bot., 21, 71-82.
- French R.J. and Turner N.C. (1991). Water deficits change dry matter partitioning and seed yield in narrow-leafed lupins (Lupinus angustifolius L.). Aust. J. Agric. Res., 42, 471-484.
- Greenwood E.A.N., Farrington P. and Beresford J.D. (1975). Characteristics of the canopy, root system and grain yield of a crop of Lupinus angustifolius cv. Unicrop. Aust. J. Agric. Res., 26, 497-510.
- Herbert S.J. (1977). Growth and grain yield of Lupinus albus at different plant populations. N. Z. J. Agric. Res., 20, 459-465.
- Huyghe C. (1990). White lupin architecture. Genetic variability. Agronomic consequences. Proceedings of the 6th International Conference, D. Von Baer (ed), International Lupin Association, Temuco-Pucon, Chile, 241-254.
- Huyghe C. (1991). Winter growth of autumn-sown white lupin (Lupinus albus L.): main apex growth model. Ann. Bot., 67, 429-434.

- Huyghe C. (1992). Le lupin. In: Gallais A. and Bannerot H. (Eds.) Amélioration des espèces végétales cultivées. Paris: Institut de la Recherche Agronomique, pp. 204-217.
- Huyghe C., Julier B., Papineau J. and Harzic N. (1993). Yield and yield components of indeterminate autumn-sown white lupin cv. Lunoble. *Eur. J. Agron.*, submitted.
- Huyghe C. and Papineau J. (1990). Winter development of autumn sown white lupin: agronomic and breeding consequences. Agronomie, 10, 709-716.
- Julier B., Huyghe C., Papineau J., Milford G.F.J., Day J.M., Billot C. and Mangin P. (1993). Seed yield and yield stability of determinate and indeterminate autumnsown white lupins (*Lupinus albus*) grown at different locations in France and the UK. J. agric. Sci., Cambridge, 121, 177-186.
- Larson K.J., Cassman K.G. and Phillips D.A. (1989). Yield, dinitrogen fixation, and aboveground nitrogen balance of irrigated white lupin in a mediterranean climate. *Agron. J.*, 81, 538-543.
- Milford G.F.J., Day J.M., Leach J.E., Stevenson H.J., Scott T. and McEwen J. (1991). Effects of sowing date and plant structure on radiation interception, time of maturity and yield of autumn-sown Lupinus albus. Aspects of Applied Biology, 27, Production and protection of legumes, 183-188.
- Pate J.S. and Flinn A.M. (1973). Carbon and nitrogen transfer from vegetative organs to ripening seeds of field pea (Pisum arvense L.). J. Exp. Bot., 24, 1090-1099.
- Pate J.S., Sharkey P.J. and Atkins C.A. (1977). Nutrition of a developing legume fruit. *Plant Physiol.*, 59, 506-510.
- SAS Institute (1988). SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. SAS Institute Inc., Cary, N.C., USA.
- Silim S.N. and Saxena M.C. (1992). Comparative performance of some faba bean (Vicia faba) cultivars of contrasting plant types. 2. Growth and development in relation to yield. J. agric. Sci., Cambridge, 118, 333-342.
- Withers N.J., 1984. Components of lupin seed yield. In: Proceedings of the 3rd International Lupin Conference, La Rochelle: International Lupin Association, pp. 270-287.

Table 1. Number of leaves on mainstem and number of leaves on second A1 branch, total leaf number on A1 branches for four years, on cv. Lunoble. Numbers within brackets are standard error of the mean.

	Number of leave	Number of leaves Number of leaves Total number of	Total number of
Season	on mainstem	on 2nd A1 branch leaves on A1 level	leaves on A1 level
1988/89	28.0 (3.5)	9.26 (0.5)	
06/6861	31.1 (2.2)	9.20 (0.4)	
1990/91	25.7 (2.4)	9.25 (0.7)	42.55 (8.4)
1991/92	22.8 (1.6)	9.45 (0.7)	31.05 (4.5)

Table 2. Thermal time from sowing (in °C d) to attainment of maximum net dry matter, and net dry matter for tap root, stems, A0, A1 and A2 levels and total (in g m⁻²) at this stage, for four growing seasons, for cv. Lunoble. SE is standard error for residual.

Season	1988/89	68/8		1989/90	06/		16/0661	16/	1991/92	76,		
Density (plants m ⁻²)	21	13	7	21	13	7	70	13	70	10	Overail Mean SE	II SE
Thermal time 1900	1900	2236	2236	2038	2310	2310	2011	2011		976 1976	2100	7
Tap root	57	51	43	148	108	78	117	%	118	106	92	16
Stems	806	796	602	1080	996	855	717	594	669	5 84	780	132
40							999	485	652	490	548	107
41							456	438	529	507	483	73
42							264	231	255	324	269	65
43							29	47	103	169	76	37
「otal	1475	1451	1475 1451 1299 1930 1552 1378 1470	1930	1552	1378		1296	1662	1596	1511	193

Table 3. Nitrogen yield (in g m^{-2}) at maturity in the different organs of cv. Lunoble in two seasons at two plant densities. SE is standard error for residual.

Season	16/0/61		1991/92			
Density (plants m ⁻²)	20	13	20	10	SE	
Tap root	0.56	0.46	0.36	0.39	0.05	
Stems	2.24	1.89	1.86	1.87	0.18	
Pods	28.72	28.87	28.41	23.61	0.07	
Total	31.52	31.22	32.00	26.85	0.15	

LEGENDS TO FIGURES

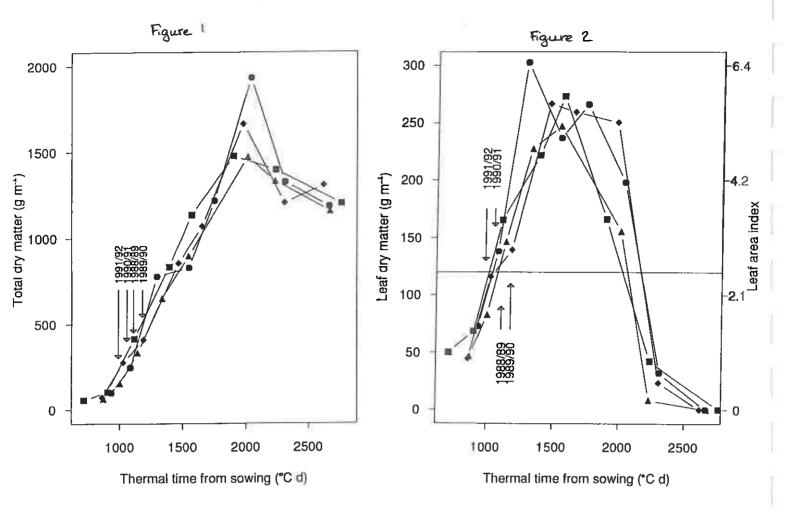
Figure 1. Total net dry matter accumulation of cv. Lunoble during four growing seasons (\blacksquare : 1988/89, \bullet : 1989/90, \triangle : 1990/91, \Longrightarrow : 1991/92) at the density of 20 plants m⁻². Arrows indicate flowering dates of mainstem. SE = 95.

