

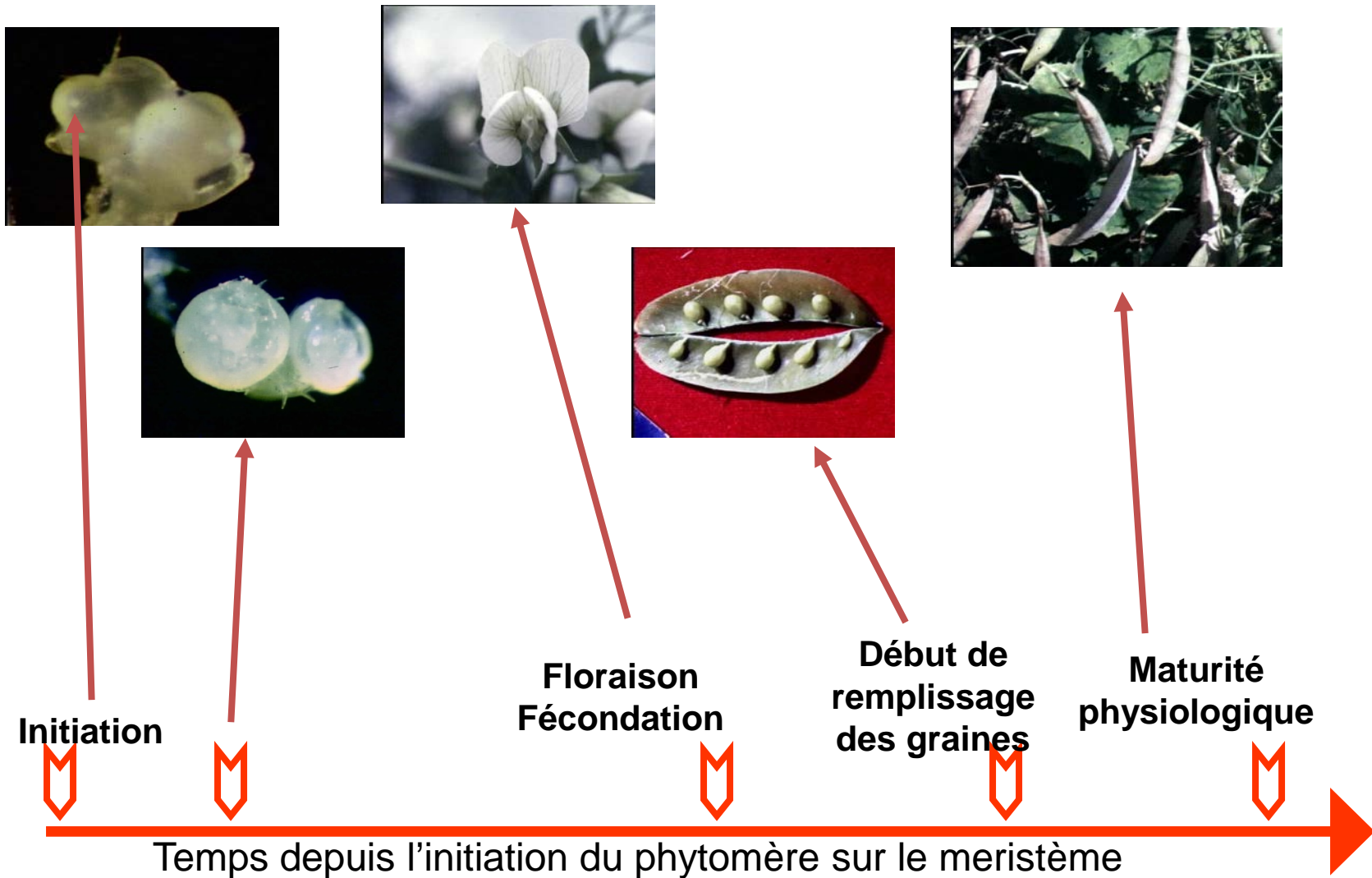
# Déterminismes environnementaux de la mise en place, la croissance et la composition des grains

Olivier TURC



# Modélisation du développement reproducteur

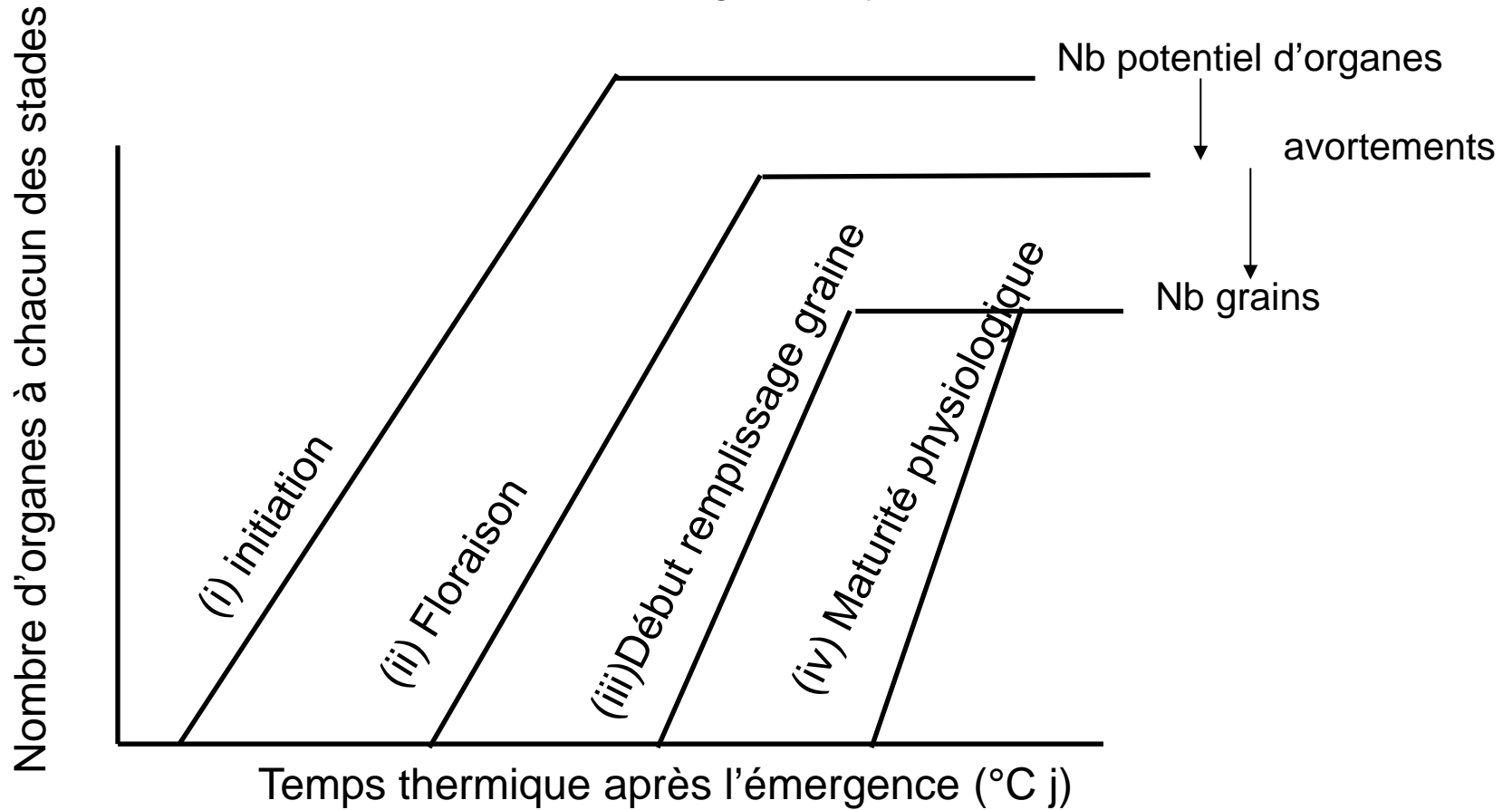
## Développement d'un phytomère reproducteur



# Modélisation du développement reproducteur

## Représentation du développement reproducteur à l'échelle de la plante

Cinétiques du nombre d'organes ayant franchi des stades-clés



# Plan du cours

## 1- Modélisation du développement reproducteur

- les étapes du développement reproducteur
- représentation à l'échelle de la plante
- un cadre d'analyse robuste de la réponse à l'environnement

## 2- Initiation des fleurs

- déterminisme du nombre d'inflorescences chez le pois
- initiation des fleurs et expansion des tissus sur le capitule de tournesol

