T1982AGR.11

EVOLUTION OF BIOSYNTHESIS DURING THE CYCLE OF DEVELOPMENT OF SUNFLOWER, AND ASSIMILATES PARTITION AMONG ORGANS AND CONSTITUENTS.

EVOLUTION DES BIOSYNTHESES AU COURS DU CYCLE DE DEVELOPPEMENT DE TOURNESOL, ET REPARTITION DES ASSIMILATS SELON LES ORGANES ET LEURS CONSTITUANTS.

R. BLANCHET[1], A. MERRIEN[2], N. GELFI[1] et M. ROLLIER[2]
1 INRA — Station d'Agronomie, B.P. 12 — 31320 Castanet-Tolosan (France)
2 CETIOM — Service Etudes et Recherches — 174, avenue Victor Hugo — 75116 Paris (France)

ABSTRACT

From the quantities of glucose required for biosynthesis of carbohydrates, lipids and nitrogen compounds (according to Penning de Vries, 1975), the net assimilations of 3 hybrids and 1 open-pollinated varieties were estimated in very good field conditions along the cycle of development, with comparison to maize and soybean. During the vegetative phase, the net assimilations of the sunflower canopies were higher than in maize, but greatly decreased after flowering, although the leaves were apparently not yet altered. Nitrogen compounds were stored in stems and leaves before the end of flowering, and a part was then translocated to achenes with some carbohydrates, but those translocations were limited, and oil synthesis and grain filling mainly depended on late photosynthesis. About 50% of the assimilated carbon was used to the synthesis of the seed final products of the three species, the present approach giving a better view of the assimilates partition among organs than the weights of dry matter and harvest index. Despite the high seed productions obtained in sunflower (5.6-7.6 t.ha^{-1}), some drawbacks and ways of improvement (ideotype characters) are underlined in the light of comparisons between the varieties, and with maize and soybean: better late assimilation, translocations to achenes, optimal size of the stem.

INTRODUCTION

Parmi les espèces végétales "C3", le tournesol est l'une de celles qui présentent un taux de photosynthèse nette particulièrement élevé, de l'ordre de 40mg CO_2.h^{-1}.dm^{-2}, peu éloigné de celui des espèces "C4" telles que le maïs (50 mg h^{-1}.dm^{-2}; Zelich, 1971; Potter et Breen, 1980). Pendant la phase végétative, sa vitesse de croissance est d'ailleurs proche de celle du maïs, pour des indices foliaires comparables (Rabey et Allison, 1972). Cependant, sa production de matière sèche totale (M.S.T.) 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} de M.S.T. et 100 q.ha^{-1} de graines.

Parmi les raisons de cette relative faiblesse de la production finale, on peut invoquer notamment une régression précoce de l'indice foliaire (Rabey et Allison, 1972) une perte assez rapide de l'activité photosynthétique des feuilles au fur et à mesure de leur vieillissement (Rawson et Constable, 1980), un rapport graines/M.S.T. peu élevé (0.3 à 0.4) qui semble indiquer un défaut de translocation des assimilats vers les graines.

Toutefois, le coût énergétique élevé de l'huile et des protéines des graines peut conduire à nuancer ces jugements (Rabey et Allison, 1972). Le coût en glucose des produits finaux a été plus récemment précisé par Penning de Vries *et. al.* (1974, 1975), qui l'estiment à environ 3 g de glucose par gramme de lipides, 2.5 g de glucose par gramme de composés azotés (alimentation nitrique) et 1.2 g de glucose par gramme de glucides.

Pour tâcher de préciser ces biosynthèses du tournesol, nous avons étudié au champ les croissances, développements, productions et répartitions des assimilats entre les organes de plusieurs cultivars performants placés dans de très bonnes conditions culturales (peuplement, fertilisation, irrigation, protection contre les ravageurs,. . .). Les assimilations nettes ont été estimées à partir des coefficients établis par Penning de Vries (1975), et comparées aux valeurs obtenues sur de bons cultivars de maïs et de soja placés dans les mêmes conditions, et à cycles de développement sensiblement simultanés (le soja est une autre espèce oléoprotéagineuse C3, à capacité photosynthétique plus faible).