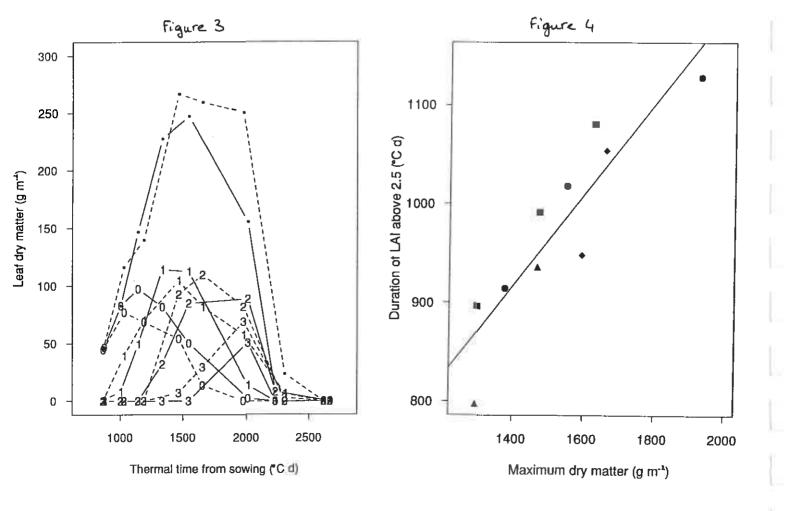
Figure 2. Leaf dry matter accumulation and LAI development of cv. Lunobie during four growing seasons, at the density of 20 plants m^{-2} . Legend as in Figure 1. Arrows indicate flowering dates of mainstem. Horizontal line is for LAI = 2.5. SE = 20.

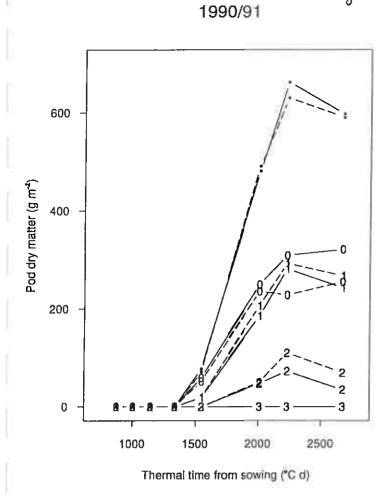
 Figure 4. Maximum dry weight as influenced by duration of LAI above 2.5, on cv. Lunoble, for four growing seasons. Regression line is y=273~(+/-122)~+~0.46~(+/-0.08)~x. Legend as in Figure 1.

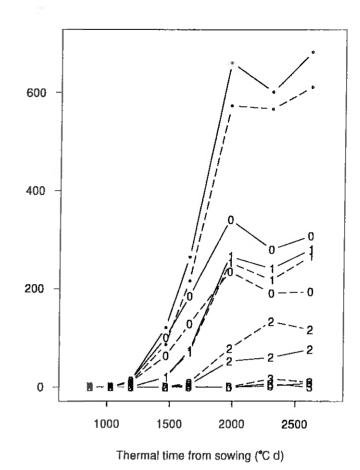
Figure 5. Pod dry matter accumulation by level of cv. Lunoble during two growing seasons, at two densities ($\frac{1}{2}$ 20 plants m⁻², --- 10/13 plants m⁻². SE = 41.

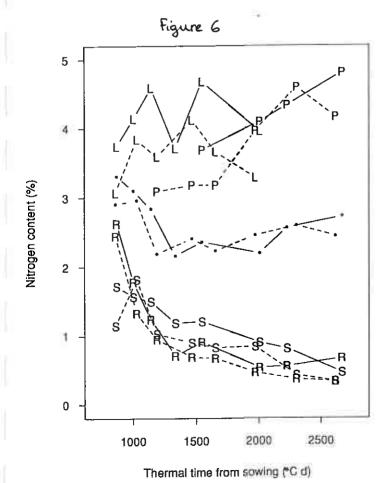
Figure 6. Nitrogen concentration per organ (L: leaves, P: pods, S: stems, R: root) and overall (\bullet) during two growing seasons, for cv. Lunoble, at the density of 20 plants m⁻². SE for overall nitrogen concentration = 0.22













Annexe 6 : Rendement et composantes du rendement chez la variété indéterminée de lupin d'hiver Lunoble

Article accepté par European Journal of Agronomy

C. Huyghe, B. Julier, N. Harzic and J. Papineau Station d'Amélioration des Plantes Fourragères Institut National de la Recherche Agronomique 86600 Lusignan, France

Abstract

seed yield and its components were analysed in the autumn-sown white lupin cultivar Lunoble across a range of 19 cropping conditions. Under irrigation, year had a irrigation. The yield was significantly correlated with the mean seed weight and with the rield. Harvest indices were higher without than with irrigation. The seed yield on the and the water status, on the yield and yield stability are discussed in relation to the significantly influenced seed yield, the average seed yield being higher than under number of seed per m2. Under irrigation, the yield was strongly correlated with the harvest ndex while, under rainfed conditions, biological yield was the main factor limiting seed The intra-plant competition and the effects of the environment, especially the plant density major effect and plant density little affected the total seed yield but changed the contribution of the different pod levels. Under rainfed conditions, both sowing date and plant density mainstem was negatively correlated with the total dry weight of the branches at maturity. architecture of the autumn-sown white lupin. Key-words: white lupin, seed yield, mean seed weight, harvest index, yield

White lupin (Lupinus albus L.) seed is a valuable source of protein, especially for unimal feeding, as its protein content ranges from 35 per cent to 45 per cent of seed dry stability of autumn-sown white lupins are expected to be better than those of spring-sown Most of the presently available cultivars are spring-sown. However, seed yield and yield natter. Agriculturally, white lupin offers farmers an attractive, low-input, protein crop. crops as already stated for other grain legumes (Etevé and Derieux, 1982)

INTRODUCTION

Yield and yield components of indeterminate autumn-sown white lupin (Lupinus

ulbus) cv. Lunoble

1991). This stage is frost tolerant. The first cultivar bred in France, Lunoble, was released in 1989. It is frost tolerant, late flowering and characterized by a vigorous, indeterminate Autumn sowing of white lupin is a common husbandry technique in the Southern (Postiglione, 1983), In these countries, traditionally cultivated populations have low frost esistance and flower early. Autumn-sown white lupin is still a minor crop in France and frost resistance is considered a major breeding objective (Huyghe and Papineau, 1990). The plants stay in a rosette form during the autumn and winter which corresponds to the growth habit. This paper reports the yield and yield components of this cultivar measured across a wide range of husbandry techniques and climatic conditions. The potential and the regetative stage of their main apex and the period of leaf primordia production (Huyghe, European countries, e.g. Spain and Portugal (Simpson and McGibbon, 1982) and Italy imits of this cultivar will be discussed

MATERIAL AND METHODS

Field trials were conducted at INRA (Institut National de la Rerberche Agronomique) Lusignan, France, on a deep clay silt soil at pH 6.7 with an available soil water field capacity of 100 mm (depth 0-100 cm). In this paper, the mainstem is refered to as A0 level. The first-order branches and the second-order branches are refered to as A1 and A2 levels, respectively (Farrington and Greenwood, 1975). In the experiments, the structure of the plants was described by the average numbers of leaves on the mainstem and on the second first-order branch of sample of 30 plants.

years at different densities. All sowings were in early October. In 1988/89, later refered to The experimental design had three replications. The plot size was 7 m x 7.2 m with rows 0.6 m apart. The plots were watered until the beginning of July to avoid water stress. At mainstem, branches and pod walls and seeds of the different levels. In 1991 and 1992, the branches of the different levels were also separated. The plant parts were oven-dried for 36 The data presented in this paper relate to the seed yield and the mean seed weight, both at 100 per cent dry matter. The data on dry matter and nitrogen accumulation during the In experiment 1, the late flowering, indeterminate cultivar Lunoble was grown in four as 1989, and 1989/90, later refered to as 1990, three densities were studied: 7, 13 and 20 plants m⁻². In 1990/91, refered to as 1991, and 1991/92, refered to as 1992, the densities were 13 and 20 plants m⁻² and 10 and 20 plants m⁻², respectively. These stand densities were obtained by sowing at higher density and by hand thinning at the beginning of March. maturity, a subplot of 1 m2 was sampled. The plants were separated into tap root, h at 80°C and weighed. The weights obtained are for net dry matter, no estimation of losses during senescence was made. The seeds were counted and the mean seed weight calculated. A large subplot of 7.2 m² was combined to give an accurate measurement of seed yield. growth cycle in this experiment is presented in another paper (Julier et al., 1993b).

