



HAL
open science

Roles des relations source-puits et de la compétition intraspecificque dans l'évolution de l'activité assimilatrice du tournesol au cours de son cycle de développement

André Merrien, Rene Blanchet, N. Gelfi, Julie Laurent

► To cite this version:

André Merrien, Rene Blanchet, N. Gelfi, Julie Laurent. Roles des relations source-puits et de la compétition intraspecificque dans l'évolution de l'activité assimilatrice du tournesol au cours de son cycle de développement. *Agronomie*, 1983, 3 (10), pp.1045-1051. hal-02728606

HAL Id: hal-02728606

<https://hal.inrae.fr/hal-02728606>

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.

Rôles des relations source-puits et de la compétition intraspécifique dans l'évolution de l'activité assimilatrice du tournesol au cours de son cycle de développement

André MERRIEN, Robert BLANCHET (*) & Noël GELFI (*)

avec la collaboration technique de Julien LAURENT (*)

C.E.T.I.O.M., Service Etudes et Recherches

() I.N.R.A., Station d'Agronomie*

Adresse commune : *Centre de Recherches de Toulouse, B.P. 12, F 31320 Castanet Tolosan*

RÉSUMÉ

Des travaux antérieurs ont mis en évidence une réduction de l'assimilation nette au cours du cycle de développement du tournesol, sans toutefois pouvoir en préciser les causes. Une expérimentation en vases de végétation a permis de montrer qu'il ne semble pas y avoir chez le tournesol d'influence directe marquée des relations source-puits sur l'évolution de la photosynthèse ; les assimilats peuvent s'accumuler assez indifféremment dans les organes végétatifs ou dans les graines. Parallèlement, au champ, une expérimentation mettant en place des peuplements de densité différente après l'établissement de l'appareil végétatif, avait pour but de préciser le rôle de l'éclairement reçu au niveau des étages foliaires sur l'évolution de l'assimilation.

Celle-ci est faible après floraison dans les étages inférieurs du peuplement dense (10 plantes · m⁻²), tandis qu'elle conserve une valeur élevée en l'absence de concurrence intraspécifique (1 plante · m⁻²) ; la production par plante est alors sensiblement doublée. Le « vieillissement » des feuilles inférieures et la réduction de leur activité photosynthétique dépendent de l'éclairement reçu et de leur état physiologique. Si l'auto-ombrage devient important, on assiste à une diminution de la quantité d'azote contenue dans les limbes ombrés ; une fraction protéique très affectée pourrait être celle contenant l'enzyme de carboxylation RUBPcase.

Si la photosynthèse au cours du remplissage des graines limite principalement le rendement, l'évolution de son activité dépend beaucoup plus de l'environnement et, peut être, de la nutrition de la plante que des rapports source-puits.

Mots clés additionnels : *Eclairement, assimilation nette, étages foliaires, rendement.*

SUMMARY

Effect of source-sink relationships and of intraspecific competition on net assimilation during the development cycle of sunflower.

Previous works have shown a decrease in sunflower net assimilation during its cycle of development, but without information on the main causes. A pot experiment demonstrated the small effect of the source-sink relationships on the time-course of photosynthesis in sunflower ; in this plant, assimilates can be stored either in the vegetative organs or in the seeds. A parallel field experiment set up to obtain different plant densities after the establishment of the vegetative apparatus, tried to determine the effect of light received at different levels of the canopy on assimilation. While photosynthetic level was low in the lower levels of the dense population (10 plants per square metre), it remained high in the absence of intraspecific competition (1 plant per square metre), leading to a doubling of total dry matter production per plant. Ageing and reduction of the photosynthetic activity of the lower leaves was linked to the light level received and to their physiological status.

As self-shading increased, we noticed a marked reduction in the total nitrogen content of the shaded leaves ; the most sensitive protein fraction could be the heavy one, containing RDP carboxylase. Thus, while photosynthesis during the grain filling stage did limit yield, photosynthetic activity was more affected by environmental conditions and perhaps by plant nutrition than by source-sink relationships.

Additional key words : *Light, net assimilation, canopy levels, yield.*

I. INTRODUCTION

Espèce de type « C₃ », le tournesol (*Helianthus annuus* L.) présente un taux de photosynthèse nette particulièrement élevé, de l'ordre de 40 mg CO₂ · h⁻¹ · dm⁻² (LOYD & CANVIN, 1977 ; POTTER & BREEN, 1980), peu éloigné de celui du maïs (*Zea mays* L.), espèce de type « C₄ » (50 mg CO₂ · h⁻¹ · dm⁻² ; ZELITCH, 1971). Si l'aspect qualitatif et les coûts énergétiques différents des produits finaux sont à prendre en compte (RABEY & ALLISON, 1972), la production finale du tournesol n'en demeure pas moins généralement inférieure. Ces derniers auteurs ont invoqué, comme raison importante de cette relative faiblesse de la production finale, une diminution précoce de l'indice foliaire et une décroissance rapide de l'activité photosynthétique des feuilles au fur et à mesure de leur vieillissement (MAC WILLIAM *et al.*, 1974 ; RAWSON & CONSTABLE, 1980). Ces feuilles présentent, selon leur position le long de la tige, leur maximum d'assimilation lorsque leur surface se situe entre 65 et 100 p. 100 de leur développement optimal (ENGLISH *et al.*, 1979).