## 3- Floraison- fécondation : exemple du maïs

- sensibilité du maïs au déficit hydrique pendant la floraison
- un contrôle via les processus de croissance des tissus ?
- la soie est une feuille comme une autre

## 4- La période d'avortement des grains

- un contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?
- rôle des invertases

## 5- Accumulation de réserves dans le grain

- déterminisme de la vitesse de remplissage des grains
- remobilisation des réserves foliaires
- effet de l'environnement sur la composition du grain

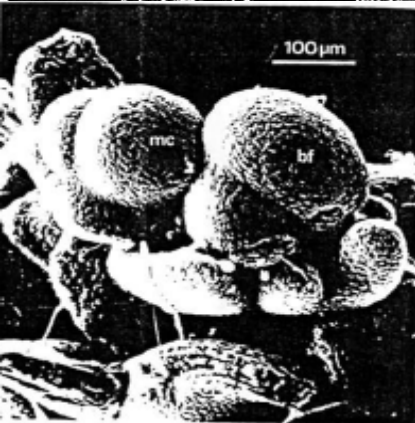
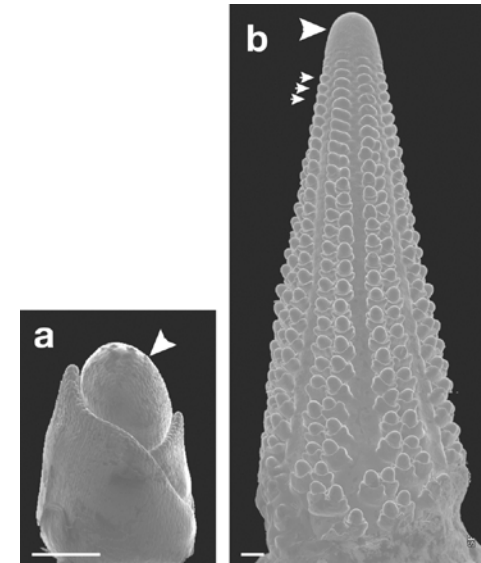
# Modélisation du développement reproducteur

Début développement reproducteur

Apparition d'un méristème reproducteur = initiation florale



Chez les céréales et le tournesol, le méristème terminal devient reproducteur : initiation des organes sur un capitule ou le long d'un épi



Chez le pois, les méristèmes reproducteurs sont émis à l'aisselle des feuilles : l'apex continue à émettre des feuilles portant chacune une inflorescence

Changes in the SAM from vegetative to floral.



*Datura* meristem.  
Steeves & Sussex  
p. 180

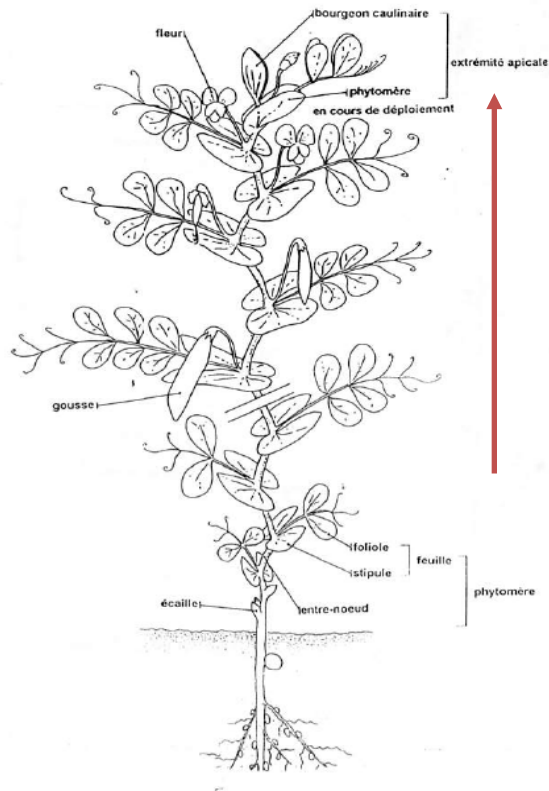
Sunflower  
Fosket, p. 499

<sup>3</sup>H-Thymidine labeled Sunflower  
Steeves & Sussex, p. 187

# Modélisation du développement reproducteur

## Apparition d'inflorescences successives

Schéma général d'une plante de pois



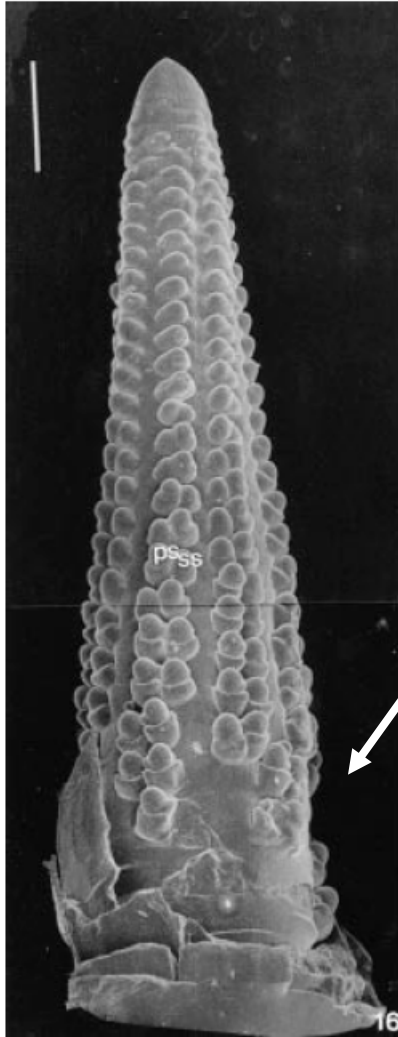
Pois : inflorescences axillaires

Arabidopsis, colza : inflorescences terminales ramifiées

↑ Gradient de développement entre inflorescences

# Modélisation du développement reproducteur

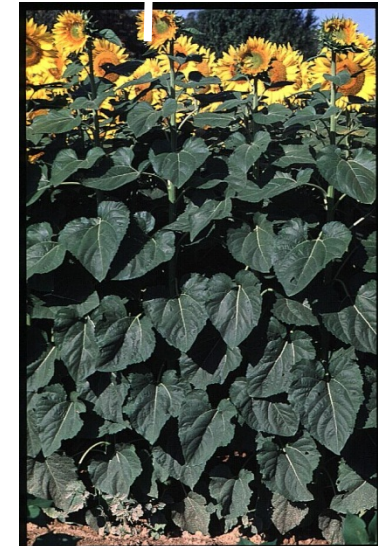
↑ Gradient de développement sur l'inflorescence



