Influence de conditions culturelles différentes sur l'évolution de la RuBisCO, de la photosynthèse nette et de la production de quelques espèces (blé, colza, féverole, soja, tournesol) (1)

Enrique Martinez, Noël Gelfi, Andrée Bouniols, Gérard Cavalie

► To cite this version:

Enrique Martinez, Noël Gelfi, Andrée Bouniols, Gérard Cavalie. Influence de conditions culturelles différentes sur l'évolution de la RuBisCO, de la photosynthèse nette et de la production de quelques espèces (blé, colza, féverole, soja, tournesol) (1). *Agronomie*, 1987, 7 (9), pp.667-676. hal-00885040

HAL Id: hal-00885040

<https://hal.science/hal-00885040>

Submitted on 1 Jan 1987

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.

Influence de conditions culturales différentes sur l'évolution de la RuBisCO, de la photosynthèse nette et de la production de quelques espèces (blé, colza, féverole, soja, tournesol) ⁽¹⁾

Enrique MARTINEZ, Noël GELFI (*), Andrée BOUNIOLS (*) & Gérard CAVALIE

Centre de Physiologie végétale associé au C.N.R.S., Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, F 31062 Toulouse Cedex

() I.N.R.A., Station d'Agronomie, Centre de Recherches de Toulouse, B.P. 27, F 31326 Castanet-Tolosan*

RÉSUMÉ

L'étude présentée tente de préciser l'influence de la mise en œuvre d'itinéraires techniques différents (fertilisation, irrigation, traitements phytosanitaires, ...) sur la teneur et l'activité carboxylasique de la RuBisCO, ainsi que sur la photosynthèse nette, de diverses espèces végétales : blé, colza, féverole, soja, tournesol.

Il y a souvent peu de différences dans les paramètres étudiés entre les intensifications moyenne et forte mais celles-ci se distinguent de l'intensification faible. Ceci se traduit par des teneurs en azote foliaire, par une activité carboxylasique de la RuBisCO et par une activité photosynthétique plus élevées dans les intensifications moyenne et forte. Par contre, la teneur en RuBisCO est peu influencée par les différents traitements appliqués. En ce qui concerne la teneur en protéines solubles, le niveau d'intensification a eu un effet plus marqué chez le colza que chez les autres végétaux. D'autre part, chez toutes les espèces, l'activité photosynthétique diminue au moment de la floraison.

Des corrélations positives entre la photosynthèse nette, l'activité RuBisCO et le rendement obtenu ont été mises en évidence à certains stades physiologiques : début floraison (blé, colza) ou fin floraison début formation du fruit (féverole, soja, tournesol).

Mots clés additionnels : *Système de culture, azote des feuilles, protéines solubles, Triticum aestivum L., Brassica napus L., Vicia faba L., Glycine max. (L.) Merr., Helianthus annuus L.*

SUMMARY

Effect of different culture conditions on ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO), on net photosynthesis and on yield of several crop species (wheat, rape, fieldbean, soybean, sunflower).

The present report deals with the effects of management (fertilization, irrigation, fungicides, herbicides...) on the amount and activity of RuBisCO, as well as on the net photosynthesis of different plant species : wheat, rape, fieldbean, soybean, sunflower. For the parameters studied, there was little difference between treatments of high and medium input levels, but distinguishable differences with the low input level. These differences in high and medium levels of inputs resulted in high leaf nitrogen content, and in increases in RuBisCO activity and photosynthetic activity, while the amount of RuBisCO remained constant for all treatments. The levels inputs modified the amount of soluble proteins in rape to a greater extent than in the other species studied. In addition, photosynthetic activity in all species decreased at flowering. A positive correlation between net photosynthesis, RuBisCO activity and yield was observed at certain physiological stages : early flowering (wheat, rape) or late flowering-early fruit set (fieldbean, soybean, sunflower).

Additional key words : *Cropping systems, leaf nitrogen, soluble proteins, Triticum aestivum L., Brassica napus L., Vicia faba L., Glycine max. (L.) Merr., Helianthus annuus L.*

(1) Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un stage doctoral, effectué à l'Université Paul Sabatier par E. MARTINEZ (Ministerio de Agricultura, Instituto Colombiano Agropecuario, ICA, Bogota, Colombia).

RESUMEN

Influencia de diferentes condiciones culturales sobre la evolución de la RuBisCO, de la fotosíntesis neta y en la producción de algunas especies (trigo, colza, haba, soja, girasol).

