



HAL
open science

**Estimation et évolution comparée de l'assimilation nette
de couverts de maïs (*Zea mays* L.), tournesol
(*Helianthus annuus* L.) et soja (*Glycine max* (L.)
Merrill), au cours de leurs cycles de développement**

Robert Blanchet, André Merrien, Noël Gelfi, Gérard Cavalie, Bernadette
Courtiade, Jackie Puech

► **To cite this version:**

Robert Blanchet, André Merrien, Noël Gelfi, Gérard Cavalie, Bernadette Courtiade, et al.. Estimation et évolution comparée de l'assimilation nette de couverts de maïs (*Zea mays* L.), tournesol (*Helianthus annuus* L.) et soja (*Glycine max* (L.) Merrill), au cours de leurs cycles de développement. *Agronomie*, 1982, 2 (2), pp.149-154. hal-02725623

HAL Id: hal-02725623

<https://hal.inrae.fr/hal-02725623>

Submitted on 2 Jun 2020

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.

Estimation et évolution comparée de l'assimilation nette de couverts de maïs (*Zea mays* L.), tournesol (*Helianthus annuus* L.) et soja (*Glycine max* (L.) Merrill), au cours de leurs cycles de développement

Robert BLANCHET (*), André MERRIEN (**), Noël GELFI (*), Gérard CAVALIE (***), Bernadette COURTIADÉ (***), Jackie PUECH (*)

avec la collaboration technique de Julien LAURENT & Marcel HERNANDEZ

(*) I.N.R.A., Station d'Agronomie, Centre de Recherches de Toulouse, B.P. 12, F 31320 Castanet-Tolosan
 (**) Service Etudes et Recherches du Centre Technique Interprofessionnel des Oléagineux Métropolitains, Station d'Agronomie, B.P. 12, F 31320 Castanet-Tolosan.

(***) Laboratoire de Physiologie végétale associé au C.N.R.S., Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, F 31077 Toulouse Cedex.

RÉSUMÉ

Assimilation nette,
 Couverts végétaux,
 Cycles de développement,
 Maïs,
 Tournesol,
 Soja.

A partir des quantités de glucose nécessaires à la biosynthèse des glucides, lipides et composés azotés (PENNING DE VRIES, 1975), nous avons estimé à divers stades de développement l'assimilation nette de plusieurs cultivars de maïs, tournesol et soja placés au champ dans de très bonnes conditions culturales, et dans un même environnement climatique (région de Toulouse).

Pendant la phase végétative, l'assimilation nette du couvert de tournesol a été supérieure à celle du couvert de maïs, puis elle a fortement diminué après la floraison du tournesol, tandis qu'elle se maintenait chez le maïs à un niveau élevé jusqu'à la maturité. Des comportements comparables apparaissent si l'on calcule l'assimilation nette moyenne par unité de surface foliaire. Chez le soja, ces assimilations sont nettement plus faibles mais se poursuivent jusqu'à la maturité, du moins pour la voûte du couvert (fig. 2, 3, 4).

A la maturité, les constituants des graines représentent environ 50 p. 100 du carbone assimilé par les 3 espèces ; l'évaluation faite ainsi est certainement beaucoup plus judicieuse que le rapport graines/M.S.T., surtout chez les oléoprotéagineux.

Bien qu'elle soit très approximative, cette approche apparaît intéressante pour relier au champ, avec des techniques simples et sur des végétaux très différents, les données physiologiques et les comportements agricoles.

SUMMARY

Net assimilation,
 Canopies,
 Development cycles,
 Maize,
 Sunflower,
 Soybean.

Estimation of net assimilation in canopies of maize (Zea mays L.), sunflower (Helianthus annuus L.) and soybean (Glycine max (L.) Merrill) during development

The net assimilation rates of several cultivars of maize, sunflower and soybean have been estimated in field at various stages of development, from the quantities of glucose required for biosynthesis of carbohydrates, lipids and nitrogen compounds (PENNING DE VRIES, 1975). All were grown under good cropping conditions and in the same climatic environment (South West of France, near Toulouse).

Net assimilation of the sunflower canopy was higher during the vegetative phase than in maize. However, it decreased greatly after flowering, while in maize, a high level was maintained till maturity. The same pattern emerges if net assimilation is expressed per unit of leaf area. In soybean, assimilation is clearly lower, but remains stable till maturity, at least for the leaves at the top of the canopy (fig. 2, 3, 4).

At maturity, seed constituents represent about 50 % of the assimilated carbon in the three species ; this evaluation is certainly much more accurate than the harvest index, especially in oil-protein crops.