METHODES EXPERIMENTALES

1 — **Conduite des cultures et contrôles réalisés** — Trois hybrides de tournesol (Clairsol, Primasol, Mirasol) et une populations (Stadium) de précocités décroissantes, ont été cultivés dans la région toulousaine, en parcelles de 200 m^2 sur une sol brun, limono-argileux, profond, sensiblement neutre, bien fertilisé en P et K, et irrigué de manière à satisfaire sensiblement l'évapotranspiration potentielle. Les apports d'azote (kg.ha^{-1}) ont été réalisés au semis à raison de 100 N sur tournesol, 200 sur maïs cv. Mustand et Axia, et 20 sur soja cv. Swift et Hodgson inoculés par *Rhizobium japonicum.*

Lorsque les plantes ont atteint 4 à 5 feuilles, des placettes destinées aux prélèvements successifs ont été repérées, de telle sorte qu'elles possèdent 10 plantes .m^{-2} de tournesol et maïs, et 35 de soja, dans un environnement homogène. A chaque prélèvement étaient mesurés les surfaces foliaires, poids secs et teneurs en N des tiges, feuilles et organes fructifères, et le case échéant les teneurs en huile des graines.

2 — **Calculs d'assimilation nette** — A ces données, nous avons appliqué les coefficients d'équivalents — glucose de Penning de Vries (1975) rappelés ci-dessus, pour estimer l'assimilation nette intervenue entre les prélèvements successifs. Nous avons négligé dans ce calcul les masses de minéraux, de lignine et de lipides des organes végétatifs, qui n'interviennent que pour de faibles parts. Le détail de ces calculs est discuté par ailleurs (Blanchet *et. al.*, 1981). L'assimilation nette (A.N.) d'une période donnée a été estimée d'après les sommes d'équivalents — glucose présents dans les divers organes (tiges, feuilles, organes reproducteurs) au début et à la fin de la période considérée, calculées ainsi pour chaque organe:

A.N. = Composés azotés (N. 6.25). 2.5 + lipides graines. 3 + M.S.T. — (composés azotés + lipides). 1.2

Ces estimations sont anturellement imparfaites, et sans doute un peu inférieures aux quantités totales de glucose ou de CO_2 mises en jeu par les plantes (Penning de Vries *et. al.*, 1974), d'autant plus que nous n'avons pas tenu compte des racines. Selon des travaux réalisés par Maertens et Bosc (1981) dans une situation comparable, cette omission des racines représente pour les trois espèces une sous-évaluation de l'assimilation nette de 15 à 20% à l'époque de la floraison, devant moindre à maturité.

RESULTATS

La figure 1 représente en fonction du temps les quantités de matière sèche produite et d'équivalents — glucose assimilés par des cultivars-types des trois espèces. Au cours de la phase végétative, n observe chez le tournesol une production très rapide de matière sèche totale et d'équivalents-glucose; elle intervient plus tôt que chez le maïs, le tournesol étant

moins exigeant en chaleur, maïs les pentes des tangentes aux courbes représentatives sont sensiblement indentiques, indiquant des possibilités d'activité assimilatrice comparables chez ces deux espèces, nettement supérieures à celles du soja.

A partir de la fin de la floraison, la M.S.T. ne croît plus guère chez le tournesol, et régresse même chez le cultivar Stadium (figure 2), tandis qu'elle se poursuit activement chez les deux autres espèces jusqu'au voisinage de la maturité. Cette différence de comportement est atténuée lorsque l'on exprime en équivalents-glucose les biosynthèses (figure 1 B et 2 B), mais leur ralentissement pendant le remplissage des graines de tournesol est néanmoins très net chez les quatre cultivars étudiés, quoique l'indice foliaire à cette époque (ler août) demeure élevé (tableau 1). C'est donc surtout l'activité assimilatrice des feuilles qui régresse (Rawson et Constable, 1980).

Tableau 1. Principaux caractères des plantes et de leurs productions.

