

T1972PHY01

## ETUDE DU BILAN GAZEUX AU NIVEAU DES COUVERTS VEGETAUX - Premières applications à l'étude du tournesol.

M. ROBELIN (France)

L'analyse des relations réciproques entre le milieu et la couverture végétale peut se situer à différentes échelles de temps et d'espace. La signification des liaisons observées est propre à l'échelle choisie, d'autant plus synthétique et immédiatement transposable que les unités utilisées sont plus grandes, d'autant plus analytique et prospective que les unités sont plus faibles.

On peut aussi chercher à dissocier les dimensions des unités de temps et d'espace de façon à garder l'interprétation de mécanismes rendus visibles par l'échelle de temps court au niveau d'une surface de dimension adaptée à l'application ; cette approche peut aussi, dans une certaine mesure, accélérer l'obtention de quelques données habituellement recueillies sur un temps trop long.

Nous avons mis au point une technique permettant d'aborder les recherches sous cet angle, en particulier de suivre, avec une rapidité compatible avec les fluctuations naturelles de l'énergie incidente, les échanges de gaz carbonique et de vapeur d'eau se réalisant sur des parcelles de deux mètres carrés normalement cultivées.

### PRINCIPE

La parcelle culturale, mobile, est reliée à une enceinte étanche transparente placée à la lumière du jour. L'atmosphère de cette enceinte est recyclée et climatisée au niveau choisi pour l'expérience (température  $\pm 1^\circ\text{C}$ , Hygrométrie  $\pm 2\%$ , vitesse du vent). Le flux d'énergie lumineuse incident est mesuré en permanence.

#### - Contrôle de l'assimilation nette

On suit l'évolution de la concentration en gaz carbonique de l'air circulant au dessus du couvert tout en limitant le domaine de variation de part et d'autre d'un niveau choisi. On peut ainsi établir, sur une période de quelques minutes, le bilan des échanges de  $\text{CO}_2$  entre l'atmosphère de l'enceinte et la surface cultivée. Lorsque la photosynthèse l'emporte sur le phénomène respiratoire, le bilan est dit "positif", "négatif" dans le cas inverse. La valeur du bilan, divisée par la durée de sa période d'établissement représente le flux de gaz carbonique ; nous exprimons ce flux en mg de  $\text{CO}_2$  par mètre carré cultivé et par minute ( $1 \text{ mg m}^{-2} \text{ min}^{-1} = 1,66 \cdot 10^{-8} \text{ kg m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$   $\approx 0,409 \text{ kg de matière sèche par ha et par heure}$ ). On obtient l'assimilation nette en corrigeant ce flux global de la valeur correspondant au dégagement de  $\text{CO}_2$  du sol ; ce dégagement est mesuré avant les semis ou plantations et 5 à 6 semaines après les récoltes ; les

valeurs observées dans les deux cas sont très voisines, néanmoins l'évolution probable de cette valeur au cours du temps entraîne une légère indétermination sur l'assimilation nette ( $\pm 1 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ).

#### Précision

L'erreur sur le bilan se déplace de  $\pm 10$  à  $\pm 30 \text{ mg CO}_2$  selon le nombre d'injections nécessaire pour maintenir la teneur au niveau choisi. La marge d'indétermination sur le flux est de  $\pm 0,5 \text{ mg m}^{-2} \text{ min}^{-1}$  pour les valeurs proches de zéro et de  $\pm 1,5$  pour les valeurs maximales observées ( $100$  à  $150 \text{ mg m}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ).

#### - Contrôle de l'évapotranspiration

L'évapotranspiration tend en permanence et augmente la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère de l'enceinte. Cette tendance est à chaque instant annulée par la climatisation ; la vapeur d'eau en excès, condensée sur les batteries froides, est recueillie par l'intermédiaire d'un siphon d'étanchéité. Elle correspond en définitive à l'évapotranspiration du couvert placé dans l'enceinte.