Although very approximative, this approach may be useful in connecting physiological data and agricultural behaviour by simple techniques in the field.

I. INTRODUCTION

Lorsque les feuilles des principales espèces cultivées sont placées en conditions favorables, leur taux de photosynthèse nette est assez bien connu (ZELICH, 1971 ; POTTER

& BREEN, 1980) : il varie d'environ 50 mg CO₂ . h⁻¹ . dm⁻² chez le maïs, espèce de type « C₄ », à 20 mg chez une espèce de type « C₃ » comme le soja. Le tournesol présente des valeurs intermédiaires, de l'ordre de 40 mg CO₂.h⁻¹.dm⁻². Cependant, au champ, la production

totale de matière sèche (M.S.T.) de cette dernière espèce ne dépasse généralement guère 130 q. ha⁻¹, et celle de graines 40 q. ha⁻¹, tandis que le maïs atteint assez couramment 200 q. ha⁻¹ et 100 q. ha⁻¹ de graines (MARTY *et al.*, 1975). La composition de ces graines est toutefois très différente : celles de maïs renferment principalement de l'amidon, alors que celles de tournesol contiennent environ 50 p. 100 d'huile et 20 p. 100 de protéines.

PENNING DE VRIES *et al.* (1974) et PENNING DE VRIES (1975) ont pu estimer le coût en glucose de la biosynthèse des principaux constituants végétaux, notamment des lipides (3 g de glucose pour 1 g de lipides) et des protéines (2,5 g de glucose pour 1 g de protéines, à partir de NO₃⁻). Ces travaux ont ensuite été appliqués, notamment par SINCLAIR & DE WITT (1975), à l'étude des besoins de diverses cultures à graines en photosynthétats et en azote ; les espèces oléoprotéagineuses ont naturellement des besoins élevés par unité de poids de graines produites. Le tournesol et le soja (20 p. 100 d'huile, 40 p. 100 de protéines) ont ainsi des besoins de même ordre en photosynthétats par gramme de graines produites. En bonnes conditions, la productivité de ces 2 espèces est assez comparable (40 q. ha⁻¹), quoique les feuilles de soja présentent une activité photosynthétique bien moindre (RANTY, 1981).

Naturellement, des différences de structures des plantes, par exemple d'indices foliaires (I.F.), de durées de la surface foliaire (D.S.F.) (THORNE, 1971), de rapports graines/M.S.T. et beaucoup d'autres facteurs tels que les attaques parasitaires par exemple, peuvent expliquer que des écarts de capacités photosynthétiques des feuilles placées en conditions optimales ne retentissent pas directement sur la productivité agricole.

Pour tenter d'éclairer ces questions, nous avons comparé au champ les croissances, développements et productions de

plusieurs cultivars performants de maïs, de tournesol et de soja placés en conditions de productivité élevée, peuplement, fertilisation, irrigation, protection contre les ravageurs, etc. étant sensiblement optima. Pour estimer les assimilations nettes, nous avons appliqué aux échantillons prélevés à des stades caractéristiques (tabl. 1) les coefficients établis par PENNING DE VRIES (1975).

II. MÉTHODES D'EXPÉRIMENTATION ET DE CALCUL

A. Cultures, prélèvements et contrôles

Les plantes ont été cultivées en parcelles de 200 m² sur un sol brun, limono-argileux et profond, sensiblement neutre et bien fertilisé en P et K. Les apports d'azote (N kg. ha⁻¹) ont été de 200 sur maïs, 100 sur tournesol et 20, en localisation au semis, sur soja inoculé par *Rhizobium japonicum*. L'irrigation a été appliquée de manière à satisfaire sensiblement l'évapotranspiration potentielle de chacune des espèces. Parmi un échantillon de cultivars, les suivants ont été retenus pour leur bon comportement et leur approximative simultanéité de végétation dans notre environnement climatique (tabl. 2) :

Maïs : « Mustang », « Axia ».

Tournesol : « Clairsol », « Primasol », « Mirasol », « Stadium » (population bulgare très vigoureuse et tardive, non cultivée en France).

Soja : « Swift », « Hodgson ».

