

# Étude des flux de carbone et d'azote chez des blés hybrides et leurs parents, pendant la période de remplissage des grains

FX Oury <sup>1\*</sup>, E Triboï <sup>2</sup>, P Bérard <sup>1</sup>, JL Ollier <sup>2</sup>, M Rousset <sup>1</sup>

avec la collaboration technique de J Gourdon <sup>1</sup> et D Ezard <sup>2</sup>

<sup>1</sup> INRA, station d'amélioration des plantes, domaine de Crouelle, F63039 Clermont-Ferrand cedex;

<sup>2</sup> INRA, station d'agronomie, F63039 Clermont-Ferrand cedex, France

(Reçu le 13 octobre 1994; accepté le 21 juin 1995)

**Résumé** — Les flux de carbone et d'azote ont été étudiés entre floraison et maturité, chez 29 hybrides de blé et leurs 23 parents. Ce matériel végétal provenait d'une expérimentation en blocs complets randomisés, la parcelle élémentaire étant de 7 m<sup>2</sup>. L'hybride manifeste un hétérosis pour le rendement en grains, mais également pour le rendement en azote : à vitesse de remplissage par m<sup>2</sup> pour l'azote équivalente, la F1 a une durée de remplissage pour l'azote supérieure à celle de la lignée. Pour les F1 et les lignées, 65% de l'azote du grain est déjà dans la plante à la floraison, alors que les sucres solubles remobilisés ne représentent que 18% du contenu en glucides des grains. Il n'y a pas de différence entre les hybrides et leurs parents pour les remobilisations. En revanche les F1 se distinguent des lignées par une accumulation d'azote plus importante entre floraison et maturité. Différentes hypothèses concernant les relations carbone-azote sont proposées pour expliquer la relation «source-puits» plus favorable mise en évidence chez les F1.

**blé hybride / remplissage du grain / azote / sucre soluble / relation «source-puits»**

**Summary** — **Carbon and nitrogen flows in hybrid wheats and their parents during grain filling.** *Carbon and nitrogen flows were studied between anthesis and maturity on 29 hybrid wheats and their 23 parents examined in a complete block design, the basic plot measuring 7 m<sup>2</sup>. Heterosis expressed not only for grain yield but also for nitrogen yield. With the same nitrogen filling rate per m<sup>2</sup>, F1 had a greater duration of grain filling for nitrogen than inbred lines. For the hybrids and their parents, 65% of grain nitrogen was already in the plant at anthesis, when only 18% of grain glucides came from water-soluble carbohydrate remobilization. There was no difference between hybrids and inbred lines for remobilization, but post-anthesis assimilation of nitrogen was greater for the F1 hybrids than for their parents. Some assumptions regarding carbon-nitrogen relationships are proposed to explain the more favorable 'sink-source' relationship demonstrated for the hybrids.*

**hybrid wheat / grain filling / nitrogen / water-soluble carbohydrate / 'sink-source' relationship**

\* Correspondance et tirés à part

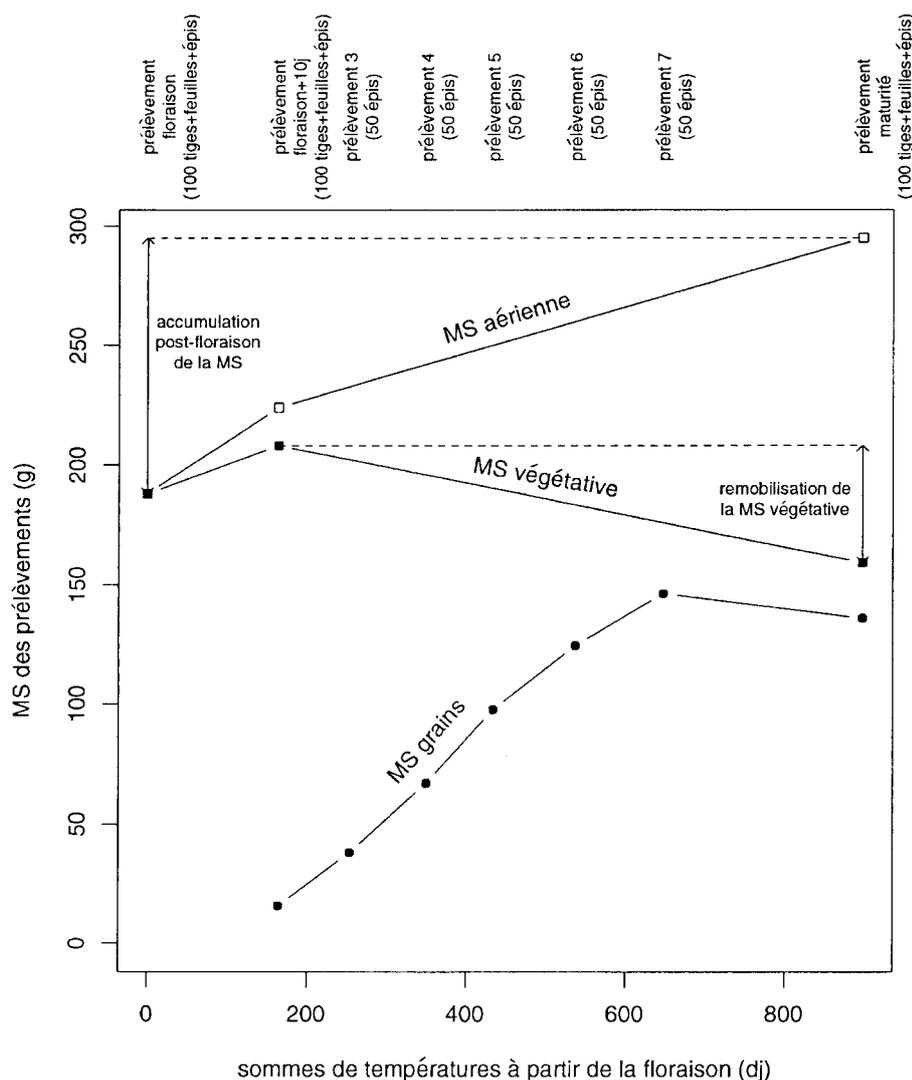
## INTRODUCTION

Différents travaux ont montré que les F1 de blé sont plus productives que leurs parents, grâce surtout à l'expression d'un hétérosis pour le poids de 1 000 grains (Goujon et Paquet, 1968 ; Keydel, 1973; Borghi *et al*, 1988, 1989; Morgan *et al*, 1989). Deux expérimentations multilocales (stations INRA de Clermont-Ferrand (63), Le Moulon (91) et Mons-en-Chaussée (80)) conduites en 1988-89 et 1990-91, et comportant à chaque fois une trentaine d'hybrides et leurs parents, nous ont permis de confirmer ces résultats : pour un même nombre de grains par m<sup>2</sup>, l'hybride obtient effectivement un poids de 1 000 grains plus élevé que la lignée (Oury *et al*, 1990). De plus, en étudiant l'évolution et la répartition de la matière sèche (MS) durant la phase de remplissage du grain (expérimentation de 1990-1991), nous avons montré (Oury *et al*, 1993) que le meilleur remplissage observé chez les hybrides était dû :

– à une vitesse de remplissage des grains plus grande chez la F1, à durée de remplissage au moins équivalente.