#### Précision

La quantité d'eau écoulee est déterminée à  $3 \text{ cm}^3$  près, ce qui représente un indéterminé de  $0,015 \text{ mm}$  sur l'évapotranspiration pendant la période considérée. Cependant, le système possède une certaine inertie et les variations d'évapotranspiration ne se retrouvent pas immédiatement à l'écoulement. Le dépouillement ne peut se faire sur un espace de temps inférieur à l'heure.

#### DOMAINE D'UTILISATION

La méthode est bien adaptée à l'étude des facteurs d'action agissant à court terme (lumière, concentration en gaz carbonique, pouvoir évaporant, température, humidité du sol...), en relation avec la qualité des couverts (nature, âge, structure, phase de croissance du matériel végétal) aussi bien pour les cultures de plein champ que pour les cultures sous serre.

Ses possibilités sont distinctes de celles offertes par la méthode phytotronique classique ou les réseaux d'expérimentation traditionnels. Il n'est pas possible, par exemple, de contrôler l'action à long terme des différents facteurs envisagés plus haut sans diminuer fortement l'efficacité de la méthode. La durée d'application des facteurs maîtrisés ne peut dépasser une semaine. Elle permet de réaliser une étape analytique prospective à mi-distance entre l'agronomie et la physiologie.

#### QUELQUES EXEMPLES

##### 1 - Premières observations concernant l'influence de la densité de peuplement du tournesol sur l'assimilation nette (fig. 1 et 2)

Deux cultures de tournesol INRA 6501 sont conduites aux densités de 6 et 11,5 plantes par  $\text{m}^2$ . Dans les deux cas, la disposition des plantes sur la parcelle est aussi proche que possible de la disposition "au carré".

Les contrôles effectués du 10 juin au 22 juillet encadrent la pleine floraison (1er juillet). 1

#### Résultats

D'une façon très générale, et ceci est vrai pour les essais effectués sur des couverts de nature différente, l'évolution de l'assimilation nette en fonction du flux d'énergie incidente suit une courbe d'allure hyperbolique reflétant au niveau du champ la réponse connue au niveau de la feuille. L'expression de cette covariation peut se mettre sous une forme identique à la forme d'ajustement empiriquement établie pour la réponse de la feuille :  $N + \text{Respiration nocturne} = \frac{b E}{1 + aE}$  (cf. bibliographie

de thèse de Ph. CHARTIER - INRA Versailles). Les paramètres b et a permettent de caractériser les courbes de réponse les unes par rapport aux autres (tableau 1) ; b fournit la pente à l'origine, c'est-à-dire l'efficacité maximale de l'utilisation de l'énergie par le couvert ; le rapport  $\frac{b}{a}$  correspond à la valeur vers laquelle tend asymptotiquement l'assimilation nette aux fortes intensités lumineuses.

Tableau 1 - Evolution des caractéristiques de réponse à la lumière en fonction du temps et de la densité.

(tirées de l'expression générale  $N + \text{Resp. noct.} = \frac{b E}{1 + aE}$ )

peuplement date	$6 \text{ m}^{-2}$					$11,5 \text{ m}^{-2}$				
	l F (1)	Resp. noct. (2)	b (3)	a (4)	$\frac{b}{a}$ (5)	l F (1)	Resp. noct. (2)	b (3)	a (4)	$\frac{b}{a}$ (5)
10 juin	3,65	- 14	47,3	0,228	207	4,65	- 19	45,7	0,249	183,5
17 juin	5,10	- 17	66,8	0,260	257					
29 juin	6,60	- 22	76,2	0,315	242	7,52	- 29	71,1	0,293	242
22 juillet	5,54	- 30	59,0	0,309	191	5,77	- 30	58,6	0,306	191

(1) Indice foliaire = surface de feuilles rapportée à la surface de sol.  
 (2) en  $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$   
 (3) efficacité maximale en  $\text{mg CO}_2 \text{ kilocalorie}^{-1}$   
 (4) paramètre caractéristique de la relation  $N = f(E)$  en  $\text{m}^2 \cdot \text{min} \cdot \text{kilocalorie}^{-1}$   
 (5) niveau théorique du palier d'assimilation nette en  $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$

Pour toutes les conditions, la lumière, à son niveau le plus élevé, reste encore un facteur limitant.