		Tournesol				Maïs moy. CV Mustang et Axia	Soja moy. CV Swift et Hodgson
		Clarisol	Primasol	Mirasol	Stadium		
Date de levée			20-04			02-05	10-05
Indice foliaire maximum		6.5	7.6	9.3	8.9	5.5	7.3
Indice foliaire au ler août		5.7	7.6	7.5	8.9	5.5	7.2
Durée suface foliaire (D.S. F.) m2. jours. $Ha^{-1}.10^5$		32.4	32.5	41.5	47.5	34.4	61.8
Date de maturité		12-09	16-09	25-09	30-09	05-10	23-09
Production M.S.T. q. ha^{-1}		122.9	158.0	140.0	195.6	202.2	101.0
Production graines q. ha^{-1}		46.5	49.6	53.7	76.5	107.6	42.2
Huile, % graines		51.5	50.7	52.4	47.8	3	20
Protéines, % grains		22.0	19.0	19.7	21.6	13.1	44.0
Rapport graines/M.S.T.							
Equiv.-glucose assimilé q.ha^{-1}		215	260	247	343	285	174
Dont q.ha^{-1} à maturité	Tige	53	75	78	102	71	49
	Feuilles	24	33	9	34	38	16
	Supports grains	26	35	31	32	23	17
	Graines	112	117	129	175	153	92
% dans les graines		52	45	52	50	54	53
Equivalents-glucose/D.S.F.		6.6	8.0	6.0	7.2	8.3	2.8

Si l'on considère maintenant en fonction du temps la répartition des assimilats entre les organes d'une part (figure 3) et entre les principaux constituants de la plante d'autre part (figure 4, taleau 2), on peut faire les principales constatations suivantes:

— la tige et les feuilles ont sensiblement atteint au stade floraison leur contenu maximum d'assimilats, et il se produit ensuite une certaine régression probablement due à des transferts vers les graines. Signalons toutefois que ces transferts à partir des feuilles ont été moins abondants chez les autrès cultivars que chez Mirasol pris ici comme exemple (tableau 1);

— le capitule semble peu évoluer à partir de son développement complet;

— le remplissage des graines s'effectue donc à la fois à partir de la photosynthèse intervenant à ce stade, et de transformations et transferts d'assimilats provenant des organes végétatifs où ils se trouvaient principalement sous formes glucidiques et protéique;

la biosynthèse des composés azotés est très active pendant la phase végétative, mais sensiblement terminée ici à la fin de la floraison; les redistributions au sein de la plante interviennent ensuite, avec certaines pertes possibles en fin de cycle;

— la lipidogénèse apparaît beaucoup plus tributaire de l'assimilation qui se produit au cours du remplissage des graines, quoique la contribution des glucides précédemment formés, et même des composés azotés, ne soit pas négligeable (tableau 2).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les productions de tournesol obtenues dans cette expérience sont élevées, notamment chez le cv. Stadium, et dépassent nettement les rendements habituels. Le fort peuplement, les excellentes conditions de culture et les précautions prises contre les ravageurs expliquent ces performances. Les maïs et le soja étaient placés dans les mêmes conditions, et l'on voit que les biosynthèses du tournesol, telles que nous les avons évaluées, sont comparables à celles du maïs et nettement supérieure à celles du soja (tableau 1). La mobilisation des assimilats au profit des graines, considérée en équivalents — glucose plutôt qu'en rapports grains/MST, ne fait pas apparaître des grandes différences entre les trois espèces.

Cette étude confirme ainsi l'excellente capacité assimilatrice du tournesol pendant sa phase végétative, grâce à un développement foliaire rapide et abondant, et à la photosynthèse élevée des jieunes feuilles. Cette activité assimilatrice régresse fortement ensuite, comme l'ont déjà souligné physiologique des feuilles, qui n'a pas été perceptible ici par leur apparence, mais qui ressort bien des bilans d'assimilats, a donc été manifeste. Sur l'ensemble du cycle de développement, les rapports: Equivalent-glucose assimilé/Durée de la surface foliaire sont peu inférieurs à ceux que l'on observe chez le maïs, et beaucoup plus élevés que chez le soja (tableau 1), mais ils évoluent différemment dans le temps.

Le remplissage des graines, et notamment la lipidogénèse, sont pourtant largement conditionnés par l'assimilation intervenant après la floraison (figures 3, 4). Aussi, l'on comprend aisément que les handicaps survenant à ce stade, par exemple la sécheresse, aient de lourdes conséquences sur le rendement et la teneur en huile; la survie des feuilles joue à cet égard un rôle important (Blanchet *et. al.*, 1980). Une voie d'amélioration du tournesol serait donc le maintien d'une bonne activité assimilatrice durant la phase reproductive; cela suppose que l'on connaisse mieux les raisons de la régression de cette activité (processus inhérent au vieillissement des feuilles, ou induit par la fructification, etc. . . .).