– à une accumulation post-floraison de la MS significativement supérieure chez les hybrides ; les remobilisations de MS de l'appareil végétatif vers le grain étant, elles, équivalentes chez les lignées et les F1.

L'étude portant sur la MS ayant fait apparaître une relation «source-puits» plus favorable chez les hybrides que chez les lignées, il nous a paru intéressant de compléter l'analyse de l'élaboration du rendement par une étude des flux de carbone (C) et d'azote (N) pendant la période de remplissage du grain. En effet, ces flux qui ont pour source d'une part l'assimilation du CO<sub>2</sub> et l'absorption racinaire de l'azote entre floraison et maturité, et d'autre part la remobilisation d'assimilats stockés dans l'appareil végétatif (Kühbauch et Thome, 1989; Ruget, 1991; Schnyder, 1993) sont les principaux constituants des flux de MS.



**Fig 1.** Valeurs de matière sèche (MS) fournies par les différents prélèvements (moyennes sur l'ensemble des géotypes, et valeurs ramenées à 100 épis pour la MS grains).  $dj = ^\circ\text{C} \times j$ .

Les résultats présentés dans cet article concernent uniquement l'expérimentation conduite en 1990-91 à Clermont-Ferrand. Cette expérimentation a été réalisée dans le cadre de la collaboration entre l'INRA et le GIE «Hybrilé» (qui regroupe les établissements de sélection Blondeau, Hybrinova, Momont et UCASP).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel végétal utilisé et le protocole expérimental mis en œuvre pour étudier les flux de MS sont décrits précisément dans un précédent article (Oury *et al*, 1993). Nous rappelons simplement que 8 prélèvements de 50 ou 100 épis (échantillonnage aléatoire, avec 2 répétitions par génotype pour chaque prélèvement) ont été effectués entre floraison et maturité (fig 1). Ces prélèvements nous ont permis de calculer la vitesse ( $V$ ) et la durée ( $D$ ) de remplissage du grain pour 29 hybrides et leurs 23 parents (fig 2a), ainsi que le produit  $Vm^2 = V \times NG$  (où  $NG$  est le nombre de grains par  $m^2$ ), qui caractérise le flux d'assimilats vers les grains par  $m^2$ , pour un peuplement donné (Triboï, 1990).

Des prélèvements concernant l'appareil végétatif aérien (100 tiges avec les feuilles et leurs gaines pour chaque prélèvement) ont également été effectués à la floraison, 10 j après la floraison et à maturité (fig 1). Ils nous ont permis d'obtenir des mesures de la MS aérienne totale ( $MS_t$ ) et de la MS végétative ( $MS_v$ ), et d'en déduire l'accumulation nette post-floraison de la MS ( $MS_t$  «maturité» -  $MS_t$  «floraison»), et la remobilisation de la MS vers les grains ( $MS_v$  «10 j après floraison» -  $MS_v$  «maturité»). L'estimation de ces 2 dernières quantités est assez grossière, car elle repose sur les hypothèses d'absence de perte de MS par respiration ou par chute de feuilles après floraison, et d'absence de remobilisation à partir des racines (Gallagher *et al*, 1975). De plus, la valeur maximale de  $MS_v$  qui sert pour le calcul des remobilisations n'est estimée que de manière approximative, car le maximum n'est pas forcément atteint 10 j après floraison : il y a une variation selon le génotype et selon le milieu (Triboï et Ollier, 1991 ; Le Gouis, 1993). Néanmoins, compte tenu de l'effectif relativement élevé de l'échantillon étudié, une comparaison hybrides-parents basée sur des valeurs moyennes nous semble justifiée.

La teneur en azote a été déterminée pour l'ensemble des prélèvements de grains (sauf celui de la floraison, pour lequel les grains n'étaient pas assez développés), et pour les 3 prélèvements concernant l'appareil végétatif.

Pour l'azote, de la même manière que pour la MS (fig 2b), nous avons calculé la vitesse de remplissage ( $VN$ ), la durée de remplissage ( $DN$ ) et la vitesse de remplissage par  $m^2$  ( $Vm^2N = VN \times NG$ ) ; ainsi que son accumulation post-floraison et sa remobilisation de l'appareil végétatif vers les grains.

Les réserves carbonées ont été analysées pour les 3 prélèvements concernant l'appareil végétatif. Seuls

les sucres solubles extraits à 85°C dans une solution aqueuse à 40% d'éthanol ont été dosés, car des travaux antérieurs ont montré que l'amidon contenu dans l'appareil végétatif contribuait de manière insignifiante aux remobilisations (Judel et Mengel, 1982 ; Schnyder, 1993). Les différentes fractions (glucose, fructose, saccharose et fructanes) ont ensuite été séparées et quantifiées par HPLC.

La différence entre la quantité maximale de ces sucres solubles (enregistrée, selon le génotype, à la floraison ou 10 j après la floraison), et la quantité présente à maturité, nous a permis d'estimer la remobilisation des réserves carbonées.

Par ailleurs, en considérant (Triboï et Ollier, 1991 ; Métayer *et al*, 1993) que le grain à maturité contient 80% de glucides (constitués essentiellement par de l'amidon), nous avons estimé l'accumulation post-floraison du carbone grâce au calcul suivant :

$$\begin{aligned} & (\text{MS grains à maturité}) \times 0,8 \\ + & (\text{sucres solubles dans l'appareil végétatif à maturité}) \\ - & (\text{sucres solubles dans l'appareil végétatif à la floraison}) \end{aligned}$$