L'évolution de l'assimilation nette du couvert végétal au cours du cycle de développement de la plante a été estimée à partir des quantités de glucose nécessaires à la biosynthèse des glucides, lipides et composés azotés (PENNING de VRIES *et al.*, 1974). Cette estimation a montré chez le tournesol, aux stades juvéniles, une assimilation supérieure à celle du couvert de maïs, mais avec un indice foliaire supérieur à 6 pour le tournesol contre moins de 4 pour le maïs (BLANCHET *et al.*, 1982, fig 1 et 4). Cette assimilation nette décroît très fortement ensuite, surtout après la floraison, tandis qu'elle se maintient chez le maïs à un niveau élevé jusqu'à la maturité. Chez le soja, autre espèce de type « C₃ », dont nous avons étudié en même temps des cultivars à croissance indéterminée (c'est-à-dire produisant de nouvelles feuilles jusqu'à la fin de la floraison), l'assimilation est très inférieure au début du cycle de développement, mais elle diminue ensuite beaucoup moins que chez le tournesol.

Compte tenu de l'importance de la survie du feuillage et de son maintien à un haut niveau de fonctionnement pour l'élaboration d'un bon rendement chez le tournesol (MERRIEN *et al.*, 1981b), nous nous sommes efforcés de préciser, dans cette étude, le rôle éventuel des relations source-puits dans le contrôle de cette évolution qui pourrait être liée à la redistribution des assimilats des feuilles vers les graines (GIFFORD & EVANS, 1981). Le rôle de la compétition intraspécifique, variable selon l'âge des plantes et le peuplement, a été également abordé en relation avec l'éclaircissement des feuilles et l'évolution de leur activité photosynthétique.

II. MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

A. Dispositif

1. en vases de végétation

Des plantes (cv « Mirasol ») ont été élevées en vases de végétation portant 2 pieds chacun et disposés de façon à obtenir un peuplement de 6,5 pieds · m⁻² ; une alimentation en eau automatique satisfaisait leur évapotranspiration maximale ; ce dispositif a été décrit par ailleurs (MERRIEN *et al.*, 1981a).

Trois traitements visant à modifier les rapports source-puits par rapport à un témoin ont été appliqués :

— ablation du bouton floral dès son apparition (suppression du puits) ;

— castration mâle et femelle de la fleur au fur et à mesure du déroulement de la floraison (modification partielle du puits) ;

— enroulement sur lui-même, parallèlement à la nervure centrale, de la moitié du limbe de chaque feuille (modification partielle de la source).

Quel que fût le traitement appliqué, le peuplement était maintenu à 6,5 pieds · m⁻².

2. au champ

Les plantes (cv « Mirasol ») ont été cultivées en plein champ, dans la région toulousaine, sur un sol brun, limono-argileux, profond, de pH voisin de la neutralité et bien fertilisé en P et K. Une irrigation par aspersion (4 fois 40 mm répartis sur l'ensemble du cycle) visait à satisfaire l'évapotranspiration maximale (E.T.M.). 100 kg · ha⁻¹ d'azote (ammonitrate) ont été apportés au semis ; ce dernier a été réalisé de façon à obtenir un peuplement d'environ 10 plantes par m² (0,55 × 0,18 m), dont les rangs étaient orientés O.N.O./E.S.E. Dans une zone de peuplement bien homogène, 2 parcelles d'environ 100 m² chacune ont été isolées.

Au stade « début floraison », l'une des parcelles a fait l'objet d'un éclaircissage manuel (section des pieds au collet), de manière à obtenir un nouveau peuplement de 1 pied par m² (1,10 m × 0,9 m). On obtenait ainsi 2 peuplements nettement différents (fig. 1) mais à développement

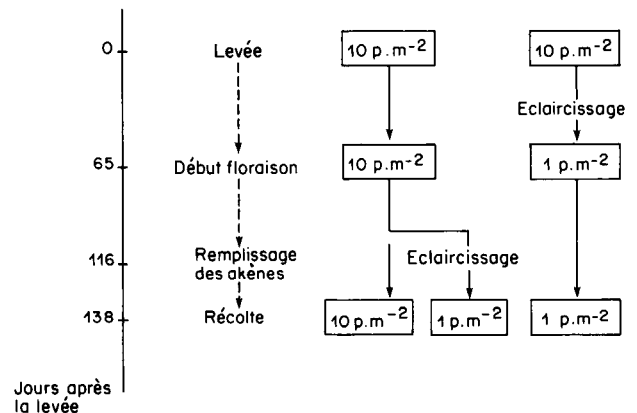


Figure 1

Protocole d'éclaircissage du peuplement initial.

Scheme for thinning the initial plant population.

végétatif identique jusqu'à ce stade et formés de plantes de gabarit voisin : surface foliaire, matière sèche totale (M.S.T.), développement racinaire ; le but de cet éclaircissage tardif était de limiter une nouvelle croissance des organes végétatifs dans le peuplement éclairci ; la surface foliaire est en effet pratiquement établie à la floraison (BLANCHET *et al.*, 1982) et le développement racinaire se ralentit entre le 55^e et le 75^e j après la levée, puis régresse (MAERTENS & BOSC, 1981). Au stade « remplissage des akènes » (116 j après la levée), la parcelle maintenue à 10 pieds · m⁻² a enfin été divisée en 2 sous-parcelles de 50 m² dont l'une a été éclaircie à 1 pied · m⁻².