Un autre aspect de l'élaboration du rendement est le transfert des assimilats des organes végétatifs vers les graines. Ces transferts existent certes, mais ils ne sont pas massifs. Chez nos cultivars les plus productifs (tableau 1), les tiges ont notamment conservé à maturité près de 30% des assimilats totaux; une tige robuste est naturellement nécessaire pour prévenir la verse, mais elle est en quelque sorte coûteuse à construire . . . Bien qu'il existe une relation nette entre vigueur et productivité, on peut se demander si une tige plus courte ne serait pas préférable.

Pour conclure, nous pouvons dire que le tournesol présente certainement, pour une espèce "C3", un très fort potentiel de biosynthèses, qu'il est dommage de voir régresser fortement au cours de la phase reproductrice aboutissant aux produits utiles. D'autres caractères, notamment de meilleures translocations d'assimilats vers les graines,et une moindre

immobilisation dans la tige, seraient également à rechercher dans un idéotype utilisant pleinement les bonnes performances de l'espce.

Tableau 2. Répartition au cours du temps et entre les organes des équivalents-glucose correspondant aux principaux constituants de la plante, CV MIRASOL.

Dates et stades	03-06 12 feuilles	16-06 Cap. 2 cm	16-07 Pleine Flo.	30-07 Chutes pétales	29-09 Maturité
Composés azotés:					
Tige	1.1	5.6	20.5	22	15.8
Feuilles	2.7	11.6	27.8	20	3.2
Capitule	—	—	]]10.5	]]26.9	9.1
Graines	—	—			26.4
Total	3.8	17.2	58.8	68.9	54.5
Huile (graines):	—	—	—	15.1	84.4
Gucides et Divers:					
Tige	1.1	11.6	63.4	61	62
Feuilles	2.2	9.6	31.4	26.4	6.2
Capitule	—	—	]]15.4	]]35.2	21.7
Graines	—	—			18
Total	3.3	21.2	110.2	122.6	107.9
TOTAL GENERAL	7.1	38.4	169	206.6	246.8

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLANCHET, R., MERRIEN, A., GARY, C., 1980. Quelques facteurs déterminant la tolérance de différents types variétaux de Tournesol à une sècheresse sévère appliquée à partir de la floraison. *9th International Sunflower Conference*, Malaga, en cours d'impression.

BLANCHET, R., MERRIEN, A., GELFI, N., CAVALIE, G., COURTIADE, B., PUECH, J., 1981. Estimation et évolution comparée de l'assimilation nette de couverts de Maïs, Tournesol et Soja, au cours de leurs cycles de développement — *Agronomie*, en cours d'impression.

ENGLISH, S.D., McWILLIAM, J.R., SMITH,R.C.G., DAVIDSON, J.L., 1979. Photosynthesis and partitioning of dry matter in sunflower — *Australian Journal of Plant Physiology*, 6, 149 — 164.

MAERTENS, C., BOSC, M., 1981. Etude de l'évolution de l'enracinement du Tournesol (var. Stadium). *Informations Techniques*, C.E.T.I.O.M., 73, 3 — 11.

PENNING DE VRIES, F.W.T., BRUNSTIG, A.H.M., VAN LAAR, H.H., 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach — *Journal of Theoretical Biology*, 45, 339 — 377.

PENNING DE VRIES, F.W.T., 1975. *Photosynthesis and productivity in different environments,* Cooper editor, Cambridge University Press, 459 — 461.

