



HAL
open science

Role de la position de la feuille dans l'assimilation et le transport du carbone chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.)

Christophe Robin, T. Choné, Armand Guckert

► **To cite this version:**

Christophe Robin, T. Choné, Armand Guckert. Role de la position de la feuille dans l'assimilation et le transport du carbone chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). *Agronomie*, 1987, 7 (8), pp.599-605. hal-02728907

HAL Id: hal-02728907

<https://hal.inrae.fr/hal-02728907>

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.

Rôle de la position de la feuille dans l'assimilation et le transport du carbone chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.)

Christophe ROBIN, Thérèse CHONE* & Armand GUCKERT

I.N.R.A., Laboratoire de Phytotechnie, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires, 2, avenue de la Forêt de Haye, F 54500 Vandœuvre

* C.N.R.S.-Centre de Pédologie Biologique, rue Notre-Dame des Pauvres, F 54500 Vandœuvre

RÉSUMÉ

L'étude de l'assimilation photosynthétique et du transport des assimilats chez le trèfle blanc a pour objet de préciser le rôle de la feuille dans l'établissement des relations source-puits. Des marquages courts au $^{14}\text{CO}_2$ sont effectués sur les 8 limbes initiés par le stolon obtenu en conditions contrôlées par bouturage d'apex.

Le profil photosynthétique de l'ensemble des limbes du stolon met en évidence un effet « âge du limbe source » pour l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$. Les limbes 2, 3 et 4 sont les plus efficaces, les limbes plus âgés sont le siège d'une perte d'activité assimilatrice. Le plus jeune limbe montre un niveau photosynthétique faible et le taux de distribution de carbone le plus bas. Il est également un puits majeur d'assimilats issus des autres limbes.

Il s'établit des relations source-puits privilégiées entre les jeunes feuilles et l'apex en croissance. L'allocation de carbone aux racines nodulées est le fait des feuilles plus âgées. Quelle que soit la position de la feuille marquée, le stolon est l'organe qui accumule le plus de carbone néosynthétisé ; il régit les flux vers l'apex et vers les nodosités. Il n'a pas été observé de corrélation positive nette entre assimilation et transport du carbone récent par les limbes source.

Mots clés additionnels : $^{14}\text{CO}_2$, relations source-puits, assimilats, transport, trèfle blanc.

SUMMARY

Role of leaf position in carbon assimilation and transport in white clover (Trifolium repens L.).

The authors have studied photosynthetic assimilation and assimilate transport in white clover to try to determine the role of leaf position on the establishment of source-sink relations. Short pulse labelling with $^{14}\text{CO}_2$ was applied to the 8 leaves formed on stolons obtained by suckering of a stem apex. An effect of "age of the source" was shown on $^{14}\text{CO}_2$ assimilation. Leaf numbers 2, 3 and 4 were the most efficient, the youngest leaf showing a low photosynthetic level and the lowest carbon assimilation rate. It was also a major sink for assimilate coming from the other leaves. Preferential source-sink relations were established between the growing apex and the young leaves. Carbon allocation to nodule roots was due to the oldest leaves. Whatever the position of the labelled leaf, the stolon was the organ which accumulated the most newly synthesized carbon. The stolon governed carbon flow towards the apex and the nodules. We did not observe a clear positive correlation between assimilation and the transport of new carbon by the source leaf.

Additional key words : $^{14}\text{CO}_2$, source-sink relations, assimilates, transport, white clover.

I. INTRODUCTION

L'intérêt agronomique du trèfle blanc (*Trifolium repens* L.), légumineuse fourragère très fréquente dans les prairies, réside non seulement dans ses capacités à fixer l'azote atmosphérique mais aussi dans l'élaboration d'un fourrage de bonne qualité (LECONTE & LAISSUS, 1985). Croissance et développement des feuilles, fixation de l'azote atmosphérique sont des fonctions essentielles et interdépendantes (STREETER *et al.*, 1979,

DEROCHE, 1980). Ce sont des facteurs limitants de la productivité, conditionnés par les mécanismes de la photosynthèse et du transport des assimilats aux différents organes. Le métabolisme du carbone chez le trèfle blanc implique les processus concomitants d'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$, d'allocation, d'accumulation et d'utilisation des photosynthétats dans des relations dites de nature « source-puits » (PINTO, 1980, BENNETT *et al.*, 1984).

L'intérêt pour l'étude de ces processus chez les légu-

mineuses pérennes est assez récent (HOSHINO, 1974 ; BOLLER & HEICHEL, 1983 ; SCHEIDDEGER, 1983).

Le trèfle blanc doit son caractère de légumineuse pérenne à la présence de stolons, organe initiant les nouvelles feuilles à son apex et jouant un rôle prédominant dans la gestion du carbone entre les sources et les puits (GUCKERT *et al.*, 1983). Pour un stolon donné, les feuilles peuvent être hiérarchisées selon leur position sur cet organe, chaque feuille contribuant au métabolisme du carbone de l'ensemble de la plante.