Épi de maïs  
inflorescences  
femelles axillaires,  
non ramifiées



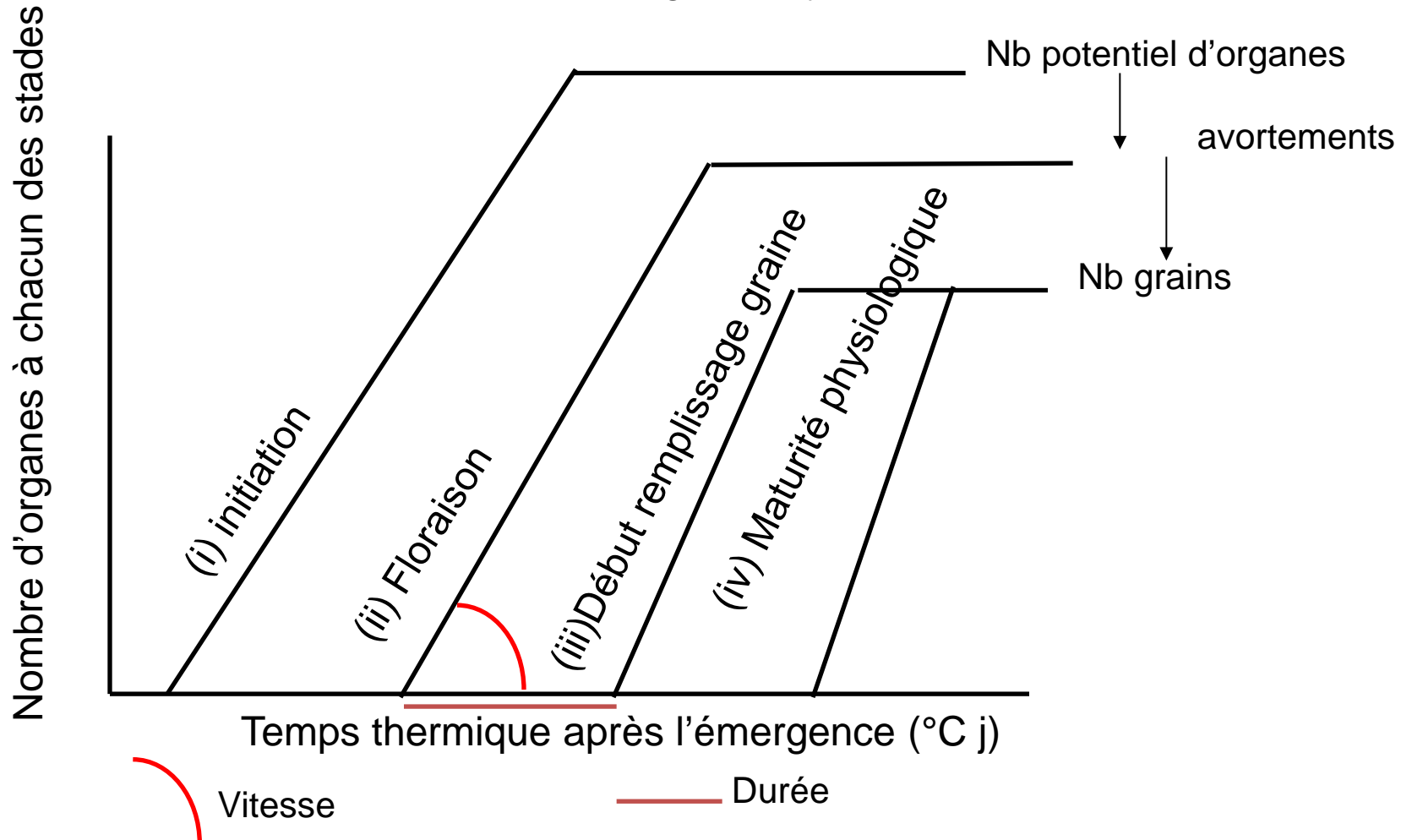
Capitule de  
tournesol  
inflorescence  
terminale non  
ramifiée



# Modélisation du développement reproducteur

## Représentation du développement reproducteur à l'échelle de la plante

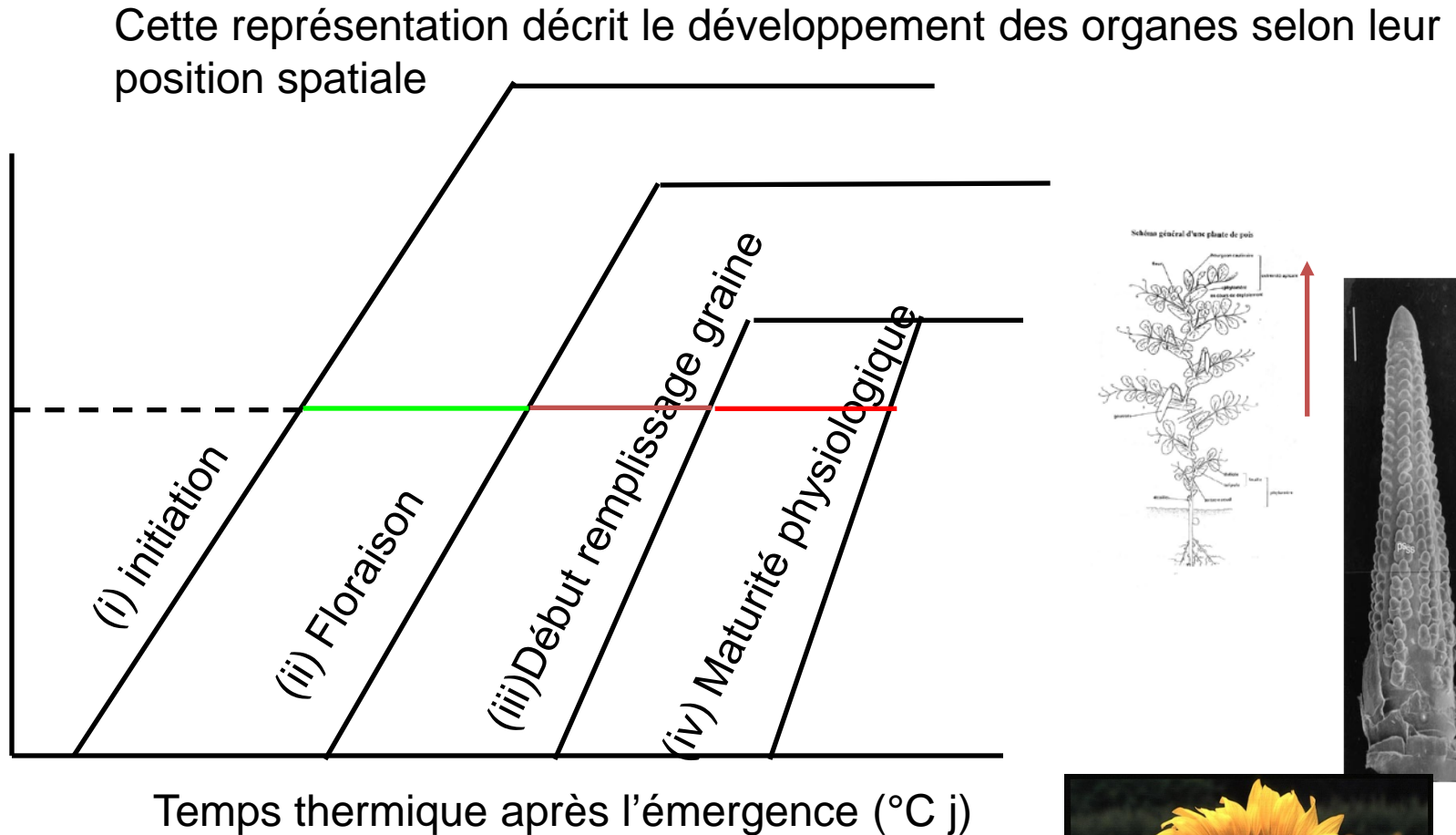
Cinétiques du nombre d'organes ayant franchi des stades-clés





# Modélisation du développement reproducteur

Position spatiale sur la plante ou sur l'inflorescence



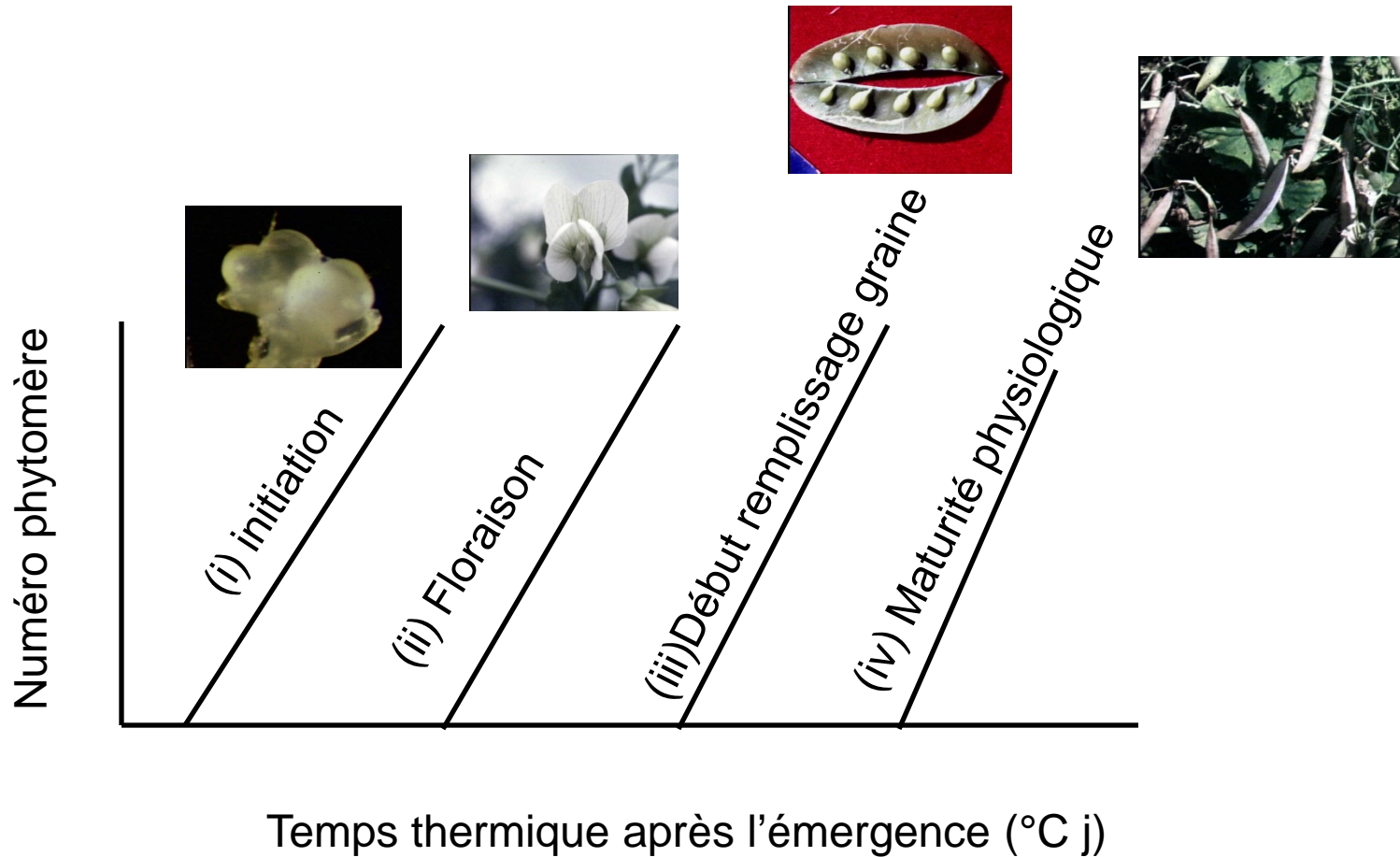
Position spatiale = numéro phytomère (pois)