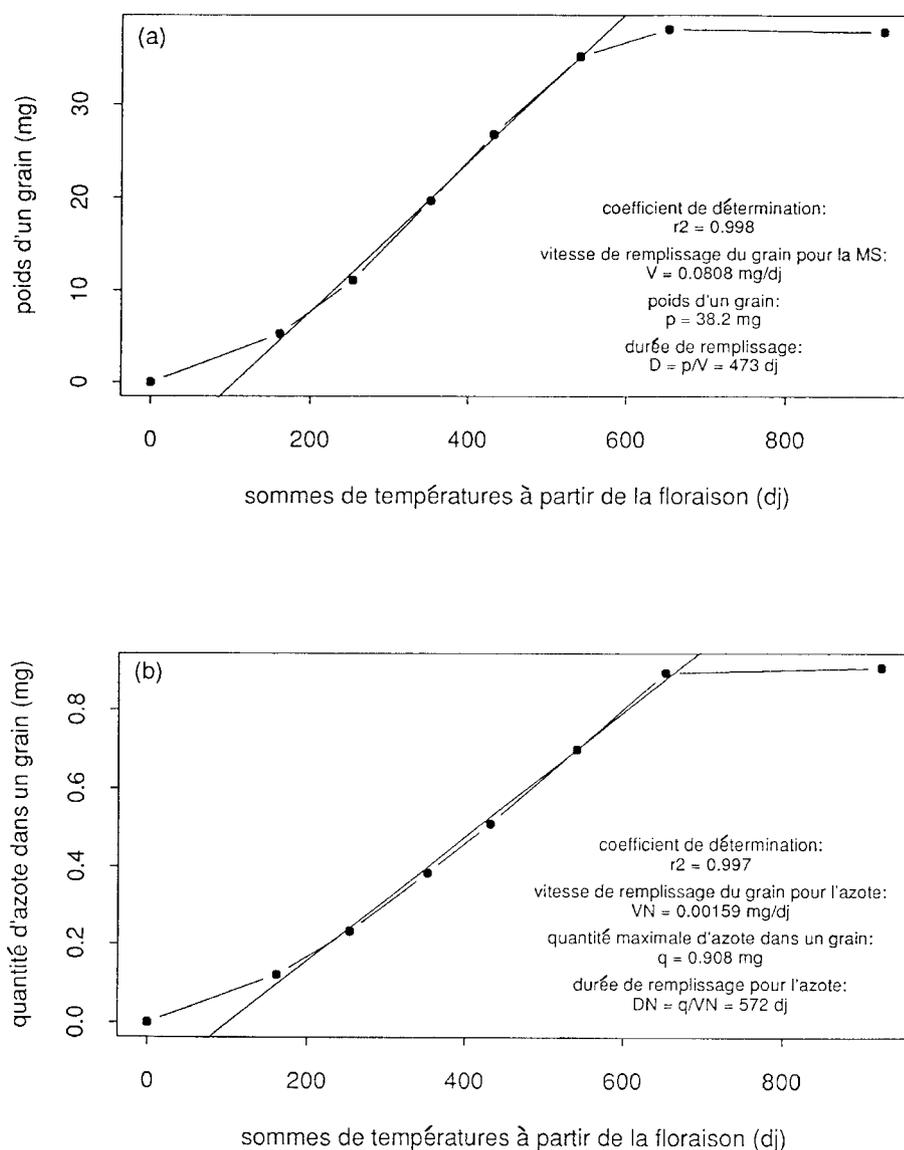
Les quantités d'azote, de sucres solubles et de MS contenues dans l'appareil végétatif aérien ayant été étudiées du point de vue de leur remobilisation vers les grains, nous avons exprimé ces quantités non seulement par  $m^2$  ( $g/m^2$ ), mais aussi par rapport au nombre de grains ( $mg/grain$ ).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Les réserves carbonées

À la floraison, la variabilité de la teneur en sucres solubles de l'appareil végétatif, selon les génotypes, correspond presque exclusivement à une variation de la teneur en fructanes, les concentrations en glucose, fructose et saccharose étant sensiblement constantes (fig 3). Ceci montre la place prépondérante des fructanes dans les réserves carbonées de la plante (Judel et Mengel, 1982 ; Blacklow *et al*, 1984 ; Kühbauch et Thome, 1989 ; Triboï *et al*, 1990 ; Schnyder, 1993). La dispersion des valeurs est par ailleurs équivalente chez les hybrides et chez les lignées.

La grande variabilité de la concentration en sucres solubles à la floraison peut être en partie expliquée par la précocité (fig 4). Cependant, au lieu d'avoir la relation positive habituelle entre «date de floraison» et «teneur en sucres solubles des tiges» (Triboï et Ollier, 1991), on observe ici une corrélation négative. Celle-ci pourrait être due à la sécheresse précoce de l'année 1991 (la pluviométrie cumulée sur la période janvier-mai a été de 51% de la normale): le stress hydrique,



**Fig 2.** Cinétiques de remplissage **a)** pour la MS ; et **b)** pour l'azote, pour le génotype parental MV1480.

plus marqué chez les génotypes tardifs que chez les précoces, pourrait avoir limité la photosynthèse et donc les possibilités de stockage de fructanes (Nicolas *et al*, 1985). Le fait que la corrélation soit plus forte pour les F1 que pour les lignées est sans doute dû à la présence de 4 génotypes parentaux très tardifs (fig 4) qui, contrairement aux autres, ont bénéficié d'une pluie le 153<sup>e</sup> jour de l'année, juste avant le prélèvement effectué à leur floraison.

En conditions non-stressantes, la quantité de fructanes stockée dans l'appareil végétatif aérien augmente pendant les quelques jours qui suivent la floraison, car durant cette période la demande des grains est encore faible et la photosynthèse maximale (Judel et Mengel, 1982 ; Blacklow *et al*, 1984 ; Dubois *et al*, 1990 ; Triboï et Ollier, 1991 ; Bancal et Triboï, 1993). Dans le cas de notre expérimentation, cette quantité a diminué entre floraison et floraison + 10 j pour l'ensemble

des génotypes (tableau I). Là encore, ce pourrait être la conséquence de la sécheresse qui, en rendant l'assimilation nette insuffisante pour satisfaire la demande en C de la plante, aurait induit une remobilisation anticipée des réserves carbonées (Palta *et al*, 1994 ; Gent, 1994).

De plus, si les quantités de fructanes ne sont pas significativement différentes chez les hybrides et leurs parents à la floraison, 10 j après on observe une différence significative (tableau I). Les remobilisations de fructanes ont donc été plus importantes pour les F1 (35,6 g/m<sup>2</sup>) que pour les lignées (26 g/m<sup>2</sup>). Ceci peut être relié, d'une part à une demande en C supérieure chez les F1, puisque l'augmentation de MSv entre floraison et floraison + 10 j est significativement plus importante ( $P < 0,05$ ) pour les hybrides (122,3 g/m<sup>2</sup>) que pour les lignées (98,9 g/m<sup>2</sup>) ; et, d'autre part, au fait que la quantité de sucres solubles dans les tiges à la floraison est significa-

**Tableau I.** Valeurs moyennes (en g/m<sup>2</sup> et en mg/grain) pour les différentes fractions des sucres solubles contenues dans l'appareil végétatif, ainsi que pour la MS et l'azote (dans l'appareil végétatif, dans les grains et au total) ; et résultats du test de Student permettant la comparaison entre parents moyens (PM) et hybrides (F1), à la floraison, 10 j après la floraison et à maturité.