Cet article a pour objectif d'une part de déterminer le statut photosynthétique des différentes feuilles d'un stolon et d'autre part de dégager le rôle de la position des différentes feuilles-source dans l'allocation de carbone néosynthétisé aux différentes parties de la plante.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Matériel végétal et conditions de croissance

Des boutures de stolon de trèfle blanc (*Trifolium repens* L. type Ladino cv. Régal) issues d'un même pied-mère sont mises en culture dans des terrines de sable d'Antibes ($\varnothing = 1-2$ mm) en chambres climatisées (8 à 10 plantes par bac). Chaque terrine reçoit quotidiennement 200 à 250 ml de milieu de culture sans azote (milieu de MacKnight modifié).

Pendant la croissance, la photopériode est de 16 heures avec une intensité lumineuse de $290 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (lampes HQ1 400 W à vapeur de mercure). La thermopériode est de $21^\circ\text{C J}/17^\circ\text{C N}$ et l'humidité relative 76 p. 100.

Après 4 jours de culture environ, les boutures enracinées reçoivent une suspension de *Rhizobium trifolii* U.S.D.A. 2063.

Ensuite, la croissance du stolon est conduite en excitant ramification et boutons floraux à l'aisselle de chaque feuille.

Cette technique utilisée par ailleurs (HARVEY, 1970 ; BOLLER, 1980) permet, 5 semaines après le bouturage, d'obtenir une plante « modèle » pourvue d'un unique stolon et comportant 8 feuilles dépliées (fig. 1). En

outre, ce système permet une collecte facilitée des racines en vue de la récolte des nodosités.

Les feuilles sont numérotées de 1 (la plus jeune feuille dépliée à l'apex du stolon) à 8 (la plus âgée). Chaque nouvelle feuille initiée par l'apex décale d'un rang la précédente ; c'est ainsi qu'il est aisé de hiérarchiser les feuilles selon leur âge (ou position).

B. Technique de marquage

CARLSON (1966) distingue 10 stades dans la croissance et le développement d'un limbe de trèfle : de l'indice 0,1 (primordium foliaire) à l'indice 1,0 où les 3 folioles sont dépliés.

Les expériences de marquage ont lieu lorsque les 8 feuilles ont atteint l'indice 1 de l'échelle de Carlson et 7 heures après le début de la photopériode.

Pour une plante donnée, un des 8 limbes est marqué individuellement après sa mise en place dans une chambre en altuglass de volume réduit ($50 \times 50 \times 0,4$ mm). Le limbe est soumis alors à un flux de 14CO_2 (débit = 120 ml min^{-1}) délivré à partir d'une bouteille d'air comprimé marqué ($270 \text{ ppm } 14\text{CO}_2 - \text{A.S.} = 40 \text{ mCi.g}^{-1} \text{C} = 148.10^7 \text{ Becquerels g}^{-1} \text{C}$).

Cette technique est très facilement applicable au champ (MESSIER & GUCKERT, 1978).

1. Expérience 1

Pour les mesures d'assimilation photosynthétique, le temps de marquage (temps de charge) est de 1 minute afin de limiter les perturbations au niveau des feuilles.

Aussitôt après l'ouverture de la cellule, un disque foliaire est prélevé à l'emporte-pièce ($\varnothing = 1$ cm, $S = 7,85.10^{-3} \text{ dm}^2$) au niveau de chaque foliole de chaque feuille (3 disques par limbe, 4 répétitions par position). Chaque disque est ensuite congelé.

C'est une technique très largement utilisée : AUSTIN & LONGDEN, 1967 ; INCOLL & WRIGHT, 1969 ; SHIMSHI, 1969 ; NAYLOR & TEARE, 1975 ; MICHAEL *et al.*, 1985.

2. Expérience 2

En accord avec des expériences antérieures (ROBIN & GUCKERT, 1986) et avec les données de la bibliographie (SCHEIDDEGER, 1983), les paramètres du marquage en vue de l'étude de la distribution des assimilats sont les suivants :

- temps de charge = 2 minutes,
- temps de chasse = 6 heures.

Après cette période de migration, le stolon est échantillonné en 3 parties (partie apicale, intermédiaire et basale : figure 1) puis chaque organe (limbes, pétioles, stolon, racines et nodosités) des différentes parties est collecté. Limbe et pétiole de la feuille marquée sont également isolés. Quatre répétitions ont été effectuées par traitement.