El estudio presentado trata de precisar la influencia, sobre el contenido y la actividad carboxilasa de la RuBisCO, así como sobre la fotosíntesis neta, de la utilización de diversas prácticas de cultivo en diferentes especies vegetales : trigo, colza, haba, soja, girasol.

Hay a menudo pocas diferencias en los parámetros estudiados entre los niveles de tecnología promedia y alta, pero ellos se distinguen de los niveles de tecnología baja. Esto se traduce en contenidos de nitrógeno foliar, actividad carboxilasa de la RuBisCO y actividad fotosintética más elevados en los niveles de tecnología promedia y alta. Por el contrario, hay poca influencia de los diferentes tratamientos aplicados sobre el contenido en RuBisCO. En lo relacionado con el contenido en proteínas solubles, el nivel de la tecnología tuvo un efecto más sobre-saliente en la colza que en las otras especies.

Además, en todas las especies, la actividad fotosintética disminuye al momento de la floración.

Se observó correlaciones positivas entre la fotosíntesis neta, la actividad de la RuBisCO y el rendimiento, en ciertos estados fisiológicos : inicio de la floración (trigo, colza) comienzo de la formación del fruto (haba, soja, girasol).

Palabras claves adicionales : *Sistemas de cultivo, nitrógeno foliar, proteínas solubles, Triticum aestivum L., Brassica napus L., Vicia faba L., Glycine max. (L.) Merr., Helianthus annuus L.*

ABRÉVIATIONS

RuBisCO = ribulose-1,5-bisphosphate-carboxylase/oxygénase ;

Tris = trishydroxyméthylamino-méthane ;

EDTA = acide éthylènediaminotétracétique ;

PEG = polyéthylène glycol ;

DTT = dithiothréitol.

l'expansion du feuillage et sa teneur en capteurs d'énergie et de CO₂.

Dans les expérimentations relatées ici, nous avons tenté de préciser l'influence sur la photosynthèse du couvert, l'activité de la RuBisCO et la teneur en protéines foliaires, de la mise en œuvre d'itinéraires techniques choisis en vue de réaliser des niveaux de rendements différents.

I. INTRODUCTION

Parmi les facteurs susceptibles d'influencer négativement la croissance et le rendement des espèces cultivées, on cite généralement les températures extrêmes, la privation d'eau, l'insuffisance d'éléments nutritifs, les attaques parasitaires ; leur action s'exerce en particulier sur l'activité photosynthétique. La fixation de l'anhydride carbonique est assurée, exclusivement, chez les plantes de type C₃, par une enzyme chloroplastique, la ribulose 1-5 biphosphate carboxylase oxygénase (RuBisCO, E.C. 4.1.1.39), protéine la plus abondante dans le monde végétal (ELLIS, 1979).

Une corrélation entre l'activité carboxylasique de la RuBisCO et le taux de photosynthèse nette a été signalée par différents auteurs (HESKETH *et al.*, 1981 ; COURTIADÉ, 1983 ; MAKINO *et al.*, 1983 ; TORISKY & SERVAITES, 1984).

Toutefois, chez le blé, la teneur en RuBisCO par unité de surface foliaire peut varier selon les génotypes (PYKE & LEECH, 1985) ; des différences génotypiques de l'activité carboxylasique de la RuBisCO ont également été observées (EVANS & SEEMAN, 1984). MACHLER & NOSBERGER (1980) ont montré que les facteurs lumière, teneur en CO₂ et température régulent à la fois la photosynthèse et l'activité RuBisCO, et MAKINO *et al.* (1983) ont souligné que la teneur en RuBisCO pouvait être un facteur limitant de la photosynthèse pendant la croissance des feuilles.

BLANCHET *et al.* (1986) ont, en outre, mis en évidence que la cinétique de l'assimilation nette est très liée à celle de l'absorption d'azote qui conditionne

II. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

A. Végétaux et conditions de culture

Trois cultures d'hiver : blé (*Triticum aestivum* L. cv. Talent), colza (*Brassica napus* L. cv. Bienvenu) et féverole (*Vicia faba* L. cv. Talo), ainsi que 2 cultures d'été : soja (*Glycine max.* (L.) Merr. cv. Weber, (irrigué) et cv. Kingsoy, (sec) et tournesol (*Helianthus annuus* L. cv. Topflor), ont été réalisées sur un sol brun alluvial, profond, limono-argileux.

Les semis ont été effectués courant septembre 1984 pour le colza, en novembre de la même année pour le blé et la féverole, et en avril 1985 pour le soja et le tournesol.