B. Contrôles effectués

En milieu contrôlé, l'assimilation nette en équivalents-glucose durant une période donnée a été calculée à partir des mesures d'accroissement de biomasse et de composition chimique des divers organes (tiges, feuilles, organes reproducteurs, racines). Pour ce calcul, on a utilisé les valeurs de PENNING DE VRIES *et al.* (1974), donnant les quantités de glucose nécessaires à la fabrication des principales catégories chimiques de la plante (2,5 g de glucose par g de protéine ; 3 g de glucose par g de lipide ; 1,2 g de glucose par g de glucide). L'assimilation nette (A.N.) a été calculée par l'expression suivante :

$$\text{A.N.} = \text{Composés azotés} (N \times 6,25) \times 2,5 + \text{lipides grains} \times 3 + [\text{M.S.T.} - (\text{composés azotés} + \text{lipides}) \times 1,2]$$

Les résultats obtenus ainsi ont été transformés en quantités de CO_2 en multipliant les équivalents-glucose par le rapport : $\frac{6 \text{ CO}_2}{\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6} = \frac{264}{180}$, et exprimés en $\text{mg de CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Pour ces estimations, 2 pots portant 2 plantes chacun ont été prélevés aux principaux stades de développement.

Au champ, le développement a été suivi par des prélèvements successifs de 5 pieds dans chaque peuplement. Des mesures d'activité photosynthétique, visant à caractériser le comportement des plantes ont été réalisées selon la technique de SHIMSHI (1969), qui consiste à exposer une partie de la feuille pendant 15 s à de l'air contenant une quantité connue de CO_2 radioactif (350 vmp CO_2 à 2,56 $\mu\text{Ci}^{14}\text{C}$ par μmole). L'échantillon (1,5 cm^2) est aussitôt prélevé à l'emporte-pièce et, après digestion par une base très forte (amine quaternaire) et addition de peroxyde, la quantité de carbone radioactif fixé est mesurée au compteur à scintillations. Vu le temps relativement court d'exposition au $^{14}\text{CO}_2$, on admet que les mesures sont indicatrices de la photosynthèse brute et ne prennent pas en compte les phénomènes respiratoires.

Au cours de journées très lumineuses, à caractères climatiques aussi voisins que possible (température, degré hygrométrique de l'air), des cinétiques de photosynthèse (3 à 4 mesures/j) ont été suivies sur 3 répétitions dans chacun des peuplements. Les principaux stades ont ainsi été étudiés (début floraison, fin floraison, chute des pétales, remplissage des akènes) et les mesures ont été faites sur 4 étages foliaires comptés de bas en haut :

- Etage 1 = feuilles de rang 0-6
- Etage 2 = feuilles de rang 6-12
- Etage 3 = feuilles de rang 12-18
- Etage 4 = feuilles de rang > 18

Afin de rendre comparables ces cinétiques journalières au cours du cycle de la plante, nous retiendrons comme critère comparatif (fig. 2) un indice d'activité photosynthétique en calculant l'intégrale $P_i(i = \text{indice d'étage})$

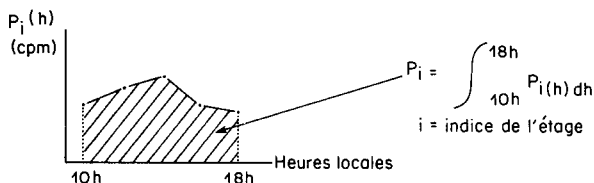


Figure 2

Détermination de l'indice comparatif de l'activité photosynthétique.
Determination of the comparative index of photosynthetic activity.

de la photosynthèse $P_i(h)$ à chaque étage entre 10 h et 18 h (heures locales). Rapporté à l'unité de temps, l'indice retenu est alors une moyenne de la photosynthèse journalière et est exprimé en coups/mn (cpm).

Les mesures d'éclairement ont été réalisées à l'aide d'un luxmètre GUERPILLON, Type 490.

III. RÉSULTATS

A. Effets de la modification du rapport source-puits sur l'activité du feuillage et son évolution au cours du cycle, en peuplement constant (compétition identique)

La figure 3A traduit l'évolution, au cours du cycle de développement de la plante, des quantités totales cumulées d'équivalents-glucose présents dans les plantes entières caractérisées par différents rapports source-puits. Ces quantités ne présentent pas de différences importantes par rapport au témoin, si ce n'est chez le traitement « 1/2 limbe » où la surface foliaire s'est sans doute avérée limitante. Chez ce traitement « 1/2 limbe », dont la surface foliaire était réduite d'environ 40 p. 100 à la floraison, il n'y a pas eu d'accroissement de la photosynthèse ; la pénétration de la lumière n'était guère améliorée car les plantes étaient disposées dans un couvert de 6,5 pieds $\cdot \text{m}^{-2}$ et soumises ainsi à un auto-ombrage général.