C. Traitement des échantillons

1. Expérience 1 : assimilation photosynthétique

Les disques foliaires sont lyophilisés puis mis au contact de 1 ml de soluène 350 PACKARD (MESSIER & GUCKERT, 1978). Après 24 heures au réfrigérateur,

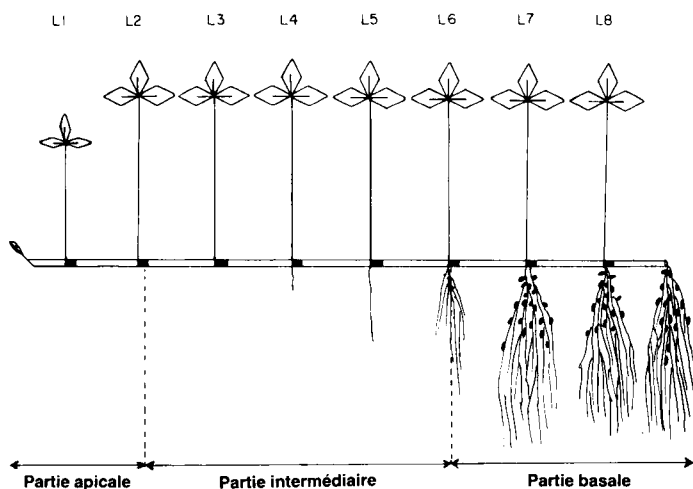


Figure 1

Plan de marquage et d'échantillonnage.

$L_1, L_2, L_3, L_4, L_5, L_6, L_7, L_8$: de la plus jeune feuille à la plus âgée.

Plan of labelling and sampling.

$L_1, L_2, L_3, L_4, L_5, L_6, L_7, L_8$: youngest to oldest leaf.

la digestion se poursuit pendant 3 heures au bain marie à 50 °C puis s'achève par une addition de 0,5 ml d'une solution de benzoyl peroxyde et maintien au bain-marie pendant 1 heure.

Les substances organiques incluant chlorophylles et produits marqués sont libérées dans la solution. Dix ml d'Instagel (liquide scintillant PACKARD) sont ajoutés à chaque flacon. La radioactivité est déterminée en scintillation liquide (compteur Tri-carb PACKARD modèle 3003).

Les chlorophylles provoquent une forte coloration de la solution radioactive (« quenching »). Cette coloration masque le niveau réel de radioactivité en diminuant le rendement du comptage. Nous avons donc établi une courbe d'étalonnage par la technique de standardisation externe à partir d'échantillons ayant des teneurs croissantes en chlorophylles.

Les résultats seront exprimés en mg de $^{14}\text{CO}_2$ fixé par dm^2 de limbe et par heure d'assimilation selon l'équation suivante :

$$P = \frac{X \times 44 \times 60}{A \times 14 \times s}$$

- P = photosynthèse en $\text{mg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$
 X = activité du disque foliaire en Becquerels
 A = activité spécifique du $^{14}\text{CO}_2$ de la bouteille ($148.10^7 \text{ Bq g}^{-1} \text{ C}$)
 44/14 = terme de passage pondéral du C au CO_2
 60 = terme rapportant le résultat à 1 heure d'assimilation
 s = surface en dm^2 d'un disque foliaire de 1 cm de diamètre.

2. Expérience 2 : distribution des assimilats

Après congélation, cryodessiccation et pesée, une fraction de chaque organe marqué subit une combustion sous flux d'oxygène dans un four « Oxymat » KONTRON Inter technique IN 4101. Le $^{14}\text{CO}_2$ dégagé est capté dans un liquide scintillant « Carbomax » Kontron. La radioactivité est déterminée comme précédemment en scintillation liquide.

- Paramètres utilisés.

La radioactivité est exprimée selon 2 paramètres :

a) En pourcentage de l'activité exportée par le limbe source vers un organe donné :

$$\% \text{ A.E.} = \frac{\text{Bq (d'un organe ou d'un ensemble d'organes)}}{\text{Bq (plante - limbe marqué)}}$$

Nous utilisons aussi le taux de transport = p. 100 d'activité ayant quitté la feuille marquée pendant une heure de chasse.

Pour la désignation des organes foliaires, nous appelons feuille (F) l'ensemble : limbe + pétiole. Dans certains cas, nous distinguerons le limbe (L).

- b) En activité Spécifique Relative = A.S.R.

Ce paramètre sans unité utilisé par MOR & HALEVY (1980) et adopté par BOLLER & HEICHEL (1983), CRALLE & HEICHEL (1985) est le seul utilisable à des fins de comparaison des caractéristiques de distribution des assimilats à partir de limbes d'âges physiologiques différents.

L'A.S.R. ne prend en compte que le critère « transport » en annulant les différences d'activités photosynthétiques des limbes vis-à-vis du $^{14}\text{CO}_2$.