Les semis ont été réalisés courant avril et le tableau 1 indique les dates de prélèvements et stades de développement correspondants. Lorsque les plantes ont atteint 4 à

TABLEAU 1

*Principaux caractères des cycles de développement et dates de prélèvements.
Development cycles and sampling dates.*

	Dates de levée	Dates et stades moyens des principaux prélèvements				Dates de récolte
Tournesol	20/04	3/06 12 feuilles	16/06 cap. 2 cm	16/07 Début floraison	30/07 Chute des pétales	16/09 à 29/09
Soja	2/05	18/06 3 f. trifoliées	15/07 Début floraison	7/08 Fin floraison	29/08 Remplis. graines	15/09 à 22/10
Maïs	10/05	4/06 6 feuilles	24/06 10 feuilles	15/07 Début épiaison	8/08 Form. graines	19/09 à 14/10

TABLEAU 2

*Principaux caractères climatiques de la période de végétation (Toulouse-Auzeville, 1980).
Main climatic features of the growth period (Toulouse-Auzeville, 1980).*

	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
Températures moy. mensuelles °C	10,2	13,6	16,4	18,5	20,8	18,0	12,6
min.	5,8	9,5	11,8	12,7	15,6	11,8	8,4
max.	14,4	17,6	21,0	24,2	25,9	24,3	16,8
Insolation, h.	192	162	176	277	257	241	151
Pluies, mm	16,5	123,5	45,5	60,0	74,0	28,0	70,5

5 feuilles, des placettes destinées aux prélèvements successifs ont été repérées, de telle sorte qu'elles possèdent 10 plantes .m⁻² pour le maïs et le tournesol, 35 plantes .m⁻² pour le soja, dans un environnement homogène. Les placettes récoltées, protégées des oiseaux dans le cas du tournesol, ont été indemnes d'attaques parasitaires notables et, sauf chez le soja, de verse. A chaque prélèvement étaient mesurées les surfaces foliaires, les masses de matière sèche et teneurs en azote total des tiges, feuilles et organes fructifères et, éventuellement, les teneurs en huile des graines. Nous n'avons pas décelé de quantités notables d'azote nitrique dans les organes aériens, quoique les teneurs en azote total se soient avérées élevées chez les plantes jeunes des 3 espèces (jusqu'à 5 p. 100 dans les feuilles).

B. Calculs estimatifs de l'assimilation nette

Chez un cultivar de chaque espèce, nous avons effectué sur chaque prélèvement un calcul détaillé des équivalents-glucose des principaux constituants, dont la teneur a été soit déterminée (dosages N de tous les organes, lipides des graines), soit estimée à partir de connaissances acquises antérieurement (minéraux), ou d'après les moyennes indiquées par PENNING DE VRIES (lignines et lipides des tiges, feuilles et supports de graines). Ont alors été considérées comme glucides les différences : M.S.T. — (composés azotés + lipides + minéraux + lignine), en admettant 2,5 p. 100 de lipides dans les tiges et feuilles vertes, 8 p. 100 de lignine dans les tiges et supports de graines et 4 p. 100 de lignine dans les feuilles (PENNING DE VRIES, 1975). Les coefficients suivants d'équivalents-glucose ont été appliqués (PENNING DE VRIES, 1975) :

- glucides : 1,2 ;
- composés azotés (N.6,25) : 2,5 pour le maïs et le tournesol, en considérant une alimentation azotée essentiellement nitrique ; 2,7 pour le soja, en admettant une alimentation à la fois nitrique et symbiotique, pour laquelle ce coefficient se situerait vers 3 (PHILIPS, 1980) ;
- lipides : 3 ;
- lignine : 2,15 ;
- les acides organiques, dont le coefficient est voisin de celui des glucides (0,9), ont été confondus avec ceux-ci.

Au cours de ce calcul, il est apparu que les glucides, les composés azotés et, dans le cas des graines, les lipides représentaient l'essentiel des masses « d'équivalents-glucose ». En effet, les masses de minéraux, de la lignine ou encore des lipides des organes végétatifs n'interviennent que pour une faible part et, comme leur prise en compte est négligeable eu égard à d'autres imprécisions (notamment l'absence de données relatives aux racines), nous avons préféré procéder à un calcul simplifié. Il conduit d'ailleurs à des résultats sensiblement identiques à ceux des calculs

précédents (2 à 3 p. 100 d'écart). Le coût en glucose de l'élaboration des diverses parties aériennes a ainsi été calculé à partir :

- des composés azotés,
- des lipides des graines,
- de la différence M.S.T. — (composés azotés + lipides), assimilée à des glucides.

Les résultats obtenus ainsi ont enfin été transformés en CO₂, en multipliant les équivalents-glucose par le rapport

$$\frac{6 \text{ CO}_2}{\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6} = \frac{264}{180}$$

Naturellement ces estimations ne sont qu'imparfaites et sont, sans doute, un peu inférieures aux quantités totales de glucose ou de CO₂ mises en jeu par les plantes (PENNING DE VRIES *et al.*, 1974).

