

Modèle d'élaboration du poids du grain chez le blé tendre (*Triticum aestivum* em Thell)

E Triboi

INRA, station d'agronomie, 12 avenue du Brézat, 63039 Clermont-Ferrand, France

(Reçu le 8 juillet 1988 ; accepté le 18 janvier 1990)

Résumé — Le déterminisme du poids d'un grain, défini comme le produit de 2 variables, vitesse et durée de remplissage, a été étudié dans des essais au champ concernant l'effet du génotype, de l'époque du semis et de l'alimentation hydrique et azotée. La vitesse de remplissage représente en conditions naturelles le principal facteur déterminant le poids d'un grain. Elle est contrôlée principalement par le nombre de grains produits/m². La durée, corrélée négativement à la vitesse, ne compense pas la perte de poids induite par la baisse de la vitesse. Elle est contrôlée d'une part par la vitesse de remplissage et d'autre part par les facteurs du milieu. Ainsi le nombre de grains/m² représente la principale caractéristique du peuplement contrôlant la période de remplissage et d'adaptabilité au milieu. Il a aussi un rôle actif dans la détermination du potentiel productif car il modifie le rapport source-puits.

poids d'un grain / vitesse de remplissage / durée de remplissage / nombre de grains par m² / blé

Summary — The "formation" of grain weight in the wheat (*Triticum aestivum* em Thell). The determination of grain weight, defined as the product between the rate and duration of grain filling (fig 2), was analysed in field experiments with genotypes, sowing times, water and nitrogen supplies (tables I, II, III). The functional relationships between principal crop characteristics used in data analysis are presented in fig 3. In natural environments, the filling rate is the main factor determining grain weight (figs 4 and 5). It is controlled by the number of kernels per m² (fig 7). Duration and rate are negatively correlated (fig 6). The duration does not compensate for the reduction in the weight of a grain produced by a smaller rate of filling (fig 5). It is controlled by the rate of filling together with environmental factors. Accordingly, the number of kernels/m² is a principal factor controlling parameters of the grain filling period and the adaptability to environment. It also plays an active part in the determination of potential yield, because of change in source-sink proportion (fig 8). The relations rate-duration (fig 6) and rate-number of kernels/m² (fig 7) were proposed to test the grain weight and grain filling period for different environmental conditions and genotypes.

grain weight / rate and duration of filling / number of kernels per m² / wheat

INTRODUCTION

Pendant la période floraison-maturité, est élaborée la composante poids d'un grain (p), appréciée le plus souvent sous la forme du poids de 1 000 grains ($p_{1\ 000}$).

L'importance de p dans la formation du rendement (RDT) est variable selon l'année et le lieu de culture.

Ainsi, en Limagne, dans des conditions de nutrition azotée non limitantes, chez la variété Hardi avec une population d'environ 600 épis/m², la variation intra et interannuelle de p modifie RDT conformément à la relation :

$$RDT = 2,15 p_{1\ 000} - 8,0$$

($n = 49$, $r = 0,93$; 16 essais 1975-1979, fig 1)

Cette relation exprime que 1 g de variation de $P_{1\ 000}$ modifie RDT de 2,15 q/ha et que, dans des conditions limagnoises, on dispose en moyenne d'environ 21 000 grains/m². D'après ces données, l'étendue de la gamme de variation intra-annuelle (différentes situations en 1977) et inter-annuelle (1977 et 1978) de RDT due à $p_{1\ 000}$ est d'environ 20 q/ha.

Dans le dispositif expérimental d'Auzeville, Rellier (1981) montre que le nombre de grains par épi et p sont les responsables essentiels des différences de RDT . Ces 2 composantes com-

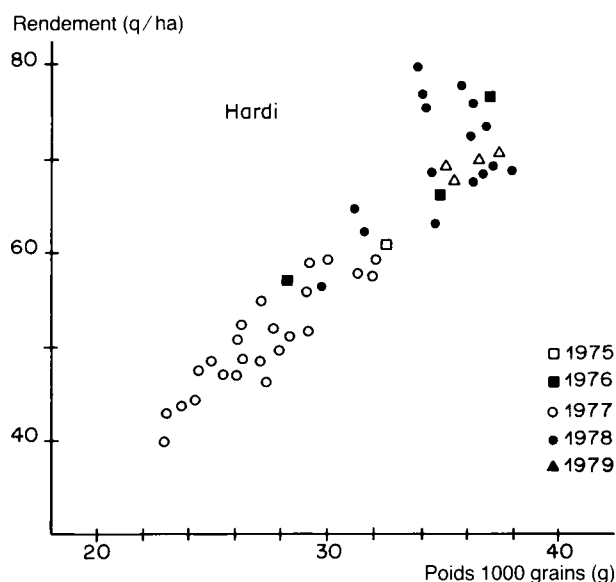


Fig 1. Influence du poids de 1 000 grains sur le rendement.

pensent mal les variations du peuplement des épis et par ailleurs, p échappe à l'influence des techniques culturales. Les différences dues aux années sont plus importantes que celles provoquées par les précédents culturaux.

D'après Grignac (1981), les faibles rendements du blé observés dans la zone méditerranéenne française (30 q/ha pour le blé tendre et 24 q/ha pour le blé dur) sont dus surtout au déficit hydrique important au cours de la montaison et de la maturation, qui affecte la fertilité de l'épi et le poids d'1 grain. Les températures élevées et, dans une moindre mesure les maladies, semblent également intervenir.