L'activité respiratoire nocturne (flux négatif pour  $E = 0$ ) augmente du simple au double avec l'âge et la densité. Elle peut représenter 25 % de l'assimilation nette maximale.

Le point de compensation pour la lumière, c'est-à-dire l'intensité lumineuse pour laquelle assimilation et respiration s'équilibrent, se situe pour toutes les conditions de couvert aux environs de 0,5 kilocalories par  $\text{m}^2$  et par minute, soit 5 à 6 % de l'énergie reçue en pleine lumière du jour vers 12 heures solaire.

L'efficacité maximale (b) et le palier d'assimilation nette passent par un maximum vers la pleine floraison.

La forte densité présente plutôt des inconvénients au début de la période considérée, le phénomène s'atténue avec le temps puis disparaît. Il est probable que l'influence de la densité de peuplement sur le phénomène de croissance varie notablement selon l'état d'avancement de la croissance elle-même par l'intermédiaire de l'importance des surfaces foliaires présentes à chaque instant et de leur localisation. Nos observations se situent dans une phase de croissance certes importante, mais ne permettent pas, pour l'instant, l'analyse de la dynamique d'ensemble en fonction du temps. Cette analyse est reprise en 1972.

## 2 - Rôle des différents éléments constitutifs du couvert dans le bilan d'assimilation nette observé.

L'analyse porte sur une culture de tournesol (6 plantes  $\text{m}^{-2}$ ) ayant atteint le "stade" de flétrissement et chute des pétales et sur une culture de maïs dont l'humidité du grain voisine 60 %.

Partant d'une étude de l'assimilation nette du couvert sur plantes entières, nous avons progressivement supprimé le feuillage en partant de la base, puis des inflorescences et les tiges. Le comportement est contrôlé après chaque ablation. Les différences observées d'une étape à l'autre représentent logiquement la participation des organes enlevés.

Résultats (fig. 3 - 4 et tableau 2)

On note pour les deux cultures, mais particulièrement chez le tournesol, une participation encore très importante des strates de feuillage intermédiaires qui se manifeste déjà pour des intensités lumineuses faibles.

Tableau 2 - Participation des différents organes à l'assimilation nette  
(mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup>)

TOURNESOL (6 plantes m <sup>-2</sup> : stade "chute des pétales")								
E (kilocalories m <sup>-2</sup> min <sup>-1</sup> )			0	2	4	6	8	10
Tige + capitules			-	-	-	-	-	-14
Feuilles	couche	0 - 40 cm ; I F 0,723	> - 1	5	6	6	6	6
		40 - 70	- 7	8	16	23	24	23
		70 - 100	- 5	13	17	22	26	31
		100 - 130	- 3	8	19	26	29	32
		130 - 160	- 2	16	20	26	28	29
		160 - 180	-	-	-	-	14	14
total			# - 18	> 50	> 78	> 103	127	135
Racines			-	-	-	-8	-8	-8
Plante entière			-30	43	75	94	106	114
MAIS (9 plantes m <sup>-2</sup> ; grains à 60 % d'humidité)								
E			0	2	4	6	8	10
Epi ♀			-	-	-	-6	-6	-6
Tige + épi ♂			-	-	-	2	2	2
Feuilles		1 à 4 (base) ; I F = 0,510	- 2	18 (?)	13	11	9	11
		5 à 8	- 2	25	41	49	127	131
		9 à 12	-	-	57	69		
		total			# - 5	-	111	129
Racines			-	-12	-12	-12	-12	-12
Plante entière			-23	62	94	110	120	126

- Les photosynthèses apparentes des couches successives, prises de bas en haut, sont à partir de 40 cm du sol pratiquement identiques pour le tournesol bien que l'énergie disponible dans chacune d'elles soit très différente. Ce résultat surprenant suggère une adaptation progressive du feuillage aux conditions d'éclairément qu'il subit (?) ; si le phénomène était confirmé, le problème de l'adaptation des structures serait très simplifié. Il reste possible cependant que le résultat observé soit explicable par des séquelles de la technique assez sommaire et brutale utilisée, entre autre, par le déplacement des équilibres microclimatiques dans la masse du couvert.