Pour tenter de comparer les comportements d'espèces fournissant des produits utiles très différents, elles sont toutefois beaucoup plus proches de l'assimilation nette réelle que les simples matières sèches totales, surtout au cours des phases de lipidogénèse ou de protéogénèse intenses. Cette approche a d'ailleurs été utilisée en modélisation de la photosynthèse (HESKETH & JONES, 1980).

III. RÉSULTATS

A. Développements foliaires, productions de matière sèche totale et de graines

La figure 1 indique l'évolution de l'indice foliaire chez des cultivars relativement précoces d'une part, et plus tardifs d'autre part, dont les bonnes productions de graines sèches (q. ha⁻¹) sont indiquées entre parenthèses. Les feuilles du tournesol se sont développées un peu plus rapidement et abondamment que celles du maïs et du soja, mais les époques respectives de végétation active, dans le même environnement climatique, sont assez comparables chez les 3 espèces.

La figure 2 représente, en fonction du temps, l'évolution des M.S.T. de ces cultivars précoces et tardifs. La même représentation en fonction des sommes de températures utiles (bases 6 °C pour le maïs et le tournesol, 10 °C pour le soja) ne modifie guère, dans nos conditions, les allures relatives des courbes. Le tournesol présente, au cours de la phase végétative (jusqu'à fin juillet), une croissance très rapide : la pente des courbes est plus élevée que chez le maïs. Après la fin de la floraison, l'accumulation de M.S.T. est faible ou même négative, tandis qu'elle se poursuit activement jusqu'au voisinage de la maturité chez le maïs. Le soja présente une cinétique d'allure intermédiaire, avec des niveaux d'accumulation nettement inférieurs.

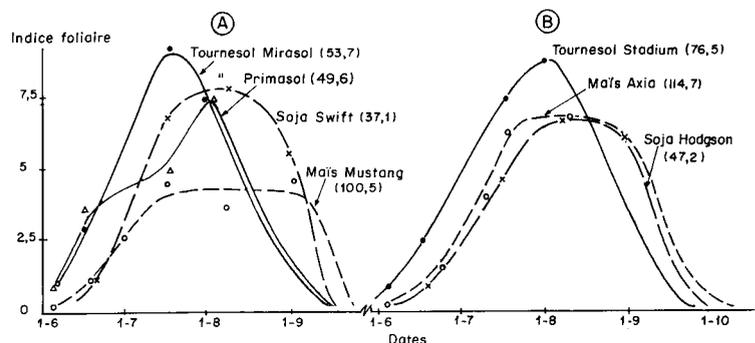


Figure 1

Evolution de l'indice foliaire en fonction du temps, chez des cultivars relativement précoces (A) et plus tardifs (B) ; leurs productions de graines sèches (q. ha⁻¹) sont indiquées entre parenthèses.

Development of leaf area index with time, in rather early (A) or later (B) cultivars ; dry seed production indicated in brackets.

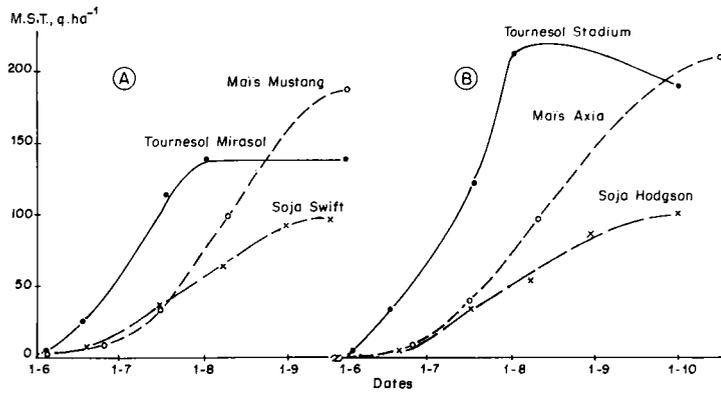


Figure 2
Productions de matière sèche totale en fonction du temps, par des cultivars plutôt précoces (A) et plus tardifs (B).
Total dry matter production with time, in rather early (A) or later (B) cultivars.