= position sur le rang de l'épi (maïs)

= distance depuis le bord du capitule (tournesol)

# Modélisation du développement reproducteur

## Robustesse du modèle de développement

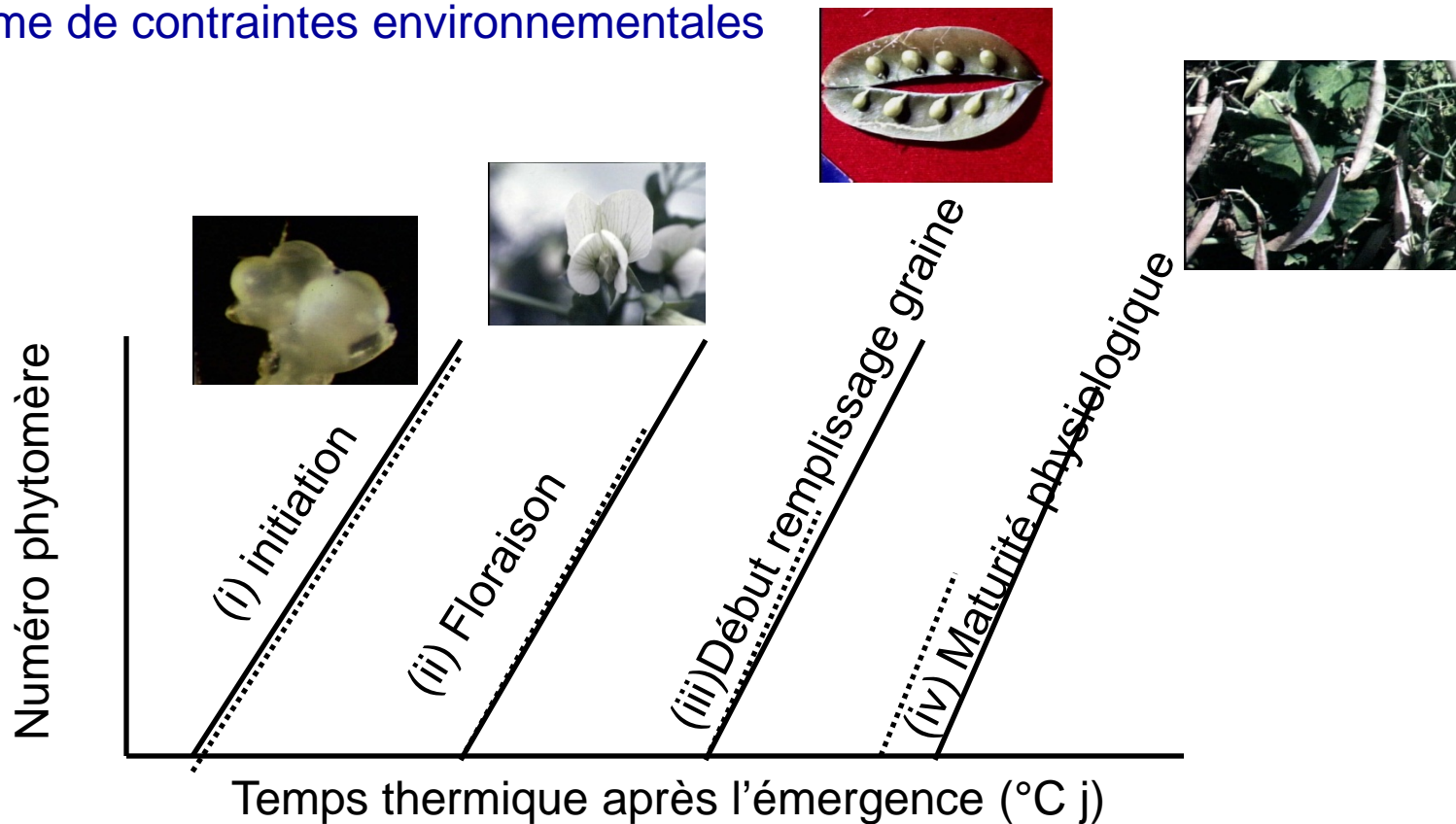


Pour un génotype donné, ce modèle est stable en temps thermique

Ney et Turc, 1993. Crop Science 33:510-514

# Modélisation du développement reproducteur

Stabilité du modèle de développement dans une large gamme de contraintes environnementales

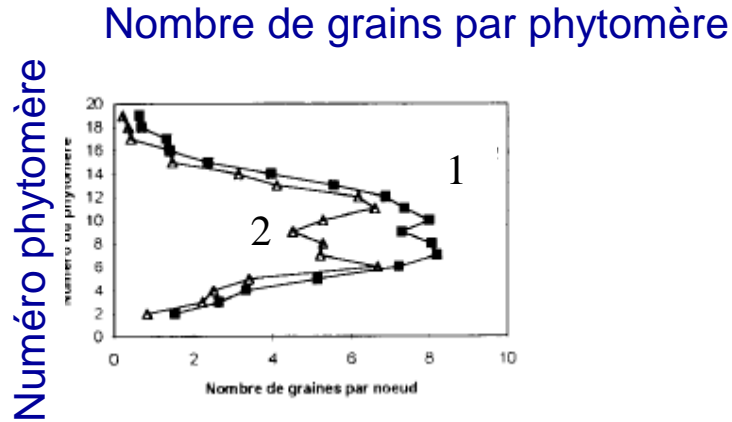


Chez le pois, le modèle est stable dans une large gamme de déficits hydriques  
Seule la date de maturité physiologique est plus précoce  
Le nombre de phytomères reproducteurs est réduit par des déficits précoces

Ney B, Turc O, Duthion C (1994) Crop Science 34:141-146

# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

Méthode : confrontation des données environnementales au calendrier de développement pour expliquer le comportement des plantes