L'expérimentation se situe dans le dispositif mis en place à la station d'Agronomie Toulouse-Auzeville (MARTY *et al.*, 1981, 1984a, 1984b) pour l'étude de l'optimisation des systèmes de cultures. Ce dispositif comporte 3 niveaux d'intensification :

— faible : réduction du nombre d'interventions, recherche du meilleur rendement au moindre coût en acceptant quelques risques, cultures non irriguées, fertilisation minimum, traitements phytosanitaires minimum, objectif de rendement : par exemple pour le blé 55 q/ha ;

— moyen : itinéraires techniques justifiés par un objectif de rendement moyen (70 q/ha pour le blé) au niveau de la rotation culturale, fertilisation légèrement supérieure aux exportations, irrigation aux périodes critiques (quantités d'eau limitées), traitements curatifs contre les parasites ;

TABLEAU 1
Différenciation des niveaux d'intensification.
Differentiation in levels of inputs.

Itinéraires techniques	Niveau d'intensification	Cultures				
		Blé	Colza	Féverole	Soja	Tournesol
Travail du sol (nombre d'interventions)	Faible	3	3-4		2	2
	Moyen	3	3-3	2-3	2	2
	Fort	3	3-4	2-3	2	3
Fertilisation P-K (kg/ha)	Faible	60	35		50	40
	Moyen	115	85	120	130	100
	Fort	160	125	200	160	120
Fertilisation N (kg/ha)	Faible	90	80		0	50
	Moyen	150	120	0	0	130
	Fort	210	160	0	0	170
Désherbage (nombre d'interventions)	Faible	0	1		1	2
	Moyen	1-2	1	1	2	3
	Fort	1-2	1-2	1	2	3
Régulateurs de croissance (nombre d'interventions)	Faible	0				
	Moyen	1				
	Fort	1				
Protection fongique (nombre d'interventions)	Faible	0				
	Moyen	1-2		1		
	Fort	2-3		1		
Protection contre les insectes (nombre d'interventions)	Faible		2-3			
	Moyen		3-4	1		
	Fort		3-4	1		
Irrigation (mm)	Faible	0	0		0	0
	Moyen	0	0	0	80	80
	Fort	0	0	0	150	215

TABLEAU 2
Stades physiologiques pour le prélèvement des plantes.
Physiological stages for plant sampling.

Cultures	Stades physiologiques
Blé	Fin tallage (f.TAL) Montaison (MONT) Epiaison (EPI) Floraison (FLO) Grain laiteux (GL)
Colza	Début montaison (d.MONT) Apparition inflorescence (FLO) Début remplissage graines (d.R.GR.) Fin remplissage graines (f.R.GR.)
Féverole	Bouton floral (BF) Floraison (FLO) Allongement des gousses (A.GS.) Remplissage des graines (R.GR.)
Soja	Stade végétatif 6 ^e feuille trifoliolée (V6) Pleine floraison (p.FLO.) Allongement des gousses (A.GS.) Remplissage des graines (R.GR.)
Tournesol	Bouton floral (BF) Début floraison (FLO) Début chute des pétales (d.CP.) Remplissage des graines (R.GR.)

— fort : rendement élevé recherché (85 q/ha pour le blé) pour chaque culture de la succession avec le minimum de risques, irrigation satisfaisant les besoins en eau des différentes espèces, fertilisation supérieure aux exportations, traitements phytosanitaires préventifs.

Les différenciations des niveaux d'intensification sont indiquées dans le tableau 1.

Les prélèvements, les analyses de feuilles et les mesures d'activité photosynthétique ont été effectués, pour chaque espèce, aux stades de développement indiqués dans le tableau 2. Ils concernent, dans tous les cas, les limbes des feuilles situés sur le haut du couvert.

B. Techniques analytiques

Toutes les déterminations présentées ci-dessous ont été faites sur 3 répétitions.