Si l'on porte en fonction du temps (fig. 3) les rapports $\frac{\text{M.S.T. produite par jour}}{\text{Surface foliaire verte}}$ observés au cours des périodes successives, on remarque la très forte assimilation nette du tournesol par unité de surface foliaire au début du cycle, puis sa rapide décroissance. L'allure est très différente chez le maïs pour lequel on observe plutôt une augmentation ; elle est intermédiaire chez le soja pour lequel les valeurs sont comme ci-dessus nettement inférieures. Nous savons toutefois que la M.S.T. est, surtout chez les oléoprotéagineux, un mauvais indicateur de l'assimilation nette réelle et nous examinerons maintenant celle-ci à la lumière des estimations réalisées comme indiqué ci-dessus.

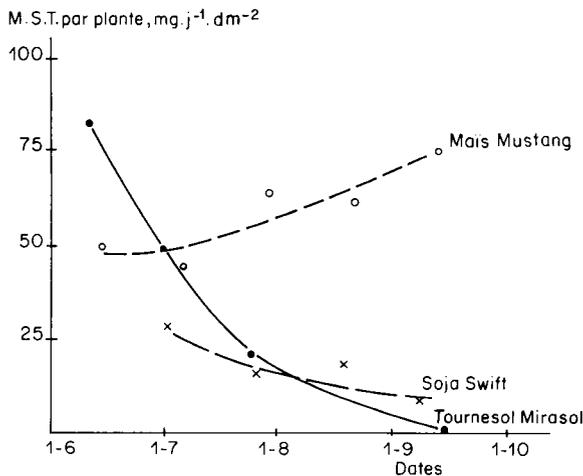


Figure 3
Evolution, au cours du temps, de la production de matière sèche, par jour et par dm^2 de feuilles.
Time course of dry matter production per day and per dm^2 of leaf.

B. Assimilations nettes estimées

Le calcul défini précédemment conduit aux résultats indiqués figure 4. Le maïs est le cas le plus simple : l'assimilation nette du couvert croît jusque vers la fin de juillet puis diminue, le facteur essentiel de cette assimilation étant vraisemblablement la mise en place de l'appareil foliaire (fig. 1). En effet, par unité de surface foliaire (fig. 4B), la fixation de CO_2 varie peu dans le temps : elle tend à augmenter chez le cultivar « Mustang » dont l'indice foliaire est assez faible et, au contraire, à diminuer chez « Axia » dont le développement foliaire est beaucoup plus abondant (fig. 5).

Le tournesol a présenté nettement plus tôt, vers la fin de

la croissance végétative et le début de la floraison, le maximum d'assimilation nette du couvert. Celle-ci apparaît assez faible au cours du remplissage des graines qui s'effectue en partie grâce aux transferts d'assimilats provenant des organes végétatifs. Par unité de surface foliaire, la fixation de CO_2 est très élevée au début du cycle végétatif puis elle décroît progressivement, avec certaines différences entre les cultivars (« Stadium » conserve plus longtemps une forte activité, reflétée (fig. 2) par la production très élevée de matière sèche totale et une assimilation très active jusqu'à fin juillet).

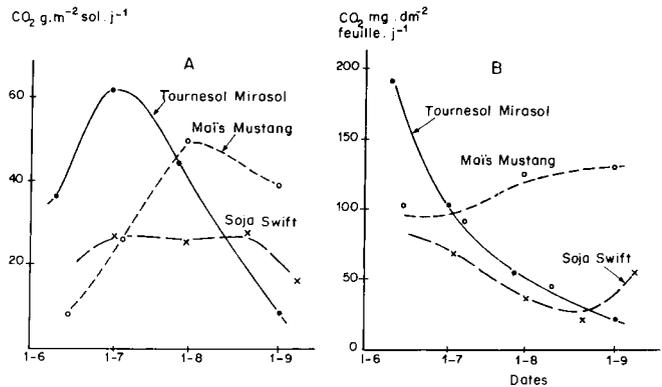


Figure 4
Estimations de l'assimilation nette, au cours du cycle de développement :
A — du couvert : fixation de CO_2 par m^2 de sol et par jour.
B — de l'unité de surface des feuilles : fixation moyenne de CO_2 par dm^2 de feuilles et par jour.
Estimates of net assimilation during development :
A — of the canopy : CO_2 fixation per m^2 of soil per day
B — of unit leaf area : mean CO_2 fixation per dm^2 of leaf per day.