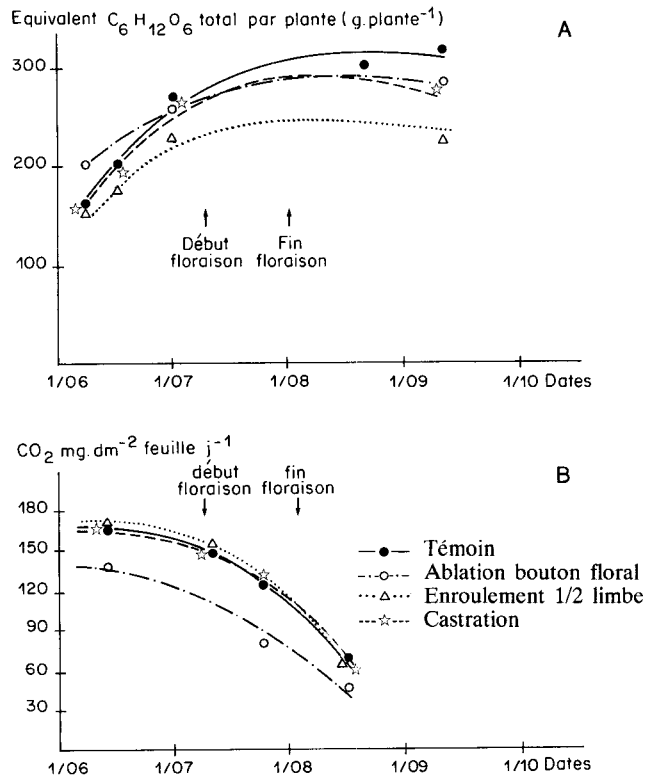


Figure 3

A. Evolution de la biomasse de la plante, exprimée en quantité totale d'équivalents-glucose par plante et cumulée au cours du cycle de développement.

B. Estimation de l'assimilation nette par dm^2 de feuille et par jour au cours du cycle de développement selon la modification du rapport source/puits.

A. Change in plant biomass, expressed as total glucose-equivalents per plant, cumulated during the development cycle.

B. Estimate of net assimilation per dm^2 of leaf and per day during the development cycle according to variation of the source-sink ratio.

Ramenées à l'unité de surface foliaire et à l'unité de temps (fig. 3B) et converties en quantités de CO₂ fixées (cf. § II B), ces quantités deviennent indicatrices de l'activité assimilatrice. On remarque alors que la cinétique de diminution de l'assimilation ne diffère pas selon les traitements. L'ablation du bouton floral a conduit à un développement végétatif exubérant, notamment à une surface foliaire très supérieure à celle du témoin et demeurant verte jusqu'au voisinage de la maturité des autres traitements ; l'assimilation a donc été plus faible par unité de surface foliaire et de temps, mais, pour la plante entière, ce traitement a peu affecté la production finale (exprimée en équivalents-glucose). C'est donc ici à un « vieillissement » des feuilles que l'on doit attribuer la diminution de l'activité photosynthétique.

Chez les plantes normales, un jaunissement et une nécrose progressifs des feuilles inférieures sont intervenus après la floraison, diminuant la surface foliaire verte et situant celle-ci vers des étages plus élevés. La photosynthèse plus active de ces étages est sans doute responsable de l'écart avec les sujets décapités, (cf. fig. 3B) sans toutefois que les cinétiques d'évolutions soient différentes. Dans cette baisse progressive de la photosynthèse du feuillage au cours de la phase reproductrice, le « vieillissement physiologique » est donc très prépondérant par rapport à la réduction de l'indice foliaire, du moins à cette densité de peuplement. Le tableau 1 montre par ailleurs qu'en l'absence de graines, les assimilats s'accumulent dans les organes végétatifs (racines, tiges, feuilles) et, pour les sujets castrés, dans les capitules.

Nous examinerons maintenant les effets de la compétition intraspécifique sur ces processus d'assimilation et de répartition des assimilats.

B. Influence de l'éclaircissage (ou de la compétition intraspécifique)

1. sur la production par plante

Ces données figurent au tableau 2. Les plantes éclaircies au début de floraison ont présenté par la suite, avec des surfaces foliaires (S.F.) légèrement plus fortes (légère extension, moindre sénescence), des productions de matière

sèche totale nettement supérieures. Ces plantes ont assimilé davantage par unité de surface foliaire et le rapport MST/SF, qui augmente lorsque le peuplement diminue, illustre bien cette plus forte assimilation. Si l'ensemble des organes végétatifs dénote un accroissement de matière sèche, c'est certainement la production de grains qui a le plus bénéficié de ce surcroît d'assimilation puisque le poids de grain récolté varie du simple au double. Bien que la taille du capitule ait augmenté et que la tache stérile ait été légèrement réduite, ce sont les composantes du rendement qui manifestent le mieux l'accroissement de la production de grains : en effet, pour des initiations florales et des phases végétatives identiques, le nombre d'akènes pleins *par plante* varie du simple au double entre le peuplement à 10 pieds · m⁻² et celui à 1 pied · m⁻², et le poids de 1 000 grains (passant de 45,7 g à 63,8 g) traduit un meilleur remplissage de ces akènes où l'accumulation d'huile et de protéines a nécessité des photosynthèses élevées (BLANCHET *et al.*, 1982). L'effet est beaucoup moins marqué sur les plantes du peuplement éclairci tardivement chez lesquelles le puits constitué par les grains reste stable ; les assimilats s'accumulent alors préférentiellement dans la tige.