	Floraison		Floraison + 10 j		Maturité	
	PM	F1	PM	F1	PM	F1
Fructanes						
(g/m <sup>2</sup> )	59,1	62,3	33,1**	26,7	1,5	2,4
(mg/grain)	2,96	3,04	1,66***	1,29	0,08	0,11
Saccharose						
(g/m <sup>2</sup> )	31,4	34,9***	33,1	30,6	3,7	6**
(mg/grain)	1,55	1,69***	1,65	1,48	0,18	0,29**
Fructose						
(g/m <sup>2</sup> )	12,2	11,2	11,3	12,3	2,6	3,3*
(mg/grain)	0,6*	0,55	0,56	0,6	0,14	0,16
Glucose						
(g/m <sup>2</sup> )	9,4	10,5	11,3	13,4*	1,8	2,4**
(mg/grain)	0,46	0,51	0,56	0,66*	0,09	0,12*
Total sucres solubles						
(g/m <sup>2</sup> )	112	118,9*	88,8	82,9	9,6	14**
(mg/grain)	5,58	5,78	4,42*	4,04	0,49	0,68*
MSv						
(g/m <sup>2</sup> )	994,9	1067,4***	1093,8	1189,7***	820,3	921,2***
(mg/grain)	48,5	51,2***	53,6	57,2***	40,1	44,3***
MS grains						
(g/m <sup>2</sup> )			95,9*	85,9	702,7	766,4***
(mg/grain)			5,21**	4,85	36,5	38,7***
MSt						
(g/m <sup>2</sup> )	994,9	1067,4***	1189,7	1275,6***	1523	1687,6***
(mg/grain)	48,5	51,2***	58,8	62,1***	76,6	83***
Azote tiges						
(g/m <sup>2</sup> )	12,9	12,9	15,5	16,4*	4,3	4,6
(mg/grain)	0,63	0,62	0,76	0,79	0,21	0,22
Azote grain						
(g/m <sup>2</sup> )			2,4***	2,06	17	18,2***
(mg/grain)			0,13***	0,12	0,88	0,92*
Total azote						
(g/m <sup>2</sup> )	12,9	12,9	17,9	18,5	21,3	22,8***
(mg/grain)	0,63	0,62	0,89	0,91	1,09	1,14*

MSt : MS aérienne totale ; MSv : MS végétative ; \* : significatif au seuil de 5% ; \*\* : significatif au seuil de 1% ; \*\*\* : significatif au seuil de 0,1%.

**Tableau II.** Valeurs moyennes pour différentes variables ; et résultats du test de Student permettant la comparaison entre parents moyens (PM) et hybrides (F1).

		Parents moyens	Hybrides
Nombre de grains par m <sup>2</sup>	NG	20 882	21 050
Rendement en grains (q/ha)	RDT	77,5	82,8***
Rendement en azote (q/ha)	RDTN	1,87	1,97***
Indice de récolte pour la MS		0,462*	0,455
Indice de récolte pour l'azote		0,797	0,798
Vitesse de remplissage du grain pour la MS (mg/dj)	V	0,073	0,077***
Vitesse de remplissage du grain pour l'azote (mg/dj)	VN	0,0015	0,0016
Durée de remplissage du grain pour la MS (dj)	D	518	516
Durée de remplissage du grain pour l'azote (dj)	DN	582	599*
Vitesse de remplissage par m <sup>2</sup> pour la MS (g/dj.m <sup>2</sup> )	Vm <sup>2</sup>	1,5	1,61***
Vitesse de remplissage par m <sup>2</sup> pour l'azote (g/dj.m <sup>2</sup> )	Vm <sup>2</sup> N	0,032	0,032
Accumulation post-floraison de la MS (q/ha)		52,8	62***
Accumulation post-floraison des glucides (q/ha)		46	50,8***
Accumulation post-floraison de l'azote (q/ha)		0,84	0,99***
Remobilisation de la MS (q/ha)		27,3	26,8
Remobilisation des sucres solubles (q/ha)		10,3	10,5
Remobilisation de l'azote (q/ha)		1,12	1,18
Remobilisation de la MS (%MS grain)		39,2	35,5
Remobilisation des sucres solubles (% glucides du grain)		18,3	17,2
Remobilisation de l'azote (% azote grain)		66,2	64,6

Les valeurs de *RDT* sont différentes des valeurs de MS grains à maturité du tableau I. En effet, ces dernières sont obtenues à partir des prélèvements, alors que *RDT* est le rendement «moissonneuse-batteuse» des parcelles. \* : significatif au seuil de 5% ; \*\*\* : significatif au seuil de 0,1%.

tivement supérieure chez les hybrides (tableau I). Ceci leur conférerait des possibilités d'adaptation aux stress plus importantes, ce qui est en accord avec les résultats de Nicolas *et al* (1985) qui, en étudiant 2 variétés de blé, ont mis en évidence des réserves carbonées supérieures chez le cultivar le plus résistant à la sécheresse.

À maturité, les sucres solubles ont quasiment disparu de l'appareil végétatif (tableau I). Cette remobilisation des sucres solubles représente approximativement 18% du contenu en glucides du grain (tableau II). Ce chiffre est du même ordre de grandeur que ceux fournis par différents auteurs (Judel et Mengel, 1982 ; Spiertz et Vos, 1984 ; Kühbauch et Thome, 1989 ; Triboï et Ollier, 1991), et indique que la majeure partie de l'amidon du grain provient de la photosynthèse post-floraison, pour les hybrides comme pour leurs parents.

Nous avons montré que les F1 se distinguent des lignées par une accumulation de MS plus importante entre floraison et maturité (Oury *et al*, 1993). On retrouve cette différence au niveau de l'accumulation post-floraison du carbone (tableau II), ce qui n'est pas surprenant puisque l'amidon est le principal constituant de la MS du grain. Par ailleurs, comme pour la MS, il n'apparaît pas de différence entre les hybrides et leurs parents pour la remobilisation des sucres solubles.

### Les flux d'azote

À la floraison, la quantité d'azote contenue dans l'appareil végétatif aérien est équivalente pour les hybrides et pour leurs parents (tableau I). En revanche, 10 j après floraison, cette quantité devient significativement supérieure chez les F1,