A.S.R. =

$$\frac{\text{Bq g}^{-1} \text{ M.S. (d'un organe ou ensemble d'organes)}}{\text{Bq g}^{-1} \text{ M.S. (plante - limbe marqué)}}$$

• Une A.S.R. = 1 signifie que l'organe présente la même force de puits que la plante entière. Dans le cas d'une A.S.R. < 1, la puissance d'attraction de radiocarbone par l'organe est moindre. Dans le cas où A.S.R. > 1, l'organe accumule plus de radiocarbone que la plante ; c'est le reflet d'une activité métabolique intense telle que la mise en réserve ou le fonctionnement des méristèmes ou des nodosités.

• Ces 2 paramètres, p. 100 A.E. et A.S.R., seront utilisés soit pour un organe déterminé, soit pour un ensemble d'organes (au niveau des 3 parties du stolon).

• Le pétiole du limbe marqué qui intervient au niveau de l'expression du p. 100 A.E. sera traité indépendamment d'où les totaux d'A.E. différents de 100 p. 100.

III. RÉSULTATS

A. Etude de l'assimilation photosynthétique

Les limbes du stolon de la plante « modèle » se distinguent par leur capacité d'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ (fig. 2). Le limbe récemment déplié (L1) fixe 12 mg de $\text{CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ tandis que le limbe L8 est le moins efficace (1,4 mg $\text{CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

Le test de comparaison de moyennes de Newman-Keuls (les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 p. 100) dégage 4 groupes homogènes par ordre d'assimilation croissant :

- le limbe n° 8,
- les limbes n° 6 et 7,
- les limbes n° 1 et 5,
- les limbes n° 2, 3 et 4 ayant le taux d'assimilation le plus élevé.

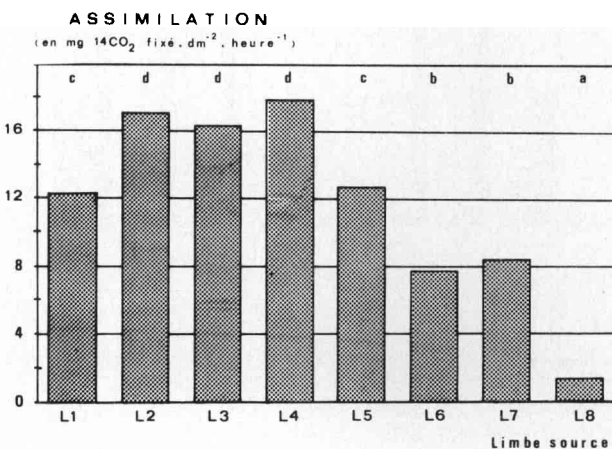


Figure 2

Profil photosynthétique des 8 limbes du stolon « modèle » : assimilation brute (en mg de $^{14}\text{CO}_2$ fixé dm^{-2} de limbe h^{-1}).

Photosynthetic assimilation of the 8 leaves of the "model" stolon (mg $^{14}\text{CO}_2$ fixed dm^{-2} leaf hour^{-1}).

Ce sont donc les limbes jeunes complètement développés qui présentent l'activité photosynthétique la plus élevée. Au fur et à mesure de leur vieillissement, l'assimilation décroît pour atteindre la valeur la plus basse dans le cas de L8, limbe sénescant.

B. Etude de la distribution des assimilats

Nous présenterons d'abord les données en fonction des 3 parties de la plante (définies sur la fig. 1) avant de déterminer les modalités de répartition des assimilats entre les différents organes.

Les chiffres figurant dans les tableaux ou sur les figures qui suivent représentent les moyennes de 4 répétitions. Nous avons adopté le test de comparaison des moyennes de Newman et Keuls donnant également les niveaux de la variabilité de nos résultats.

1. Répartition au niveau des différentes parties de la plante

— p. 100 A.E.

Nous notons un comportement différent entre les 3 parties. Les données de la figure 3 montrent que la distribution d'assimilats à la partie intermédiaire évolue peu lorsque les limbes marqués ont un numéro supérieur à 1 (L2 à L8). En revanche, on observe des différences très nettes du p. 100 A.E. entre partie apicale (PA) et basale (PB) selon la position du limbe marqué ; feuilles et surtout apex du stolon sont des puits majeurs de photosynthétats issus des limbes 1, 2 et 3 (rapport PA/PB supérieur à 2). La partie apicale reste néanmoins un puits compétitif vis-à-vis de la partie basale lorsque les autres limbes sont marqués. La partie basale est préférentiellement alimentée en carbone récent par les limbes dont le numéro est supérieur à 3 avec les racines et les nodosités comme seuls organes en croissance.