La forte production par plante du peuplement éclairci est toutefois très loin de compenser la faiblesse du nombre de plantes et de l'indice foliaire (celui-ci était de 0,6 au cours du remplissage des akènes, comme l'indique le tableau 2), et la production par unité de surface de sol est très inférieure à celle d'un peuplement normal (119 g de grains · m⁻², contre 620 dans le peuplement initial).

2. sur l'activité photosynthétique des feuilles

Ces résultats sont regroupés dans le tableau 3. En ce qui concerne l'évolution de la photosynthèse au cours du temps, on confirme, en peuplement de 10 pieds · m⁻², la diminution de l'activité fixatrice après la floraison ; cette réduction affecte particulièrement l'étage 3. Lorsque le peuplement passe à 1 pied · m⁻², la cinétique se révèle différente. L'assimilation reste à un niveau élevé et décroît peu, même au-delà de la chute des pétales, et ceci pour les 4 étages considérés ; l'ensemble de la plante conserve une meilleure assimilation au cours du temps.

TABLEAU 1

Caractères de l'appareil foliaire à mi-floraison et à la chute des pétales, production de matière sèche à la récolte par organe selon les différents rapports source-puits.

Characters of foliar apparatus at half-flowering and petal-fall ; dry matter production per organ at maturity according to different source-sink ratios.

Traitements	Témoin	1/2 limbe	Castré	Ablation bouton floral	
Surface foliaire dm ² · pl ⁻¹	mi-floraison	69,6	41,8	69,6	70,0
	chute pétales	54,1	44,1	55,3	75,8
Matière sèche à récolte · g · pl ⁻¹					
Racines	31,3	12,1	40,4	61,1	
Tiges	68,2	56,1	93,7	122,6	
Feuilles	26,8	21,0	28,3	35,6	
Capitule	23,5	16,5	31,2	—	
Grains	58,5	36,2	13,2 (*)	—	
Total	208,3	141,9	206,8	219,3	
Total équivalents-glucose g · pl ⁻¹	325	240	270	280	

(*) Les akènes sont réduits aux téguments et ne renferment pas de graines.

TABLEAU 2

Principaux caractères de l'appareil végétatif et reproducteur au cours du cycle de la plante selon différents peuplements.
Main factors of the vegetative and reproductive apparatus during the cycle of the plant at different plant populations.

Dates et stades	1.07.81 Tout déb. floraison	29.07.81 Fin floraison		17.08.81 Remplissage des akènes		15.09.81 Récolte		
Peuplement (plantes · m ⁻²)	10	10	1	10	1	10	1	1 (*)
Hauteur (cm)	152	155	152	167	152	165	151	169
Diamètre capitule (cm)	5,9	16,3	24,4	18,4	22,7	15,4	24,0	17,5
Diamètre tache stérile (cm)						4,8	3,6	5,3
Surface foliaire (dm ²)	52,9	46,6	64,6	45,7	60,6			
Indice foliaire	5,3	4,7	0,6	4,6	0,6			
Matière sèche tiges (g)	39,6	50,1	75,0	57,0	78,3	52,8	91,3	71,7
Matière sèche feuilles (g)	19,4	23,0	41,0	26,8	38,9	21,7	39,0	27,7
Matière sèche capitules (g)	2,2	} 48,8	} 105,2	29,7	56,3	22,5	45,7	26,1
Matière sèche grain (g)				58,0	102,8	62	118,8	66,7
Matière sèche totale (g)	61,2	121,9	221,2	171,5	276,3	160,0	295,9	192,0
M.S.T./Surface foliaire (g.dm ⁻²)	1,2	2,6	3,4	3,7	4,5			
Nombre d'akènes pleins						1 312	1 878	1 476
Nombre total d'akènes						1 597	2 733	1 691
Poids 1 000 grains (g)						45,7	63,8	45,2

(*) Eclaircissage au stade « remplissage des akènes ».

TABLEAU 3

Indice d'activité photosynthétique moyenne (assimilation moyenne journalière exprimée en 10³ · cpm) par étage compté de bas en haut selon les peuplements et évolution au cours du temps.
Average photosynthetic activity index (daily average assimilation expressed in 10³ cpm) per level numbered from the bottom to the top, according to the plant population.

Peuplement		10 pieds · m ⁻²				1 pied · m ⁻² éclaircissage le 24/06				1 pied · m ⁻² éclaircissage le 15.08				
Etage		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	
Dates	Jours après la levée													
1.07	71	Début floraison	2,3	4,9	25,1	24,6	14,8	24,0	25,7	22,2				
27.07	97	Fin floraison	1,0	2,5	17,4	20,1	12,3	20,4	21,6	17,8				
6.08	106	Chute des pétales	1,9	3,3	12,9	18,2	15,0	19,5	20,9	24,8				
13.08	113	Remplissage des akènes	1,4	3,7	9,2	19,2	15,5	21,8	18,6	18,0				
25.08	125	Remplissage des akènes		4,5	12,0	11,0	15,0	19,0	20,0	19,0	15,0	15,0	12,0	

Si l'on compare les contributions des divers étages d'une même plante, il apparaît immédiatement un gradient dans le peuplement à 10 pieds · m⁻². Les étages du sommet (4 et 3) ont toujours une assimilation plus élevée que celle des 2 étages de la base. Les plantes du peuplement éclairci à 1 pied · m⁻² se caractérisent par une meilleure participation des étages moyens et inférieurs, puisque les taux de photosynthèse, quel que soit le stade, ne sont pas sensiblement différents d'un étage à l'autre, si ce n'est peut être pour celui de la base. L'éclaircissage au stade « remplissage des akènes » a eu pour conséquence d'accroître le niveau photosynthétique du 2^e étage (de 4,5 · 10³ à 15 · 10³ cpm).