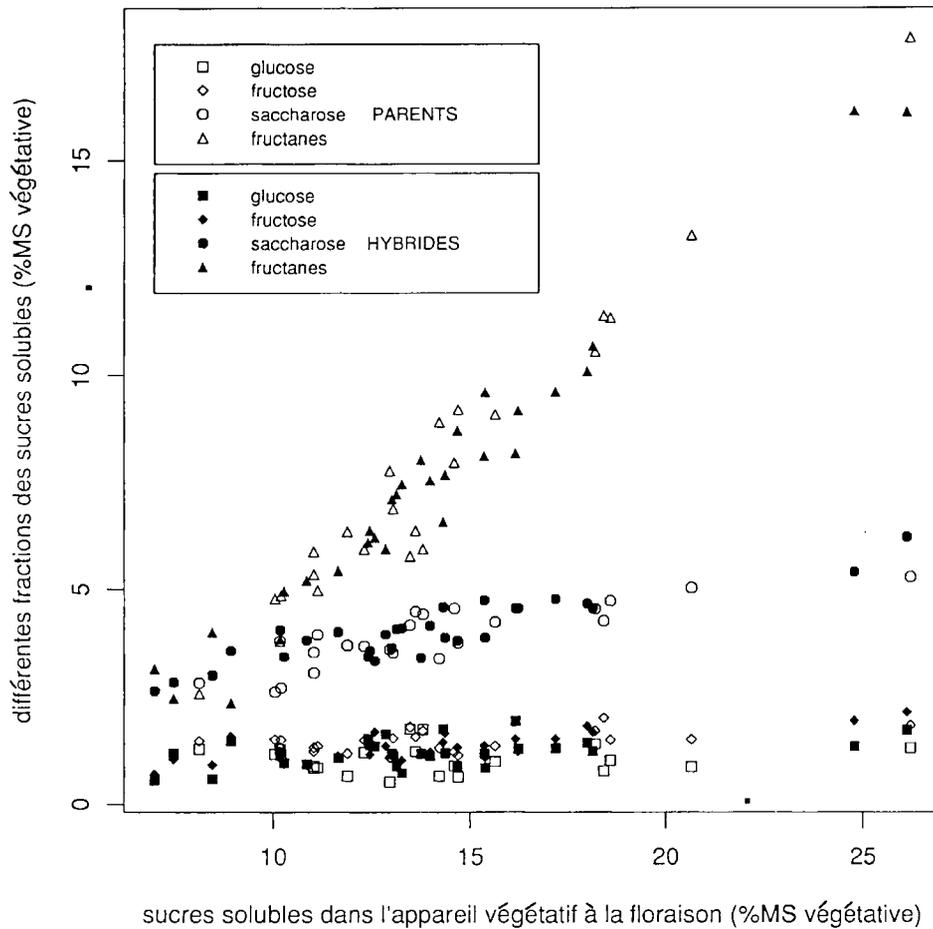


Fig 3. Concentrations des différentes fractions des sucres solubles en fonction de la concentration totale en sucres solubles à la floraison, pour les 29 hybrides et leurs 23 parents.

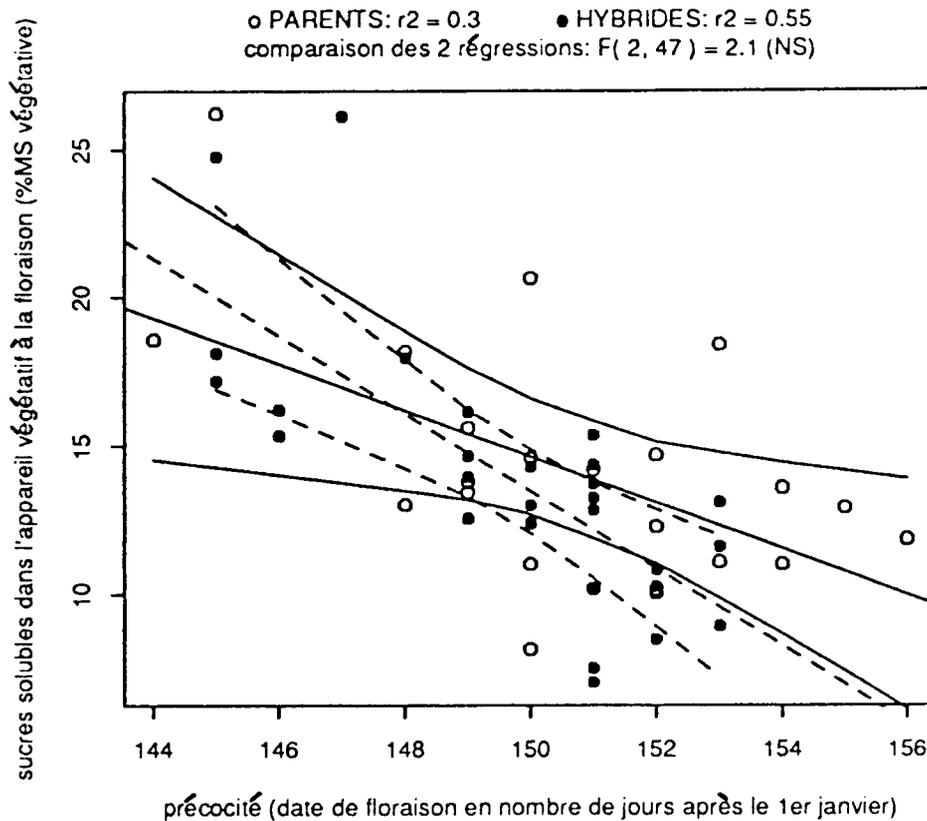


Fig 4. Relation entre la précocité et la teneur en sucres solubles de l'appareil végétatif à la floraison, pour les hybrides (traits en pointillés) et pour leurs parents (traits pleins). Les courbes encadrant les droites de régression délimitent la région de confiance à 95% de ces droites. NS = non significatif.

ce qu'on peut relier à l'augmentation plus importante de  $MSv$  chez ces dernières. À maturité, les quantités d'azote restant dans l'appareil végétatif sont faibles, et du même ordre de grandeur pour les hybrides et les lignées.

Pour les hybrides comme pour leurs parents, à peu près 65% de l'azote du grain est déjà dans la plante à la floraison (tableau II). Cette valeur correspond à celles trouvées dans la littérature (Spiertz et Vos, 1984 ; Vos, 1984 ; Clarke *et al*, 1990). La contribution des remobilisations au remplissage du grain est donc beaucoup plus importante dans le cas de l'azote que dans celui des glucides (~18%) ou de la MS (~37%). Une grande partie de l'azote contenu dans l'appareil végétatif aérien est d'ailleurs remobilisée, puisque l'indice de récolte de l'azote prend une valeur élevée (presque 80%) pour les F1 et les lignées.

Les valeurs moyennes pour la teneur en azote des grains à maturité ne sont pas significativement différentes chez les hybrides et les lignées (environ 2,4% de la MS). L'hétérosis pour le rendement en grains ( $RDT$ ) s'accompagne donc d'un hétérosis pour la quantité d'azote contenue dans le grain à maturité. Le tableau II montre effectivement qu'en moyenne le rendement en azote des F1 ( $RDTN$ ) est significativement supérieur à celui des parents moyens (différence de l'ordre de 10 kg/ha), ce qui confirme les résultats obtenus sur un autre échantillon d'hybrides (Oury *et al*, 1994).

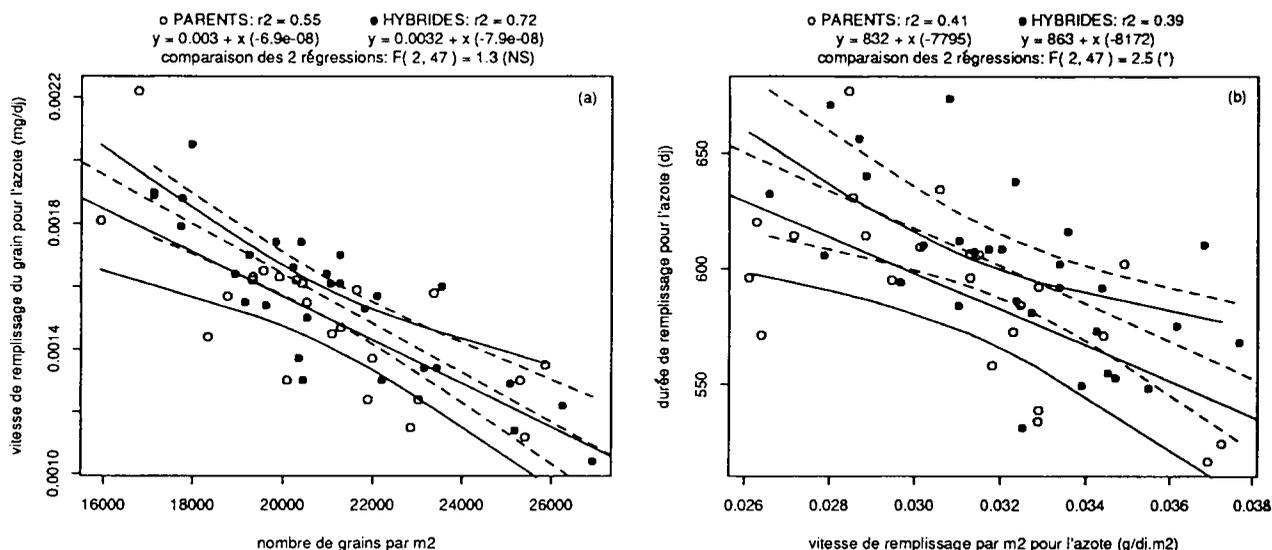
Cette supériorité est due à une durée de remplissage pour l'azote significativement supérieure