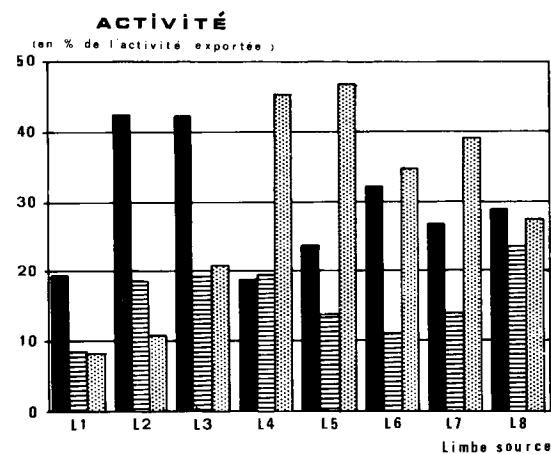


Figure 3

Distribution des assimilats à partir du limbe source : activité exportée (en p. 100) vers les différentes parties du stolon.

Partie apicale : ■
Partie intermédiaire : ▨
Partie basale : ▩

Assimilate distribution from the source leaf : exported activity (in %) towards the different parts of the stolon.

Apical part : ■
Middle part : ▨
Basal part : ▩

— A.S.R.

L'A.S.R. de la partie apicale (fig. 4) est supérieure à celle de la partie basale (cas des limbes source n° 2 et 3 significativement différents au seuil de 5 p. 100) ou égale à celle de la partie basale mais jamais inférieure. La force de puits de l'apex du stolon en croissance tend donc à être supérieure à celle de la partie basale du stolon.

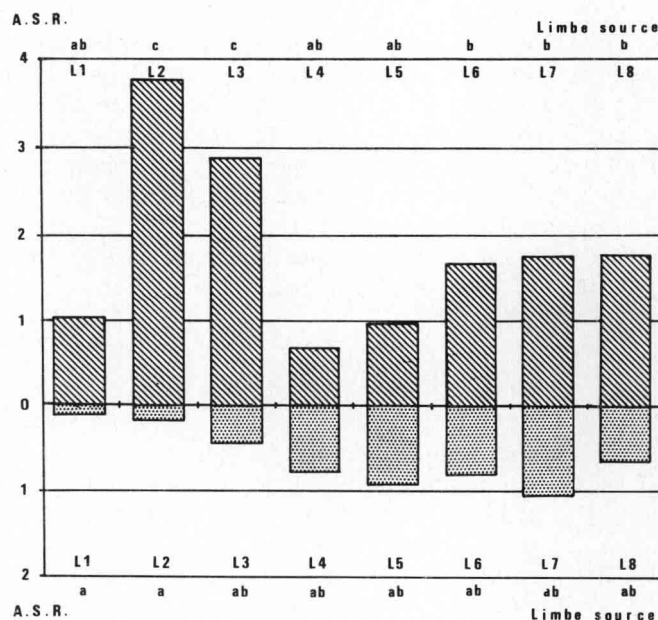


Figure 4

Distribution des assimilats à partir du limbe source : activité spécifique relative de la partie apicale (▨) et de la partie basale (▩).

Assimilate distribution from the source leaf : relative specific activity of the apical (▨) and basal (▩) parts.

2. Répartition entre organes

— p. 100 A.E.

Quel que soit le numéro du limbe (fig. 5), le stolon se montre l'organe le plus alimenté en carbone (27 à 40 p. 100 de l'A.E.). Les pétioles sont les moins compétitifs pour les photosynthétats. Les limbes représentent un puits majeur au même titre que les racines et surtout les nodosités, ces dernières étant majoritairement fournies par les limbes les plus âgés (L4 à L8).

Les taux de transport des différentes feuilles sont représentés dans le tableau 1.

La plus jeune feuille présente le taux d'exportation le plus faible ; 6 heures après le marquage, plus de 90 p. 100 des composés radioactifs sont donc encore localisés dans cette feuille. La feuille F2 a le taux de transport le plus élevé. Pour les autres feuilles, ce taux évolue très peu (de 4 à 5,4 p. 100 de l'activité totale h⁻¹ de chasse).

TABLEAU 1

Taux de transport des différentes feuilles du stolon « modèle ».
Translocation rate of the different leaves on the stolon.

Feuille source	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
Taux de transport (% activ. tot. h ⁻¹)	1,8	6,2	4,9	4,6	4,0	4,1	4,2	5,4

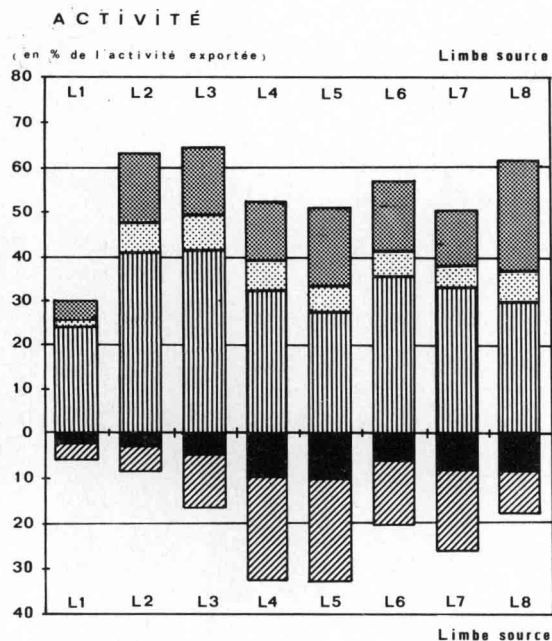


Figure 5
Distribution des assimilats à partir du limbe source : activité exportée (en p. 100) vers les différents organes.