Ainsi, le surcroît de production par plante, révélateur d'un surcroît d'assimilation, se trouve bien confirmé chez le peuplement éclairci. Cette assimilation plus forte apparaît à 2 niveaux :

- meilleure permanence dans le temps :
- meilleure participation de la plante entière et notamment des étages de la base.

La dépendance de la photosynthèse journalière vis-à-vis de la luminosité perçue au niveau de chaque étage apparaît sur la figure 4. En effet, seule diffère, selon les 2 peuplements, la luminosité au sein du couvert, compte tenu que l'alimentation hydrique et minérale n'était pas limitante et que le développement racinaire était pratiquement achevé lors de l'éclaircissage.

Dans le peuplement à 10 pieds · m⁻², l'aspect limitant de l'éclaircissement sur l'activité photosynthétique apparaît nettement pour les feuilles de rang inférieur à 12. Lorsque les plantes sont éclaircies à 1 pied · m⁻², la lumière est moins limitante au niveau de ces étages et la photosynthèse est comparable à celle des feuilles du sommet, expliquant ainsi le surcroît d'assimilation et de production par plante.

3. Influence de l'ombrage sur l'évolution de la feuille

Au champ, sur des plantes du peuplement éclairci à 1 pied · m⁻² au début de la floraison, nous avons provoqué

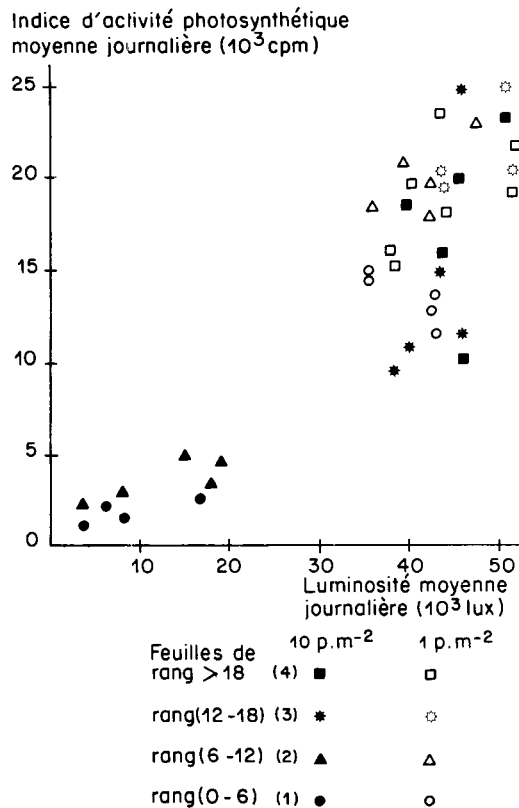


Figure 4

Relation entre la photosynthèse moyenne journalière (entre 10 h et 18 h H.L.) après la floraison et l'éclairement moyen journalier reçu au niveau des feuilles selon l'étage considéré, compté de bas en haut. Relation between daily average photosynthesis (between 10 h and 18 h local time) after flowering and daily average light received at the leaf level according to the step in the canopy, numbered from the bottom to the top.

un ombrage artificiel de la moitié du limbe des feuilles d'un même étage (rangs 12 à 18) par enroulement de ce dernier sur lui-même. Nous avons suivi sur une période de 15 j, par prélèvements de disques foliaires, l'évolution de la masse sèche spécifique et de la teneur en azote dans les 2 parties du limbe. Les résultats mettent bien en évidence la diminution de la masse sèche spécifique dans la partie ombrée (fig. 5), laissant présager des phénomènes de sénescence et, surtout, une importante diminution de la quantité d'azote total par unité de surface foliaire.

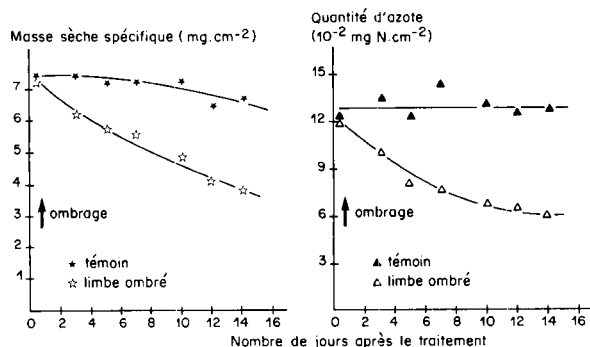


Figure 5

Evolution de la masse sèche spécifique (★ ☆) et de la quantité d'azote par unité de surface foliaire (▲ △) chez des feuilles de tournesol ombrées artificiellement.