chez les F1, alors qu'il n'y a pas de différence entre les hybrides et les lignées pour  $VN$  ou  $Vm^2N$  (tableau II). Ce résultat est confirmé lorsqu'on considère non pas des valeurs moyennes mais les relations entre composantes pour l'ensemble des géotypes : la relation de compensation entre  $NG$  et  $VN$  est identique pour les hybrides et leurs parents (fig 5a); alors que la relation de compensation entre  $Vm^2N$  et  $DN$  (qui détermine le rendement en azote, car  $RDTN = Vm^2N \times DN$ ) ne se fait pas au même niveau chez les hybrides et chez les lignées (fig 5b).

Pour l'azote, comme pour la MS et les glucides, les F1 se distinguent de leurs parents par l'accumulation post-floraison et pas par les remobilisations (tableau II). Pour expliquer cette plus grande accumulation d'azote chez les F1 entre floraison et maturité, on peut faire l'hypothèse que l'hétérosis observé pour la MS aérienne (tableau I) existe aussi pour la MS des racines : l'hybride bénéficierait alors d'un meilleur enracinement que la lignée, et donc d'une meilleure exploitation des éléments nutritifs du sol.

### Relations carbone-azote et supériorité des hybrides

Pendant la période de remplissage du grain, si l'absorption racinaire de l'azote n'est pas suffisante pour satisfaire la demande en N du grain, la plante remobilise l'azote contenu dans l'appareil végétatif (Dalling *et al*, 1976 ; Waters *et al*, 1980 ; Simpson *et al*, 1983). Ces remobilisations



**Fig 5.** Relations entre a) le nombre de grains par m<sup>2</sup> ( $NG$ ) et la vitesse de remplissage pour l'azote ( $VN$ ); et b) le produit  $Vm^2N = VN \times NG$  et la durée de remplissage pour l'azote ( $DN$ ), pour les hybrides (traits en pointillés) et pour leurs parents (traits pleins). Les courbes encadrant les droites de régression délimitent la région de confiance à 95% de ces droites. NS : non significatif ; \* : significatif au seuil de 10%.

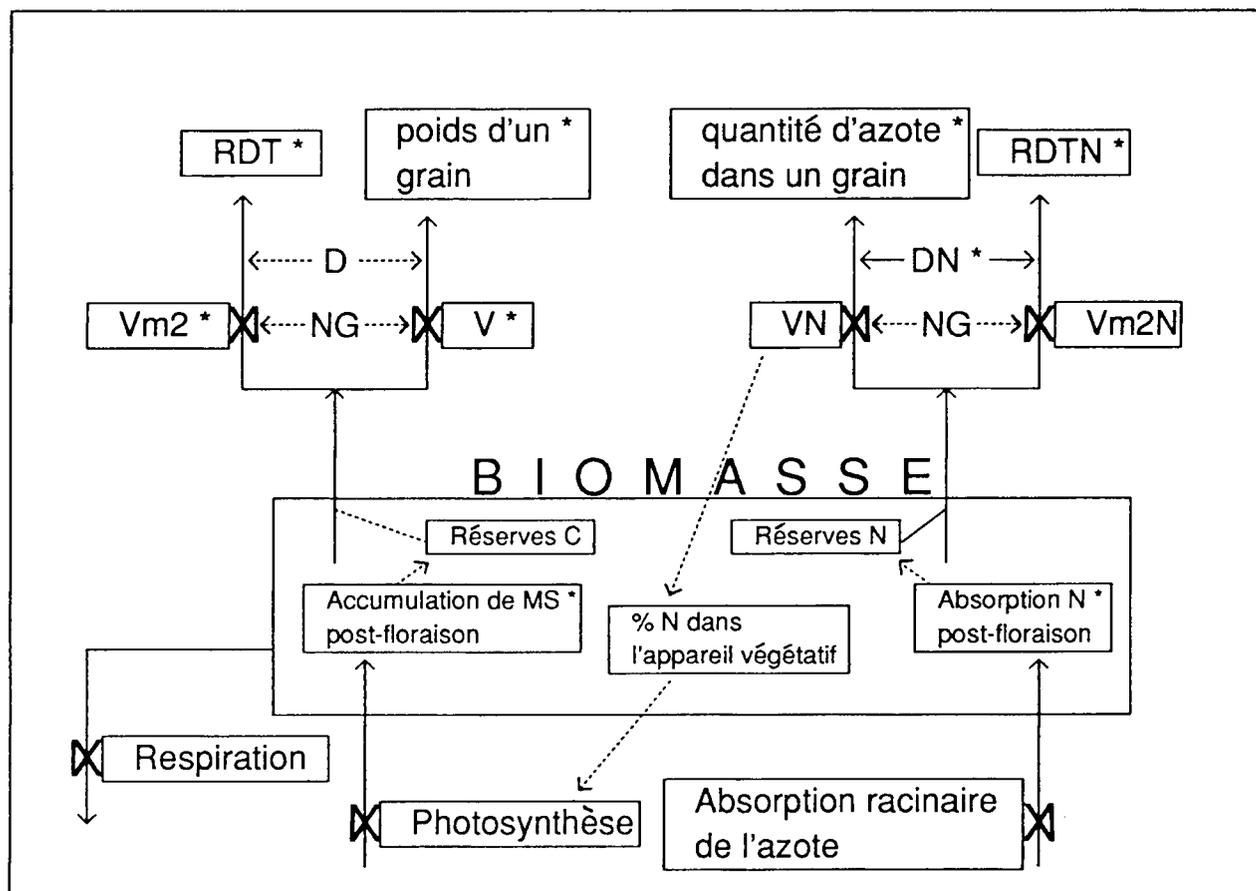


Fig 6. Schéma fonctionnel de la plante pour la période floraison-maturité. Les astérisques indiquent les variables (□) ou les flux (▷) pour lesquels il y a une différence significative entre les hybrides et les lignées.