- Limbes : [diagonal lines]
- Pétioles : [dots]
- Stolon : [vertical lines]
- Racines : [diagonal lines]
- Nodosités : [solid black]

Assimilate distribution from the source leaf : exported activity (in %) towards the different organs.

- Lamina : [diagonal lines]
- Petioles : [dots]
- Stolon : [vertical lines]
- Roots : [diagonal lines]
- Nodules : [solid black]

— A.S.R. (tabl. 2)

L'A.S.R. du stolon est plus élevée que celle des autres organes pour les limbes source 1, 2 et 3 du fait notamment d'une allocation importante de radiocarbone à l'apex.

TABLEAU 2

Distribution des assimilats à partir du limbe source : activité spécifique relative des différents organes.

Assimilate distribution from the source leaf : relative specific activity of the different organs.

Limbe source	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8
Limbes	0,16	0,54	0,55	0,46	0,51	0,55	0,43	0,82
Pétioles	0,09	0,39	0,48	0,33	0,37	0,29	0,26	0,41
Stolon	0,62	1,39	1,65	1,17	1,12	1,35	1,38	1,22
Racines	0,13	0,29	0,58	1,25	1,07	0,80	0,16	0,10
Nodosités	0,25	0,39	1,15	2,64	2,51	2,05	2,29	1,51

Les nodosités deviennent plus compétitives que le stolon lorsque les assimilats sont issus des limbes plus anciens (L4 à L8). Au niveau de l'ensemble du système racinaire, et quelle que soit la position du limbe source, les nodosités ont une force de puits supérieure à celle des racines.

Les limbes montrent une A.S.R. toujours supérieure

à celle des pétioles et généralement inférieure à celle des autres organes.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Pour toutes les espèces étudiées par HOFSTRA & NELSON (1969), le stade de développement de la feuille influence aussi bien la quantité de carbone assimilé par photosynthèse que le transport et la distribution des photosynthétats. BONNEMAIN (1975) souligne aussi l'influence de la position de la feuille donatrice sur le transport et la distribution des assimilats. Dans le cas du trèfle blanc, RYLE *et al.* (1981) avaient observé que les jeunes feuilles et les feuilles plus âgées avaient un taux photosynthétique généralement plus bas. SCHEIDDEGER (1983), travaillant aussi sur le trèfle blanc, n'a pas montré ce rôle (comparaison F1 à F4) sur plante isolée, contrairement à BOLLER & NOSBERGER (1985) observant des différences au niveau d'un couvert.

Dans nos expériences, le rôle de la position du limbe sur le taux de photosynthèse et la distribution des assimilats est clairement démontré :

— le limbe n° 1 présente une assimilation du carbone peu élevée et surtout une faible capacité d'exportation des photosynthétats ; afin d'achever son développement, il alloue les 2/3 de ses exportations à son pétiole (fig. 6), le reste étant préférentiellement destiné à la partie apicale ;

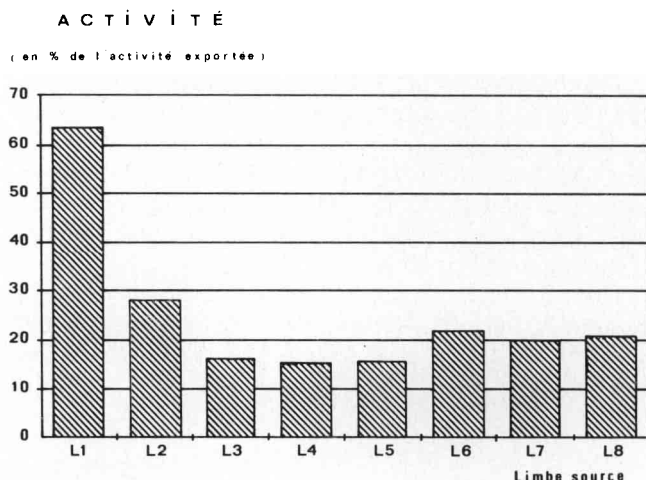


Figure 6
Distribution des assimilats à partir du limbe source : activité exportée (en p. 100) vers le pétiole du limbe marqué.

Assimilate distribution from the source leaf : exported activity (in %) towards the petiole of the labelled lamina.