Experiment 2 was carried out in 1991/92. Lunoble was sown at three sowing dates (18 September 1991, 05 October 1991, and three densities (10, 20 and 40 plants m⁻²) with three replications. The intermediate sowing date corresponded to the sowing date of experiment 1 in 1991/92. The stand densities were obtained by hand thinning in late March. Plot size was 3 m x 2.4 m. Rows were 0.6 m apart for the two lowest densities and 0.3 m apart for the highest one. This experiment was not irrigated. The yield was measured on a plot of 3 m x 1.2 m and a subplot of 3 m x 0.6 m was sampled for measurement of the dry weight of the different plant parts. The plants were separated into stems, pod walls and seeds of the different levels. The harvest index was calculated as the ratio between the total seed yield and the total above-ground dry matter at harvest time. This last parameter does not include the senescent plant parts lost before harvest.

Experiments 1 and 2 in 1991/92 were adjacent, on the same soil and were given the same management, irrigation excepted. Even though no statistical test can be calculated, the comparisons between experiments can be regarded as valid.

RESULTS

Influence of climate on architecture

The weather data and the irrigation given to experiment 1 are presented in table 1. The 1989 season was characterized by a hot and dry summer. In 1990, the winter was warmer than the average, the spring rather mild and a violent storm (19 May 1990) induced early lodging. The winter 1990/91 was intermediate and followed by a hot, dry spring and summer. In 1992, the winter was cold, the spring dry especially in May and the summer warm and wet. Lodging occurred in early July in the watered plots due to a large vegetative development. Plant structure is presented in Table 2. Number of leaves on mainstem was influenced by year and sowing date, as described by Huyghe and Papineau (1990). The influence of these factors on the number of leaves per A1 branch was lower. There was no effect of density on number of leaves per plant.

Seed yield

In experiment 1, there were significant differences in the seed yield among years (Table 3). The best years for yield were 1989 and 1991 with mean seed yields of 3.9 t ha⁻¹ and 4.1 t ha⁻¹, respectively, while the lowest yield was obtained in 1990 (2.9 t ha⁻¹). The effects of the density and the interactions between year and density were not significant.

The contribution to total seed yield of the different levels varied with year and density (Table 3). Thus, under irrigation, there was compensation for yield between the different levels. For the A0 level, the differences between years were similar to those observed for total seed yield. Density significantly influenced the A0 yield, the highest density leading to the highest yield on A0. On the upper levels, the year effect was not consistent. The effect of year on A1 seed yield was similar to that observed at the A0 level. The differences among years in the A2 seed yield were the opposite of the effects on the A0 seed yield. The

lowest densities induced an increased contribution of the A1 and A2 levels to the yield. At 20 plants m⁻², the A0 level contributed more to the yield than the upper levels (up to 58 per cent). At 10 and 13 plants m⁻² and more especially at 7 plants m⁻², the A1 level always contributed more than the A0 level (up to 54 per cent at 7 plants m⁻² in 1989). In all cases, the A2 level produced less than any of the first two levels.

The mean yield from experiment 2 of 1992 was much higher than the mean yield of experiment 1, 4.78 t ha⁻¹ vs. 3.51 t ha⁻¹. Even though the experimental design does not allow us to deduce wether the difference in yields between experiments were significant, the difference was very large. In experiment 2, both sowing date and plant density influenced the yield. The early sowing allowed a significantly higher yield than the later ones (Table 4). Plots with 40 and 20 plants m⁻² yielded significantly more than those with 10 plants m⁻². The yield of the A0 level was not affected by sowing date but increased with increasing density. A significant interaction between density and sowing date was detected for seed yield of A1 level. The A1 yield was higher from the earliest sowing date than from the later sowing dates and was lower at 40 plants m⁻² than at the two lower densities. However, it remained very small, the greatest contribution to the seed yield being 10 per cent for the low density and intermediate sowing date.

When both experiments were considered together, the total seed yield was positively correlated with the A0 yield (r = 0.804, P < 0.001) and with the A1 yield (r = 0.543, P < 0.05) but negatively correlated with the A2 yield (r = -0.610, P < 0.01)

The variation observed for total seed yield in the two experiments was very large, from 2.26 t ha⁻¹ to 5.84 t ha⁻¹, 90 per cent of the yields being between 3 and 5.2 t ha⁻¹. This wide variation, with both extremely high and low yields, showed that the yield stability of this lupin cultivar was poor under the range of husbandry techniques and climates that the crops experienced.

Mean seed weight

In the experiment 1, there was a significant difference among years in the mean seed weight at all levels. The 1989 and 1991 seasons gaved a mean seed weight significantly greater than the other two years, the lowest seed weights being recorded in 1990 (Table 5). The overall plant mean seed weight and the A0 mean seed weight were significantly greater at the highest densities. At the contrary, no significant difference between densities was detected for the A1 and A2 mean seed weights.

In experiment 2, mean seed weight of the different levels was not affected by the sowing date. For A0 and A1 levels, mean seed weight significantly decreased with decreasing plant density (Table 6).

The mean seed weight in experiment 2 was greater than in experiment 1, 301 mg vs. 255 mg. In both experiments, the mean seed weight of the A0 seeds was similar to that of the A1 seeds whatever the husbandry techniques, and it was lower for the A2 seeds.

Relationship between seed yield and mean seed weight

The mean seed weights of both experiments were plotted against the number of seeds per m^2 for the 19 crops (Figure 1). The hyperbolas are curves of constant yield. The mean seed weights recorded in experiment 1 were lower than those in experiment 2. In general, yield variation was due to both variation in the mean seed weight and number of seeds per m^2 . The correlation between seed yield and mean seed weight for the 19 crop combinations was 0.780 (P < 0.001). Similarly, a significant correlation (r = 0.878, P < 0.001) was found between the A0 seed yield and the A0 mean seed weight. Such a relationship was not found for the upper levels. The reduction in the mean seed weight had a detrimental effect on the yield and was especially important under irrigation, i.e. in experiment 1, in 1990 and 1992. The correlation between number of seeds per m^2 and seed yield was 0.790 (P < 0.001); the low yields in 1990 and 1992 under irrigation were due to a marked reduction of the number of seeds produced simultaneously with a reduced mean seed weight.