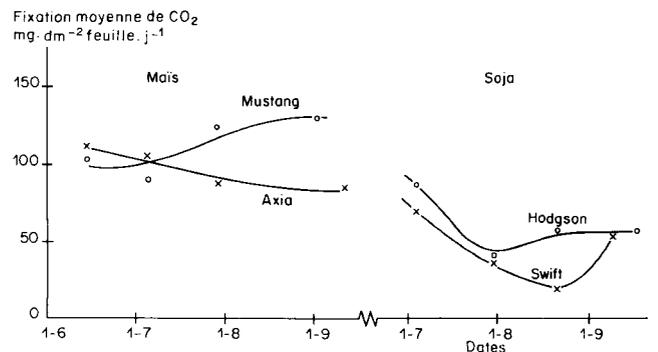


Figure 5
Influence de l'indice foliaire (indiqué figure 1) sur l'activité assimilatrice moyenne des feuilles.
Effect of leaf area index (indicated figure 1) on the mean assimilative activity of leaves.

TABLEAU 3

Estimations de l'assimilation nette totale, de l'activité assimilatrice moyenne des surfaces foliaires et de la répartition des assimilats entre les organes aériens à maturité (D.S.F. = durée de la surface foliaire, m² . jours).

Estimates of total net assimilation, mean assimilative activity of leaf area and assimilate partition between aerial organs at maturity (D.S.F. = leaf area duration, m² . day).

Espèces et cultivars	Tournesol			Stadium	Maïs		Soja	
	Clairsol	Primasol	Mirasol		Mustang	Axia	Swift	Hodgson
CO ₂ total assimilé, t. ha ⁻¹	31,5	37,9	36,1	50,1	38,8	43,8	24,0	27,0
D.S.F., m ² . jours . ha ⁻¹ . 10 ⁵	32,4	32,5	41,3	47,5	24,5	44,3	66,0	57,5
Rapport $\frac{\text{CO}_2 \text{ fixé}}{\text{D.S.f.}}$ g. (m ² . jours) ⁻¹	9,8	11,7	8,6	10,4	15,6	10,0	3,7	4,6
A maturité, équivalent CO ₂ , t. ha ⁻¹ , en :								
tiges	7,8	11,0	11,4	14,9	9,1	11,6	8,2	6,1
feuilles	3,5	4,8	1,4	4,9	5,1	5,8	1,6	3,2
supports de graines	3,7	5,1	4,5	4,9	3,4	3,2	2,2	2,8
graines	16,5	17,0	18,8	25,4	21,2	23,2	12,0	14,9
% dans les graines	52	45	52	50	55	53	50	55
poids graines % M.S.T.	38	31	38	39	53	53	38	46

A partir de son établissement (fin juin), le couvert de soja présente chez le cultivar « Swift » une assimilation nette assez constante sur une large période (fig. 4). L'indice foliaire augmentant en même temps chez cette plante à croissance indéterminée, l'assimilation moyenne par unité de surface foliaire décroît progressivement. En fin de cycle, les feuilles de la base sont desséchées et celles de la voûte conservent une activité notable, avec une fixation du couvert intermédiaire entre celles du maïs et du tournesol. Comme nous l'avons noté chez le maïs, l'indice foliaire plus faible de « Hodgson » (joint à sa productivité supérieure) fait apparaître une fixation moyenne plus élevée que celle de « Swift » (fig. 5), sans que l'on puisse attacher à cette fixation moyenne une grande signification, compte tenu de l'auto-ombrage important et de la production de feuilles, considérée comme excessive chez le soja (BLANCHET & GELFI, 1979 ; PAUL *et al.*, 1979). Notons surtout que l'assimilation du couvert de soja reste substantielle et, sans doute, relativement intense pour les feuilles de la voûte pendant le remplissage des graines. En cela, l'évolution de l'assimilation au cours du cycle se rapproche plus de celle du maïs que de celle du tournesol, la capacité assimilatrice du soja (feuille ou couvert) étant toutefois la plus faible des 3 espèces.

Les données du tableau 3, qui regroupe les résultats globaux, confirment cette dernière remarque : à maturité, l'assimilation nette totale varie notablement selon les cultivars, mais est du même ordre de grandeur chez le maïs et le tournesol, et nettement inférieure chez le soja, malgré une plus grande durée de surface foliaire. Le rapport

$$\frac{\text{CO}_2 \text{ fixé}}{\text{durée surface foliaire}}$$

ne fait pas apparaître une nette supériorité du maïs sur le tournesol. Chez cette dernière espèce, la variété « Stadium » présente des performances supérieures ; sous un aspect plus agricole, rappelons toutefois qu'elle n'est pas cultivée en France, pour des raisons de tardivité, sensibilité à la verse, etc., ses excellentes performances biologiques ne s'accompagnant pas des qualités agricoles requises.

