

Effets des facteurs hydriques et osmotiques sur la croissance des talles de blé

JP Gaudillère *, MO Barcelo

INRA INA PG, laboratoire de chimie biologique et de photophysologie, 78850 Thiverval-Grignon, France

(Reçu le 13 mars 1989; accepté le 18 mars 1990)

Résumé — Les paramètres principaux régissant la croissance en longueur des talles de blé : potentiel hydrique, osmotique et de turgescence, ainsi que certains constituants de l'osmolarité ont été étudiés en conditions contrôlées et au champ. L'influence de ces paramètres sur la régression des talles observée généralement au cours de la montaison a été recherchée. On observe une compartimentation stricte de l'eau entre les zones adultes et en croissance d'un limbe. Le potentiel hydrique des zones en croissance est peu dépendant des fluctuations des conditions agroclimatiques. Le maître brin (MB) et la talle 3 (T_3) présentent des stratégies différentes de maintien de leur croissance en cas de déficit hydrique : le maître brin peut garder plus longtemps une turgescence positive avec un potentiel osmotique systématiquement plus bas que celui de la T_3 . Par contre, celle-ci peut croître à des pressions de turgescence plus faibles, car le potentiel seuil de croissance est plus faible que celui du maître brin. Ces caractéristiques peuvent contribuer à l'homogénéisation de la taille des talles dont la date de début d'allongement varie avec le rang. La population de T_3 qui régresse au cours de la montaison n'a pas pu être caractérisée précocement par les paramètres hydriques impliqués dans les modèles décrivant l'allongement. On note cependant que les talles en régression sont plus pauvres en sucres et plus riches en nitrates.

***Triticum aestivum* / potentiel hydrique / potentiel osmotique / turgescence**

Summary — **The effects of water potential and osmotic potential on wheat tiller growth.** *The main growth parameters, water, osmotic and turgor potential of wheat tillers are studied in controlled and field-grown plants. The objective of the study was to analyse the decline of the tiller during shoot elongation.*

Between the growing and the adult part of blades, there is a compartmentation of water. Water potential of the growing parts is not so dependent on variations in the environment.

There are different biomechanical properties between the main and the 3rd tiller. The osmotic potential of the main tiller is lower than that of the 3rd tiller. Accordingly, the main tiller can maintain a positive turgor for longer periods. The turgor threshold of the 3rd tiller is lower and requires a lower turgor to maintain the same relative growth rate as the main tiller. These properties could lead to growth compensation between tillers.

The 3rd tiller population which declines during the fast growing phase cannot be sorted at an early stage with the growth parameters we studied, as these parameters change when the decline is obvious. At that time, a decrease in sugar content and a relative increase in nitrate content are measured in declining tillers.

***Triticum aestivum* / water potential / osmotic potential / turgor / stem elongation**

INTRODUCTION

L'occupation de l'espace par une culture de blé est déterminée par le nombre de plantes installées et par le nombre de talles que ces plantes sont capables de développer. La densité de peuplement des talles varie donc pendant le tallage et dépend du rythme de leur apparition. Lorsque

l'occupation est réalisée, la taille individuelle des plantes, exprimée par exemple en poids de matière sèche, est négativement corrélée à la densité du peuplement (nombre de plantes par unité de surface). Cette corrélation permet une certaine optimisation de l'utilisation de l'espace et des ressources nutritionnelles (Silverstow, 1982).

* Correspondance et tirés à part. Adresse actuelle : INRA, centre de Bordeaux, station de physiologie végétale, BP 131, 33140 Pont-de-la-Maye, France

Cependant, à forte densité de peuplement, on observe des arrêts de croissance et des régressions de talles pendant la montaison. Westoby (1984) a observé que les compétitions entre individus au sein d'un peuplement en croissance conduisent à la disparition de certains d'entre eux. L'évolution de la densité du peuplement (auto-éclaircissage) suit une loi générale, valable pour un grand nombre d'espèces et pour différentes conditions d'environnement où s'exerce cette compétition. Chez le blé, ainsi que chez la plupart des graminées fourragères, l'auto-éclaircissage entraîne rarement la disparition entière de plantes. La régulation de la densité se fait au niveau du nombre de talles.

La régression des talles, telle qu'elle a été caractérisée par Masle-Meynard (1981 a et b), résulte principalement d'une compétition entre les différentes zones en allongement de la plante vis-à-vis des principaux facteurs trophiques : eau, carbone ou azote. Toutefois ces 2 derniers facteurs ne semblent pas limitants dans les conditions culturales habituelles (Kemp et Blacklow, 1980, Kemp, 1981 a et b) et ne sont probablement pas responsables de la différence de vitesse de croissance entre talles (Kemp et Whingwiri, 1980). Les paramètres hydriques pourraient donc avoir un rôle déterminant dans l'autoéclaircissage en cours de montaison.

Le rôle de l'alimentation hydrique et des propriétés mécaniques des parois peut être étudié à l'aide du modèle de Lockhart (1965), décrivant l'allongement des cellules ou des tissus (Taiz, 1984, Tomos, 1985).

L'allongement des cellules sous l'action de la pression de turgescence est déterminé par leurs propriétés mécaniques viscoélastiques. La première équation de Lockhart (1965) traduit la relation entre la vitesse d'augmentation relative du volume cellulaire (V) et la différence de pression (T) entre la paroi et les cellules :

$$(1/V) \cdot dV/dt = m \cdot (T - Y) \quad (1)$$

Y est le seuil de pression de turgescence au-delà duquel se manifeste un allongement.

m est un coefficient de proportionnalité qui exprime l'extensibilité de la paroi.

Ces 2 paramètres évoluent avec les changements de structure de la paroi au cours de la maturation des tissus. Ils peuvent également varier à court terme, en particulier, en réponse à

des modifications du pH apoplasmique (Matthews *et al*, 1984; Fry, 1986; Barlow, 1986).