L'extraction des protéines solubles a été réalisée sur 5 g de limbes, homogénéisés à l'aide d'un broyeur à hélice (Omnimixer Sorvall ; vitesse maximale ; 5 × 30 secondes) dans 20 ml du milieu (Tris-HCl 0,1 M, pH 7,5 ; EDTA 1,5 m M ; DDT 10 m M ; PEG 6 000, 6 g/l ; polyclar AT, 10 p. 100 du matériel végétal). L'homogénat est centrifugé (Beckman J2-21 ; 30 000 × g ; 15 min) puis filtré. Le filtrat constitue l'extrait protéique brut sur lequel sont effectués :

— le dosage des protéines solubles selon la méthode de LOWRY modifiée par BENSADOUN & WEINSTEIN (1976) ;

— la mesure *in vitro* de l'activité carboxylasique de la RuBisCO selon la technique radiochimique de RAAGHAVENDRA & DAS (1977). L'activité mesurée dans ces conditions correspond aux potentialités maximales du pool enzymatique présent dans le végétal ;

— le dosage de la RuBisCO à l'aide de la technique de dosage immunochimique par électrophorèse (LAURELL, 1966 ; COURTIADÉ, 1983) grâce à des anticorps

dirigés contre la RuBisCO de tournesol. Il a été vérifié que la protéine enzymatique des différentes espèces étudiées était reconnue par les anticorps « tournesol ».

Les mesures de photosynthèse nette *in situ* (échanges gazeux au niveau de la feuille) sont réalisées le même jour que les analyses en laboratoire, au cours de journées bien ensoleillées sur des feuilles adultes situées au sommet du couvert. Un dispositif analogue à celui de NAYLOR & TEARE (1975), modifié par N. GELFI (I.N.R.A. Auzeville), et couplé à un analyseur différentiel de CO_2 à infrarouge (Leybold, Heraeus, Type Binos) a été utilisé pour ces déterminations effectuées

sous la concentration naturelle en CO_2 de l'air en vérifiant la température, l'humidité relative et l'éclairement. La quantité de CO_2 fixée est déterminée d'après la différence des teneurs de l'air entre l'entrée et la sortie de la chambre contenant le fragment de limbe.

Les mesures de photosynthèse et les prélèvements pour le dosage *in vitro* ont été effectués entre 8 h et 11 h TU.

La teneur en azote total des feuilles a été déterminée après minéralisation et sans réduction des nitrates, selon la méthode de KJELDHAL (cité par CHARLOT, 1961).

Figure 1

Evolution de la quantité d'azote total foliaire exprimé en q. ha^{-1} (A) et de la teneur en protéines solubles en mg. dm^{-2} de surface foliaire (B) des feuilles de cultures d'hiver conduites à différents degrés d'intensification : faible (.....); moyen (-----) et fort (—). Limites de confiance à 95 % ($\pm$). Détails des stades physiologiques dans le tableau 2. J.A.L. = Jours après levée.

Total leaf N content 100 kg. ha^{-1} (A) and amount of soluble proteins, mg. dm^{-2} of leaf area (B) in leaves of winter crops at different input levels : low (.....); medium (-----) and high (—). Details of physiological stages in table 2. J.A.L. = Days after emergence.

III. RÉSULTATS

A. Teneurs en azote et en protéines solubles des feuilles

Les figures 1 et 2 mettent en évidence que les intensifications moyenne et forte des cultures d'hiver conduisent, en général, à des teneurs en azote foliaire plus élevées ; cependant, des différences sensibles selon les espèces sont observées.

Chez le blé et le colza, il y a une bonne relation, pendant une grande partie du cycle de développement, entre la teneur en azote total des feuilles et le niveau d'intensification. Cependant en fin de végétation, le

taux d'azote foliaire est identique quelle que soit l'intensification.

Chez la féverole, légumineuse qui ne reçoit pas d'engrais azotés, l'influence des traitements sur le taux d'azote foliaire est moins nette. Chez le soja, les intensifications moyenne et forte, conduisent à des teneurs en azote foliaire élevées principalement au stade de l'allongement des gousses ; par contre, dans l'intensification la plus faible, la teneur en azote est basse pendant toute la croissance de la culture. De plus, comme chez les autres espèces, en fin de culture, les 3 traitements présentent une teneur en azote total analogue. Il faut souligner que les niveaux d'intensification du soja diffèrent principalement par l'irrigation, l'azote provenant dans tous les cas de la fixation symbiotique et des

Figure 2

Evolution de la quantité d'azote total foliaire exprimé en $q. ha^{-1}$ (A) et de la teneur des protéines solubles en $mg. dm^{-2}$ de surface foliaire (B) des feuilles de cultures d'été conduites à différents degrés d'intensification. (Détails des symboles dans la fig. 1 et le tabl. 2.)