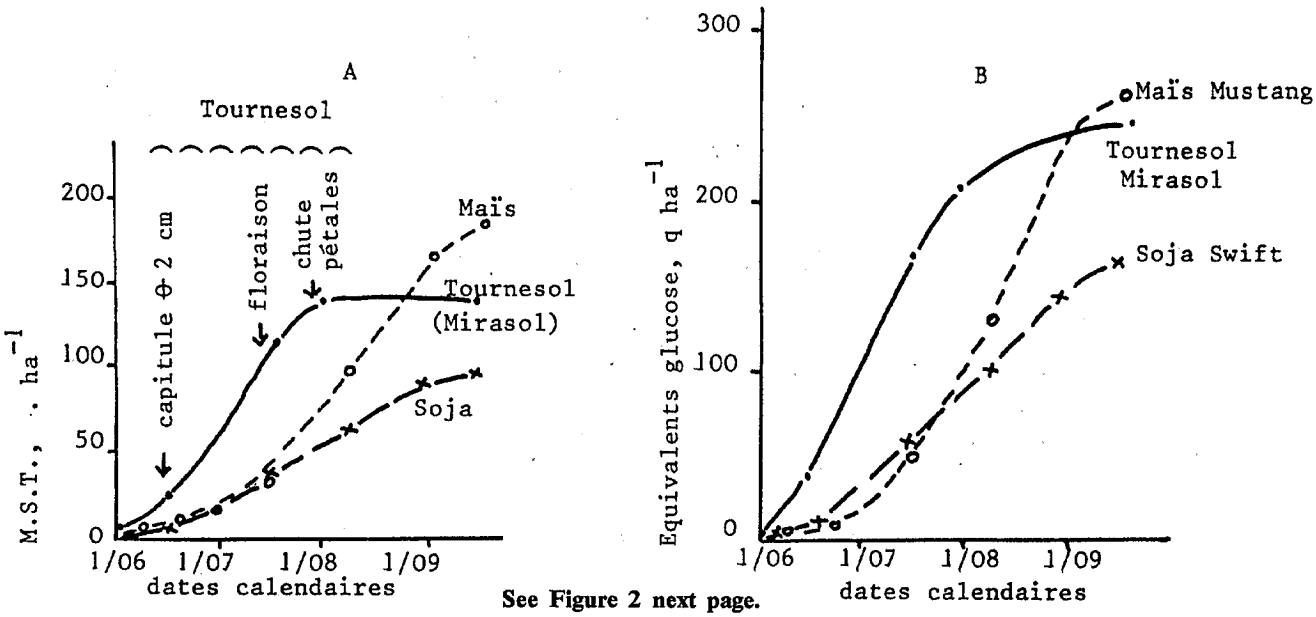
POTTER, JR., BREEN P-J., 1980. Maintenance of high photosynthesis rates during the accumulation of high leaf levels in sunflower and soybean — *Plant Physiology*, 66, 528 — 531.

RABEY, G.G., ALLISON, J.C.S., 1972. Comparative growth and yield of maize and sunflower — Rhodesia *Journal Agricultural Research*, 10, 105 — 108.

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 — *Australian Journal of Plant Physiology*, 7, 555 — 573.

ZELICH, I., 1971. *Photosynthesis, photorespiration and plant productivity* — Academic Press, New York.

Figure 1. Productions de matière sèche totale (A) et d'équivalents-glucose (B), en fonction de temps, par le tournesol cv. Mirasol, le maïs cv. Mustang et le soja cv. Swift.



See Figure 2 next page.

Figure 2. Productions de matière sèche totale (A) et d'équivalents-glucose (B), en fonction du temps, par les quatre cultivars de tournesol.