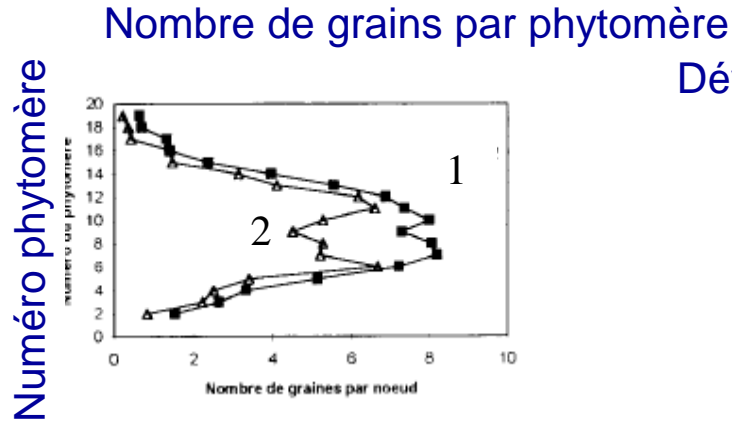


Soja : perte de rendement année 2

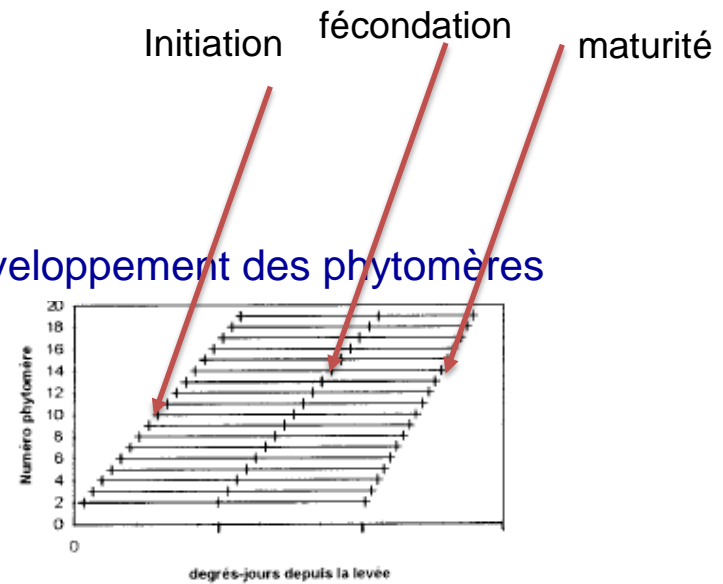
(même lieu, même génotype, même conduite agronomique)

# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

Méthode : confrontation des données environnementales au calendrier de développement pour expliquer le comportement des plantes



Développement des phytomères

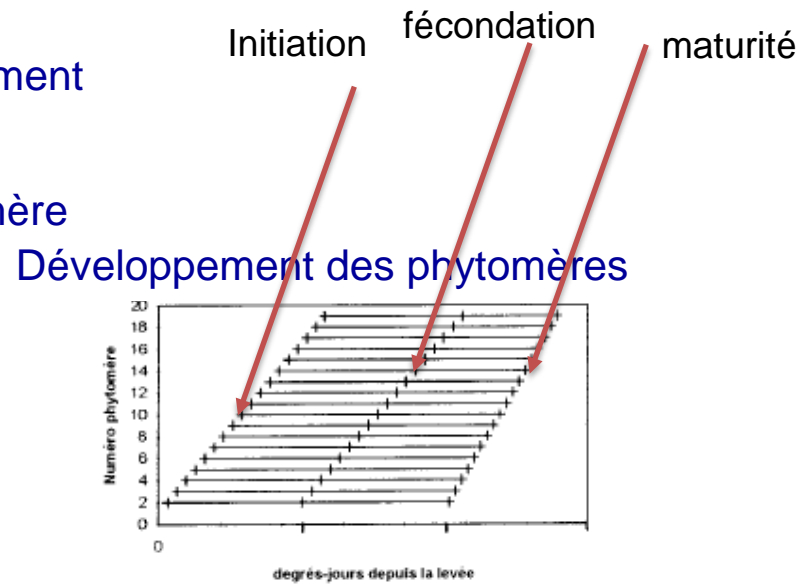
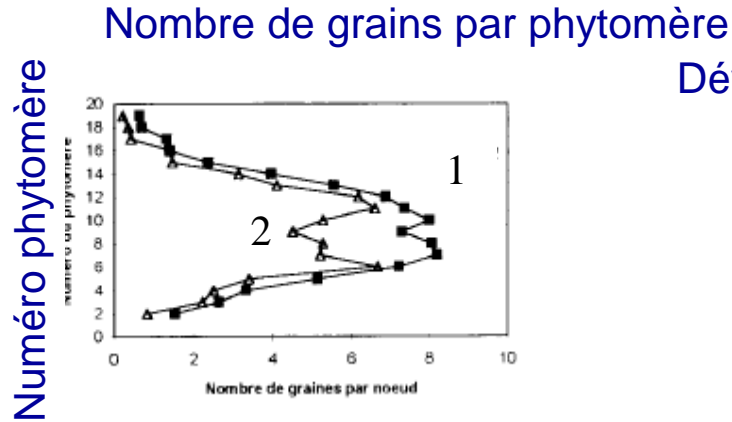


Soja : perte de rendement année 2

(même lieu, même génotype, même conduite agronomique)

# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

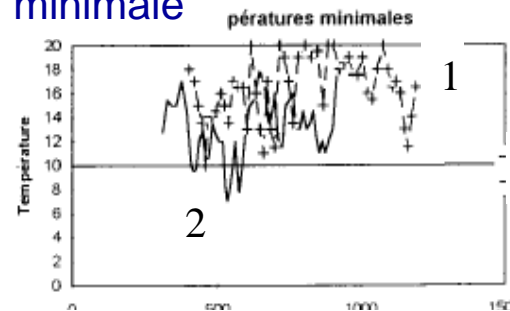
Méthode : confrontation des données environnementales au calendrier de développement pour expliquer le comportement des plantes



Soja : perte de rendement année 2

(même lieu, même génotype, même conduite agronomique)

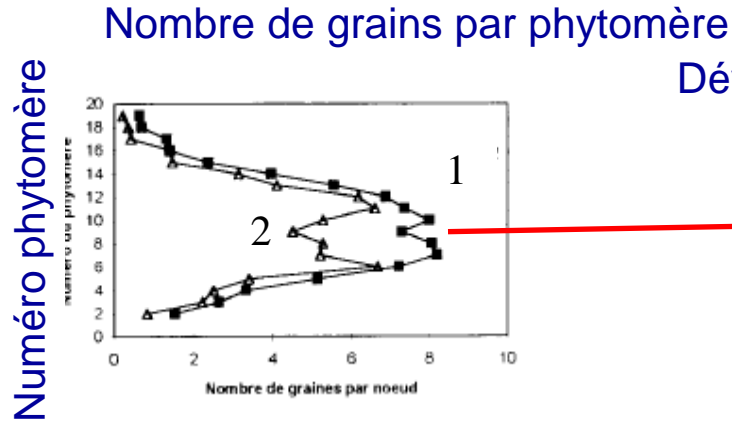
Temp. minimale



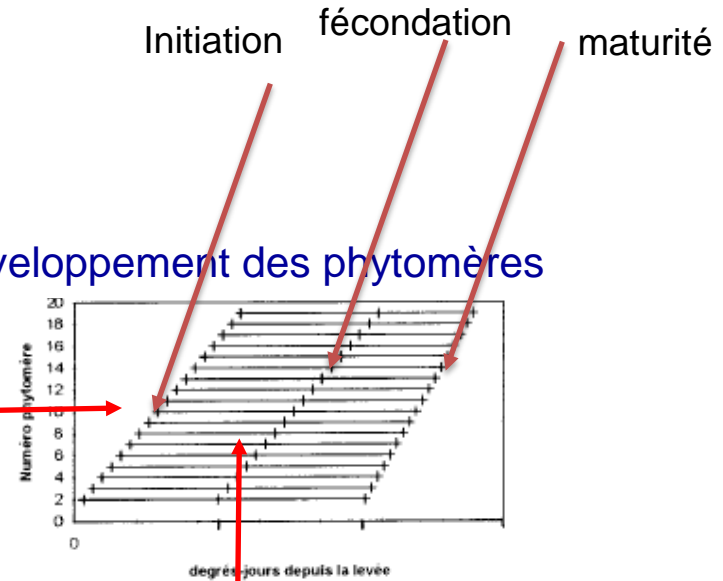
Temps thermique après la levée

# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

Méthode : confrontation des données environnementales au calendrier de développement pour expliquer le comportement des plantes



Développement des phytomères



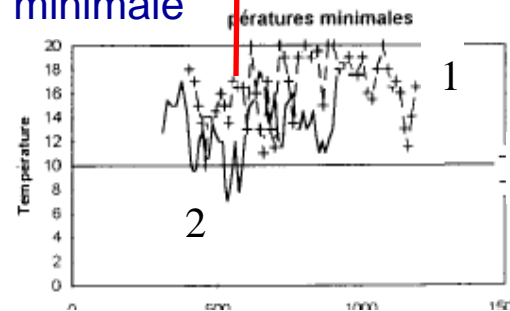
Soja : perte de rendement année 2

(même lieu, même génotype, même conduite agronomique)

Datation d'une phase de sensibilité aux faibles températures chez le soja (méiose)