Relationship between seed yield and biological yield

Over the 19 crops studied, there was no correlation between seed yield and biological yield (total net dry matter). The harvest index varied from 0.20 to 0.40 in experiment 1 and from 0.36 to 0.50 in experiment 2. In experiment 1, the harvest index decreased as density increased and was higher in 1989 and 1991 than in 1992 and especially in 1990. In experiment 2, sowing date had a significant effect on harvest index. The harvest index was higher for the late sowing date. There was no significant difference in harvest index between the densities.

Figure 2 shows the relationships between harvest index, total seed yield and biological yield for both experiments. The crops of the two experiments showed different behaviour. The crops of experiment 1 were, on average, characterized by lower harvest indices, lower seed yields and higher biological yields than those of experiment 2. In experiment 1, seed yield was independant of biological yield (r = -0.142, P > 0.05), but was correlated with harvest index (r = 0.915, P < 0.001). In experiment 2, seed yield was mainly correlated with the biological yield (r = 0.930, P < 0.001) while the correlation between seed yield and the harvest index was weakly significant (r = -0.630, P < 0.05). In experiment 2, there was a significant negative relationship between the harvest index and the biological yield (r = -0.790, P < 0.01).

Harvest index was positively correlated with mean seed weight (r = 0.599, P < 0.001) and to the number of seeds per gram of total net dry matter at harvest (r = 0.720, P < 0.001). This last character was used by Duthion and Pigeaire (1986) as an indicator of the efficiency of the dry matter for seed production.

In experiment 1, the yield on A0 was negatively correlated with the total weight of the vegetative organs and especially with the total branch (branches on A1, A2 and A3 levels) dry weight (Figure 3). Low A0 yields were associated with vigorous development of the branches of the next levels. In 1991 and 1992, the branch dry weights of each level were measured and the weight of the A1 branches was constant for each density and year: 156 g m⁻². This may be associated with the structure of the A1 branches which was constant over

DISCUSSION

Seed yield

optimum density range was lower in favourable growing conditions, i.e. in experiment 1 optimum for a dwarf early spring variety. Herbert (1977) reported a beneficial effect of al. (1987) on the spring-type cultivar Kali considered 60-80 plants m-2 as an optimum. In fact, the optimum range of density depends on the ability of the environmental conditions there was no significant difference between 40 and 20 plants m⁻². However, the plants did not compensate for the lowest density, 10 plants m⁻², and this was especially true for the under irrigation, than in poor growing conditions in experiment 2. Results on the optimum The density had a significant effect on the total seed yield in experiment 2 but not in experiment 1. Similar variation of the density effect is also met in the literature. Withers en Sylvester-Bradley (1979) reported that very high densities (from 75 to 125 plants m⁻²) were intermediate densities (65 plants m⁻²) on the L. albus spring-type variety Ultra. Duthion et and of the variety to promote the branch growth (Withers, 1984). In experiment 1, under irrigation, the plants had the possibility to produce more levels of branching and there was no difference between 10 and 20 plants m⁻². Under rainfed conditions, in experiment 2, atest sowings which produced less leaves on the mainstern and on each A1 branch. The density are similar to those reported by van Santen et al. (1993) for winter types, Lunoble al. (1974) on spring-sown Lupinus albus and Herbert and Hill (1978) on Lupinus angustifolius did not observed any significant effect of the density. On the opposite, and Tifwhite under early sowings in Alabama (USA).

The mean yield is much higher in experiment 2 than in experiment 1, i.e. in rainfed conditions than under irrigation. The weather conditions of 1992 without additional water proved to be very favourable to lupin production. The plants experienced a transient water deficit in May which limited their vegetative development in the A2 branches. In June, the heavy rainfall occurring after a temporary water deficit allowed a rapid growth of the pods.

6

A similar situation was observed by Withers (1979) on *L. albus* and by French and Turner (1991) on *L. angustifolius* after transient water stress. However, the crops in experiment 1 did not suffer from water stress until the beginning of July and they produced high amounts of branching, up to A4 in 1990 and 1992 and high biological yield. However, without irrigation and if the water deficit lasts during most of the reproductive period, the yield may be lower under dry conditions than under irrigation. This was the case in 1991. Plots of Lunoble without additionnal water in a variety trial besides experiment 1 yielded less than in experiment 1, 3.3 t ha⁻¹ vs. 4.1 t ha⁻¹. Nevertheless, it underlines the difficulty in the management of irrigation for indeterminate winter lupin.

Variation in the density induced modifications of the contributions of the different levels. At 40 and 20 plants m⁻², A0 contributed more to the yield. At 10 or 13 plants m⁻², the A1 level contributed most of the seed yield. Similar features were reported in the spring-sown cultivar Ultra by Herbert (1979). The contribution of the upper levels also increased for the late sowing date of experiment 2. The contribution of the different levels to the seed yield may be regarded as the consequence of the sink strength of the A0 pods. At the high densities, the number of A0 pods is higher than under lower densities. As the light intercepted by the different canopies was the same because the leaf area index was over 2.5 for all densities between 10 and 40 plants m⁻² (Julier *et al.*, 1993b), the amount of assimilates available for the upper pods was consequently lower and the number of pods and their growth reduced at the higher densities.

Mean seed weight

In our experiments, large variation for mean seed weight was observed. This character was one of the major factor limiting yield. Opposite situations were reported by Duthion and Pigeaire (1986) where the number of seeds per m² was the only source of yield variation. The main sources of variation for mean seed weight were the year in experiment 1 and the water status of the crops (rainfed vs. irrigated). In experiment 1, 1990 and 1992 resulted in small seed size, at all levels. It should be noted that 1992 and especially 1990 were characterized by lodging in July and May, respectively. The major part of the

assimilates was stored in the mainstem and branches, and as lupin is unable to use stem reserves to provide assimilates to the growing pods (Pate et al., 1980), the late growth of the seeds was reduced. However, in 1992 without irrigation, the transient water-deficit resulted in plants with a limited vegetative development and a large amount of assimilates was stored early in the pods of the mainstem and A1 branches and prolonged pod growth was possible because of the water available in June and July. This could explain the increase of the mean seed weight after a transient water deficit as observed also by French and Turner (1991) in L. angustifolius.

The density effect was only significant for the mean seed weight of the A0 level in experiment 1. The very low density (7 plants m⁻²) in 1989 and 1990 resulted in seeds which were on average 20 mg lighter than under the higher densities. Similarly, Herbert (1979) detected an increase of the mean seed weight with the density. In experiment 2, the low density under the late sowing also resulted in a reduced mean seed weight. However, on this treatment, the ratio of the number of seeds per m² to the total dry matter per m² was the highest of all the 19 crops studied (up to 2 seeds per g of dry matter). This means that this crop had the better efficiency of the dry matter for building up the seeds but a poor grain filling.