En ce qui concerne la mobilisation des assimilats au profit des graines, telle qu'on l'observe à maturité (tabl. 3), les

3 espèces sont assez comparables quant à leurs capacités de transfert du CO₂ assimilé, qui est certainement une estimation plus judicieuse que le rapport graines/M.S.T. On peut remarquer que des quantités assez importantes d'assimilats restent dans les tiges de tournesol ; celles-ci contribuent peu au remplissage des graines par redistribution d'assimilats antérieurement synthétisés, et des types plus courts pourraient être intéressants (LECLERCQ, 1978).

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A. Sur le plan méthodologique

Cette approche découlant des travaux de PENNING DE VRIES (1975) apparaît intéressante, en particulier pour comparer l'évolution de l'assimilation nette chez des espèces aboutissant à des produits finaux très différents, comme les céréales, les oléagineux et les protéagineux. Elle peut également permettre, chez une même espèce, de préciser l'influence de différentes conditions de milieu ; nous n'avons pas exposé ici cet aspect, mais nous nous proposons de le faire par ailleurs. Le principal intérêt de cette méthode est son application continue et relativement commode au champ, dans des conditions normales de culture, sans appareillage perfectionné. Chez les oléoprotéagineux, elle donne, lors du remplissage des graines, une bien meilleure appréciation de l'assimilation que les seuls examens de M.S.T. : la lipidogénèse et la protéogénèse consomment beaucoup de glucose, sans grande variation de M.S.T. (comparaison des fig. 3 et 4 ; PUECH & HERNANDEZ, 1973).

Elle n'aboutit certes qu'à des approximations de l'assimilation nette ; une étude plus fine nécessiterait la mise en œuvre de techniques beaucoup plus élaborées. Un point délicat est celui des racines, qui représentent, à certaines époques, une quantité très notable d'assimilats susceptibles d'être en partie transférés vers les graines en fin de cycle végétatif (MAERTENS, 1981). Nous n'avons pas mesuré ici les masses racinaires, ni déterminé leur composition. A titre indicatif, signalons que, dans le même sol et pour des conditions culturales comparables, nous avons observé, sur 1 m de profondeur, des masses racinaires de l'ordre de 20 à 30 q. M.S. ha⁻¹ à l'époque de la fin floraison de ces 3 espèces ; cette masse racinaire, assez pauvre en azote,

diminuait fortement à maturité. Les assimilations nettes rapportées ici sont donc sous-estimées, vraisemblablement de l'ordre de 15 à 20 p. 100 vers la floraison et, à un degré moindre, à maturité, probablement sans différences massives entre les espèces. Tenter de mesurer avec une précision convenable ces masses racinaires et leur évolution exigerait un très gros travail, sans pour autant modifier fondamentalement les allures comparatives des courbes.

Compte tenu de ce type d'incertitudes, le calcul simplifié des équivalents-glucose, tel que nous l'avons pratiqué, nous paraît une approximation suffisante. Il ne nécessite qu'un nombre limité de dosages courants et ne fait pas appel à des évaluations hasardeuses de teneurs en constituants divers.

B. Sur le plan des comportements agronomiques

Cette étude confirme surtout la très forte capacité d'assimilation du tournesol aux stades juvéniles, où elle paraît dépasser celle du maïs (fig. 4B). Il est toutefois possible qu'à cette époque d'observation le maïs ait été plus gêné que le tournesol par une intensité lumineuse moyenne assez faible (tabl. 2 : durée d'insolation peu élevée en mai-juin). L'assimilation nette du tournesol diminue fortement ensuite, surtout après la floraison, comme l'ont observé d'autres auteurs (RAWSON & CONSTABLE, 1980). Nous en ignorons la cause, qui mériterait d'être élucidée.

Au cours du temps, l'assimilation nette des feuilles de maïs est la plus régulière. Chez le soja, elle se situe à un niveau peu élevé dans l'ensemble, mais moins différent de celui du maïs que ne le laisseraient prévoir les données physiologiques usuelles obtenues en conditions contrôlées. Celles-ci situent la capacité photosynthétique du soja à un

peu moins de la moitié de celle du maïs (respectivement de l'ordre de 20 et 50 mg CO₂ . h⁻¹ . dm⁻²). Dans nos conditions, lorsque l'auto-ombrage intervient peu, c'est-à-dire en début de végétation, l'activité assimilatrice des feuilles de soja s'écarte moins de celle des feuilles de maïs (fig. 5) ; ensuite, l'indice foliaire très élevé conduit à une faible activité moyenne. Il n'en demeure pas moins que la capacité photosynthétique du soja peut constituer un facteur limitant, la lumière n'étant guère captée que par les feuilles de la voûte chez beaucoup de cultivars usuels ; l'amélioration génétique s'efforce d'accroître ces performances (ECOCHARD *et al.*, 1979).