Total leaf N content $100 kg. ha^{-1}$ (A) and amount of soluble proteins, $mg. dm^{-2}$ of leaf area (B) in leaves of summer crops at different input levels. (Details of symbols in fig. 1 and table 2.)

réserves minérales du sol ; le régime hydrique exerce donc une influence prépondérante sur l'azote foliaire. Chez le tournesol, il n'y a pas de variations importantes entre les différents niveaux d'intensification.

En ce qui concerne les protéines solubles, l'effet des niveaux d'intensification est moins marqué que dans le cas de l'azote foliaire. Rapportées à l'unité de surface de limbe, les teneurs les plus faibles concernent le blé et le tournesol, et elles varient peu au cours du cycle de végétation. Chez le colza et le soja, la quantité de protéines solubles augmente fortement au début de la floraison pour diminuer ensuite rapidement pendant la période de remplissage des graines.

B. Teneur et activité RuBisCO

Les teneurs des feuilles en RuBisCO évoluent de manière identique à celles des protéines solubles. A l'exception du colza qui présente des quantités d'enzyme de carboxylation 2 à 3 fois plus élevées dans le cas des intensifications moyenne et forte (apport de fumure notamment), la teneur en RuBisCO semble peu influencée par les différents traitements appliqués (fig. 3A et 4A). Par contre l'activité de l'enzyme varie selon les intensifications (fig. 3B et 4B). En général, les intensifications moyenne et forte conduisent à des activités carboxylasiques plus marquées que l'intensifica-

Figure 3

Evolution de la teneur en RuBisCO en $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ de surface foliaire (A) et de l'activité RuBisCO en $\text{nkatal} \cdot \text{dm}^{-2}$ surface foliaire (B) des feuilles de cultures d'hiver conduites à différents degrés d'intensification. (Détails des symboles dans la fig. 1 et le tabl. 2.)

RuBisCO content, $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ of leaf area (A) and RuBisCO activity $\text{nkatal} \cdot \text{dm}^{-2}$ of leaf area (B) in leaves of winter crops at different input levels. (Details of symbols in fig. 1 and table 2.)

tion faible. Malgré une teneur faible, l'enzyme des feuilles de blé développe une forte activité dès la floraison. De plus, à la baisse de la teneur en RuBisCO (à partir du stade allongement de gousses chez la féverole, ou après le stade début floraison chez le colza), correspond une diminution importante de son activité. Chez le soja soumis à un déficit hydrique (intensification faible), l'activité RuBisCO est fortement réduite.

C. Photosynthèse nette

Les résultats concernant les mesures d'assimilation sont présentés dans la figure 5. Ces mesures effectuées à différentes périodes de l'année rendent compte des capacités de fixation de C sous des conditions d'environnement variables : cependant, l'éclairement minimum était de 160 watt.m^{-2} , la teneur en CO_2 voisine de 320 vpm. Il apparaît que les cultures d'hiver ont entre elles des niveaux voisins de photosynthèse nette

(de 10 à 20 mg de $\text{CO}_2 \text{ dm}^{-2}$ feuille/heure). En revanche, pour les cultures d'été, les activités photosynthétiques sont 1,5 fois plus élevées chez le soja irrigué (au stade allongement des gousses) et 3,5 fois plus chez le tournesol (en début de période reproductive). Toutefois, il faut souligner que pour les différentes espèces, l'activité photosynthétique diminue brusquement au moment de la floraison (au début floraison pour colza, blé, tournesol ou à la fin floraison pour soja et féverole).

La très forte activité de la feuille de tournesol confirme les observations déjà effectuées chez ce végétal. Ainsi au stade bouton floral, la photosynthèse nette est de 60 mg de CO_2 fixé/ dm^2 feuille/heure et de 30 mg pour des stades ultérieurs, soit le taux de fixation généralement rencontré chez les plantes C4.

Chez les cultures d'été, l'activité photosynthétique est sensible aux modifications des itinéraires techniques : les intensifications moyenne et forte conduisent à des activités photosynthétiques plus élevées ; le soja

Figure 4

Evolution de la teneur en RuBisCO en mg.dm^{-2} de surface foliaire (A) et de l'activité RuBisCO en nkatal dm^{-2} surface foliaire (B) des feuilles de cultures d'été conduites à différents degrés d'intensification. (Détails des symboles dans la fig. 1 et le tabl. 2.)

RuBisCO content, mg.dm^{-2} of leaf area (A) and RuBisCO activity nkatal dm^{-2} of leaf area (B) in leaves of summer crops at different input levels. (Details of symbols in fig. 1 and table 2.)