Relationship between seed yield and biological yield

The total biological yield tended to increase with the density in both experiments and this resulted in a reduction of the harvest index. Biological yields were also higher under early sowings in experiment 2, and under irrigation (experiment 1). The harvest indices recorded were low compared to those reported by Duthion *et al.* (1987) on the spring cultivar Kali which ranged from 0.44 to 0.49. This discrepancy was mainly due to the difference in size of the mainstem and of subsequent levels. Nevertheless, the late sowing in experiment 2 allowed harvest indices from 0.44 to 0.50, similar to those reported by Duthion *et al.* (1987). In indeterminate autumn-sown white lupin, the plant parts are very large and likely to induce a significant diversion of the assimilates away from the reproductive growth (Withers and Forde, 1979). Low harvest indices were also recorded in

1990 and 1992 in experiment 1 as a consequence of lodging. In both cases, the seed yield on the A0 was dramatically reduced and large amounts of branching was observed (Julier et al. 1993b)

Although indeterminate growth habit and vigorous branching was sometimes regarded as being desirable because it enables the crop to adjust to varying seasons and environments (Perry and Poole, 1975), branching itself however may have an adverse effect on pod set by competing with the developing pods for assimilates (Farrington and Pate, 1981). This would result in a reduction of the pod number and eventually of the final number of seeds. We found a significant negative correlation between the seed yield on A0 and the dry matter of the branches in experiment 1, the variation of both characters being induced by different combinations of year and density. Pigeaire et al. (1992) reported a similar relationship on Lupinus angustifolius cv. Danja, under different sowing densities. The relationship between both characters was less intense when these authors were studying it across different locations, sowing dates or genotypes.

The results of this paper show that yield stability of the indeterminate winter type white lupin is poor in comparison to other grain legumes. For instance, on an indeterminate autumn-sown faba bean, Pilbeam et al. (1991) reported variations in seed yield between 4.2 and 6.8 t ha⁻¹ across 16 combinations of years and densities. The poor yield stability of lupin could be the consequences of a strong intra-plant competition for assimilates. This competition may be regarded as a consequence of the indeterminate architecture and of the plant structure with numerous leaves on the different levels. The modification of competition intensity results in variation of the number of seeds per m² and of the mean seed weight. The competition intensity varies with the structure and the growth of the plants and then depends on the climatic conditions, the husbandry techniques and on the combination of these factors. The yield stability can be improved, to a certain extent, by adequate husbandry techniques, sowing date and density, in relation to the location. The choice of the variety under cultivation can also help to improve yield stability. However, a great improvement of this stability can only be achieved through an important modification of the architecture. Thus, the reduction of the vegetative growth through the reduction of

the number of leaves per branch or, furthermore, through determinate growth habit or through dwarfism (Huyghe, 1993) should result in a more stable competition intensity and consequently more stable yield. Such results were already observed by Julier et al. (1993a) on determinate winter lupins.

Acknowledgements: We thank J.M. Pissard and P. Cormenier for their technical assistance and the Union Nationale Interprofessionnelle des plantes riches en Protéines for financial support.

REFERENCES

- Duthion C., Amarger N. and Mariotti A. (1987). Accumulation potentielle de matière sèche et d'azote chez le lupin blanc de printemps (Lupinus albus L.). Agronomie, 7, 585-503
- Duthion C. and Pigeaire A. (1986). Intra- and inter-annual variability of white lupin harvest index. Influence of the seed number:vegetative dry weight ratio. In: Proceedings of the Fourth International Lupin Conference, Geraldton: International Lupin Association, pp. 281.
- Etévé G. and Derieux M. (1982). Variabilité de la durée de la phase végétative chez le pois (Pisum sativum L.). Application à la sélection de types résistants à l'hiver et à la détermination de la date de semis. Agronomie, 2, 813-817.
- Farrington P. and Greenwood E.A.N. (1975). Description and specification of the branching structure of lupins. Aust. J. Agric. Res., 26, 507-510.
- Farrington P. and Pate J.S. (1981). Fruit set in Lupinus angustifolius cv. Unicrop 1. Phenology and growth during flowering and early fruiting. Aust. J. Plant Physiol., 8, 293-305.
- French R.J. and Turner N.C. (1991). Water deficits change dry matter partitionning and seed yield in narrow-leafed lupins (Lupinus angustifolius L.). Aust. J. Agric. Res., 42, 471-484
- Herbert S.J. (1977). Growth and grain yield of *Lupinus albus* at different plant populations.
 N. Z. J. Agric. Res., 20, 459-465.
- Herbert S.J. (1979). Density studies on lupins. II. Components of seed yield. *Ann. Bot.*, 43, 65-73.

- Herbert S.J. and Hill G.D. (1978). Plant density and irrigation studies on lupins II.

 Components of seed yield of Lupinus angustifolius cv. Wauiib. N. Z. J. Agric. Res.,
- Huyghe C. (1993). Breeding of Lupinus albus: new architectures for a further domestication. In: Proceedings of the 7th International Lupin Conference, Evora, Portugal (in press).
- Huyghe C. and Papineau J. (1990) Winter development of autumn-sown white lupin: agronomic and breeding consequences. *Agronomie*, 10, 709-716.
- Julier B., Huyghe C., Papineau J., Milford G.F.J., Day J.M., Billot C., Mangin P. (1993a). Yield and yield stability of determinate and indeterminate automn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.) grwon at different locations in France and the UK. J. Agric Sci., Cambridge, 121, 177-186.
- Julier B., Huyghe C. and Papineau J. (1993b). Dry matter and nitrogen accumulation on autumn-sown white lupin (Lupinus albus) cv Lunoble. Eur. J. Agron. (submitted)
- Pate J.S., Atkins C.A. and Perry M.W. (1980). Significance of photosynthate produced at different stages of growth as carbon source for fruit filling and seed reserve accumulation in *Lupinus angustifolius* L. Aust. J. Plant Physiol., 7, 283-297.
- Perry M.W. and Poole M.L. (1975). Field environment studies on lupins. 1.

 Developmental patterns in *Lupinus angustifolius*, the effects of cultivar, site and planting time. *Aust. J. Agric. Res.*, 26, 81-91.
- Pigeaire A., Seymour M., Delane R., Atkins C.A. (1992). Partitionning of dry matter into primary branches and pod initiation on the main inflorescence of *Lupinus angustifolius*. Aust. J. Agric. Res., 43, 685-696.
- Pilbeam C.J., Hebblethwaite P.D., Ricketts H.E., Nyongesa T.E. (1991). Effects of plant population density on determinate and indeterminate forms of winter field beans

Table 1. Meteorological data at Lusignan, France, for four consecutive years: minimum (min) and max) temperatures, and rainfal (rain in mm). irrigation (irr., in mm) indicates the amount of received by the plots of experiment1.

		1988	/89			1989	/90			1990	/91			1991	/92		Long	-term	av
	min	max	rain	irr.	min	max	rai												
October	9.0	18.4	46	0	8.9	19.7	23	0	9.6	18.2	147	0	7.5	15.2	65	0	7.8	16.8	7:
November	2.2	11.3	38	0	3.5	12.1	48	0	5.1	10.9	69	0	4.3	11.1	113	0	3.6	10.9	87
December	3.9	8.9	27	0	3.0	9.7	78	0	0.1	6.2	57	0	1.3	6.9	12	0	1.6	7.8	8
January	1.3	8.4	47	0	2.8	9.1	80	0	2.1	6.7	94	0	0.2	5.9	16	0	1.1	7.2	9
February	2.2	11.3	51	0	6.6	13.4	105	0	-1.8	6.0	14	0	1.4	10.1	35	0	1.8	8.9	74
March	5.1	15.2	59	0	3.9	14.7	2	0	6.1	13.4	77	0	4.3	12.7	54	0	2.9	11.5	6:
April	4.6	12.6	137	0	4.9	14.5	69	0	4.1	14.6	39	0	4.7	14.5	85	0	4.9	14.3	61
May	10.4	22.7	16	40	9.9	22.5	38	52	7.7	17.8	26	30	9.5	22.0	33	60	8.0	17.8	81
June	11.1	24.0	28	40	11.0	21.3	36	20	10.6	20.0	53	26	12.0	21.7	118	20	11.0	21.7	5:
July	14.7	26.8	64	20	13.9	27.3	42	0	13.6	26.2	34	37	13.6	25.3	40	0	13.0	24.7	4
August	13.2	26.4	4	0	14.1	37.7	34	0	15.2	28.9	21	0	14.5	25.3	104	0	12.7	24.1	54

Simpson M.J.A. and McGibbon R. (1982). White lupin cultivation in Iberia. Economic Bot., 36, 442-446.
Sylvester-Bradley R. (1979). Lupins are more affected by weather than most crops. Arable Farming, August., 60-65.