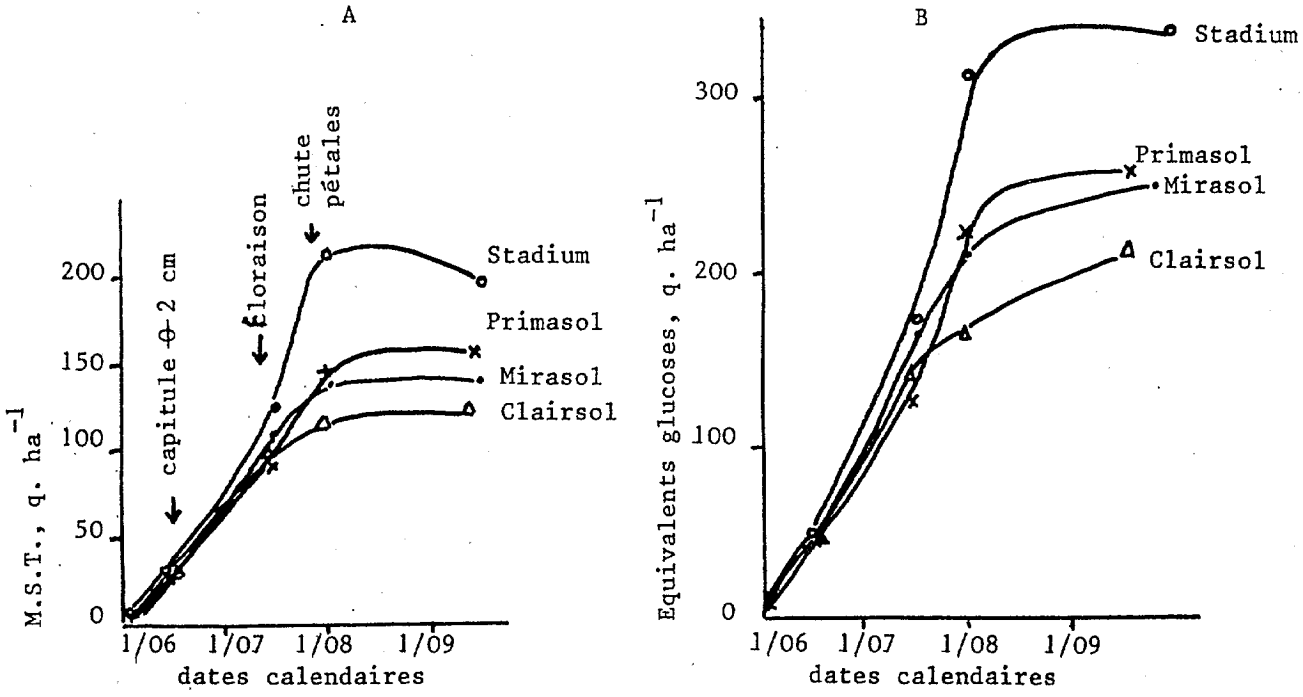


Figure 3. Répartition entre les organes de l'équivalent-glucose assimilé, en fonction du temps, chez le cv. Mirasol.

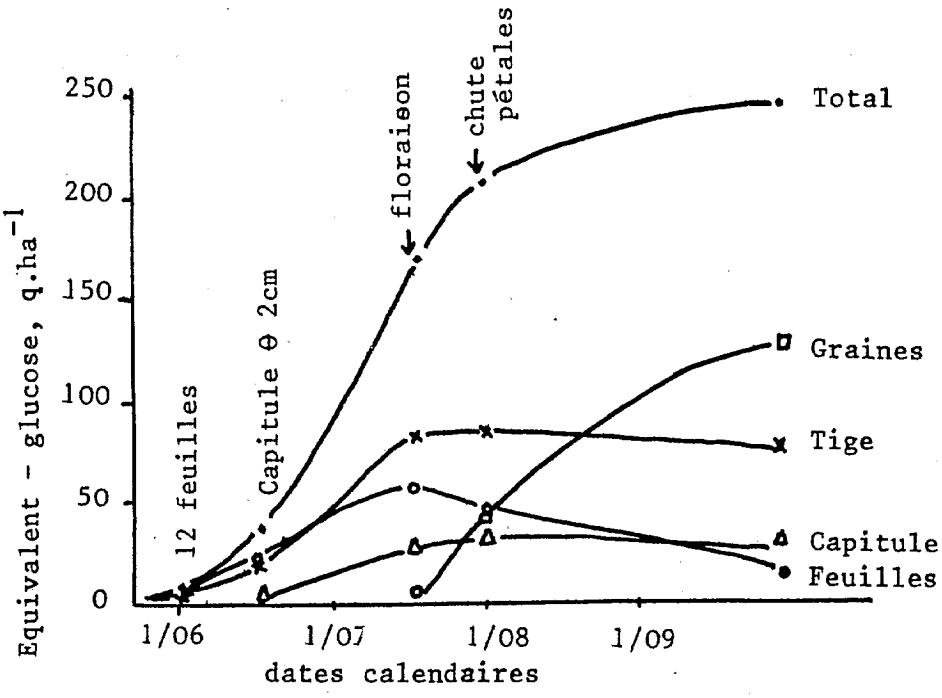
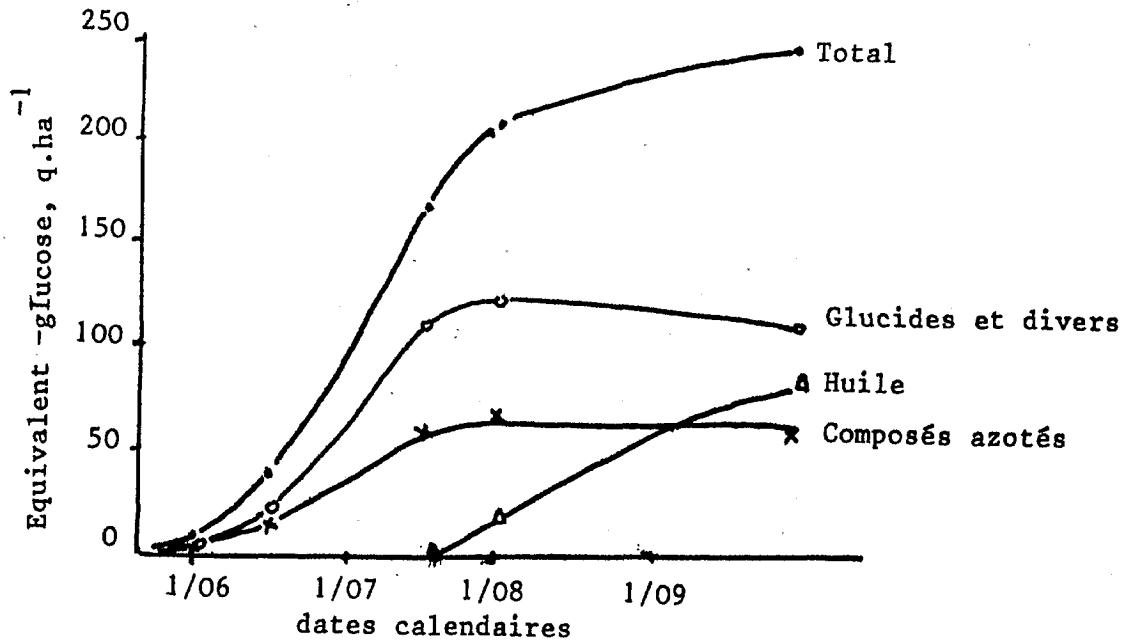