Change in specific leaf weight (★ ☆) and in nitrogen quantity per unit of leaf area (▲ △) in sunflower leaves under artificial shading.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Cette étude confirme un défaut majeur dans le fonctionnement d'un couvert de tournesol (10 pieds \cdot m^{-2}): la régression rapide de l'assimilation totale de la plante entière après la floraison. Nos résultats nous amènent à douter d'une forte action du rapport source-puits dans cette évolution. Le puits est, chez cette espèce, une conception très floue et le nombre de grains ne stimule ni ne réduit très notablement la photosynthèse. Du nombre de grains formés, dépendra le poids de 1 000 grains. Si ce nombre s'avère trop faible, les assimilats s'accumulent alors dans les parties végétatives (l'exemple extrême étant donné par le traitement « ablation du bouton floral »).

La cinétique de perte d'activité photosynthétique, confirmée ici, serait donc indépendante de la phase reproductrice, mais davantage liée au vieillissement des feuilles et à la quantité de lumière qu'elles reçoivent. C'est ainsi que l'auto-ombrage des étages de la base semble jouer un rôle important dans la faible participation de ces étages à l'assimilation totale de la plante: leur contribution est en effet beaucoup plus grande en faible densité.

ENGLISH *et al.* (1979) indiquent que les taux les plus élevés d'assimilation se rencontrent bien au niveau des feuilles du sommet, abondant ainsi dans le sens d'un effet positif de l'éclairement sur l'activité photosynthétique, mais ils précisent également qu'il s'agit là du groupe de feuilles les moins âgées de la plante. ROBELIN (1972) note que les photosynthèses apparentes des couches successives prises de bas en haut sont, à partir de 40 cm du sol (feuilles de rang > 6), pratiquement identiques bien que l'énergie disponible au niveau de chacune d'elles et leurs surfaces respectives varient en sens inverse. BOARDMAN (1977) souligne que le premier facteur gouvernant l'activité photosynthétique d'une feuille est sa position dans la voûte foliaire, laquelle détermine son environnement lumineux et son rythme de fixation du CO_2 . Ainsi, les étages du sommet recevraient, par temps ensoleillé, un éclairement saturant pour la photosynthèse (ENGLISH & MAC WILLIAM, 1976), alors que les feuilles de la base auraient une assimilation très voisine du point de compensation du CO_2 , c'est-à-dire de l'équilibre entre la photosynthèse et la respiration; la cause principale serait alors l'ombrage mutuel des feuilles (DE PARCEVAUX, 1973) et la conséquence, une sénescence accélérée du feuillage.

Nos résultats rejoignent parfaitement ces conceptions. STANEV (1981) précise par ailleurs que si une densité élevée dans un peuplement de tournesol induit une accélération de la sénescence des feuilles de la base, le taux de photosynthèse, dans ce même peuplement, atteint un niveau plus élevé dans les étages du sommet, laissant la porte ouverte aux hypothèses de régulations endogènes. Quoique la phase reproductrice s'avère peu influente par elle-même sur les cinétiques d'assimilation, le capitule constitue néanmoins un appel de métabolites des feuilles au moment du remplissage des akènes. SINCLAIR & DE WIT (1975) indiquent que, lorsque l'accroissement du puits entre en compétition avec des feuilles pour l'azote remobilisable, on observe une chute importante du taux d'échange du CO_2 et une accélération de la sénescence. Ce mécanisme est particulièrement net chez le soja. Chez le tournesol, HOCKING & STEER (1982) ont démontré que 43 p. 100 de l'azote du grain à maturité provient d'une remobilisation de l'azote foliaire. Cette remobilisation (sous forme de protéines solubles) serait d'autant plus forte et plus précoce que l'intensité lumineuse décroîtrait. Nos observations sur les demi-limbes ombrés artificiellement sont en accord avec

ces hypothèses. La fraction protéique la plus sensible à ce mécanisme serait celle à fort poids moléculaire, c'est-à-dire notamment l'enzyme de carboxylation RUBPcase (Ribulose 1,5 bi-phosphate carboxylase) qui diminuerait fortement dans les feuilles ombrées (rangs 3 à 14) (BOARDMAN, 1977). Les travaux de RANTY (1981) et de RANTY *et al.* (1982) ont conduit à montrer la concentration élevée de cette enzyme dans les jeunes feuilles et son rôle prédominant dans la forte assimilation du CO₂ chez le tournesol.

Il s'agira, dans de prochains travaux, de préciser la nature de cet azote soluble. On est, d'ores et déjà, en droit de formuler l'hypothèse d'une certaine destruction protéique et, particulièrement, de l'enzyme de carboxylation lorsque l'intensité lumineuse devient limitante au niveau des feuilles ombrées ; ce manque de lumière affecterait leur bilan d'assimilation nette.

S'il n'est pas apparu, au cours de ce travail, d'effet intrinsèque des relations source-puits sur la perte d'activité assimilatrice au cours du temps, il s'en dégage néanmoins un effet de l'éclaircissement sur le processus de vieillissement foliaire, très lié à la densité de peuplement. Le rôle d'un éclaircissement suffisant pour maintenir les feuilles dans un bon état physiologique nous paraît donc se dégager.