Postiglione L. (1983). Four years of experimental research on lupins. In: Thompson R. and

(Vicia faba). 1. Yield and yield components. J. Agric. Sci. (Cambridge), 116, 375-

383.

Casey R. (Eds.) Perspectives for peas and lupins as protein crops. Martinus Nijhoff

Publishers, The Hague, pp. 113-133

Farming, August, 60-65.

Farming, August, 60-65.

Van Santen E., Noffsinger S.L. and Reeves D.W. (1993). Response of winter-type white lupin to seeding rate and date of planting in Alabama. In Proceedings of the 7th International Lupin Conference, Evora, Portugal (in press).

Withers N.J. (1979). Effects of water stress on Lupinus albus II. Response of seed yield to water stress during a single growth stage at two humidity levels. N. Z. J. Agric. Res., 22, 455-461.

Withers N.J., Baker C.J. and Lynch T.J. (1974). Some effects of date, rate and method of sowing on lupin seed yield. *Proceed. Agron. Soc. N. Z.*, 4, 4-8.

Withers N.J. (1984). Components of seed yield. In Proceedings of the 3rd International

Lupin Conference, La Rochelle: International Lupin Association, pp. 270-287.

Withers N.J. and Forde B.J. (1979), Translocation of ¹⁴C in *Lupinus albus*. N. Z. J. Agric. Res., 22, 561-569.

Table 2. Number of leaves on the mainstem and each first-order branch of the different crops of experiments 1 and 2. Numbers within brackets are for standart error of the mean.

Branch	9.26 (0.5)	9.20 (0.4)	9.25 (0.7)	9.75 (0.6)	9.45 (0.7)	8.55 (0.6)
Mainstem	28.0 (3.5)	31.1 (2.2)	25.7 (2.4)	31.0 (2.2)	22.8 (1.6)	19.2 (1.3)
Sowing	10/10	08/10	04/10	18/09	06/10	23/10
Year	88-89	89-90	16-06	91-92		

Table 3. Total seed yield (t ha^{-1}) and seed yield per level (t ha^{-1}) for the different year-density combinations of experiment 1.

Year	1988-89	66.		1989-90	8		1990-91	16	1991-92	76.		
Density 20	20	13	1	20	13	L	20	13	02	01	LSD LSD Year Date	L.SD Date
Total	3.70	3.76	4.30	3.76 4.30 2.26	3.18		4.07	3.25 4.07 4.11 3.46 3.05	3.46	3.05	0.83 0.75	75
Α0	2.16		1.71 1.20	96.0	0.86	0.32	2.18	1.76 1.63	1.63	1.09	0.32 0.	0.29
A 1	1.52	1.81	2.35	0.71	1.27	1.85	1.85 1.66	1.89 1.43 1.37	1.43	1.37	0.56 0.50	S
A2	0.02	0.24	0.75	0.57 1.05	1.05	1.08	0.23	0.46	0.40	1.08 0.23 0.46 0.40 0.59	0.23 0.21	21

Table 4: Total seed yield (t ha^{-1}) and seed yield per level (t ha^{-1}) of the different sowing date-density combinations of experiment 2.

06 Oct. 1991 25 Oct 1991	10 40 20 10 40 20 10 LSD LSD Date Density	5.21 4.81 5.05 3.97 4.61 4.32 3.73 0.45 0.45	2.48 3.86 2.96 1.64 3.53 2.62	2.55 0.86 1.93 1.90 0.94 1.49 1.72 0.27 0.27	0.17 0.07
		5.21	2.48	2.55	0.17
p. 1991	70	5.02	2.48	2.42	0.11
e 18 Sej	4	5.84	3.48	2.20	0.15
Sowing date 18 Sep. 1991	Density	Total	Α0	A1	A 2

Table 5: Mean seed weight (mg per seed) of the different pod levels of the different year $^{+}$ density (plants m⁻²) combinations of experiment 1.

	G #				
	LSD	5.	21	19	56
	LSD	17	23	21	28
-92	10	234	237	249	201
1991-92	50	249	261	253	204
1990-91	13	268	283	265	234
	70	287	309	268	245
		210	211	225	190
6 -	13	219	727	215	218
1989-90	70	253	264	269	223
1	7	274	281	273	270
-89	13	279	286	271	300
1988-89	20	266	259	277	289
Year	Density 20	Overall	90 V	A1	Ş

Table 6: Mean seed weight (mg per seed) of the different pod levels in the different sowing date - density (plants m⁻²) combinations of experiment 2.

	sity	
	LSD Dens	30 24 25 29 29 29
	LSD LSD Date Density	% 42 83 8 89 84 85
Ξ.	10	246 269 248 167
25 Oct. 1991	50	303 320 286 229
25 0	4	333 337 336 240
14	10	279 279 300 202
06 Oct. 1991	70	300 300 287 193
98	9	324 327 317 240
166	01	289 284 295 301
ф. 1		324 315 289 327 330 284 325 304 295 263 266 301
18 S	40 20	324 327 325 263
Sowing date 18 Sep. 1991	Density	Overall A0 A1 A2

LEGENDS TO FIGURES

16

Figure 1: Relationship between the number of seeds per m² and the mean seed weight over the 19 crops of experiments 1 and 2. The hyperbolas are curves of constant seed yield. The crops are designated by three numbers abc. a is the number of the experiment. b indicates the year in experiment 1 (1: 1989, 2: 1990, 3: 1991, 4: 1992) and the sowing date in experiment 2 (1: 18/09/91, 2: 06/10/91, 3: 25/10/91). c is the density in decreasing order, i.e. c=1 for the highest density of the combination ab.

Figure 2: (A) Relationship between the harvest index (x) and the seed yield (y). Regressions are y = 0.707 + 9.142 x in experiment 1 and y = 9.018 - 10.058 x in experiment 2. (B) Relationship bewreen the biological yield (x) and the harvest index (y). Regressions are y = 0.657 - 0.029 x in experiment 1 and y = 0.547 - 0.012 x in experiment 2. In both graphs, the solid and the broken lines correspond to the regressions of experiments 1 and 2 respectively. Legend as in Figure 1.

Figure 3: Relationship between the total branch dry weight in t ha⁻¹ (y) and the seed yield on A0 level in t ha⁻¹ (x) in experiment 1. Regression line is $y = 3.005 \cdot 0.485 \, x$, r = 0.869, P < 0.01. Legend as in Figure 1.