Figure 5

Evolution de la photosynthèse nette, en $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, des feuilles de cultures d'hiver et d'été conduites à différents degrés d'intensification. (Détails des symboles dans la fig. 1 et le tabl. 2.)

Net photosynthesis ($\text{CO}_2 \text{ mg. dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) in leaves of winter and summer crops at different input levels. (Details of symbols in fig. 1 and table 2.)

non irrigué (intensification faible) présente une activité photosynthétique réduite dès le début du cycle de végétation. Il semble donc, dans cette culture, que la privation d'eau, bien qu'elle n'ait pas d'incidence notable sur la teneur en enzyme ait des répercussions préjudiciables à l'activité carboxylasique potentielle et à la photosynthèse nette.

Dans les cultures d'hiver, il y a, avec les intensifications moyenne et forte, une augmentation significative de la photosynthèse nette entre montaison et épiaison chez le blé, entre montaison et début floraison chez le colza et du stade bouton floral à la pleine floraison chez la féverole.

En conséquence, l'itinéraire technique joue un rôle important sur la photosynthèse nette jusqu'au stade de pleine floraison, ensuite vient le déclin accompagnant la maturation.

D. Rendement

En général, les rendements obtenus à la suite des intensifications moyenne et forte sont peu différents (tabl. 3). Par contre, ils sont supérieurs à ceux obtenus pour l'intensification faible ; les pertes de rendement comparativement aux deux autres traitements sont respectivement de 19 et 38 p. 100 pour le colza et le blé et de 12 et 35 p. 100 pour les cultures d'été (tournesol et soja). Ces résultats confirment que la fertilisation des cultures d'hiver et l'irrigation chez les cultures d'été conduisent à des augmentations de rendement.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans nos conditions expérimentales, l'intensification culturale augmente la teneur en azote des feuilles, mais

TABLEAU 3

Rendements aux normes agricoles obtenus dans les cultures conduites à différents degrés d'intensification.

Crop yield under agricultural standard conditions obtained at different levels of inputs.

Cultures	Niveau d'intensification	Rendements	
		q ha ⁻¹	% du niveau fort
Blé	Faible	47,3	62
	Moyen	74,5	98
	Fort	76,2	100
Colza	Faible	27,2	81
	Moyen	32,6	97
	Fort	33,7	100
Féverole	Faible	36,4	90
	Moyen	40,5	100
Soja	Faible	22,8	69
	Moyen	35,2	107
	Fort	33,2	100
Tournesol	Faible	33,9	88
	Moyen	37,3	96
	Fort	38,7	100

influence peu la teneur en protéines solubles. Ainsi, par exemple, les cultures maintenues sous une faible intensification (apport N faible chez le blé et le colza) présentent des teneurs en azote foliaire peu élevées, alors que la quantité de protéines solubles par unité de surface de limbe reste proche de celles observées dans les autres cas d'intensification.

Au début du cycle de végétation, il n'existe pas de liens très étroits entre les apports azotés (caractéristiques des intensifications moyenne et forte du blé, du colza et du tournesol) et les teneurs en protéines solubles des feuilles. Les différences les plus sensibles apparaissent à la floraison, notamment chez le blé et à un degré moindre chez le tournesol : une protéolyse plus intense, notamment de la RuBisCO, chez les végétaux les moins bien pourvus pourrait expliquer ce fait (fig. 3A et 4A). Les acides aminés ainsi libérés pourraient être remobilisés au profit des graines ce qui aurait pour effet d'atténuer le déficit de l'alimentation en azote à partir du sol.

Il est en général difficile d'établir une relation nette entre le taux d'activité photosynthétique de la feuille et le rendement comme l'ont déjà souligné les auteurs cités par ELMORE (1980) ; toutefois c'est en cherchant à étudier la réponse aux différentes situations culturelles de la RuBisCO, enzyme fixatrice du CO₂ chez les plantes C₃, que l'on pourrait appréhender les blocages de la bioconversion de l'énergie lumineuse en produit utile. Dans nos conditions d'expérimentation de Toulouse-Auzeville, il apparaît :

— d'une part, qu'il y a souvent peu de différence dans les paramètres étudiés entre les intensifications moyenne et forte mais qu'elles se distinguent de l'intensification faible,

— d'autre part, que c'est à certains stades physiologiques : début floraison (blé, colza) ou fin floraison début formation du fruit (féverole, soja, tournesol) que l'on observe des évolutions comparables de la photosynthèse nette, de l'activité RuBisCO et du rendement obtenu. Ainsi, pour l'intensification moyenne du

blé ou du colza, à des teneurs plus importantes de protéines solubles et de RuBisCO correspond l'augmentation des activités carboxylasique et photosynthétique.