La relaxation de la paroi sous l'effet de la pression de turgescence s'accompagne d'une diminution du potentiel hydrique, ce qui crée le gradient nécessaire à l'entrée d'eau dans les cellules et permet leur changement de volume. La seconde équation de Lockhart (1965), reformulée par Cosgrove (1986) décrit le mécanisme d'entrée de l'eau :

$$(1/V) \cdot dV/dt = L \cdot (s \cdot P_i - T) \quad (2)$$

L est la conductance hydraulique volumétrique ($s^{-1}MPa^{-1}$).

s est le coefficient de réflexion membranaire pour les solutés.

P_i est la différence de pression osmotique entre l'intérieur des cellules et l'apoplasme.

L'entrée d'eau tend à diminuer P_i , une accumulation active de molécules susceptibles d'augmenter le potentiel osmotique est donc nécessaire pour entretenir le processus d'allongement en maintenant la turgescence. La nature des molécules reflète des caractéristiques métaboliques du processus d'allongement (Handa *et al*, 1983). Ce modèle primitivement développé pour décrire la croissance de cellules isolées a été appliqué à des tissus végétaux plus complexes. Ces équations sont donc empiriques mais elles permettent cependant une analyse des paramètres physiques qui gouvernent la croissance (Tomos, 1985).

Ce travail a été entrepris pour étudier les relations entre quelques facteurs biophysiques et biochimiques et la croissance des talles de blé au cours du tallage et de la montaison. Nous avons déterminé les potentiels hydrique et osmotique, ainsi que la nature des principales molécules responsables de ce potentiel, sur des plantes cultivées au champ ou en conditions contrôlées. Les caractéristiques des maîtres brins et des T_3 ont été comparées pour vérifier si elles peuvent contribuer à expliquer leur comportement au champ.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont été effectuées sur blé tendre, *Triticum aestivum*, variété Fidel, dont les potentialités de tallage sont importantes.

Expériences en conditions de culture contrôlées

Conditions de culture

Les grains sont mis à germer sur vermiculite à l'obscurité, à 20 °C et à saturation d'humidité. Lorsque les plantules atteignent le stade foliaire 1,5, la vernalisation est obtenue par un traitement de 12 j à 4 °C sous une photopériode de 15 h. Puis les plantes sont cultivées sur une solution nutritive complète, aérée, contenant 12 mmol d'azote (Coïc et Lesaint, 1973). La température est de 20 °C, l'humidité relative de 70%, la photopériode est de 15 h, la densité de flux de photons est de $180 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Les mesures en conditions contrôlées ont porté sur des plantes âgées d'environ 30 j et dont le stade foliaire varie entre 7 et 9 pour MB et 3 à 5 pour T₃.

Traitements expérimentaux

Deux types de traitements induisant une contrainte hydrique au laboratoire ont été appliqués :

Traitement 1

Un assèchement progressif des racines est réalisé par une diminution continue du volume de la solution nutritive à une vitesse moyenne de 25% par h. Le traitement est réalisé en milieu de photopériode, sur des plantes transpirant activement. Une heure après l'arrêt complet de l'allongement, la dernière feuille de MB et celle de T₃ sont prélevées et les tissus engainés (limbe et gaine en croissance) et dégainés (partie adulte du limbe) sont séparés. Ces échantillons sont soumis aux analyses faisant l'objet d'une description ultérieure.

Traitement 2

Ces segments de limbes en croissance sont excisés et placés à pH 5,6, dans une solution tamponnée (tampon acétate $10 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) contenant 10 mmol de KCl (Vesper, 1985). La pression osmotique du milieu est augmentée par paliers de $100 \text{ mOsm} \cdot \text{kg}^{-1}$. L'osmoticum utilisé est le mannitol. À l'arrêt de l'allongement, (on décide que cet arrêt a eu lieu après une h de croissance nulle), la différence de potentiel osmotique entre la solution et le contenu cellulaire représente alors le potentiel seuil Y (Cleland, 1971).

Mesure de l'allongement

Pendant ces traitements, l'allongement est mesuré en permanence avec une résolution de 45 μm par un cap-

teur de déplacement linéaire (Iffelec, Paris) attaché à la feuille et exerçant sur celle-ci une force de 0,1 N.

Conditions de culture au champ

Le blé cultivé au champ est semé à Grignon en novembre 1984 à 2 densités, 150 et 300 plantes par m². À la densité la plus forte on constate la régression des dernières talles apparues. Les plantes ont bénéficié de 3 apports d'azote (240 kg/ha) entre le début du tallage et la fin de la montaison, de façon à assurer une alimentation azotée non limitante. Des prélèvements de MB et de T₃ ont été effectués pendant le tallage et la montaison à 7 dates correspondant aux sommes de température suivantes : 611, 695, 755, 833, 900, 971 et 1 112 degrés-jours exprimés en base 0 °C à partir de la levée. Le stade foliaire du MB est passé de 5 à 11 pendant la durée des observations.

Méthodes d'analyse

Le potentiel hydrique des tissus prélevés est mesuré à l'aide d'une bombe à pression, selon la méthode de Scholander *et al* (1965). Les échantillons sont ensuite congelés à -15 °C puis décongelés à 5 °C : leur pressage dans une seringue de 1 ml permet alors d'extraire un jus (10 μl environ). Ce jus est séparé après dilution en plusieurs fractions aliquotes pour les analyses ultérieures.

La concentration osmotique est obtenue par mesure de l'abaissement de la température de congélation, à l'aide d'un microosmomètre (Roebing). Nous avons déterminé, par la méthode de Katz et Avron (1985), que le suc apoplasmique représente environ 15% du volume du jus foliaire. Comme nous n'avons pas pu collecter de l'eau apoplasmique, nous avons admis que sa concentration osmotique moyenne est 70 mOsm (Cosgrove et Cleland, 1983). Ces valeurs permettent d'estimer, la concentration osmotique intracellulaire dans les échantillons. Le calcul de la pression osmotique correspondante est ensuite effectué selon la loi de Van't Hoff. La turgescence est enfin obtenue par soustraction des valeurs mesurées des potentiels hydriques et osmotiques.