Par contre, dans le nord de la France, la contribution de cette période dans la détermination du RDT final est moins importante (Masle-Meynard *et al*, 1980).

En raison de l'effet du poids du grain, non seulement dans l'élaboration du rendement quantitatif mais aussi qualitatif (Rousset *et al*, 1985), la connaissance de son déterminisme est nécessaire, en vue de maîtriser sa variation, dans la mesure du possible.

Les résultats expérimentaux disponibles actuellement en France, basés sur des travaux de Geslin (Geslin et Jonard, 1948 ; Geslin et Vernet, 1952) sont peu nombreux et essentiellement descriptifs (Masse, 1981 ; Gurnade et Malet, 1981 ; Malet et Gurnade, 1981 ; Masse et Couvreur, 1983). A ceux-ci, ajoutons les études effectuées par ailleurs, plus explicatives (Fischer, 1979 ; Sofield *et al*, 1977 ; Spiertz, 1977 ; Spiertz, Keulen, 1980 ; Stoy, 1980 ; Vos, 1981...) réalisées le plus souvent en conditions de milieu contrôlé, et dont une synthèse a été présentée

par Triboi (1982) ; elles mettent à notre disposition des éléments écophysologiques utiles dans l'interprétation des variations observées.

Il apparaît donc que des données expérimentales obtenues en conditions naturelles, permettant de faire un diagnostic sur le poids d'1 grain et de mettre en évidence les causes réelles de variation et les mécanismes impliqués, sont rares et incomplètes (Masse, 1981 ; Ballot, 1962).

Dans le présent article, nous nous proposons de quantifier les relations existant entre les principales composantes du poids d'1 grain en vue d'élaborer un modèle de diagnostic permettant la comparaison des différentes situations utiles, pensons-nous, autant pour le choix des techniques culturales et des géotypes adaptés au milieu que pour la sélection.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dispositifs expérimentaux

Les résultats présentés proviennent de plusieurs essais au champ concernant l'étude de l'interaction :

Géotype-date de semis (Surat 1981 ; Surat 1982, Pause 1983)

Les traitements expérimentés sont présentés dans le tableau I. Ajoutons qu'en 1981, pour les dates des semis E_1 et E_4 , 3 densités de semis, 200, 325 et 450 grains/m² ont été introduites comme variable. Dans les autres situations la densité de semis a été environ de 300 grains/m².

Géotype-nutrition azotée

Dispositif Crouelle (1983) C_1

Ce dispositif, mis en place en 1948, est décrit en détail par Gachon (1973). Seuls ont été retenus 6 traitements qui couvrent l'amplitude maximale de variation du rendement (de 30 q/ha à plus de 80 q/ha de MS) (tableau II).

Les géotypes étudiés ont été : Fidel, Clément, Capitole et Courtot.

Dispositif permanent des cases lysimétriques de Theix situé à 900 m d'altitude

Ce dispositif a été mis en place en 1968, dans le but d'étudier la capacité de production du milieu montagnard en fonction de l'épaisseur du sol et du système de culture.

Ce dispositif étant décrit par ailleurs (Triboi *et al*, 1985a), nous présentons dans le tableau III les 8 traitements retenus dans cette étude, différenciés en alimentations hydrique et minérale respectivement par l'épaisseur du sol et de la fertilisation.

Tableau I. Traitements dans les essais concernant l'interaction génotype – époque du semis. (*) Traitements non analysés : 1981 – Fidel et Hardi E₁ ; 1983 – Fidel E₅, Capitole E₅, Arminda E₃.

Essai	Surat 1981 *	Surat 1982	Pause 1983 *
Génotype	Fidel Arminda Hardi	Fidel Arminda Clément Capitole	Fidel Arminda Clément Capitole
Époque du semis			
E ₁	7/10	8/10	4/10
E ₂	29/10	23/10	
E ₃	21/11	24/11	3/11
E ₄	23/01	11/01	
E ₅			5/01

Tableau II. Traitements étudiés dans l'essai Crouelle C₁ – 1983.

Traitements	Précédent 1982	Résidus culturaux	Apport d'azote (kg N/ha)	
			tallage 25/01	montaison 5/04
1. TA	blé	enlevés	0	0
2. TA Nm	blé	enlevés	0	120
3. TB	luzerne	enlevés	0	0
4. TB Nm	luzerne	enlevés	0	120
5. NA	blé	enlevés	75	120
6. RBN	luzerne	restitués	75	120

Tableau III. Traitements étudiés dans les cases lysimétriques de Theix (blé Clément, 1982) ; (1) Le précédent direct de 1981 a été dans tous les cas l'orge de printemps ; (2) L'azote organique sous forme de fumier a été apporté le 2/10/81. La fumure minérale a été fractionnée en 3 apports : 30 kg le 4/11, 50 kg le 15/3 et 150 kg le 26/5 ; T : témoin ; CA : culture annuelle ; PT : prairie temporaire ; L : apport de lisier ; N : apport d'azote minéral.

Traitements	Précédents ⁽¹⁾ 1980	Épaisseur du sol (cm)	Apport d'azote ⁽²⁾ (kg N/ha)	
			organique (fumier)	minéral
80 T CA	vesce-avoine	80	0	0
80 T PT	prairie	80	0	0
40 LN CA	vesce-avoine	40	170	230
40 LN PT	prairie	40	170	230
80 LN CA	vesce-avoine	80	170	230
80 LN PT	prairie	80	170	230
120 LN CA	vesce-avoine	120	170	230
120 LN PT	prairie	120	170	230

Ajoutons qu'en 1981, 2 génotypes, Hardi et Arminda, ont été cultivés comparativement à Theix et en Limagne afin d'étudier l'influence de l'altitude (effet thermique) sur l'élaboration du rendement.