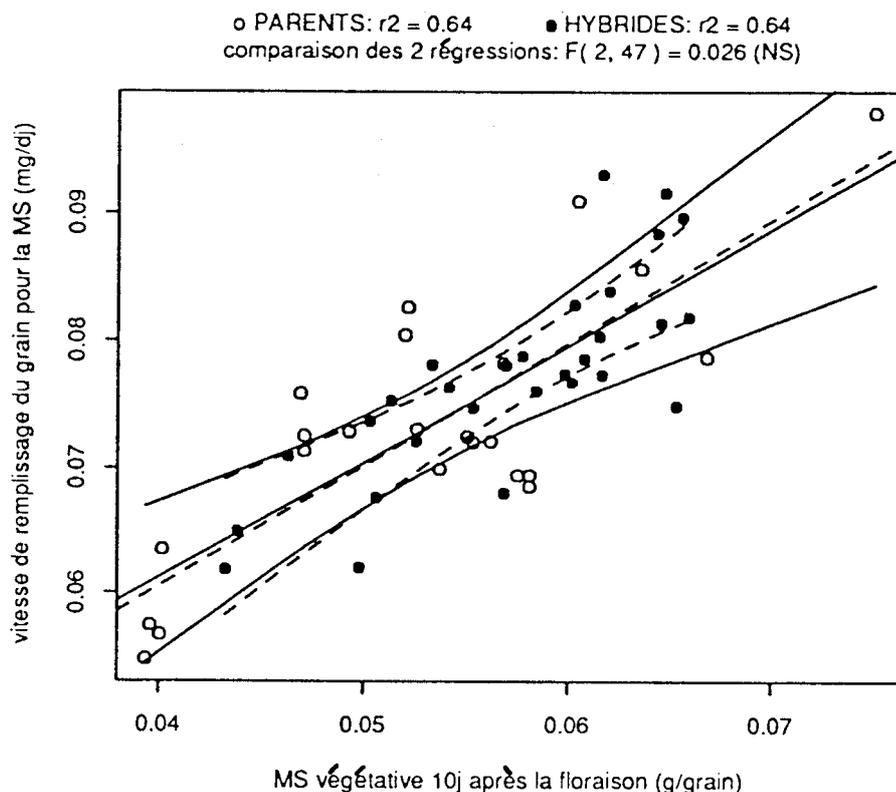
correspondent à une dégradation de l'équipement enzymatique de la plante, ce qui se traduit par un arrêt progressif du fonctionnement photosynthétique en liaison avec la sénescence (Hunt, 1984 ; Spiertz et Vos, 1984). Cependant, le fait que la production d'assimilats carbonés cesse graduellement n'empêche pas la remobilisation et/ou l'absorption racinaire de l'azote de se poursuivre. De fait, la comparaison des cinétiques d'accumulation de l'azote et de la MS montre que la durée de remplissage pour l'azote est plus grande que celle pour la MS (tableau II et figure 2). Carreck et Christian (1991) ont d'ailleurs montré, dans le cas de l'orge, que des pluies intervenant très tardivement, à un moment où la sénescence est telle qu'il n'y a plus photosynthèse, peuvent entraîner une augmentation importante de la teneur en protéines des grains.

Le fonctionnement de la plante pendant la période de remplissage du grain est schématisé dans la figure 6. Cette figure met en évidence les flux et les variables intermédiaires ou finales, qui interviennent dans la différence de comportement entre les hybrides et les lignées. Il apparaît

que la supériorité des F1 concerne aussi bien la MS du grain que sa fraction protéique. Cependant, l'avantage de la situation hybride ne se réalise pas de la même manière dans les 2 cas : ce sont les flux  $Vm^2$  et  $V$  qui sont à l'origine de l'hétérosis pour  $RDT$  ou le poids d'un grain, alors que c'est  $DN$  qui intervient dans l'hétérosis pour  $RDTN$  ou la quantité d'azote d'un grain (tableau II).

La supériorité des hybrides pour l'accumulation post-floraison de l'azote pourrait être à la base de la différence de comportement entre les F1 et les lignées. En effet, les flux d'azote ( $Vm^2N$  et  $VN$ ) étant identiques chez les hybrides et leurs parents (tableau II), une plus grande absorption d'azote entre floraison et maturité conduit nécessairement :

- à une augmentation de la durée de remplissage pour l'azote, puisque les quantités d'azote dans l'appareil végétatif à maturité ne sont pas significativement différentes (tableau I). C'est bien ce qu'on observe au niveau des valeurs de  $DN$  (tableau II) ;



**Fig 7.** Relation entre la MS végétative 10 j après la floraison (exprimée en g/grain) et la vitesse de remplissage du grain pour la MS, pour les hybrides (traits en pointillés) et pour leurs parents (traits pleins). Les courbes encadrant les droites de régression délimitent la région de confiance à 95% de ces droites. NS = non significatif.

– à une quantité d'azote dans l'appareil végétatif supérieure chez les F1, ce qui apparaît d'ailleurs au niveau de la seule mesure dont nous disposons pour vérifier cette hypothèse : celle de N dans la MS végétative 10 j après floraison (tableau I). Ceci pourrait expliquer la supériorité des hybrides pour l'accumulation post-floraison de la MS, car Sinclair et Horie (1989) ont montré que l'efficacité de la photosynthèse était liée à la quantité d'azote présente dans l'appareil végétatif : la production d'assimilats carbonés après floraison pourrait donc être plus importante chez les F1.

Par ailleurs, le tableau I montre que 10 j après la floraison, les quantités de MS ou d'azote contenues dans le grain sont significativement supérieures pour les lignées. Ceci pourrait indiquer que la phase d'accumulation rapide de l'azote et de la MS dans le grain débute plus tardivement chez les F1, et donc que la phase de division cellulaire qui la précède dure plus longtemps chez les hybrides que chez leurs parents. Brocklehurst (1977, 1979) a montré que le nombre de cellules du grain était lié aux quantités d'assimilats disponibles pendant la phase de division cellulaire. Or les quantités de sucres solubles (à la floraison), d'azote (10 j après la floraison), ou plus globalement de MS (à la floraison et 10 j après), contenues dans l'appareil végétatif, sont plus importantes pour les hybrides

que pour les lignées (tableau I). Cette plus grande disponibilité en assimilats pourrait expliquer des divisions cellulaires plus nombreuses (et donc durant plus longtemps) chez les F1, induisant ainsi une augmentation de la force des puits. Cette force des puits supérieure pourrait également contribuer à l'augmentation des flux de MS ( $V$  et  $Vm^2$ ) constatée chez les hybrides.

On peut remarquer que l'absorption d'azote plus importante chez les F1 entre floraison et maturité (éventuellement associée à une force des puits supérieure) ne se traduit pas par une augmentation du flux d'azote vers le grain. On peut relier ceci au fait que la source principale pour l'azote du grain est l'absorption avant floraison, alors que pour le carbone c'est l'assimilation nette post-floraison. Le flux d'azote vers le grain serait ainsi plus stable, car moins soumis à facteur limitant pendant la période floraison–maturité que le flux de carbone, et donc plus proche d'une valeur potentielle peu variable selon le génotype. Une modification de la disponibilité post-floraison en C ou en N se traduirait alors essentiellement par une variation au niveau du flux de MS. La relation forte qui existe entre  $V$  et la MS végétative 10 j après la floraison (fig 7) pourrait en être une illustration, car cette MS végétative exprimée en g/grain peut être considérée comme un indicateur de la quantité d'assimilats disponible.