Une partie aliquote du jus foliaire est séchée sous vide, puis reprise dans la pyridine. Des dérivés silylés des sucres solubles et du malate sont ensuite réalisés et dosés par chromatographie en phase gazeuse (Sweeley, 1965).

Les nitrates sont dosés par la méthode colorimétrique de Cataldo *et al* (1975). Le potassium est dosé par spectrophotométrie de flamme.

RÉSULTATS

Caractéristiques hydriques, le long d'une feuille en cours d'allongement, en conditions de culture contrôlées

Potentiels hydrique, osmotique et de turgescence

Les caractéristiques hydriques de MB et T₃ ne sont pas différentes (tableau I). Après 8 h d'éclairement, les tissus engainés en cours d'allongement ont un potentiel hydrique supérieur de 0,4 à 0,5 MPa à celui des tissus dégainés. Cet écart se maintient en fin de nuit. Le potentiel osmotique ne présente pas de gradient le long de la feuille et est de $1,5 \pm 0,1$ MPa pour l'ensemble des mesures. Par conséquent, il existe au sein de la feuille un gradient permanent de

Tableau I. Potentiels hydrique et osmotique et pression de la turgescence dans la dernière feuille du maître brin (MB) et de talle 3 (T₃) de plantes de blé en fin de nuit et après 8 h de lumière. MB E : maître brin partie du limbe engainée; MB D : maître brin partie du limbe dégainée; T₃ E : talle 3 partie du limbe engainée; T₃ D : talle 3 partie du limbe dégainée. \pm intervalle de confiance à 5%, 4 répétitions en fin de nuit (a, b test de Student apparié significativement différent) et 14 répétitions après 8 h de jour (c, d test de Student apparié significativement différent).

Talle	Fin de nuit	8 h de lumière
<i>Potentiel hydrique (MPa)</i>		
MB E	$-0,12 \pm 0,05^a$	$-0,27 \pm 0,12^c$
MB D	$-0,46 \pm 0,17^b$	$-0,94 \pm 0,18^d$
T ₃ E	$-0,12 \pm 0,08^a$	$-0,48 \pm 0,24^c$
T ₃ D	$-0,49 \pm 0,08^b$	$-0,87 \pm 0,18^d$
<i>Potentiel osmotique (MPa)</i>		
MB E	$-1,41 \pm 0,19^a$	$-1,81 \pm 0,29^c$
MB D	$-1,34 \pm 0,09^a$	$-1,56 \pm 0,29^c$
T ₃ E	$-1,36 \pm 0,16^a$	$-1,50 \pm 0,13^c$
T ₃ D	$-1,33 \pm 0,13^a$	$-1,54 \pm 0,08^c$
<i>Pression de turgescence (MPa)</i>		
MB E	$1,29 \pm 0,21^a$	$1,64 \pm 0,36^c$
MB D	$0,93 \pm 0,22^b$	$0,62 \pm 0,20^d$
T ₃ E	$1,23 \pm 0,21^a$	$1,03 \pm 0,27^c$
T ₃ D	$0,85 \pm 0,13^a$	$0,67 \pm 0,17^d$

pression de turgescence. Au cours de la journée, la pression de turgescence varie avec le potentiel hydrique. Elle reste élevée dans nos conditions, en particulier dans les tissus engainés.

Composition osmotique du suc cellulaire foliaire

L'analyse de la composition osmotique ne montre pas d'effet du rang des talles et la comparaison porte sur les zones des MB et T₃ en allongement et celles ayant terminé leur croissance (tableau II). Les composés dosés sont responsables de 77% de l'osmolarité totale. Les ions K⁺ et NO₃⁻ sont les responsables majeurs de cette osmolarité. Ils sont en concentration équivalente dans les tissus engainés et dégainés. Même après 8 h d'éclairement, les quantités de sucres solubles restent faibles. Il s'agit essentiellement de glucose et de fructose, répartis en concentrations équivalentes au sein des feuilles observées. Par contre, les zones en croissance sont plus riches en malate, seul anion organique dosé, mais plus pauvres en saccharose, que tissus adultes.

Caractéristiques hydriques des feuilles à l'arrêt de croissance provoqué par une contrainte hydrique

Les plantes âgées de 30 j sont soumises aux différents traitements décrits dans la section *Matériel et Méthodes*. Les vitesses d'élongation des plantes avant le traitement étaient toujours supérieures à $1,5 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$.

Tableau II. Principaux constituants osmotiques ($\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$) 8 h après le début de l'éclairement dans les feuilles en croissance de plantes de blé cultivées en conditions contrôlées. Les lettres différentes (a,b,c) indiquent des différences significatives à 5% par le test de Student apparié. Moyenne \pm l'intervalle de confiance (10 répétitions).

Constituants	Tissu engainé	Tissu dégainé
K ⁺	302 ± 28	334 ± 20
NO ₃ ⁻	94 ± 29	68 ± 20
Fructose	6 ± 2	$7,6 \pm 4$
Glucose	$12,5 \pm 5$	$12,2 \pm 6$
Saccharose	traces ^a	$1,2 \pm 2^c$
Acide Malique	$13,5 \pm 2^b$	$0,8 \pm 2^c$

Lors du traitement 1 (tableau III), l'abaissement du niveau de la solution nutritive autour des racines provoque une diminution progressive de la vitesse d'allongement. L'arrêt complet de la croissance n'est obtenu que lorsque les racines sont totalement émergées.