— les limbes n° 3 et 4 et dans une moindre mesure le limbe n° 2 dont le pétiole est encore en cours de croissance, sont adultes, dépliés, fortement assimilateurs et exportateurs. Ils représentent 55 p. 100 de la capacité photosynthétique de l'ensemble du stolon ;

— les autres limbes notamment ceux de la partie basale voient leur taux d'assimilation décliner (10,5 p. 100 de la capacité photosynthétique du stolon) sans influence sur le taux de transport : la sénescence des limbes semble plus affecter le niveau photosynthétique que la distribution globale de carbone.

En effet, il n'existe pas de corrélation positive nette entre l'assimilation de $^{14}\text{CO}_2$ et la distribution des assimilats pour les limbes du stolon « modèle » (absence de corrélation entre taux de photosynthèse et taux de transport). La photosynthèse semble plus dépendante du stade de développement du limbe que le transport. D'autres auteurs, en revanche, ont observé une relation positive entre ces 2 processus (LIU *et al.* (1973) chez *Phaseolus vulgaris*, FADER & KOLLER (1983) chez le soja).

La répartition de l'activité entre parties aériennes (incluant le stolon) et parties racinaires (fig. 5) est en faveur des parties aériennes quelle que soit la position du limbe, avec un rapport PA/PR très supérieur à 2 sauf dans le cas de L4 et L5.

Au niveau de l'ensemble du stolon, les flux s'établissant à partir des différents limbes source sont bidirectionnels avec les jeunes feuilles qui alimentent préférentiellement l'apex et les feuilles plus âgées la partie basale.

Chaque limbe marqué est à la fois source et puits d'assimilats ; c'est le cas du limbe n° 1 assurant sa croissance à partir de son carbone et se montrant un puits important lorsque les autres limbes sont marqués. Même les limbes les plus âgés ne sont pas totalement autotrophes vis-à-vis du carbone récent.

Les nodosités ont une A.S.R. plus élevée que l'ensemble de la partie basale. C'est le puits le plus compétitif de cette partie. La force de puits de l'apex est significativement supérieure pour L2 et L3. En revanche, les nodosités sont plus compétitives que l'apex lorsque les limbes source sont L4 et L5 (fig. 7).

Il apparaît donc au vu de ces résultats que les photosynthétats récents sont transférés rapidement vers les zones à métabolisme actif (croissance et mise en réserve, fixation d'azote) ; l'apex en croissance est un puits plus important (p. 100 A.E.) que les nodosités alors que la force du puits « nodosités » est globalement supérieure (A.S.R.).

Chez le trèfle blanc, la ramification du stolon est impliquée dans la multiplication végétative ; il convient maintenant d'en étudier le rôle sur l'assimilation

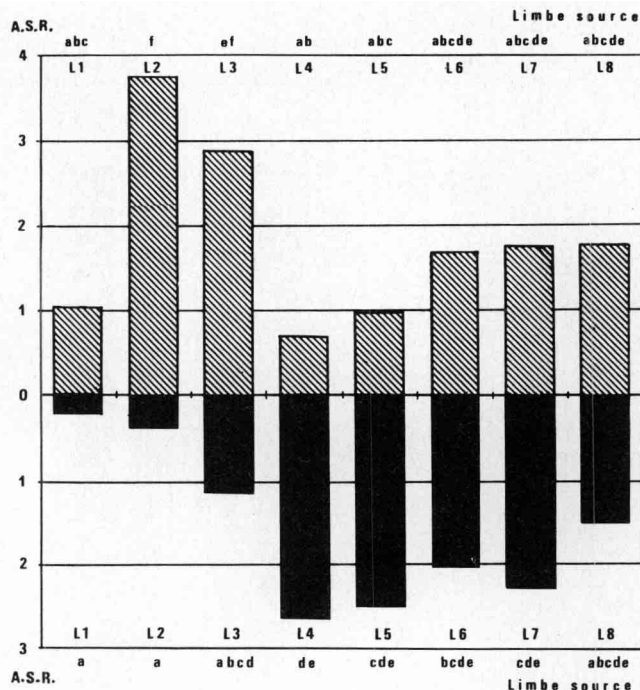


Figure 7

Distribution des assimilats à partir du limbe source : activité spécifique relative de la partie apicale (hatched) et des nodosités (solid black).

Assimilates distribution from the source leaf : relative specific activity of the apical part (hatched) and nodules (solid black).

et les flux de carbone, avec le cas particulier du stolon « modèle » pris comme référence.

Cette étude des flux au niveau du stolon intègre également le métabolisme des réserves glucidiques ; les réserves du stolon participent à la répartition des assimilats entre les sources et les puits.

Les interactions entre ces processus physiologiques conditionnent grandement les performances du trèfle blanc.

Reçu le 8 décembre 1986.