## CONCLUSION

Nos résultats montrent que les hybrides se distinguent de leurs parents aussi bien pour le rendement en MS que pour le rendement en azote. En se basant sur un schéma de fonctionnement de la plante pendant la période de remplissage du grain, on peut faire l'hypothèse d'une moindre limitation par la «source», du fait d'une absorption post-floraison de l'azote plus importante chez les F1. Cependant, cette hypothèse demande à être vérifiée, notre expérimentation au champ ne permettant pas d'accéder aux mécanismes qui contrôlent les différents flux. De même, l'hypothèse d'une «force des puits» supérieure chez les hybrides demande à être étayée, ce qui pourrait être fait à travers des dénombrements de cellules dans le grain.

## RÉFÉRENCES

- Bancal P, Triboï E (1993) Temperature effect on fructan oligomer contents and fructan-related enzyme activities in stems of wheat (*Triticum aestivum* L) during grain filling. *New Phytol* 123, 247-253
- Blacklow WM, Darbyshire B, Pheloung P (1984) Fructans polymerised and depolymerised in the internodes of winter wheat as grain-filling progressed. *Plant Science Letters* 36, 213-218
- Borghi B, Perenzin M, Nash RJ (1988) Agronomic and qualitative characteristics of 10 bread wheat hybrids produced using a chemical hybridizing agent. *Euphytica* 39, 185-194
- Borghi B, Perenzin M, Nash RJ (1989) Combining ability estimates in bread wheat and performance of 100 hybrids produced using a chemical hybridizing agent. *J Genet Breed* 43, 11-16
- Brocklehurst PA (1977) Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266, 348-349
- Brocklehurst PA (1979) Control of grain morphogenesis in wheat and its relation to grain yield. In: *Crop Physiology and Plant Breeding*, Meeting Eucarpia 1978, 41-42
- Carreck NL, Christian DG (1991) Studies on the patterns of nitrogen uptake and translocation to the grain of winter barley intended for malting. *Ann Appl Biol* 119, 549-559
- Clarke JM, Campbell CA, Cutforth HW, DePauw RM, Winkleman GE (1990) Nitrogen and phosphorus uptake, translocation, and utilization efficiency of wheat in relation to environment and cultivar yield and protein levels. *Can J Plant Sci* 70, 965-977
- Dalling MJ, Boland G, Wilson JH (1976) Relation between acid proteinase activity and redistribution of nitrogen during grain development in wheat. *Aust J Plant Physiol* 3, 721-730
- Dubois D, Winzeler M, Nösberger J (1990) Fructan accumulation and sucrose: sucrose fructosyl transferase activity in stems of spring wheat genotypes. *Crop Sci* 30, 315-319
- Gallagher JN, Biscoe PV, Scott RK (1975) Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *J Appl Ecol* 12, 319-336
- Gent MPN (1994) Photosynthate reserves during grain filling in winter wheat. *Agron J* 86, 159-167
- Goujon C, Paquet J (1968) Contribution à l'étude de la vigueur hybride chez le blé tendre : essais de rendements en semis d'automne réalisés en 1965-1966 et 1966-1967. *Ann Amélior Plantes* 18, 223-235
- Hunt LA (1984) Relationships between photosynthesis, transpiration and nitrogen in the flag and penultimate leaves of wheat. In: *Wheat Modelling* (W Day, RK Atkin, eds), Plenum Press, New York, 149-156
- Judel GK, Mengel K (1982) Effect of shading on non-structural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain-filling period of spring wheat. *Crop Sci* 22, 958-962
- Keydel F (1973) Untersuchung über die Leistungseigenschaften von F1-Hybriden von Winterweizen. *Z Pflanzenzüchtg* 69, 239-255
- Kühbauch W, Thome U (1989) Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink-source manipulations. *J Plant Physiol* 134, 243-250
- Le Gouis J (1993) Grain filling and shoot growth of 2-row and 6-row winter barley varieties. *agronomie* 13, 545-552
- Métayer JP, Grosjean F, Castaing J (1993) Study of variability in French cereals. *Animal Feed Science Technology* 43, 87-108
- Morgan CL, Austin RB, Ford MA, Bingham J, Angus WJ, Chowdhury S (1989) An evaluation of F1 hybrid winter wheat genotypes produced using a chemical hybridizing agent. *J Agric Sci Camb* 112, 143-149
- Nicolas ME, Lambers H, Simpson RJ, Dalling MJ (1985) Effect of drought on metabolism and partitioning of carbon in 2 wheat varieties differing in drought-tolerance. *Annals Botany* 55, 727-742
- Oury FX, Brabant P, Pluchard P, Bérard P, Rousset M (1990) Étude multilocale de blés hybrides : niveaux d'hétérosis et élaboration du rendement. *agronomie* 10, 735-748
- Oury FX, Brabant P, Pluchard P, Bérard P, Rousset M (1993) Une étude sur la supériorité des blés hybrides au niveau des capacités de remplissage du grain : résultats d'une expérimentation multilocale. *agronomie* 13, 381-393
- Oury FX, Rousset M, Bérard P, Pluchard P, Doussinault G (1994) Une étude de la qualité des blés hybrides à travers différents tests technologiques. *agronomie* 14, 377-385
- Palta JA, Kobata T, Turner NC, Fillery IR (1994) Remobilisation of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Sci* 34, 118-124
- Ruget F (1991) Présentation d'une méthode simple d'estimation de la contribution des réserves pour le

- remplissage des grains chez le maïs. *agronomie* 11, 505-510
- Schnyder H (1993) The role of carbohydrates storage and redistribution in the source–sink relations of wheat and barley during grain filling: a review. *New Phytol* 123, 233-245
- Simpson RJ, Lambers H, Dalling MJ (1983) Nitrogen redistribution during grain growth in wheat. *Plant Physiol* 71, 7-14
- Sinclair TR, Horie T (1989) Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Sci* 29, 90-98
- Spiertz JHJ, Vos J (1984) Grain growth of wheat and its limitation by carbohydrate and nitrogen supply. *In : Wheat Modelling* (W Day, RK Atkin, eds), Plenum Press, New York, 129-141
- Triboï E (1990) Modèle d'élaboration du poids du grain chez le blé tendre (*Triticum aestivum* em Thell). *agronomie* 10, 191-200
- Triboï E, Bancal P, Ollier JL (1990) Accumulation, composition and translocation of carbohydrate reserves in stems of winter wheat genotypes. *Proceedings of the 1st Congress of the European Society of Agronomy, Paris 5-7 décembre 1990, session 1*, 48
- Triboï E, Ollier JL (1991) Évolution et rôle des réserves glucidiques et azotées des tiges chez 21 géotypes de blé. *agronomie* 11, 239-246
- Vos J (1984) Aspects of modelling post-floral growth of wheat and calculations of the effects of temperature and radiation. *In : Wheat Modelling*. (W Day, RK Atkin, eds), Plenum Press, New York, 143-148
- Waters SP, Peoples MB, Simpson RJ, Dalling MJ (1980) Nitrogen redistribution during grain growth in wheat. I Peptide hydrolase activity and protein breakdown in the flag leaf, glumes and stem. *Planta* 148, 422-428