On constate alors, après 1 h de croissance nulle, que la turgescence des parties engainées n'est pas significativement différente de celle du témoin bien alimenté en eau; cette méthode n'est donc pas adéquate pour mesurer le potentiel seuil de turgescence Y . L'arrêt d'allongement est probablement dû à un autre facteur que la pression de turgescence. L'approvisionnement en eau nécessaire à l'expression de l'allongement (augmentation de volume) pourrait être, dans ces conditions, le facteur déterminant, puisque l'arrêt de croissance n'est observé qu'au moment où toutes les racines sont hors de la solution. La différence de turgescence entre parties engainées et dégainées du MB n'est pas modifiée par le traitement.

De même, les pressions osmotiques mesurées dans notre matériel (1,6 MPa en moyenne) restent constantes au cours du traitement. Enfin le MB et T_3 présentent la même réponse au traitement.

Dans le traitement 2, des solutions de pression osmotique croissante sont appliquées directement sur les tissus excisés en allongement. La pression de turgescence des tissus est déterminée à l'arrêt de l'allongement. Elle est respectivement de $0,97 \pm 0,13$ MPa pour MB et de $0,77 \pm 0,25$ MPa pour T_3 . La grande variabilité des pressions de turgescence à l'arrêt de croissance s'explique pour T_3 par une corrélation significative

Tableau III. Effet de la réduction du niveau de la solution nutritive autour des racines sur la pression de turgescence (en MPa) de la dernière feuille du maître brin (MB) et de la talle 3 (T_3) ayant arrêté leur croissance (tissus engainés : E et dégainés : D). Les moyennes significativement différentes ont des lettres différentes (a,b) (test de Student apparié à 5%, 4 répétitions, \pm intervalle de confiance).

Pression de turgescence		
Tissu prélevé	Plante témoin en croissance	Plante traitée à l'arrêt de croissance
MB E	$1,3 \pm 0,6^a$	$1,5 \pm 0,2^a$
MB D	$0,5 \pm 0,5^b$	$0,4 \pm 0,2^b$
T_3 E	$0,8 \pm 0,8^b$	$1,5 \pm 0,2^b$
T_3 D	$0,6 \pm 0,5^b$	$0,6 \pm 0,2^b$

($r = 0,75$; $n = 13$) entre ce paramètre et le pourcentage de la taille finale atteinte de la feuille (fig 1b). Le potentiel seuil est d'autant plus élevé que la feuille approche sa taille finale. Par contre le MB ne présente pas cette corrélation (fig 1a); le potentiel seuil de MB ne dépend donc pas de la taille ou de l'âge de la feuille.

Évolution des paramètres hydriques de MB et T_3 pendant le tallage et la moisson de blés cultivés au champ

Comparaison de MB et T_3

Le tableau IV rapporte les valeurs moyennes des potentiels hydrique et osmotique mesurés

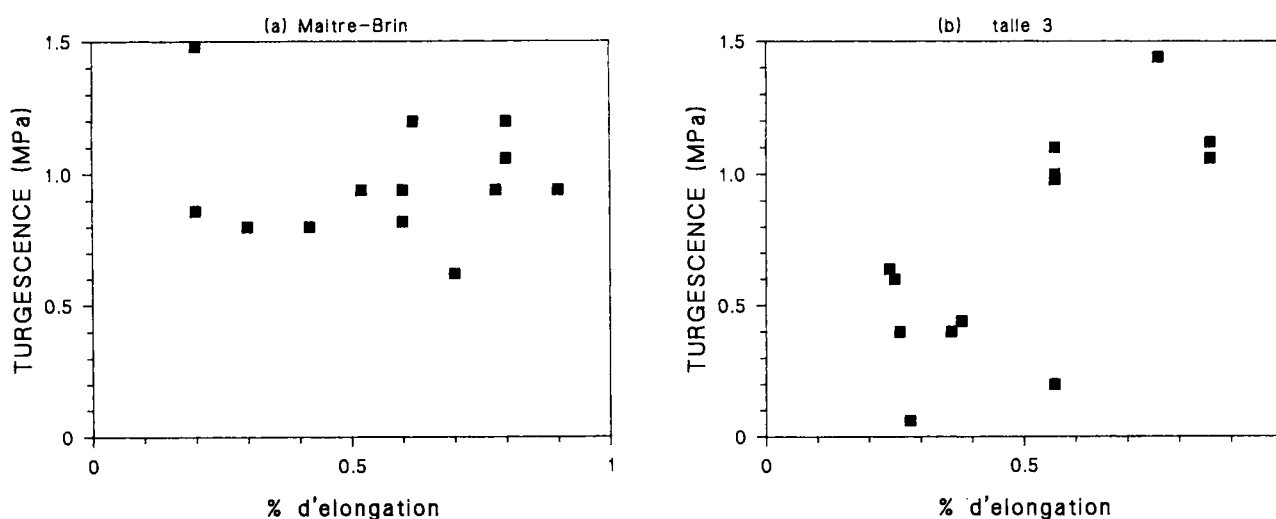


Fig 1. Évolution du potentiel de turgescence seuil (Y) avec la taille relative (en % de la taille finale) de la dernière feuille en croissance du maître brin (a) et de la talle 3 (b). Chaque point représente une mesure indépendante.

Tableau IV. Évolution des potentiels hydriques et osmotiques (MPa) au cours du tallage et de la montaison de plantes de blé à 2 densités de peuplement. La somme de température (°j) est estimée, (base 0 °C) à partir de la levée. On a comparé les résultats obtenus pour les maîtres brins (MB) et les talles 3 (T₃). L'intervalle de confiance à 5%, 10 (150 plantes m⁻²) et 40 (300 plantes m⁻²) répétitions; * : différence significative à 5%.