Échantillonnage et analyse

La croissance d'un grain, comme la plupart des phénomènes de croissance, se produit selon une courbe d'allure sigmoïde, présentant au départ une faible

accumulation de matière sèche, suivie d'une phase de croissance sensiblement linéaire, puis d'un plateau correspondant au poids final.

Durant la phase linéaire, nous avons défini 2 variables caractérisant le remplissage du grain, la durée D et la vitesse ou le flux d'assimilats vers le grain v , de telle façon que le poids p d'un grain soit donné par $p = v \times D$ (Sofield *et al.*, 1977 ; Stoy, 1980; Triboi *et al.*, 1985b). La durée D est exprimée en jours (j) ou en somme de températures moyennes journalières (degrés-jour = dj). Il en résulte que v s'exprime en mg/jour ou mg/dj (fig 2).

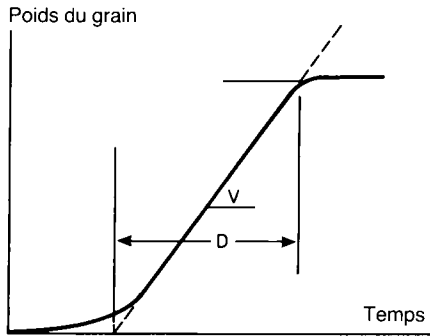


Fig 2. La croissance du grain chez le blé.

Ces 2 paramètres, D et v , pourraient être assimilés respectivement à la longueur et à la hauteur du palier hydrique (notions introduites par Geslin et Jonard (1948) et par Geslin et Vernet (1962)). Mais ces derniers critères sont nettement plus difficiles à déterminer (Masse, 1981 ; Malet, Gurnade, 1981) que l'analyse de l'évolution de la matière sèche du grain.

Pratiquement, la cinétique de remplissage a été

étudiée sur des échantillons moyens de 50 épis minimum, constitués à partir de prélèvements sur 2 à 5 lignes voisines, de 0,50 m de longueur, à des intervalles d'environ 7 j. Après séchage et battage, on a déterminé le poids sec moyen d'un grain et ensuite calculé v et D : v est la pente de la droite représentant la phase de croissance linéaire et D le rapport p/v (fig 2). Cette droite a été calculée à partir de 4 prélèvements au minimum, à l'intérieur de la phase linéaire de croissance et assurant des coefficients de corrélation supérieurs à 0,95.

L'analyse des résultats est basée sur le schéma fonctionnel présenté fig 3.

Ainsi, d'après ce schéma, l'étude de l'élaboration du poids du grain peut s'effectuer à plusieurs niveaux :

- Rôle de v et D dans l'élaboration de p ,
- Déterminisme de v et D . Effet du nombre de grains produits par m^2 .
- Influence des différents facteurs (température, sécheresse, génotype, etc) sur les composantes de p : un facteur donné peut mieux s'exprimer dans l'une des composantes des différentes expressions équivalentes de p ($p = v D = VD/NG$ etc).

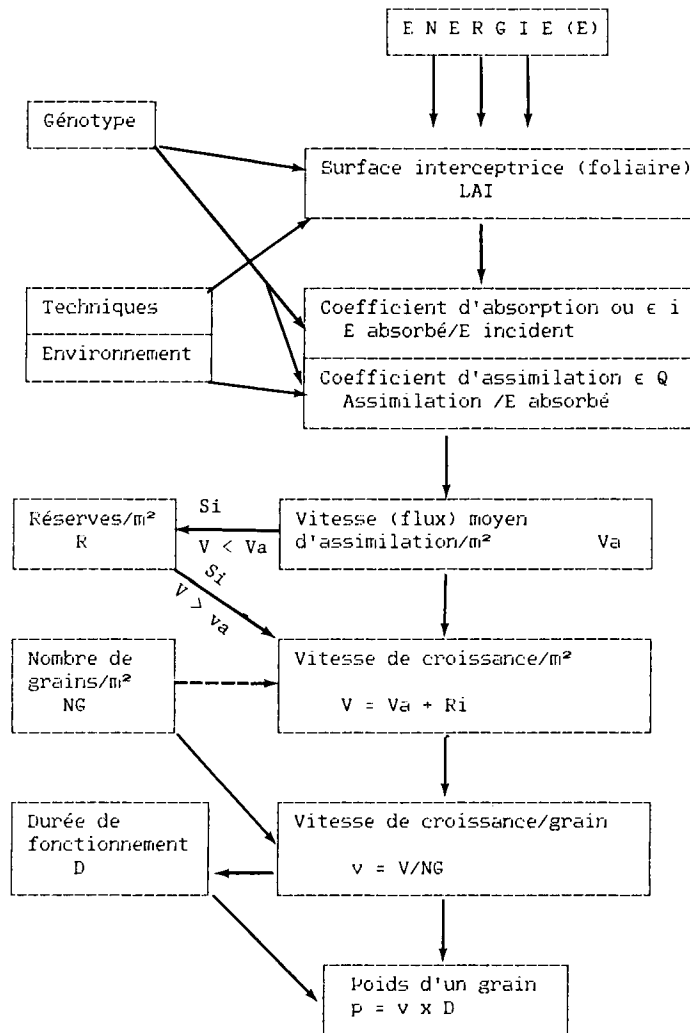


Fig 3. Schéma fonctionnel de remplissage du grain.