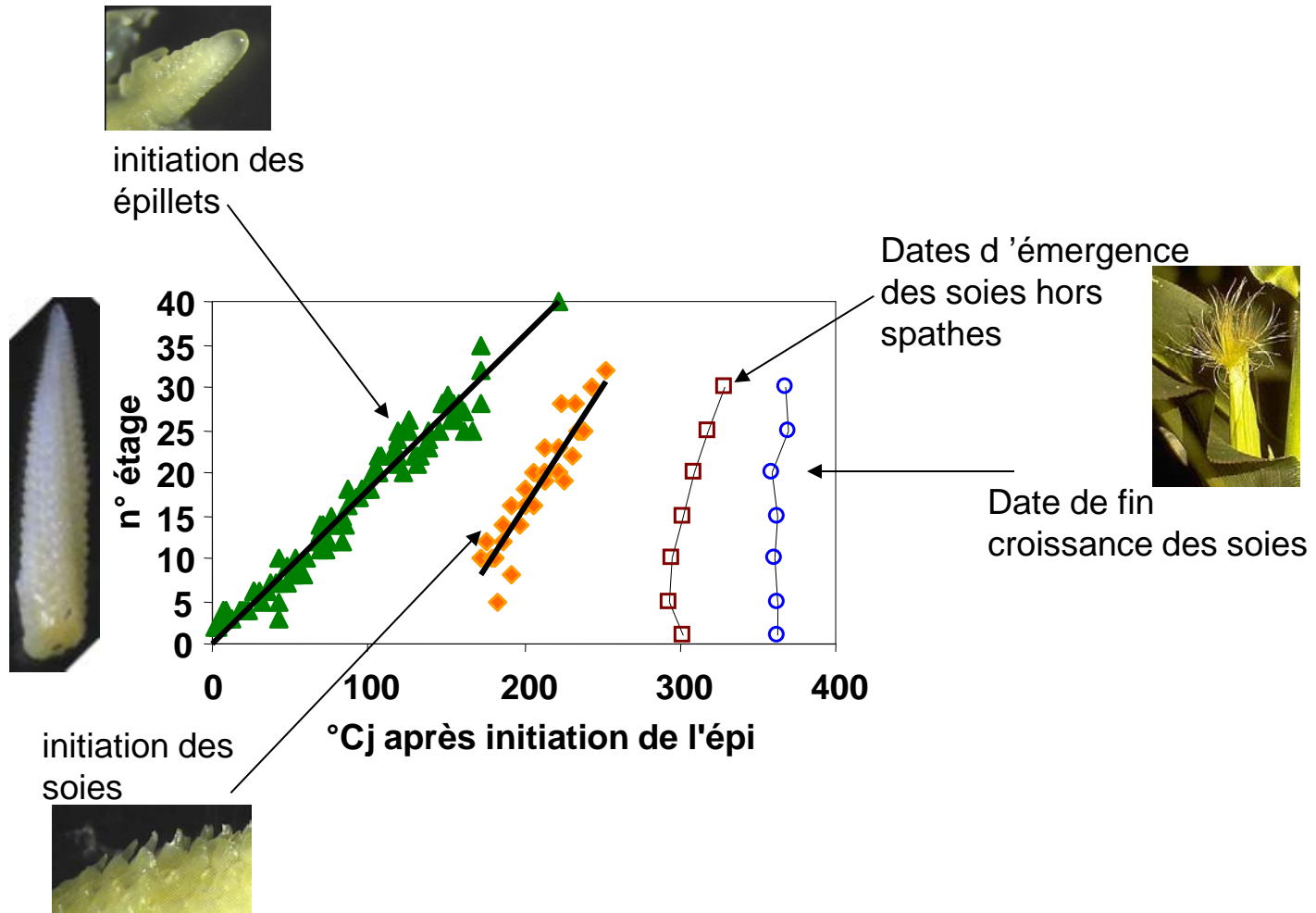
Conséquences : choix de dates de semis ; variétés tolérantes....

Temp. minimale



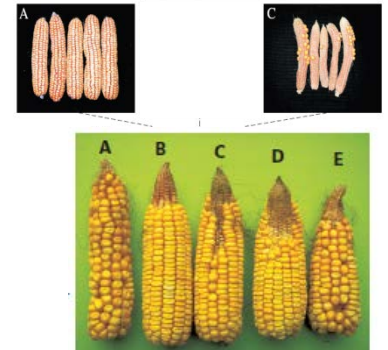
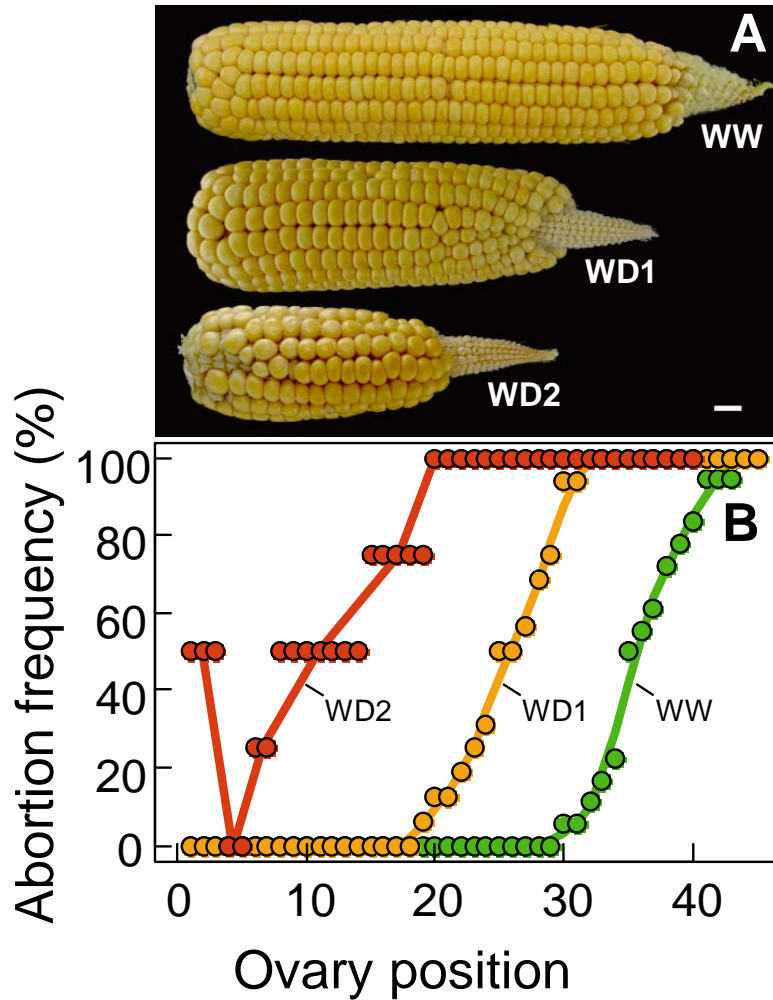
# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