	(°C • j)		150 pl/m ²				300 pl/m ²			
			<i>P hydr (MPa)</i>		<i>P osm (MPa)</i>		<i>P hydr (MPa)</i>		<i>P osm (MPa)</i>	
	MB	T ₃	MB	T ₃	MB	T ₃	MB	T ₃		
611	-1,3 ± 0,15		-1,5 ^a ± 0,22	-1,0 ^b ± 0,15	-1,0 ± 0,09	-0,7 ± 0,15	-1,4 ^a ± 0,09	-1,1 ^b ± 0,06		
695	-0,8 ± 0,15	-0,6 ± 0,07	-1,6 ^c ± 0,22	-1,3 ^d ± 0,15	-0,7 ± 0,09	-0,3 ± 0,03	-1,4 ^c ± 0,06	-1,1 ^d ± 0,06		
755	-1,1 ± 0,07	-0,9 ± 0,07	-1,6 ^c ± 0,22	-1,1 ^d ± 0,22	-1,1 ± 0,03	-1,0 ± 0,06	-1,5 ^c ± 0,06	-1,2 ^d ± 0,03		
833	-1,0 ± 0,15	-0,9 ± 0,15	-1,6 ^g ± 0,15	-1,2 ^h ± 0,07	-1,0 ± 0,06	-0,8 ± 0,06	-1,4 ^g ± 0,09	-1,2 ^h ± 0,03		
900	-0,3 ± 0,07	-0,4 ± 0,07	±1,1 ⁱ ± 0,15	-1,1 ⁱ ± 0,6	-0,7 ± 0,06	-0,7 ± 0,06	-1,3 ⁱ ± 0,09	-1,1 ⁱ ± 0,25		
971	-1,0 ± 0,07	-1,0 ± 0,07	-1,5 ^j ± 0,37	-1,2 ^k ± 0,15	-0,9 ± 0,06	-0,8 ± 0,06	-1,2 ^k ± 0,06	-1,1 ^l ± 0,28		
1 112	-1,0 ± 0,15	-0,8 ± 0,07	-1,3 ^l ± 0,3	-1,1 ^l ± 0,07	-1,0 ± 0,06	-0,8 ± 0,06	-1,1 ^m ± 0,06	-1,0 ^m ± 0,06		

au cours du tallage et de la montaison de plantes de plein champ à 2 densités de culture. Le potentiel hydrique moyen en milieu de jour est de -0,8 MPa. Les variations du potentiel hydrique sont dues à la très forte liaison entre ce paramètre et les conditions climatiques au moment de la mesure. L'ensemble des observations montre que la turgescence est toujours très positive : elle se maintient autour de 0,4–0,5 MPa. Des différences significatives entre MB et T₃ apparaissent, T₃ est en général dans un état hydrique plus favorable que MB. Aux 2 densités de culture, le potentiel osmotique de T₃ est toujours supérieur à celui de MB, de 0,2 MPa en moyenne (tableau IV).

Les molécules dosées dans la sève extraite des limbes en croissance, expliquent 50 à 55% de la pression osmotique mesurée. Une analyse de covariance des pressions osmotiques et des molécules dosées sur la totalité de l'essai montre que la variabilité des pressions osmotiques est pratiquement totalement expliquée par celle des concentrations des molécules choisies (Barcelo, 1987). Leur évolution au cours de la saison est rapportée figure 2.

Le potassium est l'élément majeur (40% environ) expliquant la pression osmotique. Si l'on considère les anions qui doivent l'accompagner

et dont seul le nitrate a été dosé, les sels de potassium et le glucose expliquent 90% de la pression osmotique. Au cours de la saison, on note une évolution opposée entre les teneurs en ions minéraux et le glucose. Du tallage à la montaison, la contribution des ions minéraux à la pression osmotique augmente. Par la suite, cette contribution diminue, contrebalancée partiellement par une augmentation de la teneur en glucose. La différence de pression osmotique entre MB et T₃ se retrouve au début de la croissance sous forme de différence de concentrations en ions minéraux et à partir de la montaison sous forme de différence de teneur en sucres.

L'analyse en composantes principales de ces données montre que, du tallage à la montaison, les variations de pression osmotique au cours de la saison sont expliquées principalement par les variations des teneurs en ions minéraux. Inversement, à partir de la montaison, ces variations sont expliquées principalement par celle des sucres. Le peuplement en densité faible présente le même comportement (Barcelo, 1987).

Évolution de la population de T₃ en fin de montaison

Au cours des 2 derniers prélèvements, nous avons observé dans les parcelles à forte densité

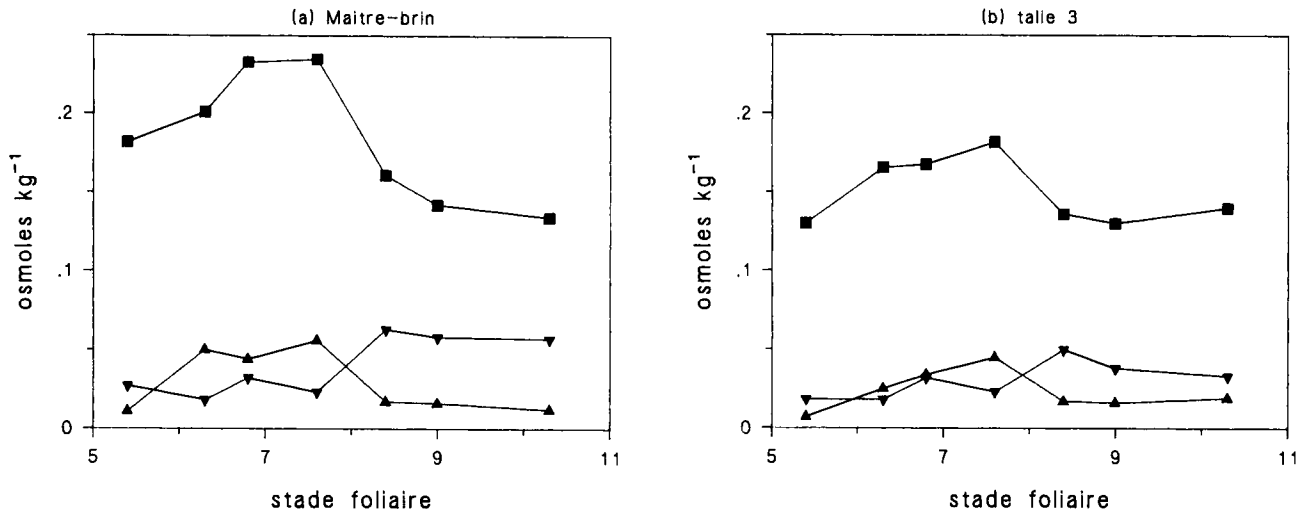


Fig 2. Évolution des principales composantes de l'osmolarité au cours du tallage et de la montaison dans les zones en croissance du maître brin (a) et de la talle 3 (b) : K⁺ : ■—■, NO₃⁻ : ▲—▲, glucose : ▼—▼.