Pour mettre en évidence la relation entre v et D , leur déterminisme et l'effet sur le poids d'un grain, les données sont analysées globalement sans individualiser les traitements. Des précisions sur leur origine ne sont apportées que lorsqu'elles ne respectent pas la loi générale.

L'effet des différents facteurs de variation, génotype inclus, et les applications pratiques qui en découlent seront examinés dans un prochain article.

RÉSULTATS

Rôle de v et D dans l'élaboration du poids du grain

Les traitements expérimentaux mis en œuvre ont induit une forte variation tant de la durée que de la vitesse de remplissage. Ainsi, la durée varie de 22 à 42 j ou de 300 à 800 dj et la vitesse de 0,8 à 1,7 mg/j ou 0,040 à 0,110 mg/dj.

La vitesse de remplissage et le poids du grain sont corrélés positivement de manière significative (fig 4A et B). Par contre, la corrélation durée de remplissage-poids du grain est plus faible (fig 5A et B).

D'autre part, les 2 variables v et D sont fortement liées, quelles que soient leurs modalités d'expression (fig 6A et B), avec une meilleure corrélation si la durée est exprimée en dj, base 0 °C, plutôt qu'en j et la vitesse en mg de matière sèche/dj plutôt qu'en mg/j.

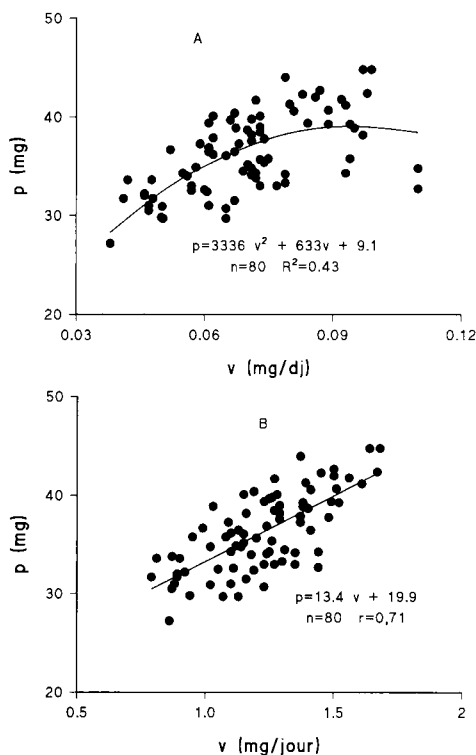


Fig 4. Effet de la vitesse du remplissage (v) sur le poids du grain (p).

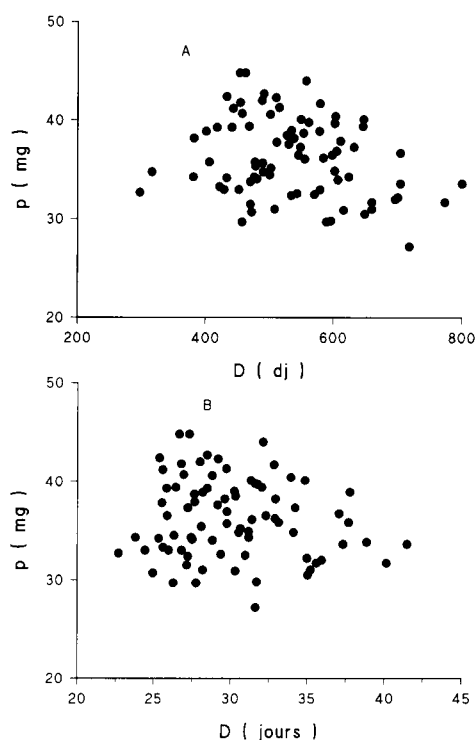


Fig 5. Effet de la durée de remplissage (D) sur le poids du grain (p).

A - D en °C·j B - D en j

Ainsi, toute augmentation de v est accompagnée d'une baisse de D , sans répercussion négative au niveau de p car, au moins dans l'intervalle de v de 0,03 à 0,10 mg/dj, le poids du grain augmente (fig 4) malgré la diminution de D (fig 6).

On peut donc conclure que :

- l'effet d'une baisse de vitesse de remplissage sur p n'est pas compensée par l'augmentation de D et, finalement le poids d'un grain diminue;
- parmi les 2 variables déterminant p , en conditions naturelles la vitesse de remplissage représente le facteur dominant.

Des résultats similaires ont été obtenus par Ballot (1962).

Déterminisme de la vitesse de remplissage

La définition du flux d'assimilats du grain à partir de l'échelle «peuplement», $v = V/NG$, met en évidence 2 caractéristiques d'un peuplement responsables de la variation de v : le nombre de grains/m² (NG) et la vitesse de croissance des grains par m² (V).