Du point de vue agronomique, l'objectif est naturellement l'obtention d'un rendement en graines aussi élevé que possible, avec une composition adéquate de celles-ci. L'expérimentation culturale ne met pas en évidence un optimum très net de densité de peuplement ; 5 à 8 plantes · m⁻² semblent généralement le plus satisfaisant, soit une compétition comparable à celle que nous avons réalisée

en vases de végétation et inférieure à celle de notre peuplement initial au champ. Toutefois, les rendements usuels sont assez modestes (de l'ordre de 25 q · ha⁻¹), et nous n'avons obtenu des rendements régulièrement élevés (≥ 50 q · ha⁻¹) qu'avec des peuplements plus denses d'environ 8 à 10 plantes · m⁻², placés dans d'excellentes conditions d'alimentation hydrique et minérale. De telles conditions paraissent nécessaires à la formation et au remplissage d'un nombre élevé de graines (MERRIEN *et al.*, 1982 ; BLANCHET *et al.*, 1982). Il est possible que l'alimentation azotée joue dans ce cas un rôle appréciable, que nous cernons encore mal, notamment sur l'établissement et la persistance d'un indice foliaire suffisant.

Ces hypothèses sont à étudier à l'aide de travaux ultérieurs qui devraient permettre de mieux situer les rôles respectifs de l'éclaircissement et de l'alimentation hydro-minérale dans la compétition intraspécifique, dans les processus de vieillissement et de sénescence des feuilles et dans la diminution de l'activité photosynthétique en phase reproductrice. Cette diminution apparaît, en tout cas, beaucoup plus tributaire de l'environnement de la plante que des rapports source-puits et la production de graines est limitée par la photosynthèse en phase reproductrice plutôt que par la taille du puits.

Reçu le 31 mai 1982.

Accepté le 11 juillet 1983.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. CAVALIE, PIQUEMAL et SAUGIER de l'aide qu'ils nous ont apportée dans l'interprétation et la rédaction de ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blanchet R., Merrien A., Gelfi N., Cavalie G., Courtiade B., Puech J., 1982. Estimation et évolution comparée de l'assimilation nette de couverts de maïs, tournesol et soja au cours de leurs cycles de développement. *Agronomie*, 2 (2), 149-154.
- Boardman N. K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 28, 355-377.
- de Parcevaux S., 1973. Importance des échanges gazeux au niveau des feuilles dans l'écophysologie de diverses plantes. *Oecol. Plant.*, 8 (1), 41-62.
- English S. D., Mac William J. R., 1976. The radiation environment and its relationship to photosynthesis and crop production in sunflower. *7th Int. Sunflower Conf.*, Krasnodar (U.R.S.S.), 370-376.
- English S. D., Mac William J. R., Smith R. C., Davidson J. L., 1979. Photosynthesis and partitioning of dry matter in sunflower. *Aust. J. Plant Physiol.*, 6 (2), 149-164.
- Gifford R. M., Evans L. T., 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 32, 485-509.
- Hocking P. J., Steer B. T., 1982. Nitrogen nutrition with special reference to nitrogen stress. *10th Int. Sunflower Conf.*, Surfers Paradise (Australie), p. 73-78.
- Lloyd N. D. H., Canvin D. T., 1977. Photosynthesis and photorespiration in sunflower selections. *Can. J. Bot.*, 55, 3006-3012.
- Mac William J. R., English S. D., Mac Dougall G. N., 1974. The effect of leaf age and position on photosynthesis and the supply of assimilates during development in sunflower. *6th Int. Sunflower Conf.*, Bucarest (Roumanie), 173-179.
- Maertens C., Bosc M., 1981. Etude de l'évolution de l'enracinement du tournesol (var. Stadium). *Inf. Techn. C.E.T.I.O.M.*, 73 (1), 3-11.
- Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., 1981a. Importance de la résistance à la sénescence et de la survie du feuillage dans l'élaboration du rendement chez le tournesol en eau limitante. *Inf. Techn. C.E.T.I.O.M.*, 77 (4), 35-43.
- Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., 1981b. Relationships between water supply, leaf area development and survival and production in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Agronomie*, 1 (10), 917-922.
- Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., Relier J.-P., Rollier M., 1982. Voies d'élaboration du rendement chez le tournesol sous différents stress hydriques. *10th Int. Sunflower Conf.*, Surfers Paradise (Australie), 11-14.
- 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.
- Potter J. R., Breen P. J., 1980. Maintenance of high photosynthetic rates during the accumulation of high leaf starch levels in sunflower and soybean. *Plant Physiol.*, 66, 528-531.
- 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 U.P.S., Toulouse, 62 p.
- Ranty B., Courtiade B., Piquemal M., Cavalie G., Rollier M., 1982. Photosynthèse chez le tournesol : activité, propriétés, dosage de la R.U.B.P. carboxylase. *10th Intern. Sunflower Conf.*, Surfers Paradise (Australie), 23-26.
- 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. Int. Tournesol*, Clermont-Ferrand (France), 19-28.
- Shimshi D., 1969. A rapid field method of measuring photosynthesis with labelled carbon dioxide. *Isr. J. Bot.*, 20, 381-401.
- Sinclair T. R., de Wit C. T., 1975. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science*, 189, 565-567.
- Stanev V., 1981. The photosynthetic activity of sunflower in relation to the conditions of cultivation. *Inter. Z. der Landwirtschaft.*, n° 2, 152-156.
- Zelitch I., 1971. Environmental and physiological control of net photosynthesis in single leaves. In *Photosynthesis, Photorespiration and plant productivity*. Academic Press, London (England), 244-245.