de peuplement que des T₃ présentent des symptômes de régression (jaunissement et flétrissement). Ces symptômes accompagnent l'arrêt de croissance de certaines T₃ relativement aux MB (fig 3) et du développement (mesuré par le stade foliaire) (tableau V). Le processus régressif apparaît de façon brutale entre 900 et 970 °C · j⁻¹ pendant la montaison du MB (5^e et 6^e prélèvements, fig 3). La fréquence choisie des échantillonnages n'a pas permis de mettre en évidence de façon anticipée, une population de T₃ destinée à régresser. Les potentiels hydrique et osmotique ne varient pas lors de la régression des

T₃ (tableau V). Par contre, on note un enrichissement très important en nitrates des talles en régression, ce qui explique le maintien de la pression osmotique.

DISCUSSION

L'entrée de l'eau est 1 des facteurs déterminants de la croissance des tissus. Elle se fait selon un gradient de potentiel entre le xylème et les tissus en croissance. Ce gradient a été mesuré expérimentalement (Cavaliere et Boyer, 1982; Wessgate et Boyer, 1985; Riazi *et al*, 1985). Il est de environ 0,3 MPa lorsque les tissus sont en équilibre hydrique et que la transpiration est nulle. Son origine est controversée : peut-être essentiellement une faible conductance hydraulique des tissus en croissance (Nonami et Boyer, 1987) ou la relaxation des parois cellulaires (Cosgrove, 1986).

En conditions inductrices de transpiration, le potentiel hydrique des tissus en croissance du MB du blé est très stable (tableau Ia), alors que celui des tissus adultes est beaucoup plus variable. Il semble donc que les tissus engainés qui montrent toujours, dans nos conditions d'expérience, un potentiel hydrique plus élevé que les limbes dégainés, aient une alimentation en eau privilégiée, peut-être en raison d'une conductance hydraulique élevée des tissus séparant la racine des zones en croissance. Cette répartition prioritaire de l'eau vers les zones en croissance rend bien compte de l'indépendance

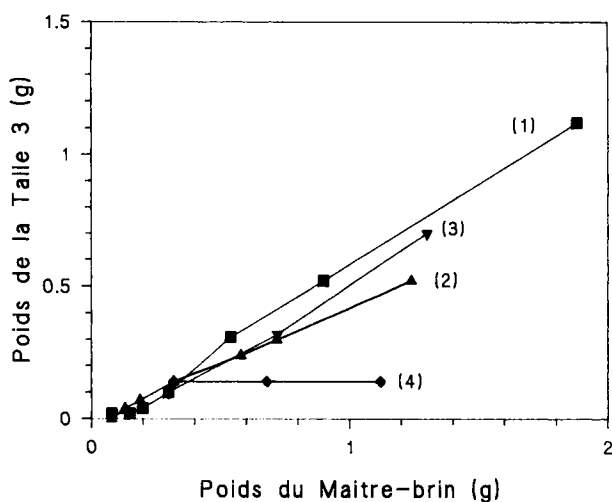


Fig 3. Relations entre les masses de matière sèche du maître brin et de la talle 3, pour différentes densités de semis et différentes populations de plantes. Témoin semé à 150 pl·m⁻² : ■—■; plante moyenne semée à 300 pl·m⁻² : ▲—▲; plante à T₃ sénescence (300 pl·m⁻²) : ▼—▼; plante à T₃ en croissance (300 pl·m⁻²) : ◆—◆.

Tableau V. Caractéristiques agronomiques, hydriques et composantes osmotiques des talles 3 (T_3), 1 112° j après la levée dans une culture à la densité de 300 plantes par m^2 . * : différence significative à 5% (test de Wilcoxon, 12 répétitions pour les T_3 en montaison et 8 répétitions pour les T_3 en régression).

Type de T_3	Stade foliaire	Poids sec (mg)	P hydr (MPa)	P osm (MPa)	Comp osm ($mOsm \cdot kg^{-1}$)			
					K^+	NO_3^-	Fru	Glu
T_3 montante	5,5 ± 1,3 *	739 ± 72,3 *	-1,04 ± 0,5 NS	-0,93 ± 0,12 NS	132 ± 19 NS	3,7 ± 2,6 *	10,3 ± 5,9 *	46 ± 12,3 *
T_3 en régression	4 ± 0,4	186 ± 67	-0,85 ± 0,1	-0,68 ± 0,1	143 ± 16	30 ± 11	2,2 ± 1,5	11,2 ± 5,1

relative de l'allongement du limbe de blé par rapport à la transpiration. L'allongement varie peu en particulier, en fonction des alternances jour-nuit (Christ, 1978), alors que la croissance diurne des limbes de dicotylédones est très ralentie (Bunce, 1977).

Néanmoins, nos résultats sont différents de ceux de Michelena et Boyer (1982) qui, sur maïs, observent un potentiel hydrique plus faible dans les zones en croissance. De même, Barlow (1986) constate que les zones en allongement ont des pressions de turgescence plus faibles que les zones adultes.

D'autre part, nous observons, comme Barlow (1986), une absence de gradient de potentiel osmotique le long de la feuille. Des différences de potentiel hydrique entre zones engainées et dégainées sont donc dues à des différences de potentiel de turgescence entre ces mêmes zones.