En ce qui concerne la culture en condition sèche ou irriguée du soja, les variations entre les paramètres sont de plus grande amplitude. Elles se traduisent notamment par une diminution très marquée des teneurs en protéines solubles et en RuBisCO dès le stade pleine floraison, ainsi qu'une activité carboxylasique et une activité photosynthétique significativement moindres. Cette influence du régime hydrique peut s'exercer notamment à travers la distribution des assimilats et la fourniture d'azote provenant du sol ou de la symbiose (BOUNIOLS *et al.*, 1985).

Chez le tournesol, l'intensification culturale (apports d'eau et de fumure) ne crée pas de distinctions marquées, car cette culture est capable d'explorer les couches plus profondes du sol par son système racinaire (MAERTENS & BOSCH, 1981).

Toutefois, la très forte activité photosynthétique (notamment chez le tournesol) ne peut pas être attribuée à des différences de teneurs en enzyme. Par exemple, l'activité potentielle (*in vitro*) de la RuBisCO du tournesol varie en raison inverse de la photosynthèse nette (fig. 4B et 5) ; il faut donc supposer un système de régulation de l'activité enzymatique *in vivo*. Cependant, la méthode utilisée pour mesurer l'activité *in vitro* (après activation de l'enzyme par le CO₂ et du Mg²⁺) conduit à l'expression de toutes les formes présentes *in vivo*. Or, PERCHOROWICZ & JENSEN (1983) ont noté que l'activation de la RuBisCO dépend non seulement de Mg²⁺ et des variations du pH du stroma du chloroplaste, mais aussi de la teneur en ribulose bisphosphate susceptible de se fixer à l'enzyme. Chez plusieurs espèces, il semble qu'une grande partie de la RuBisCO à l'obscurité soit en état d'inactivation et insensible au CO₂ et au Mg²⁺ (VU *et al.*, 1984). Par contre, celle-ci peut être activée quand la feuille est exposée à la lumière (SERVAITES *et al.*, 1984). De même, SHARKEY *et al.* (1986) ont relié l'efficacité de l'enzyme à sa liaison à un inhibiteur ; en effet, SERVAITES (1985) a suggéré que l'inactivation était due à la fixation d'un composé phosphorylé sur l'enzyme. Récemment, ce composé a été identifié au 2-carboxyarabinitol-1-phosphate (GUTTERIDGE *et al.*, 1986) et le degré d'inhibition est variable selon les espèces (SERVAITES *et al.*, 1986).

Bien que limités à quelques conditions culturelles, ces premiers résultats incitent à poursuivre l'analyse des relations entre la photosynthèse nette, l'évolution de la teneur et de l'activité de la RuBisCO et le rendement de la culture, en prenant en compte les stades physiologiques, la régulation *in vivo* de la RuBisCO et le rythme circadien de l'activité RuBisCO.

Reçu le 25 novembre 1986.