Figure 4. **Répartition entre les principaux constituants de l'équivalent-glucose assimilé, en fonction du temps, chez le cv. Mirasol.**



T1982AGR12

THE SUNFLOWER ROOTS ACTIVITY IN THE FIELD.

P. GONZALEZ-FERNANDEZ, F. CABALLERO-UNGRIA, R. MIRALLES de IMPERIAL and M. BIGERIEGO-MTIN. de SAAVEDRA.
I.N.I.A., Departments of Oil Crops and Physiology. Apartado 240, Cordoba, Spain.

ABSTRACT

In order to investigate the root activity of a sunflower crop in a very deep and heavy textured soil under non-irrigated conditions, phosphorus-32 (P-32) was placed at five different depths in the soil. The uptake of this isotope was measured during five growth stages. The climate in the preceding autumn and winter, as well as throughout the growth season, was drier that average, therefore, the results show the behaviour of the sunflower roots in that soil, under severe water limitation, mostly in the later growth stages.

After applying labelled phosphate and before the first sampling, the soil was harrowed between rows. At the first sampling date, maximum root activity was detected at 30 and 60 cm depth, but after a moderate rainfall (18.5 mm) which occurred a little later in the season, the activity at 10 cm depth was as high as at 30 amd 60 cm.

The yield, the dry matter produced, the percentage of phosphorus and the total phosphate content in all the aerial parts of the plants, were not significantly affected by additions of radioactive phosphate in the five depths, at any stage.

INTRODUCTION

The results obtained during the last four years of the sunflower fertilizer program in the south of Spain have very rarely shown a significant increase in the yield due to the added fertilizer (Gonzalez-Fernandez, 1981). These results can partially be explained by a traditional late broadcasting application of the fertilizer and/or the distribution pattern of the sunflower roots.

The rainfall in the sunflower growing areas in Spain is highly irregular and its distribution is typically Mediterranean, with wet autumn and winter, irregular spring and very dry summer. The sunflower has more than half of its vegetative period under very dry climatic conditions. Because of this when the sunflower needs more nutrients and water the richer superficial layers become drier. Then, the sunflower powerful root system, able to explore large volumes of soil and reach depths below 3.15 m (Berengena and Henderson, 1980), is impelled to absorb water from deeper layers less rich in nutrients. Therefore, the yield could be decreased due to the lack of nutrients, even where there is water available.

This experiment was initiated to investigate the depth and distribution of active roots of sunflowers and their variation during the growing period. The aim of the work was to devise an adequate fertilization system according to the climatic and soil conditions.

MATERIALS AND METHODS

The trial was carried out on the heavy textured cracking clay soil located on the "vega de Carmona", an area of homogenous and deep entic chromoxererts soils, (soil Taxonomy U.S.D.A.); some of its characteristics are in Table 1. The rainfall was recorded daily on the farm and the summarized data are shown in Table 2.