## Cinétique de développement des organes reproducteurs de l'épi de maïs





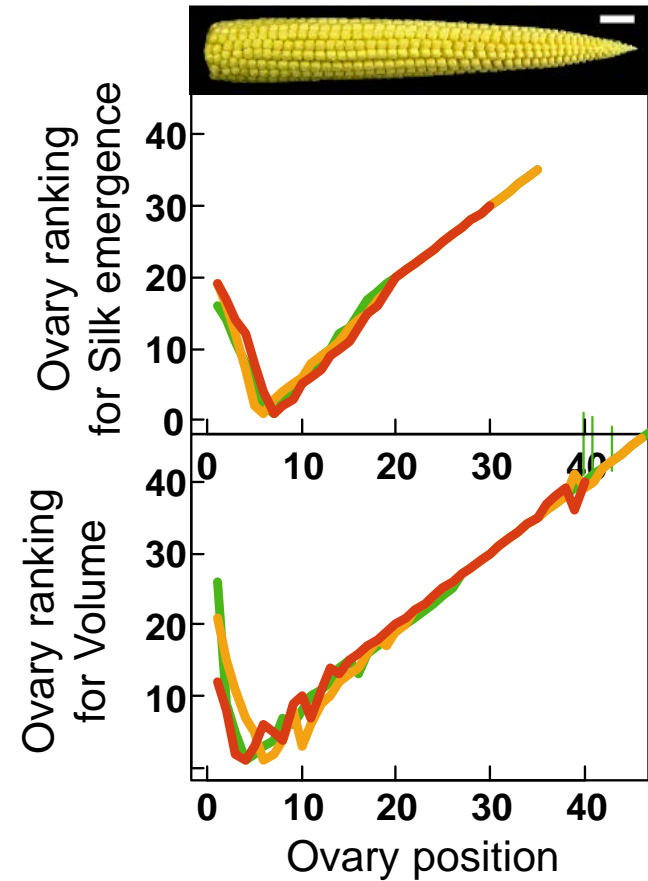
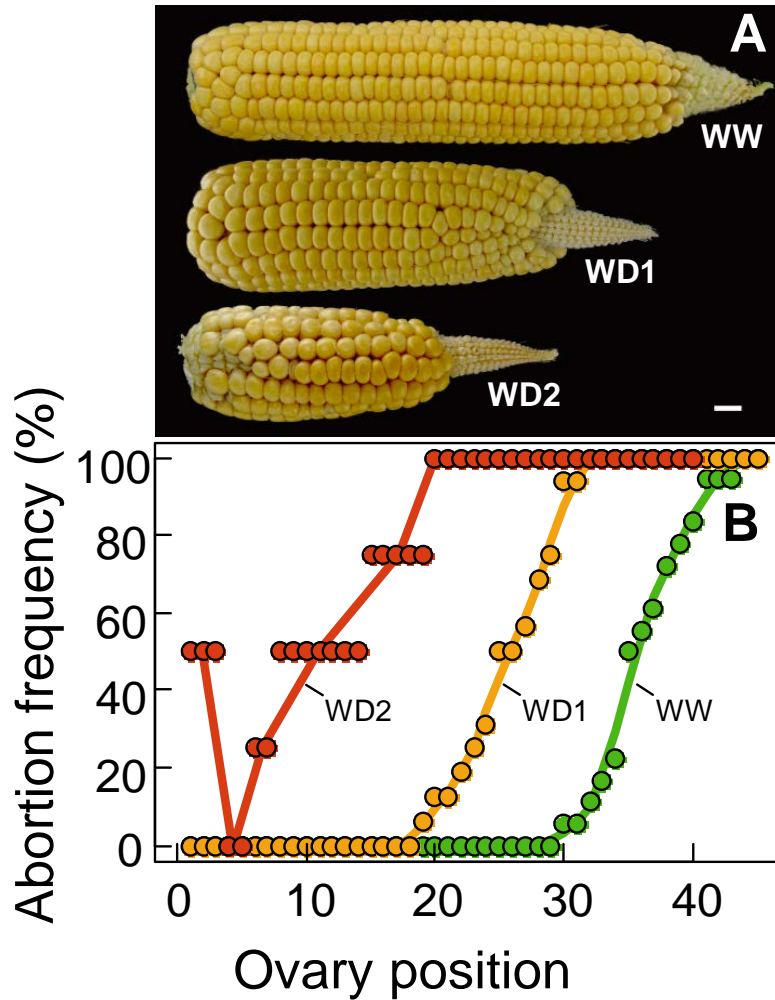
# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement



*Répartition spatiale des avortements :  
À l'apex de l'épi dans tous les cas  
À la base en déficit hydrique sévère*

Oury et al., 2015

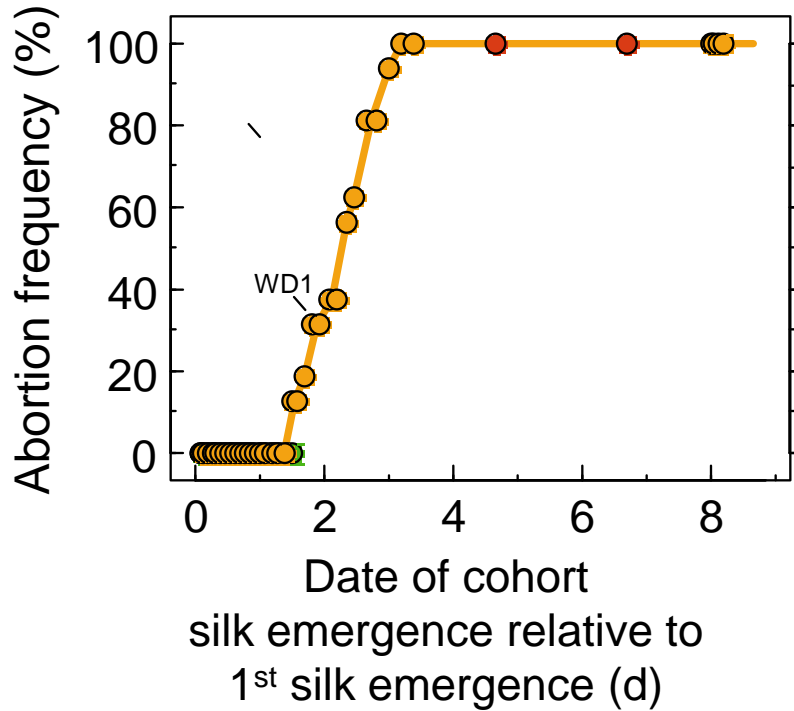
# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement



*Un modèle position-temps pour la date d'émergence des soies*

*Oury et al., 2015*

# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

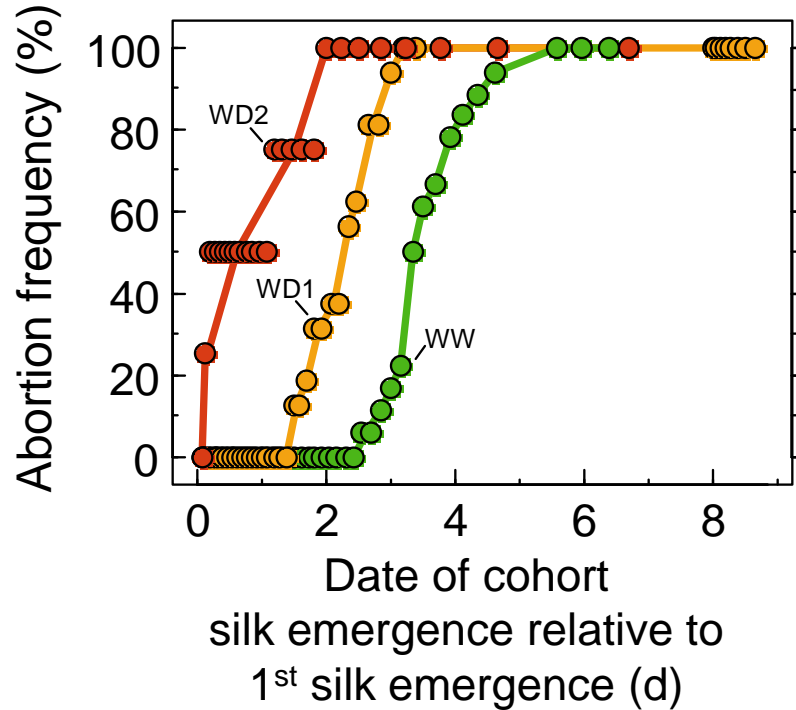


*Les ovaires qui avortent sont ceux qui portent les soies qui émergent le plus tard*

Oury et al., 2015

# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

*La répartition spatiale des avortements est expliquée par des décalages de développement*