Accepté le 27 mai 1987.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié du soutien financier du Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur. Les auteurs remercient vivement le Dr. R. BLANCHET pour ses conseils et sa contribution à la réalisation de cette étude, ainsi que M. PIQUEMAL, Mme BORDIERES, A. HILAIRE, P. ROZELLE, M. MONDIES et J. LAURENT pour leur collaboration.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bensadoun A., Weinstein D.**, 1976. Assay of proteins in the presence of interfering materials. *Anal. Biochem.*, 70, 241-250.
- Blanchet R., Gelfi N., Piquemal M., Amiel C.**, 1986. Influence de l'alimentation azotée sur l'évolution de l'assimilation nette au cours du cycle de développement du tournesol (*Helianthus annuus* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 302, Série III, (5), 171-176.
- Bouniols A., Puech J., Chalamet A., Mondies M.**, 1985. Influence des conditions d'alimentation hydrique ou (et) azotée à différents stades du développement sur la production de grains et la nutrition azotée du soja. *Eurosoya*, 3, 55-61.
- Charlot G.**, 1961. *Les méthodes de la chimie analytique*. Masson Edit., 611-613.
- Courtiade B.**, 1983. *La ribulose biphosphate carboxylase oxygénase du tournesol ; dosage et évolution ontogénique*. Thèse Université Paul Sabatier, Toulouse, 63 p.
- Ellis R. J.**, 1979. The most abundant protein in the world. *Trends in Biol. Sci.*, 4, 241-244.
- Elmore C. D.**, 1980. The paradox of no correlation between leaf photosynthesis rates and crop yields. In HESKETH J., JONES D., WEDIT J. *Predicting photosynthesis for ecosystem models*. C.R.C. Press, 155-167.
- Evans J. R., Seemann J. R.**, 1984. Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis. *Plant Physiol.*, 74, 759-765.
- Gutteridge S., Parry M. A. J., Burton S., Keys A. J., Mudd A., Feeney J., Servaites J. C., Pierce J.**, 1986. A nocturnal inhibitor of carboxylation in leaves. *Nature* 324, 274-276.
- Hesketh J. D., Ogren W. L., Hageman M. E., Peters D. B.**, 1981. Correlations among leaf CO₂-exchange rates, areas and enzyme activities among soybean cultivars. *Photosynthesis Res.*, 2, 21-30.
- Laurell C. B.**, 1966. Quantitative estimation of proteins by electrophoresis in agarose gel containing antibodies. *Anal. Biochem.*, 15, 45-52.
- Mächler F., Nösberger J.**, 1980. Regulation of ribulose biphosphate carboxylase activity in intact wheat leaves by light, CO₂, and temperature. *J. Exp. Bot.*, 31, 1485-1491.
- Maertens C., Bosc M.**, 1981. Etude de l'évolution de l'enracinement du tournesol. *Bull. Techn. CETIOM*, 273, 1, 3-10.
- Makino A., Mae T., Ohira K.**, 1983. Photosynthesis and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylate in rice leaves. *Plant Physiol.*, 73, 1002-1007.
- Marty J. R., Hutter W., Rellier J. P.**, 1981. Projet de programme de recherches expérimentales sur l'optimisation des intrants dans des rotations avec céréales et oléoprotéagineux avec ou sans irrigation. In *Optimisation des intrants dans un système de culture*. Séminaire C.E.E., Agrimed. Toulouse, janvier 1981, 119-131.
- Marty J. R., Cabelguenne M., Puech J.**, 1984a. Perspective de valorisation d'un milieu par des assolements de grandes cultures : Essais d'optimisation technico-économiques. I : Elaboration d'un modèle de choix d'assolement. *Agronomie*, 4, 871-884.
- Marty J. R., Cabelguenne M., Puech J.**, 1984b. Perspectives de valorisation d'un milieu par des assolements de grandes cultures : Essais d'optimisation technico-économiques. II : Exemples d'assolements, résultats techniques et agronomiques. *Agronomie*, 4, 915-925.
- Naylor D. G., Teare I. D.**, 1975. An improved rapid field method to measure photosynthesis with ¹⁴CO₂. *Agron. J.*, 67, 404-406.
- Perchorowicz J. T., Jensen R. G.**, 1983. Photosynthesis and activation of ribulose biphosphate carboxylase in wheat seedlings. *Plant physiol.*, 71, 955-960.
- Pyke K. A., Leech R. M.**, 1985. Variation in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase content in a range of winter wheat genotypes. *J. Exp. Bot.*, 36, 1523-1529.
- Raaghavendra A. S., Das V. S.**, 1977. Purification and properties of PEPCase and RuDPCase C4 and C3. *Z. Pflanzenphysiol.*, 82, 315-321.
- Servaites J.**, 1985. Binding of a phosphorylated inhibitor to ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase during the night. *Plant Physiol.*, 78, 839-843.
- Servaites J. C., Torisky R. S., Shih F. C.**, 1984. Diurnal changes in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity and activation state in leaves of field growth soybeans. *Plant Sci. Lett.*, 35, 115-121.
- Servaites J. C., Parry M. A. J., Gutteridge S., Keys A. J.**, 1986. Species variation in the predawn inhibition of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiol.*, 82, 1161-1163.
- Sharkey T. D., Seemann J. R., Berry J. A.**, 1986. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to changing partial pressure of O₂ and light in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol.*, 81, 788-791.
- Torisky R. S., Servaites J. C.**, 1984. Effect of irradiance during growth of *Glycine max.* on photosynthetic capacity and percent activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase. *Photosynthesis Res.*, 5, 251-261.
- Vu J. C. V., Allen L. M., Bowes G.**, 1984. Dark/light modulation of ribulose bisphosphate carboxylase activity in plants from different photosynthetic categories. *Plant Physiol.*, 76, 843-845.