Accepté le 29 avril 1987.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Austin R. B., Longden P. C., 1967. A rapid method for the measurement of rates of photosynthesis using $^{14}\text{CO}_2$. *Ann. Bot.*, **31**, n° 122, 245-253.
- Bennett A. B., Sweger B. L., Spanswick R. M., 1984. Sink to source translocation in soybean. *Plant Physiol.*, **74**, 434-436.
- Boller B. C., 1980. *Bestandesphotosynthese und Assimilatverteilung bei Oekotypen von Weissklee (Trifolium repens L.) unter verschiedenen Temperaturen und Tageslangen*. Diss. E.T.H., n° 6564, Zurich, 127 p.
- Boller B. C., Heichel G. H., 1983. Photosynthate partitioning in relation to N_2 fixation capability of alfalfa. *Crop Sci.*, **23**, 655-659.
- Boller B. C., Nosberger J., 1985. Photosynthesis of white clover as influenced by canopy position, leaf age and temperature. *Ann. Bot.*, **56**, 19-27.
- Bonnemain J. L., 1975. Transport et distribution des produits de la photosynthèse. In « *Photosynthèse et production végétale* », éd. Bordas, 147-171.
- Carlson G. E., 1966. Growth of clover leaves. Developmental morphology and parameters at ten stages. *Crop Sci.*, **6**, 293-294.
- Cralle H. T., Heichel C. T., 1985. Interorgan photosynthate partitioning in alfalfa. *Plant Physiol.*, **79**, 381-385.
- Deroche M. E., 1980. Influence de la photosynthèse sur la fixation biologique de l'azote chez les Légumineuses. *Sél. fr.*, **28**, 43-54.
- Fader G. M., Koller R. H., 1983. Relationship between carbon assimilation, partitioning and export in leaves of 2 soybean cultivars. *Plant Physiol.*, **73**, 297-303.
- Guckert A., Damay J., Treillet L., Balandreau J., Bardin R., Chalamet A., 1983. Etude au champ de la fixation d'azote par le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). *Fourrages*, **94**, 61-86.
- Harvey H. J., 1970. Patterns of assimilate translocation in *Trifolium repens*. *White Clover Research, Oc. Symp.* n° 6, *Brit. Grassl. Soc.*, 181-186.
- Hoshino M., 1974. Translocation and accumulation of assimilates and phosphorus in Ladino clover. *Bull. natl. Grassl. Res. Inst.*, n° 5, 35-84.
- Hofstra G., Nelson C. D., 1969. A comparative study of translocation of assimilated ^{14}C from leaves of different species. *Planta*, **88**, 103-112.
- Incoll L. D., Wright W. H., 1969. A field technique for measuring photosynthesis using ^{14}C carbon dioxide. *Spec. Soils Bull. Comm. Agric. Exp. stn.*, 30.

- Leconte D., Laissus R.**, 1985. Etude de la croissance du trèfle blanc. *Fourrages*, **103**, 55-70.
- Liu P., Wallace D. H., Ozbun J. L.**, 1973. Influence of translocation on photosynthetic efficiency of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.*, **52**, 412-415.
- Messier J., Guckert A.**, 1978. Contribution à la mesure de la photosynthèse au champ par la méthode utilisant le CO₂ marqué. *Bull. Ec. natl. sup. agron.*, Nancy, **XX**, 31-45.
- Michael D. A., Dickmann D. I., Gottschalk K. W., Nelson N. D., Isebrands J. G.**, 1985. Determining photosynthesis of tree leaves in the field using a portable ¹⁴CO₂ apparatus : procedures and problems. *Photosynthetica*, **19** (1), 98-108.
- Mor Y., Halevy A. H.**, 1980. Promotion of sink activity of developing rose shoots by light. *Plant Physiol.*, **66**, 990-995.
- Naylor D. G., Teare I. D.**, 1975. An improved, rapid, field method to measure photosynthesis with ¹⁴CO₂. *Agron. J.*, **67**, 404-406.
- Pinto C.**, 1980. Régulation de la photosynthèse par la demande d'assimilats : mécanismes possibles. *Photosynthetica*, **14** (4), 611-637.
- Robin C., Guckert A.**, 1987. Etude de la répartition des assimilats chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). *Les colloques de l'I.N.R.A.*, n° 37, 175-180.
- Ryle G. J. A., Powell C. E., Gordon A. J.**, 1981. Patterns of ¹⁴C-labelled assimilate partitioning in red and white clover during vegetative growth. *Ann. Bot.*, **47**, 505-514.
- Scheiddeger C.**, 1983. *Bildung und Verwendung der Photosyntheseprodukte bei Oekotypen von Weissklee (Trifolium repens L.)*. Diss. E.T.H., n° 7226. Zurich, 64 p.
- Shimshi D.**, 1969. A rapid field method for measuring photosynthesis with labelled carbon dioxide. *J. Exp. Bot.*, **20**, 381-401.
- Streeter J. G., Mederski H. J., Ahmad R. A.**, 1979. Coupling between photosynthesis and nitrogen fixation. *World Soybean Conf., Res. Conf.*, 129-137.