En analysant l'effet de NG sur v , on constate un partage des 79 couples disponibles (1 valeur NG manquante) en 2 groupes, avec et sans apport de fertilisation N (fig 7) :

avec N , $v_N = -0,0055 + 1\,438/NG$; $n = 69$; $r = 0,65$

(2 couples ne respectent pas cette relation)

sans N , $v_o = 0,0048 + 365/NG$; $n = 8$; $r = 0,61$

Cette séparation est due entre autres à la variation de V . Ainsi si l'on considère que $V = v \cdot NG$, on peut déduire, dans les 2 cas :

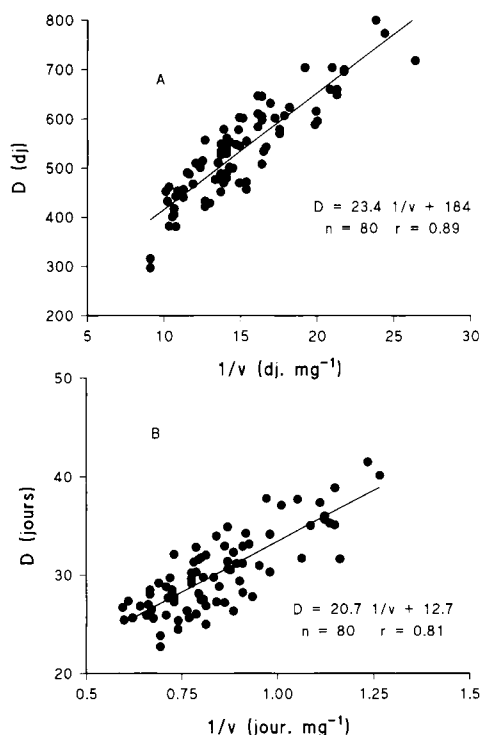


Fig 6. Relation entre la durée (D) et la vitesse (v) de remplissage du grain, exprimée en $^{\circ}\text{C}\cdot\text{j}$ (A) ou en j (B).

$V_N = 1\,438 - 0,0055\,NG$ et $V_o = 454 + 0,0436\,NG$ (fig 8).

Seule, la 2^e relation est significative avec un coefficient de corrélation entre V_o et NG de 0,72. Ceci signifie qu'une nutrition N déficitaire (absence de fertilisation N) modifie la vitesse de remplissage du grain en intervenant non seulement au niveau de NG ($v = V/NG$) et donc de la répartition d'une quantité d'assimilats disponibles, mais aussi en modifiant cette quantité ou le flux global vers les grains. En présence d'une fertilisation N , la corrélation entre V et NG est non significative principalement à cause de la variation du V sous l'effet du milieu. Une analyse détaillée de la distribution de V en fonction de NG montre clairement une baisse de V pour les variétés tardives d'autant plus prononcée que le semis est retardé et la densité des épis importante (Arminda, Hardi, Clément). En éliminant 16 couples correspondant à ces traitements, la corrélation devient hautement significative ($r = 0,49$, $n = 55$) avec une régression non différente de l'équation calculée pour V_o . Le regroupement de ces 2 ensembles (V_o avec $n = 8$ et V_n avec $n = 55$) aboutit à la régression présentée dans la figure 8. Cependant, malgré cette amélioration de V , l'effet global de l'augmentation de NG sur la vitesse de remplissage d'1 grain reste négatif.

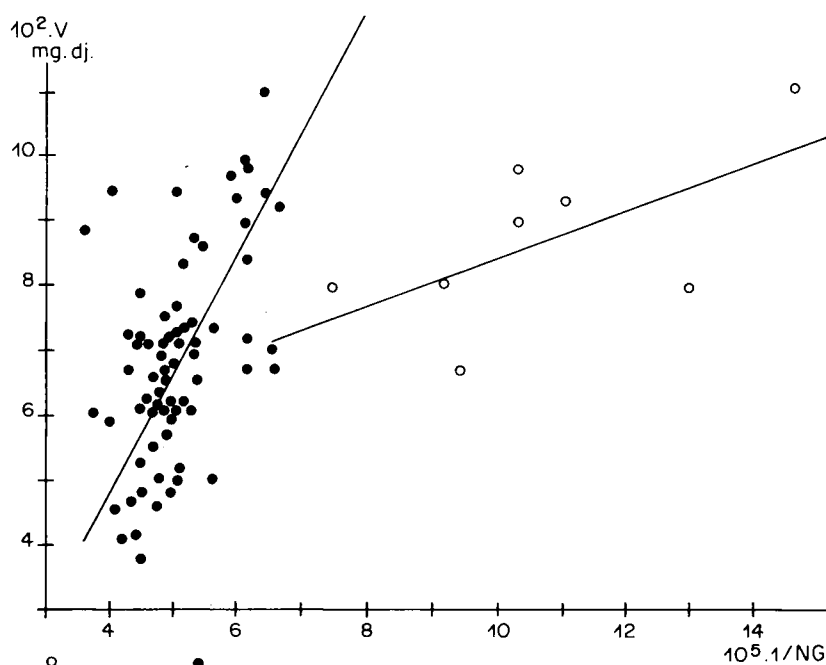


Fig 7. Effet du nombre de grains produits par m^2 (NG) sur la vitesse de remplissage d'un grain (v) sans azote \circ avec azote \bullet