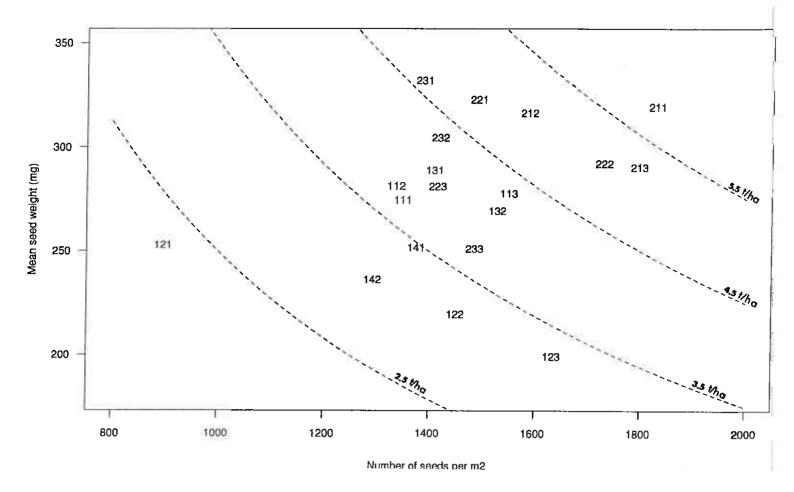
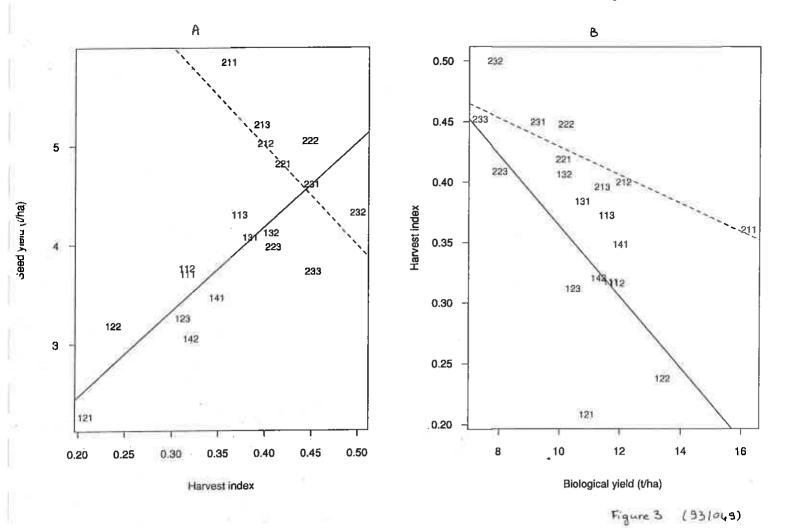
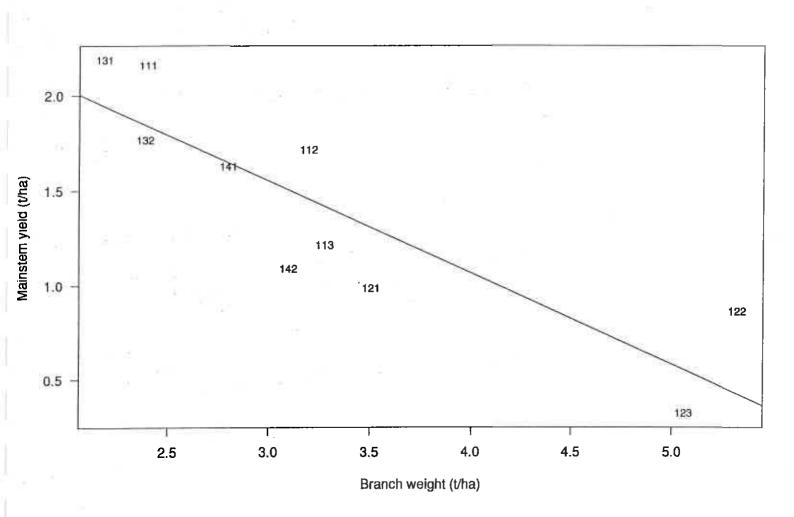


Figure 2 (93/049)





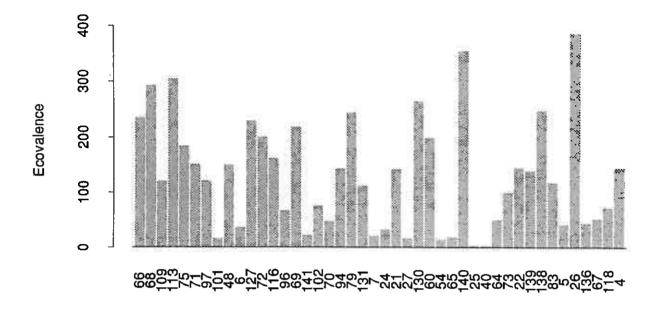
1
1

Annexe 7 : Rendements à 0% d'humidité (q/ha) par génotype et par lieu en 1992/93

	Gotheron	Lusignan	Cossé-Le-
	Gomeron	Dusignan	Vivien
CH304/70	30.33	36.81	19.96
CH304/71	32.78	29.15	16.71
CH304/72	35.17	26.35	22.51
CH304/73	30.52	53.53	25.36
LUS101	28.05	39.37	14.13
LUS102	28.42	35.52	22.15
LUS109	16.93	25.71	15.47
LUS113	28.73	19.42	16.82
LUS116	28.98	34.15	21.11
LUS118	36.32	50.68	36.74
LUS127	40.61	30.25	13.08
LUS130	42.86	42.66	16.07
LUS131	24.70	42.60	24.82
LUS136	36.70	54.85	28.98
LUS138	27.97	52.08	31.22
LUS139	30.68	53.93	26.50
LUS140	21.55	52.22	30.95
LUS141	25.86	39.72	20.31
LUS21	30.00	44.75	22.09
LUS22	35.68	51.24	23.80
LUS24	29.77	43.18	21.98
LUS25	36.77	44.43	24.00
LUS26	35.25	59.02	24.57
LUS27	36.45	41.52	23.33
LUS4	42.67	58.56	26.37
LUS40	36.08	45.39	23.79
LUS48	31.12	34.99	15.57
LUS5	38.15	48.58	28.27
LUS54	33.99	44.73	24.13
LUS6	31.16	34.50	16.82
LUS60	35.52	44.88	21.85
LUS64	40.71	46.92	20.48
LUS65	36.73	45.35	21.68
LUS66	18.18	9.02	8.24
LUS67	38.61	55.58	26.44
LUS68	26.57	12.68	10.35
LUS69	29.41	41.54	14.44
LUS7	30.66	41.22	22.17
LUS75	18.81	30.73	23.38
LUS79	32.29	39.76	18.37
LUS83	31.63	55.92	25.86
LUS94	34.80	38.40	16.86
LUS96	25.79	39.42	19.14
LUS97	33.44	35.73	10.83

Ĭ

Annexe 8 : Contribution de chaque génotype à l'interaction génotype * lieu (mesurée par l'écovalence), pour 44 génotypes évalués dans quatre milieux en 1990/91 et 1991/92. Les génotypes sont classés par rendement moyen croissant.