- L'assimilation nette des capitules de tournesol ou des panicules de maïs est en permanence négative ( $-14$  et  $-8 \text{ mg m}^{-2} \text{ min}^{-1}$  en pleine lumière du jour).
- La respiration nocturne des feuilles de tournesol représente plus de la moitié de la respiration de la plante entière alors qu'elle est presque négligeable pour le maïs chez lequel la respiration racinaire semble prépondérante.

3 - Potentialités photosynthétiques d'une lignée de tournesol et de sa version mâle stérile.

L'assimilation nette de deux couverts de tournesol cultivée à forte densité (120 plantes  $\text{m}^{-2}$ ) est mesurée au stade 4<sup>ème</sup> paire de feuilles visibles ; on dispose ainsi très précocement d'une surface réceptrice quasi continue. Ces couverts sont constitués à 86 % soit par la forme mâle fertile, soit par la forme mâle stérile d'une même lignée (obtention M. LECLERC).

Résultat (fig. 5)

Les courbes de réponse à la lumière sont extrêmement voisines. On note un léger avantage de la version mâle stérile, avantage à la limite de signification, qui peut être simplement dû au décalage de 2 jours entre les contrôles (1 F = 2,31 pour le mâle stérile, 2,19 pour le mâle fertile).

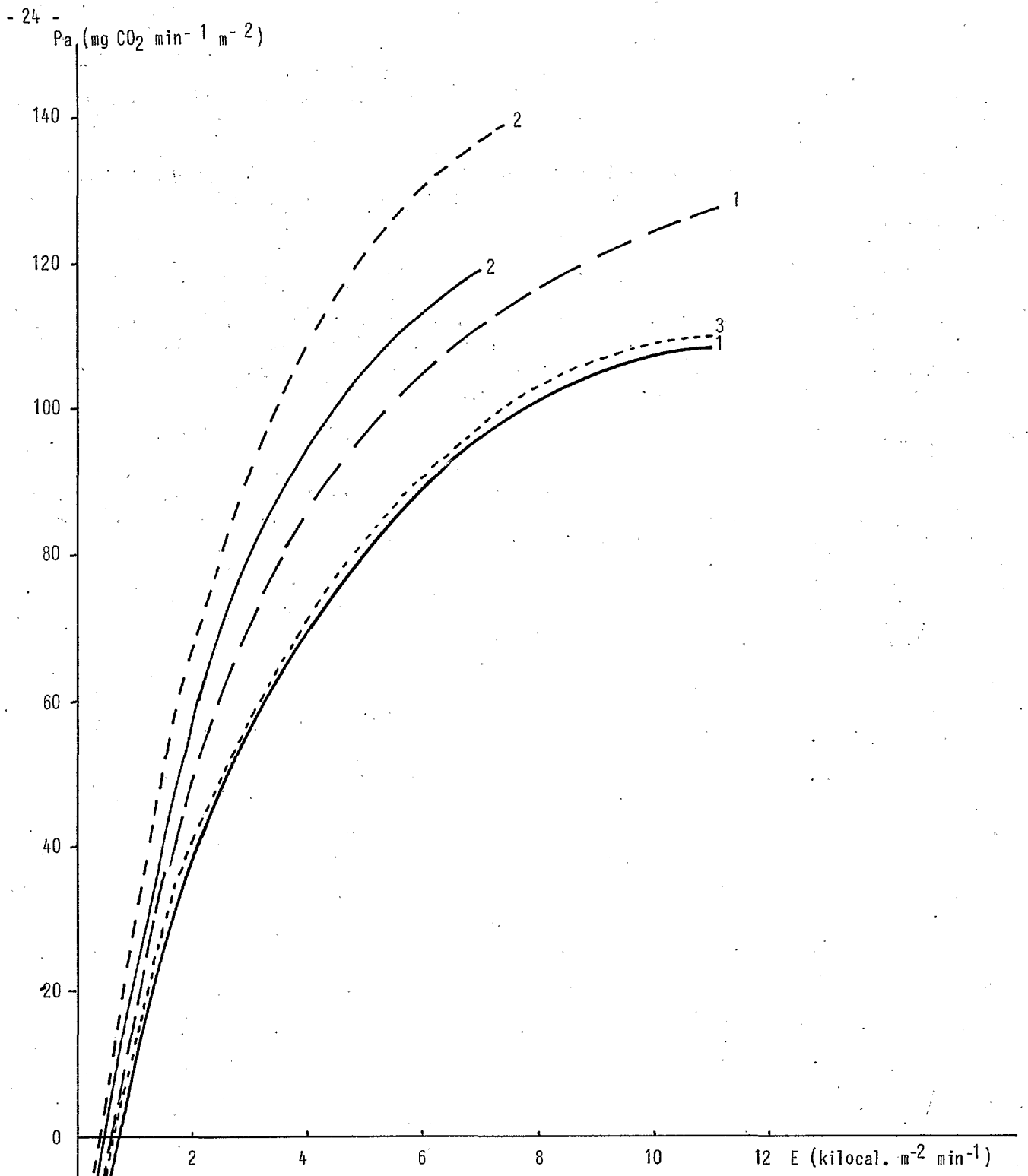


Fig. 1 - Photosynthèse nette (N) de deux cultures de tournesol (INRA 6501) en fonction de la lumière incidente (E) - (la respiration du sol n'a pas été déduite)