La zone dégainée de T_3 est plus sensible à la transpiration diurne, son potentiel hydrique diminue relativement plus que celui du MB. Cependant la pression de turgescence au milieu de la journée reste importante (1 MPa, tableau I) et semble suffisante pour maintenir la croissance. On ne peut pas déterminer si cette différence de comportement hydrique de MB et T_3 peut intervenir sur leurs vitesses de croissance relative au champ.

Le potentiel seuil de turgescence est une caractéristique déterminante de la vitesse de croissance (Wesgate et Boyer, 1985). Il pourrait déterminer la répartition de la croissance entre les différentes parties de la plante. La diminution de la surface d'échange des racines avec la solution nutritive (expérience 1) ne conduit à un arrêt de croissance que lorsque la surface d'absorp-

tion est réduite à 0, alors que la turgescence des feuilles en croissance n'est pas encore significativement affectée. On peut conclure que si une certaine turgescence positive est une condition nécessaire à la croissance, d'autres phénomènes physiologiques peuvent la bloquer (Mathews *et al*, 1984). Cependant, la compartimentation cellulaire de la pression de turgescence pourrait ne pas être détectée par nos méthodes globales de mesure du potentiel osmotique. Enfin, il est possible que le stress hydrique appliqué pendant cette expérience de courte durée (environ 1 h), ne permet pas de réaliser dans la plante un équilibre hydrique stable (Boyer *et al*, 1985) et altère les mesures de pression de turgescence.

La croissance semble répondre instantanément aux modifications des conditions hydriques des racines. La résistance au flux d'eau entre les racines et les feuilles serait donc faible. Les conditions de culture hydroponique produisent des plantes à faible conductance hydraulique (Morizet *et al*, 1988). Par contre, le gradient de potentiel hydrique entre tissus engainés et dégainés suggère une faible conductance hydraulique entre ces tissus.

La technique de manipulation de la pression de turgescence des tissus excisés en croissance de Cleland (1971) permet de mesurer une valeur moyenne du potentiel de turgescence seuil de $1 \pm 0,2$ pour le MB avec une bonne précision. Cette valeur est comparable à celles déjà publiées (Glass, 1983). Elle est indépendante de l'âge du limbe en croissance. Par contre les T_3 présentent un potentiel seuil variable avec leur âge ou leur taille. Les jeunes talles T_3 ont un potentiel seuil faible qui augmente ensuite pour at-

teindre celui du MB lorsqu'ils atteignent 60% de leur longueur finale. Cette caractéristique permet d'envisager un comportement différencié de MB et T₃. La croissance des jeunes T₃ sera relativement moins sensible au déficit hydrique que celle de MB. Ces différences devraient être confirmées sur des plantes développées au champ puisque Y dépend des conditions de culture (Tyree et Jarvis, 1982; Mathews *et al*, 1984; Barlow, 1986).

Dans les conditions variables du champ, la turgescence seuil serait plus souvent dépassée et permettrait la croissance de T₃ et donc, la durée de croissance autorisée sera plus longue. Cette caractéristique pourrait contribuer à l'homogénéisation pour une plante de blé de la taille de ses talles, dont la croissance ne démarre pas à la même date (Masle-Meynard, 1981a).

Les mesures des paramètres hydriques des MB et T₃ au champ pendant la montaison montrent que les talles T₃ en situation de compétition (densité de semis : 300 plantes·m⁻²) présentent des potentiels hydriques moyens plus élevés, donc des potentialités de croissance supérieures ou égales à celles du MB. Par contre, la pression osmotique de MB est supérieure en moyenne à celle de T₃. Il est possible que ce soit un effet de l'âge de la talle ou de l'ordre de la feuille en croissance (Morgan, 1984). Cette différence augmente la capacité de résistance à un déficit hydrique, de MB, en permettant le maintien de la turgescence à des potentiels hydriques plus bas.

L'osmolarité est assurée en majorité par les ions minéraux, mais on note une importance croissante des sucres au cours de la montaison (fig 2).

Le faible rôle joué par les sucres dans l'osmolarité des tissus en croissance peut s'expliquer par le fait que ces tissus sont activement consommateurs. On peut penser qu'il existe une compétition pour les sucres entre l'osmorégulation et la nutrition carbonée. Les travaux de Kemp et Blacklow (1980) montrent que des concentrations en sucres d'environ 10 mmol/l sont saturantes pour la croissance des feuilles de blé. Les concentrations que nous avons mesurées dans les zones en croissance des plantes de plein champ sont très supérieures (tableau IV). Nous concluons que la nutrition carbonée ne limitait pas la croissance des limbes pendant la montaison.

La régression des talles T₃ est un phénomène qui se manifeste brusquement en fin de montaison et nos mesures n'ont pas permis de le pré-

voir. La pression osmotique des talles en cours de régression n'est pas modifiée et les concentrations en glucides restent saturantes pour la croissance. Le fonctionnement des tissus en croissance est donc bloqué par d'autres facteurs, comme l'activité métabolique (systèmes enzymatiques inhibés, Claire et Arnaudet, 1984) ou les caractéristiques biomécaniques pariétales (Cosgrove, 1986). De telles modifications pourraient être liées à la position des limbes adultes de T₃ placés dans un champ lumineux limitant et dont les caractéristiques spectrales actives sur l'équilibre phytochrome sont modifiées (Bleiss *et al*, 1987). Il est cependant clair que l'arrêt de croissance des talles T₃ à forte densité de culture n'est pas dû à une limitation des apports des principaux éléments de la croissance : les molécules responsables de la pression osmotique, l'eau ou les glucides.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le contrat 3«Écophysiologie du blé», ONIC, INRA, ITCF.