1
r
2

Annexe 9 : Corrélations génotypiques entre facteurs du rendement, lieu par lieu, en 1992/93

(Lusignan: caractères normaux, Gotheron: caractères gras, Mayenne: caractères italiques)

	Rendement	PMG	Nombre de grains/m²	Date de maturité	Verse
Rendement	1				
	1				
	I				
PMG	0.123	1			
	0.486	1			
	0.054	I			
Nb grains/m ²	0.850	-0.388	1		
•	0.517	-0.477	1		
	0.876	-0.407	I		
Date de maturité	0.004	-0.165	0.272	1	
	0.176	0.387	-0.204	1	
	0.416	0.374	-0.099	I	
Verse	-0.016	0.167	-0.417	-0.133	1
	-0.117	-0.022	-0.079	-0.498	1
	0.068	0.154	-0.226	0.021	1

	Į.
	ĺ

Annexe 10 : Corrélations génétiques entre les composantes du rendement et les caractères d'architecture, pour 44 génotypes, dans trois lieux d'essais, en 1992/93

Caractères normaux : Lusignan, caractères gras : Gotheron, caractères italiques : Mayenne

Caracteres normaux . Li	• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •	Nombre de			Verse
		graines/m²		maturité	
Floraison TP	0.528	0.421	-0.003	0.311	-0.107
	0.189	0.253	-0.085	0.822	-0.544
	0.146	0.084	-0.003	0.692	-0.310
Floraison Ramification	0.618	0.565	-0.065	0.214	-0.065
	0.168	0.103	0.070	0.693	-0.535
	0.113	0.021	0.053	0.680	-0.331
Fin floraison	0.724	0.708	-0.138	0.166	0.085
	0.394	0.265	0.103	0.567	-0.367
Flo Ram - Flo TP	0.512	0.563	-0.135	-0.021	0.027
	-0.007	-0.250	0.290	-0.105	-0.082
	-0.080	-0.191	0.191	0.123	-0.146
Fin Flo - Flo R	0.646	0.685	-0.196	0.049	0.262
	0.381	0.254	0.124	0.416	-0.314
Fin Flo - Flo TP	0.646	0.685	-0.196	0.049	0.262
	0.401	0.282	0.106	0.415	-0.307
Nb ramifications n2	0.612	0.488	0.139	0.084	-0.090
	0.303	0.115	0.176	0.069	-0.247
	0.462	0.314	0.178	0.503	-0.276
Nb feuilles n2	0.488	0.448	-0.015	0.098	-0.082
	0.183	0.043	0.156	0.229	-0.329
	0.459	0.373	0.076	0.493	-0.197
Nb ramific basales	-0.684	-0.707	0.138	-0.083	0.090
	-0.520	-0.583	0.020	-0.232	0.147
	-0.587	-0.558	0.006	-0.503	0.427
Nb ramifications n3	0.705	0.655	-0.025	0.059	-0.008
	0.215	0.186	0.049	0.463	-0.359
Nb feuilles n3	0.589	0.496	0.040	0.167	-0.145
Ramif max	0.360	0.240	0.067	0.100	-0.213
	0.331	0.031	0.306	0.268	-0.397
	0.183	0.142	-0.036	-0.118	-0.003
Feuilles Ram max	0.638	0.620	-0.066	0.051	-0.045
	0.159	0.089	0.099	0.252	-0.314
	0.583	0.538	-0.019	0.491	-0.218
Nombre niveaux	0.783	0.712	0.014	0.050	0.010
	0.689	0.587	0.096	0.475	-0.211

Ī
ľ
ĺ
Í

Summary. Genetic and physiological study of determinate architecture in autumn-sown white lupin. Agronomic and breeding consequences

As on other grain legumes, the determinate architecture seemed promising to reduce vegetative development and improve seed yield and yield stability in autumn-sown white lupin (*Lupinus albus* L.). The consequences of this architecture on plant development and yield elaboration was studied through genetic and physiological approaches.

The inheritance of determinate architecture was shown to be monogenic and recessive, which allows an easy management of this character in plant breeding. Vegetative development was reduced, because all buds became floral early in the season. Each branch carried fewer leaves than in indeterminates, and the number of vegetative levels was reduced. The profiles of number of leaves on the branches had a characteristic bell shape. This structure of branches was modelled. A large genetic variability existed for the architecture, even if the relationship between flowering earliness and vegetative development was strong. Light interception by the canopy in terms of thermal time from sowing was similar for the determinates and the indeterminates. Proportion of light reaching the mainstem leaves was higher.

Seed yield of determinate genotypes was similar to that of indeterminate genotypes. Dry matter production was lower but harvest index higher than for indeterminates. Maturity date was earlier, especially on cool, wet climates, and yield stability was increased. These trends were linked to the reduction of vegetative development, and to a lower competition between vegetative and reproductive developments than observed in indeterminates. Mainstem and first-order branches mainly contributed to total seed yield, and these orders were less influenced by climatic variations than upper branch orders. Genetic variability for yield components was large. Relationships between several architectural traits and yield potential were detected. An extremely reduced vegetative development as well as an excessive development were detrimental to yield. Traits related to branch development (number of leaves and number of branch orders) are valuable breeding criteria on determinate lupins.

Keywords: white lupin, Lupinus albus, determinate architecture, genetic variability, yield, breeding criterion, light interception

Résumé. Etude génétique et physiologique de l'architecture déterminée chez le lupin blanc d'hiver. Conséquences agronomiques et en sélection.

Comme chez de nombreux protéagineux, l'architecture déterminée a semblé une voie prometteuse pour réduire le développement végétatif et améliorer le rendement et la stabilité du rendement du lupin blanc d'hiver (*Lupinus albus* L.). Une étude à la fois génétique et physiologique de ce type architectural et de ses conséquences sur le développement et la mise en place du rendement a donc été entreprise.

L'hérédité du caractère d'architecture déterminée est monogénique récessive, ce qui permet une utilisation simple en sélection. Le développement végétatif est réduit car tous les bourgeons passent à l'état floral précocément dans le cycle. Les ramifications portent chacune moins de feuilles que chez les indéterminés, et le nombre de niveaux végétatifs est réduit. La distribution des feuilles sur les ramifications suit un profil caractéristique en forme de cloche. La structure des ramifications a pu être modélisée. Il existe une grande variabilité génétique pour l'architecture, bien que la relation positive entre tardiveté de floraison et développement végétatif soit forte. L'interception de la lumière par le couvert en fonction du temps est similaire chez les déterminés et les indéterminés. Cependant les déterminés atteignent une interception maximale moins importante en raison de leur développement végétatif restreint. La proportion de lumière qui parvient jusqu'aux feuilles de la tige principale est accrue.

Le rendement des génotypes déterminés semble compétitif avec celui des génotypes indéterminés. La production de matière sèche est plus faible mais l'indice de récolte est supérieur. La date de maturité est sensiblement avancée, surtout sous des climats frais et humides, et la stabilité du rendement est plus grande. Ces caractéristiques sont liées à la réduction du développement végétatif, et à une compétition entre développement végétatif et développement reproducteur plus faible que celle observée chez les indéterminés. Le rendement est produit essentiellement sur la tige principale et le premier niveau de ramifications, et ces sites sont moins sujets à des aléas climatiques que les niveaux supérieurs. La variabilité génétique pour les composantes du rendement est large. On met en évidence des relations entre certains caractères d'architecture et les potentialités de rendement. Un développement végétatif trop restreint aussi bien qu'un développement excessif nuisent au rendement. Les caractères de développement des ramifications (nombre de feuilles et nombre de niveaux végétatifs) sont des critères de sélection pertinents chez les lupins déterminés.

Mots-clés : lupin blanc, Lupinus albus, architecture déterminée, variabilité génétique, rendement, critère de sélection, interception du rayonnement