— 6 plantes  $m^{-2}$   
 - - - 11,5 " "  
 ····· 6 et 11,5 plantes  $m^{-2}$

1 = 10/6

2 = 29/6

3 = 22/7

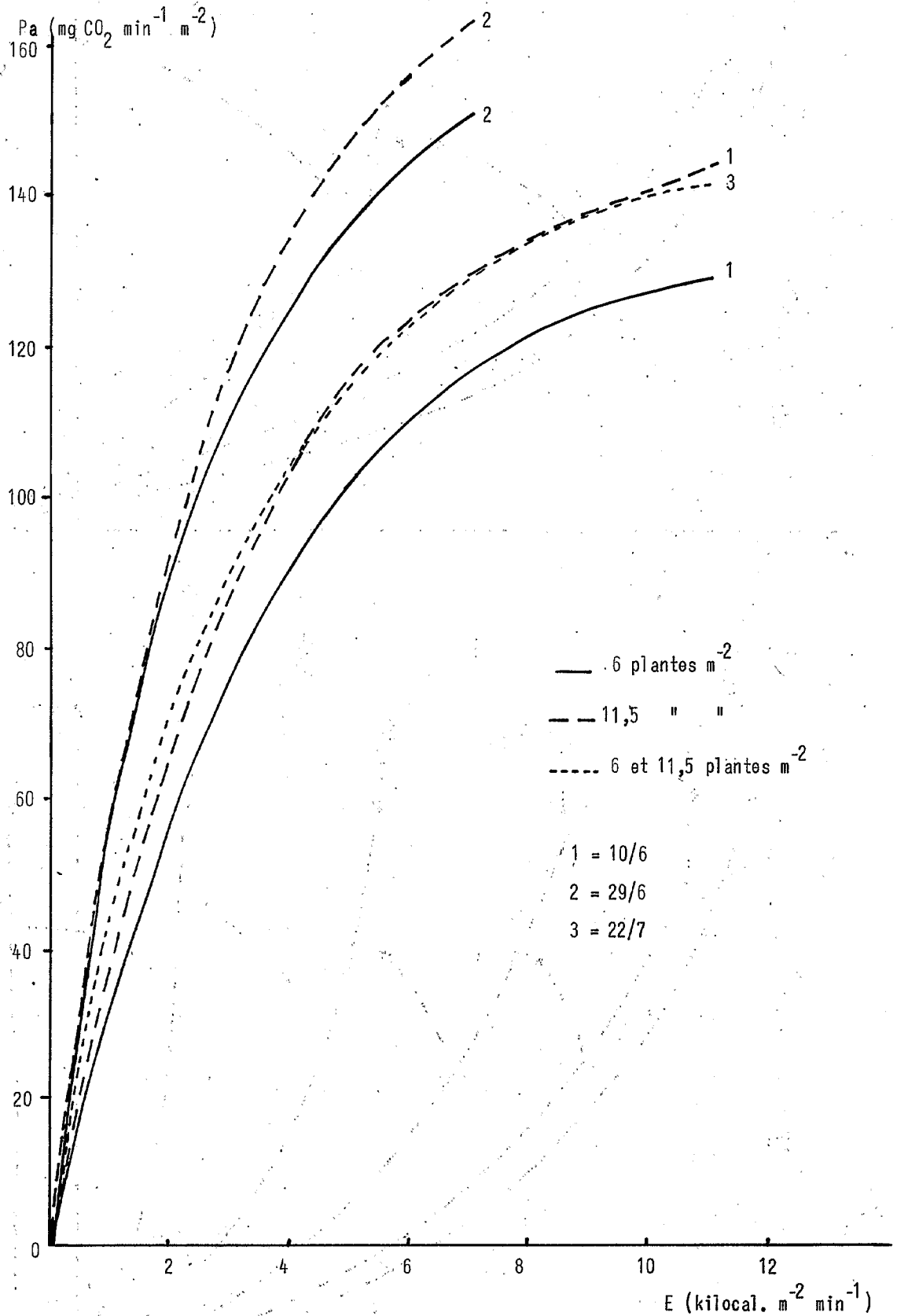
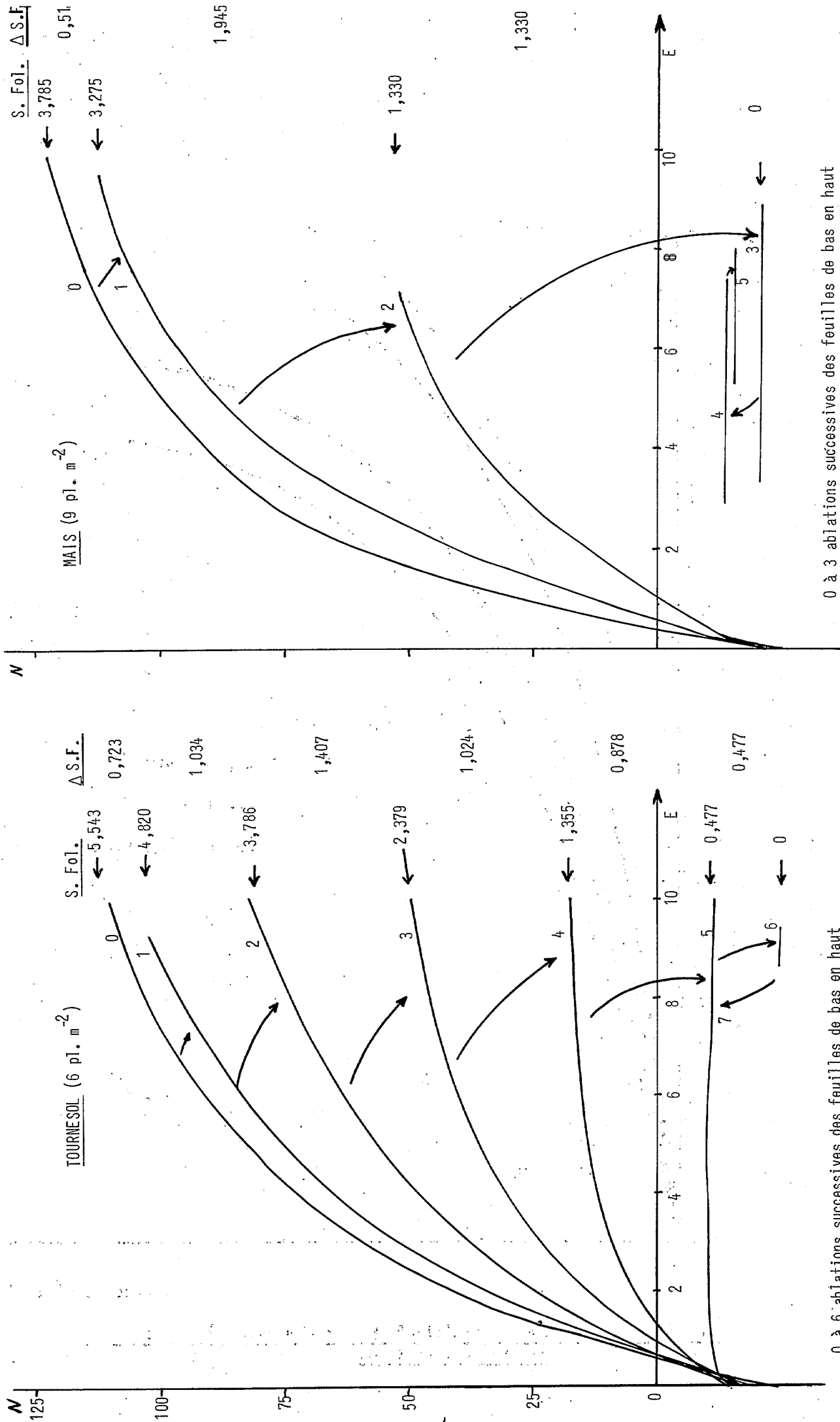