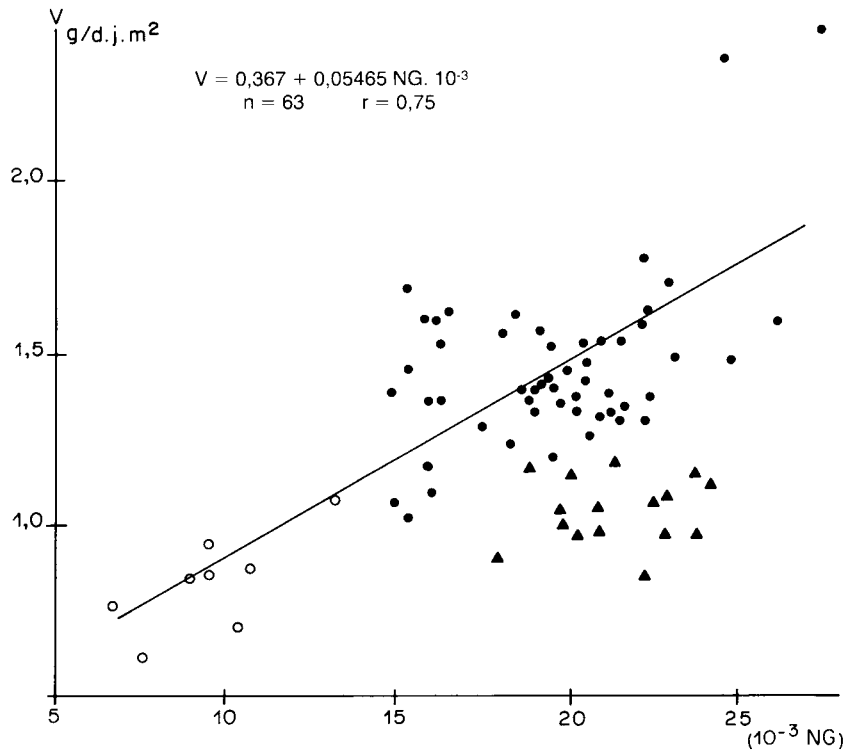


Fig 8. Effet du nombre de grains produits par m^2 (NG) sur la vitesse de croissance des grains par m^2 (V). \blacktriangle Semis tardifs de décembre/janvier, avec N ; semis normaux : \circ sans azote \bullet avec azote.

Déterminisme de la durée de remplissage

A partir de la corrélation négative existant entre D et v (fig 6), on peut définir une durée potentielle (D_p) qui assure une compensation totale entre les 2 variables, donc un poids de grain constant :

$$D_p = p \cdot v^{-1} = K \cdot v^{-1} \text{ ou } p = k = \text{poids constant}$$

Cependant en conditions naturelles une augmentation de la durée D ne compense pas la baisse du poids induite par une vitesse plus faible, car :

$$D = 12,7 + 20,7 v^{-1} ; n = 80 \quad r = 0,81 \text{ (fig 6)}$$

Il résulte donc que selon les conditions du milieu, D réel s'écarte plus ou moins de D .

Par exemple, d'après nos données, le flux maximal vers le grain est d'environ 0,10 mg/dj (fig 4). Une vitesse de remplissage similaire est retrouvée aussi par Spiertz (1977). Par contre, les durées de remplissage sont très différentes : 420 dj dans nos conditions (fig 6) et 600 dj chez Spiertz. Ceci a induit une variation du poids d'un grain de 18 mg : $p = v D = 0,1 (600-420) = 18 \text{ mg}$.

Ainsi 2 catégories de facteurs sont à l'origine de la variation de D : ceux liés à la vitesse de remplissage et ceux du milieu.

Parmi les premiers, citons l'effet génotypique. Celui-ci se manifeste en grande partie à travers la variable «nombre de grains/ m^2 », car v est

dépendant de NG . L'augmentation du potentiel productif grâce à la sélection variétale réside donc dans l'augmentation de la durée potentielle D_p .

Parmi les seconds, citons l'effet des stress hydrique et thermique ou tout autre accident qui traduit un arrêt précoce du fonctionnement du couvert végétal (verse, maladie...). Les génotypes adaptés au milieu sont ceux qui possèdent la durée du fonctionnement la plus proche de D_p .

DISCUSSION

Les données analysées dans cet article proviennent des essais au champ dans lesquels différents facteurs du milieu, nutritionnels et génotypiques ont été utilisés pour induire une variation du poids d'un grain. Cette variation a permis de quantifier les relations entre différentes variables (p , v , D , NG) et ainsi d'élaborer un modèle de diagnostic de p , utilisable dans la comparaison des génotypes, des lieux et des techniques.

En conditions naturelles

La vitesse de remplissage du grain (v) représente le principal facteur déterminant le poids d'un

grain, d'une part par son effet direct car elle est une composante de p ($p = v \cdot D$) et d'autre part, par son effet sur l'autre composante : la durée du fonctionnement.

Les variations sont expliquées en grande partie par le nombre de grains/m² mais les mécanismes responsables ne sont pas mis en évidence.

Cependant, quelques hypothèses sont envisageables à partir de l'analyse de l'origine du flux d'assimilats vers le grain.

La relation $v = V/NG$

Elle peut s'interpréter en termes purement «mécaniques», comme une distribution d'une source disponible à travers « n » puits, ces derniers n'ayant pas un rôle actif. Ceci expliquerait une partie de la baisse de v sous l'effet de l'augmentation de NG .

De plus, NG intervient en modifiant le flux global d'assimilats vers les grains par m² (V). Ceci a été déjà signalé par Grafius *et al* (1976) qui, chez l'orge, ont démontré que les composantes du rendement ont une participation active dans la détermination du rendement en modifiant la relation source-puits.

Cette participation active peut se produire au niveau de la quantité d'assimilats disponibles (réserves + assimilation nette post-floraison) et/ou du transfert de cette quantité vers les grains.