RÉFÉRENCES

- Barcelo MO (1987) Facteurs physiologiques déterminant la croissance des différentes talles de blé. Thèse Docteur-Ingénieur. INA PG
- Barlow EWR (1986) Water relations of expanding leaves. *Aust J Plant Physiol* 13, 45-58
- Bleiss W, Lorbeer H, Göring H (1987) Rapid growth response of dark-grown wheat seedlings to red light-irradiation. I. Kinetic studies on the short-term growth responses of intact coleoptiles at different seedling age. *Plant Cell Physiol* 28, 253-262
- Boyer JS, Cavalieri AJ, Schulze E (1985) Control of the rate of cell enlargement : excision wall relaxation on growth induced water potential. *Planta* 163, 527-543
- Bunce JA (1977) Interrelation of diurnal expansion rates and carbohydrate accumulation and movement in soya beans. *Ann Bot* 42, 1463-1466
- Cataldo DA, Haroon M, Schrader LE, Youngs VL (1975) Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Commun Soil Sci Plant Anal* 6, 71-80
- Cavalieri AJ, Boyer JS (1982) Water potential induced by growth in soybean hypocotyls. *Plant Physiol* 69, 492-496
- Christ RA (1978) The elongation rate of wheat leaves: elongation rates during day and night. *J Exp Bot* 29, 603-610

- Claire A, Arnaudet L (1984) Le métabolisme glucidique en relation avec la croissance et le mouvement révolutif des tiges volubiles d'*Ipomea purpurea*. *Physiol Vég* 22, 405-413
- Cleland RE (1971) Cell wall extension. *Annu Rev Plant Physiol* 22, 197-222
- Coic Y, Lesaint C (1973) La nutrition minérale en horticulture avancée. *Rev Hort* 2316, 29-34
- Cosgrove D (1986) Biophysical control of plant cell growth. *Annu Rev Plant Physiol* 36, 377-405
- Cosgrove D, Cleland RE (1983) Solutes in the free space of growing stem tissues. *Plant Physiol* 72, 326-331
- Fry SC (1986) Cross-linking of matrix polymers in the growing cell walls of Angiosperms. *Annu Rev Plant Physiol* 37, 165-233
- Glass ADM (1983) Regulation of ion transport. *Annu Rev Plant Physiol* 34, 311-347
- Handa S, Bressan RA, Handa AK, Carpita NC, Hasegawa PM (1983) Solutes contributing to osmotic adjustment in cultured plant cells adapted to water stress. *Plant Physiol* 73, 834-843
- Katz A, Avron M (1985) Determination of intracellular osmotic volume and sodium concentration in *Dunaliella*. *Plant Physiol* 78, 817-820
- Kemp DR (1981a) The growth rate of wheat leaves in relation to the extension zone sugar concentration manipulated by shading. *J Exp Bot* 32, 141-150
- Kemp DR (1981b) Comparison of growth rates and sugar, protein concentrations on the extension zone of main shoot and tiller leaves of wheat. *J Exp Bot* 32, 151-158
- Kemp DR, Blacklow WM (1980) Diurnal extension rates of wheat leaves in relation to temperature and carbohydrate concentration of the extension zone. *J Exp Bot* 31, 821-828
- Kemp DR, Whingwiri EE (1980) Effect of tiller removal and shading on spikelet development and yield components of the main shoot of wheat and on the sugar concentration of ear and flag leaf. *Aust J Plant Physiol* 7, 501-510
- Lockhart JA (1965) An analysis of irreversible plant cell elongation. *J Theor Biol* 8, 264-275
- Masle-Meynard J (1981a) Relation entre croissance et développement pendant la montaison d'un peuplement de blé d'hiver. Influence des conditions de nutrition. *Agronomie* 1, 365-374
- Masle-Meynard J (1981b) Élaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote. I. Mise en évidence d'un stade critique pour la montée d'une talle. *Agronomie* 1, 623-632
- Matthews MA, Darvill AG, Fry SC, Albersheim P (1984) Structure and fonction of primary cell walls of plants. *Annu Rev Biochem* 53, 625-663
- Michelena VA, Boyer JS (1982) Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongating region of maize leaves. *Plant Physiol* 69, 1145-1149
- Morgan JM (1984) Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol* 35, 299-319
- Morizet J, Cruiziat P, Boussignac F (1988) Étude comparative du transfert hydrique dans les systèmes racinaires du tournesol et du maïs. Implications éventuelles concernant les consommations d'eau, p 225-245. In : *Études sur les transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère* (R Calvet, ed) INRA, Paris, 362 pp
- Nonami H, Boyer JS (1987) Origin of growth induced water potential: solute concentration is low in apoplast of enlarging tissues. *Plant Physiol* 88, 596-601
- Riazi A, Matsuda K, Arslan A (1985) Water stress induced changes in concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves. *J Exp Bot* 36, 1716-1725
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346
- Silverstowen JM (1982) *Introduction to plant population ecology*. Longman, Londres, 200 pp
- Sweeley CC (1965) Analyse des hydrates de carbone par chromatographie en phase gazeuse. *Bull Soc Chim Biol* 47, 1477-1493
- Taiz L (1984) Plant cell expansion : regulation of cell wall mechanical properties. *Annu Rev Plant Physiol* 35, 585-657
- Tyree MT, Jarvis PG (1982) Water in tissues and cells. In: *Physiological Plant Ecology. II. Water relations and carbon assimilation* (OL Lange, PS Nobel, CS Osmon, H Ziegler, eds) Encyclopedia of Plant physiology. New series vol 12B Springer Verlag, Berlin 35-77
- Tomos AD (1985) The physical limitation of leaf cell expansion. In: *Control of leaf growth* (NR Baker, WD Davies, C Ong, eds) Soc Biol Seminar Series 27. Cambridge, 1-33
- Vesper MJ (1985) Use of a pH response-curve for growth to predict apparent wall pH in elongating segments of maize coleoptils and sunflower hypocotyls. *Planta* 166, 96-104
- Wesgate ME, Boyer JS (1985) Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta* 164, 540-549
- Westoby M (1984) The self-thinning rule. *Adv Ecol Res* 14, 167-224