Fig. 2. - Photosynthèse apparente (Pa) =  $P_n$  (respiration nocturne) en fonction de la lumière incidente.

Fig. 3 - Influence de l'ablation des différents organes sur l'assimilation nette



0 à 3 ablations successives des feuilles de bas en haut  
 3 à 4 ablation des épis  
 4 à 5 sectionnement des tiges

0 à 6 ablations successives des feuilles de bas en haut  
 6 à 7 ablations des tiges et capitules



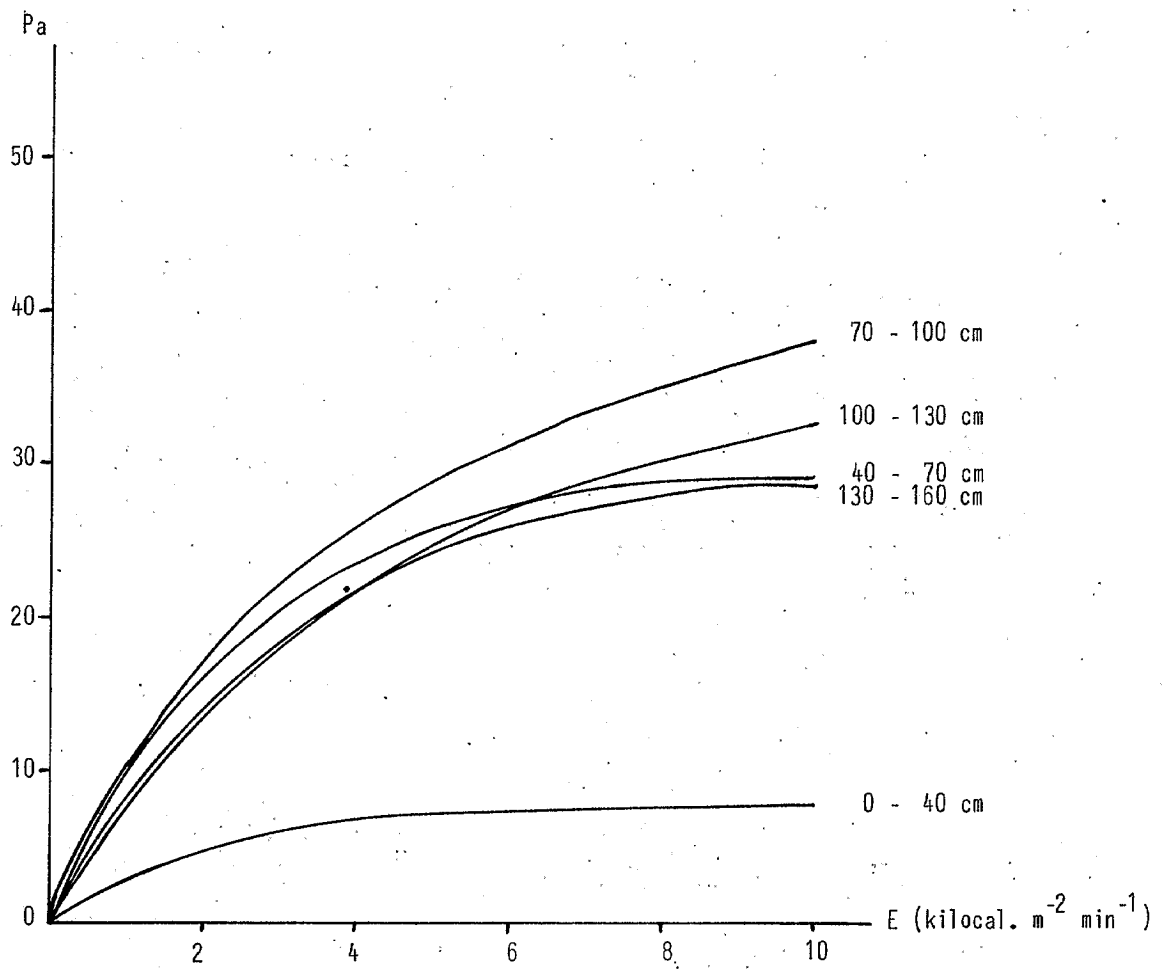


Fig. 4 - Photosynthèse apparente (N + R) dans les différentes couches de feuillage (tournesol cultivé à la densité de 6 pl. m<sup>-2</sup>)

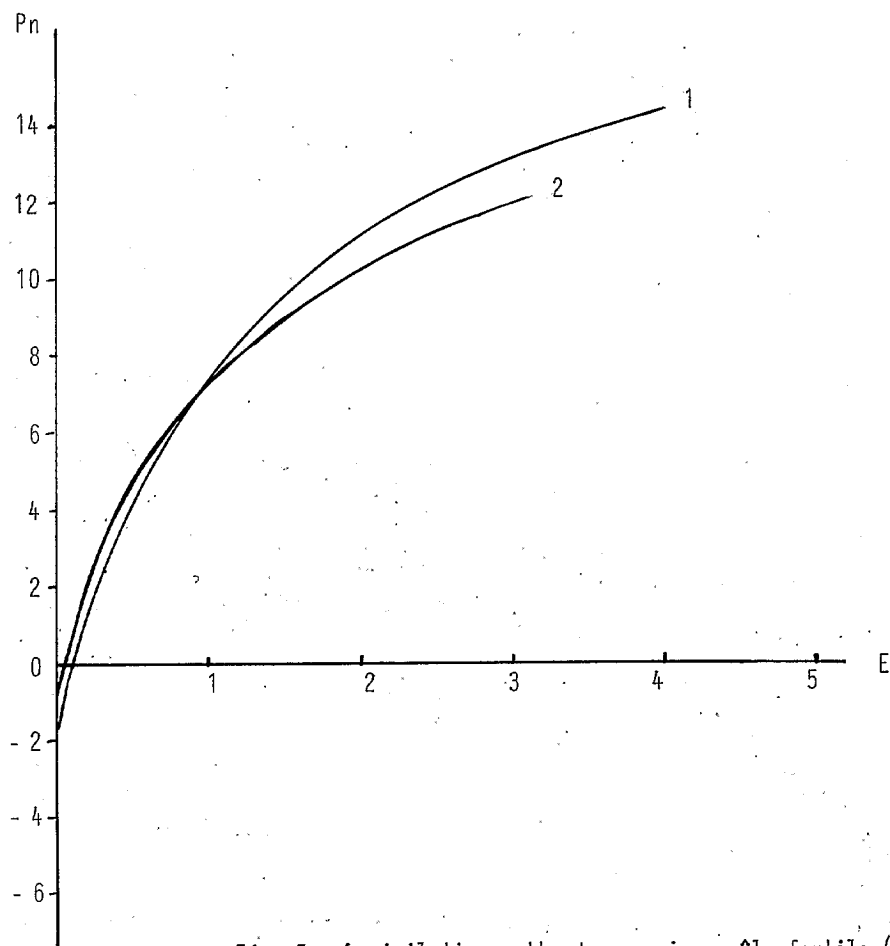


Fig. 5 - Assimilation nette des versions mâle fertile (1) et mâle stérile (2) d'une lignée de tournesol