La présence et l'augmentation des réserves hydrocarbonées dans la plante pendant environ 10 j après la floraison, c'est-à-dire quand NG est définitivement établi, montre que la disponibilité en assimilats n'est pas un facteur limitant de v . Ceci est en accord avec les résultats obtenus par Vos (1981) qui conclut que le niveau d'hydrates de carbone n'influe pas sur la vitesse de croissance du grain.

Ainsi la limitation de v peut avoir comme origine les différentes «résistances» aux transferts, situées soit au niveau des connexions vasculaires entre la (les) source (s) et le grain soit/et au niveau du grain lui-même. De plus, une augmentation de la demande induit un gradient de concentration plus élevé entre la source et le puits et ainsi améliore le transfert (Wardlaw, Moneur, 1976).

D'autres facteurs géométriques comme la distance et la position par rapport à la source, le nombre de connexions vasculaires à traverser par la sève élaborée peuvent aussi intervenir dans le partage des assimilats entre différents puits (Cook et Evans, 1983).

Capacités métaboliques du grain

Cependant, ceux-ci n'expliquent pas la totalité des variations enregistrées, d'où l'hypothèse que le grain même intervient directement grâce à ses capacités métaboliques : nombre et taille des cellules et des amyloplastes, activité enzymatique, contrôle hormonal, etc.

Tous ces mécanismes impliqués dans le contrôle des flux de transfert sont encore assez mal connus, d'où la nécessité d'études supplémentaires pour aboutir à leur utilisation directe dans l'augmentation de la productivité.

Deuxième composante du poids du grain, la durée du fonctionnement

Sa variation peut s'expliquer en plus grande partie par les mécanismes d'apparition de la sénescence : alors que le flux de N vers les grains est constant pendant la période rapide de croissance (résultats non publiés) et que l'absorption de N par les racines est faible ou nulle (Triboi-Blondel, 1984) les réserves N provenant en grande partie de l'équipement enzymatique des feuilles s'épuisent et le fonctionnement de la plante s'arrête.

Certains facteurs du milieu agissant sur les mêmes mécanismes ont donc les mêmes repercussions. C'est le cas des températures élevées qui augmentent la vitesse d'accumulation des protéines par rapport à l'amidon, ce qui active le transfert de N foliaire et ainsi accélère la sénescence.

Dans tous ces cas, la durée du fonctionnement D_N est contrôlée par le métabolisme de l'azote, *via* la quantité totale disponible pour le remplissage.

Elle peut être calculée à partir de la formule :

$$- D_N = QN / VN = (RN + NA) / VN \text{ où}$$

- VN = flux d'azote vers le grain, variable autour de 20 $\mu\text{g N/grain} \cdot \text{jour}$ ou 0,4 g N/m^2 ;

- QN = l'azote utilisé dans la croissance des grains, provenant d'une part de la réserve N de la plante à la floraison (RN) et d'autre part de l'absorption après la floraison (NA).

Par exemple, pour une quantité totale d'azote à la récolte d'environ 200 kg/ha et une utilisation par les grains de 75% ($HI_N = 0,75$), QN est de 150 kg, dont 60 à 80% provient de RN (Spiertz et Van Keulen, 1980) et seulement 20 à 40% de NA . Dans ce cas, la durée du fonctionnement est $D_N = 150 : 4 = 37,5$ jours. Cette valeur est d'environ 10% plus grande que la durée D calculée à partir de la courbe de croissance (matière sèche) du grain (résultats non publiés) ce qui montre un

arrêt plus précoce du transfert des hydrates de carbone vers le grain à la suite du transfert des protéines enzymatiques des feuilles.

Cette formule montre l'importance des 2 pools d'azote (RN et NA) dans le déterminisme de D et donc du poids d'un grain et du rendement final : une augmentation de 4 kg/ha prolonge D d'un jour et augmente p d'environ 1,4 mg et le rendement de 2,8 q/ha.

De la même manière, une diminution de QN (carence N , maladies insectes, etc) ou une augmentation de VN par rapport à la vitesse de croissance du grain (effet thermique) provoque une sénescence accélérée qui est à l'origine de la faible capacité de compensation de D au niveau de p , si la vitesse de remplissage v est faible.

Les mécanismes «intimes» contrôlant les 2 pools d'azote, RN et NA , sont eux aussi, mal connus, entre autres le fonctionnement du système racinaire. La présence du puits-grain avec ses activités métaboliques est impliquée car sa suppression retarde la sénescence.

De plus, certains mécanismes contrôlant le flux de N vers le grain sont supposés identiques à ceux du flux d'hydrates de carbone, ce qui rend difficile la maîtrise «individuelle» de ces 2 flux. Pour augmenter le poids d'un grain et le rendement, il faudrait un flux d'azote faible qui assurerait une durée de fonctionnement longue, accompagnée d'un flux hydrocarboné élevé.

Ainsi, le métabolisme de l'azote nous semble la clé de voûte du potentiel productif et sa compréhension est nécessaire pour mieux orienter les travaux concernant l'augmentation de ce potentiel.

CONCLUSION

L'étude en conditions naturelles de la variation du poids d'un grain, définie comme le produit de 2 variables, vitesse (v) et durée (D) de remplissage nous a montré que :

– la vitesse représente le facteur prédominant dans l'élaboration du poids d'un grain.

Elle est contrôlée principalement par le nombre de grains produits par m^2 .