Chez le tournesol, les rendements que nous avons obtenus sont très supérieurs aux moyennes agricoles courantes ; ils s'expliquent ici par l'absence de verse et d'attaques de parasites et de déprédateurs, par une bonne structure du sol et une alimentation hydrique abondante. De nombreux caractères sont à améliorer chez cette espèce pour tirer parti, au plan agricole, des fortes capacités d'assimilation manifestées pendant les premières phases du cycle de développement au cours desquelles les performances du couvert de tournesol sont comparables à celles du couvert de maïs (RABEY & ALLISON, 1972 ; ROBELIN, 1972).

En conclusion, nous pensons que, malgré ses nombreuses imperfections, ce type d'approche simple qui tente de relier au champ les données physiologiques et les comportements agricoles peut permettre d'éclairer les aptitudes, avantages et défauts des espèces, voire de divers types de cultivars, de manière à dégager des voies de meilleure maîtrise agronomique et peut-être d'amélioration génétique.

Reçu le 16 avril 1981.
Accepté le 19 octobre 1981.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blanchet R., Gelfi N., 1979. Influence de réductions de la surface foliaire sur la croissance, le développement et la production d'un soja de type indéterminée. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **289**, 299-302.
- Ecochard R., Gallais A., Paul M. H., Planchon C., 1979. Héritabilité et réponse à la sélection de caractères physiologiques liés au rendement chez le soja. *Ann. Amélior. Plant.*, **29**, 493-514.
- Hesketh J. P., Jones J. W., 1980. *Predicting photosynthesis for ecosystem models*, I, C.R.C. Press, Boca-Raton (U.S.A.), 71-72.
- Leclercq P., 1978. La mutation « condensé » chez le tournesol. *Ann. Amélior. Plant.*, **28**, 447-454.
- Maertens C., 1981. Etude de l'évolution de l'enracinement du tournesol (var. Stadium). *Informations Techniques CETIOM*, en cours d'impression.
- Marty J. R., Puech J., Maertens C., Blanchet R., 1975. Etude expérimentale de la réponse de quelques grandes cultures à l'irrigation. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, **61**, 560-570.
- Paul M. H., Planchon C., Ecochard R., 1979. Etude des relations entre le développement foliaire, les phases de végétation et la productivité chez le soja. *Ann. Amélior. Plant.*, **29**, 479-492.
- Penning de Vries F. W. T., Brunstig A. H. M., Van Laar H. H., 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis : a quantitative approach. *J. Theor. Biol.*, **45**, 339-377.
- Penning de Vries F. W. T., 1975. *Photosynthesis and productivity in different environments*, Cooper ed., Cambridge Univ. Press., 459-461.
- Philips D. A., 1980. Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 29-49.
- Potter J. R., Breen P. J., 1980. Maintenance of high photosynthetic rates during the accumulation of high leaf levels in sunflower and soybean. *Plant Physiol.*, **66**, 528-531.
- Puech J., Hernandez M., 1973. Evapotranspiration comparée de différentes cultures et étude de quelques facteurs influençant les rythmes de consommation. *Ann. agron.*, **24**, 437-455.
- Rabey G. G., Allison J. C. S., 1972. Comparative growth and yield of maize and sunflower. *Rhod. J. Agric. Res.*, **10**, 105-108.
- Ranty B., 1981. *La photosynthèse du tournesol : recherches sur le mode de fixation du CO₂*. Thèse Université Paul-Sabatier, Toulouse, 62 p.
- Rawson H. M., Constable G. A., 1980. Carbon production of sunflower cultivars in field and controlled environments. I. Photosynthesis and transpiration of leaves, stems and heads. *Aust. J. Plant Physiol.*, **7**, 555-573.
- Robelin M., 1972. Etude du bilan gazeux au niveau des couverts végétaux. Premières applications à l'étude du tournesol. *5^e Conf. Intern. Tournesol*, Clermont-Ferrand, 19-28.
- Sinclair T. R., De Wit C. T., 1975. Photosynthetate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science*, **189**, 565-567.
- Thorne G., 1971. Physiological factors limiting the yield of arable crops. In *Potential crop production*, Wareing and Cooper ed., 143-158.
- Zelich I., 1971. *Photosynthesis, photorespiration and plant productivity*. Acad. Press., New York, Londres, 347 p.