– En conditions naturelles, la durée ne compense pas la perte de poids induite par la baisse de la vitesse.

Ainsi, elle est responsable de la variation du poids d'un grain. Elle est contrôlée d'une part par la vitesse de remplissage et d'autre part par les facteurs du milieu.

– L'intervention du nombre de grains produits/ m^2 dans le contrôle de la vitesse de remplissage et de la durée du fonctionnement montre un rôle actif dans la détermination du rendement, en modifiant le rapport source-puits dont les mécanismes de contrôle sous-jacents restent encore à élucider.

– La mesure du temps en $^{\circ}C \cdot j$ est mieux adaptée qu'en j pour caractériser des variables biologiques, telles que la vitesse et la durée de remplissage.

– La quantification des relations entre D , v et NG offre la possibilité de diagnostic de la période post-floraison, car elle permet la comparaison des différentes situations réelles, à NG variables, avec les valeurs déduites du modèle.

RÉFÉRENCES

- Ballot X (1962) Contribution à l'étude de la maturation du grain chez différents génotypes de *Triticum* en fonction du climat et des méthodes culturales. Mémoire Conserv Arts et Métiers, 79 p
- Cook MG, Evans LT (1983) The roles of sink size and location in the partitioning of assimilates in wheat ears. *Aust J Plant Physiol* 10, 313-327
- Fischer RA (1979) Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia : a physiological framework. *J Austr Inst Agric Sci* 45, 83-94
- Gachon L (1973) Influence du système cultural sur l'économie de l'azote en sol calcaire de Limagne. *Sci Sol* 3, 177-197
- Grafius JE, Thomas RL, Barnard J (1976) Effect of parental component complementation on yield and components of yield in barley. *Crop Sci* 16, 673-677
- Geslin H, Jonard J (1948) Maturation du blé et climat. *Ann Nutr Aliment* 2, 361-371
- Geslin H, Vernet A (1952) Maturation du blé et climat. *Ann Amélior Plant* 11, 253-256
- Grignac P (1981) Rendement et composantes du rendement du blé d'hiver dans l'environnement méditerranéen français. In: *Limites de potentialité de production du blé dans différents systèmes de culture et dans différentes zones méditerranéennes*, Séminaire de Bari, 30 sept-2 oct, 185-197
- Gurnade JC, Malet P (1981) Morphologie de la maturation du blé d'hiver en conditions naturelles. II. Liaison entre la sénescence du maître brin et la maturation des grains chez la variété Talent. Intérêt pour la télédétection. *Agronomie* 1, 255-260
- Malet P, Gurnade JC (1981) Macrophysiologie de la maturation du blé d'hiver en conditions naturelles. I. Notion de représentativité chronologique et normes d'échantillonnage. *Agronomie* 1, 235-243
- Masle-Meynard J, Meynard JM, Sebillotte M (1980) Analyse de l'élaboration du rendement : point de vue de l'agronome. In : *Agrométéorologie et blé*, Paris, 13-14 nov, 65-80
- Masse J (1981) La maturation du blé dépend surtout du climat. *Perspect agric* 51, 13-19

- Masse J, Couvreur F (1983) Echaudage ou pas en 1983 ? *Perspect agric* 76, 62-64
- Rellier JP (1981) Analyse statistique des rendements et composantes du rendement du blé tendre sur le dispositif avec rotation d'Auzeville. In : *Limites de potentialité de production du blé dans différents systèmes de culture et dans différentes zones méditerranéennes*, Séminaire de Bari, 30 sept-2 oct, 215-227
- Rousset M, Triboi E, Branlard G, Godon B (1985) Influence du génotype et du milieu sur les tests d'appréciation de la valeur d'utilisation du blé tendre dans les industries de cuisson. *Agronomie* 5, 653-663
- Sofield I, Wardlaw LF, Evans LT, Zee SY (1977) Nitrogen, phosphorus and water contents during grain development and maturation in wheat. *Aust J Plant Physiol* 4, 799-810
- Spiertz JHJ (1977) The influence of temperature and light intensity on grain growth in relation to the carbohydrate and nitrogen economy of the wheat plant. *Neth J Agric Sci* 25, 182-197
- Spiertz JHJ, Van Keulen H (1980) *Effects of nitrogen and water supply on growth and grain yield of wheat*. 3rd Int wheat Conf Proc, Madrid, 22 mai-3 juin, 595-609
- Stoy V (1980) Grain filling and the properties of the sink. In : *Physiological aspects of crop productivity*. Der Bund AG, Berne, 65-77
- Triboi E (1982) *Le fonctionnement du peuplement de blé pendant la période floraison-maturité*. Séminaire de Vichy, 16-18 mars, 15-34
- Triboi E, Gachon L, Morizet J (1985a) Les potentialités de production du blé d'hiver en moyenne montagne du Massif central. *Agronomie* 5, 135-142
- Triboi E, Blanchon J, Magne J (1985b) Déterminisme du poids moyen du grain chez le blé. Effet sur la variation du rendement. *CR Acad Agric Fr* 71, 871-886
- Triboi-Blondel AM (1984) Métabolisme de l'azote dans la plante. *Trait Union Agric* 89, 16-20
- Vos J (1981) Effects of temperature and nitrogen supply on post-floral growth of wheat ; measurements and simulations. Thèse de Doctorat, Wageningen
- Wardlaw IF, Moneur L (1976) Source, sink and hormonal control of translocation in wheat. *Planta* 128, 93-100