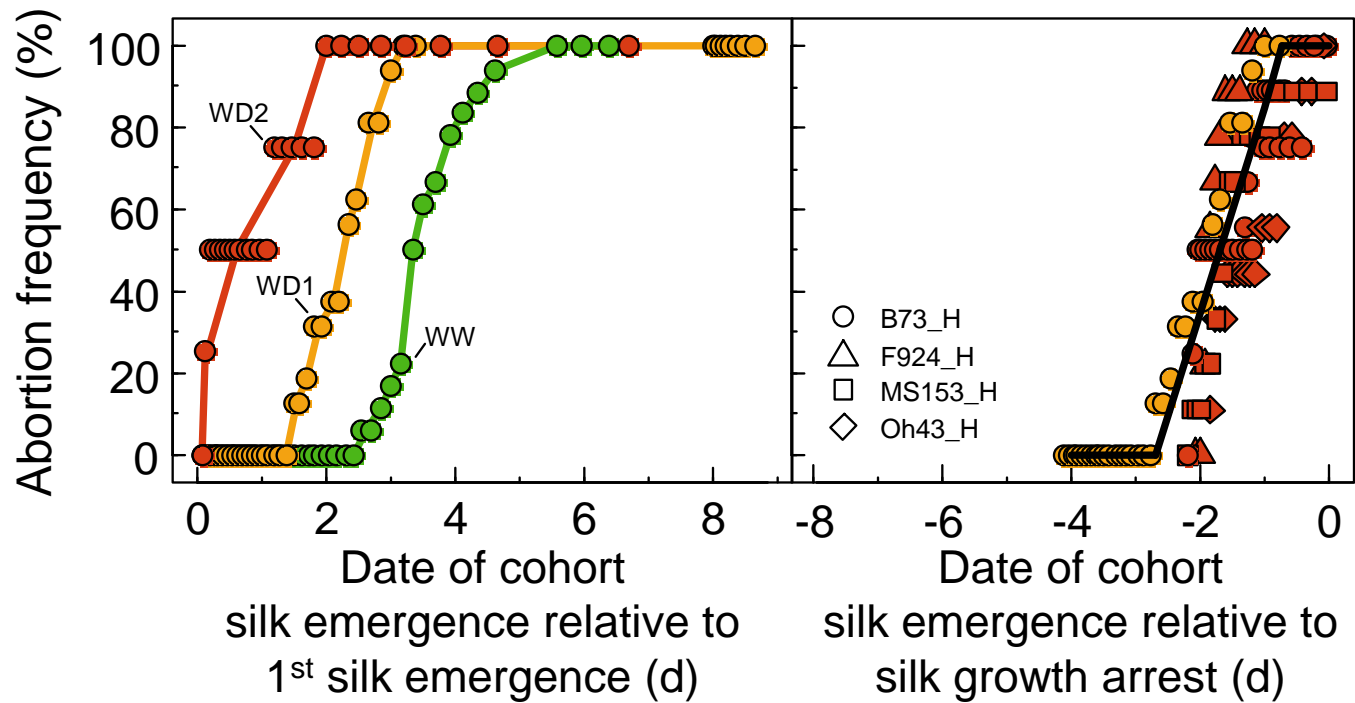


*Les ovaires qui avortent sont ceux qui portent les soies qui émergent le plus tard*

*.... dans tous les traitements, mais à des positions plus hautes en WW qu'en WD. La durée de la période d'émergence « efficace » est réduite en déficit hydrique*

# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

*La répartition spatiale des avortements est expliquée par des décalages de développement*



*Les ovaires qui avortent sont ceux qui portent les soies non émergées 2 jours avant l'arrêt de la croissance des soies*

*Relation commune à toutes les positions, traitements et génotypes. Oury et al., 2015*

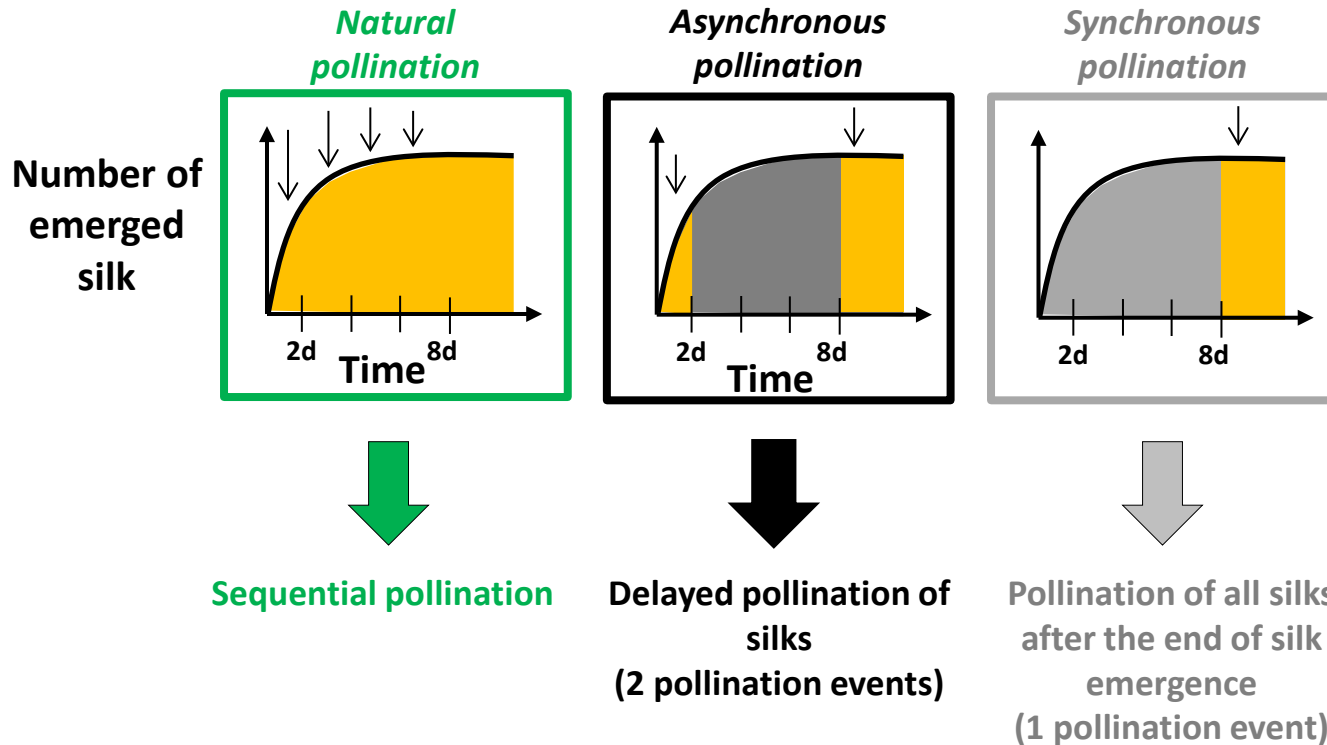
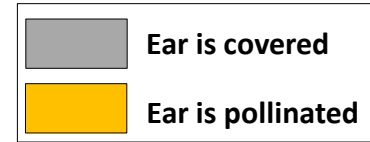
# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

## Les modalités de pollinisation modifient les avortements

### Pollination-dependent ovary abortion

Abortion = delayed pollination of silks

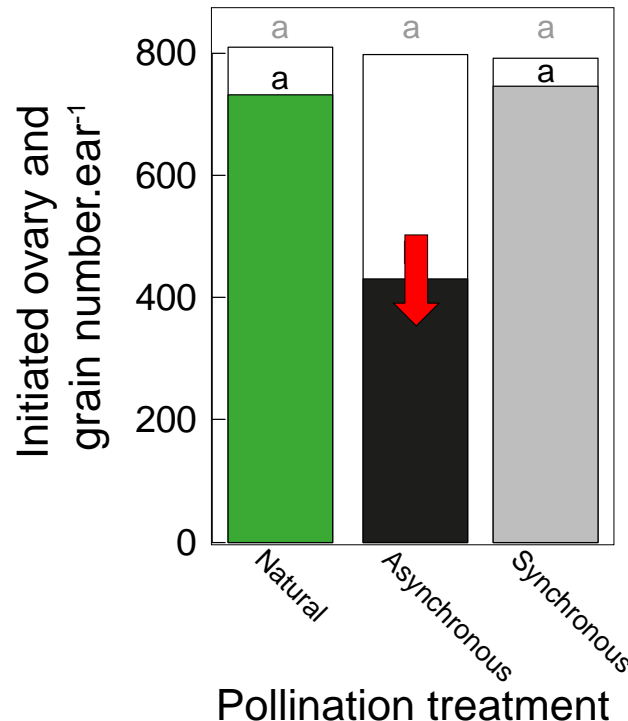
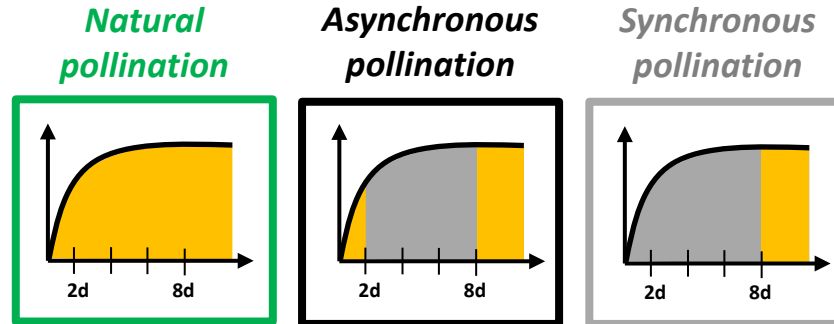
Pollination treatments:



# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

## Les modalités de pollinisation modifient les avortements

Natural ASync Sync



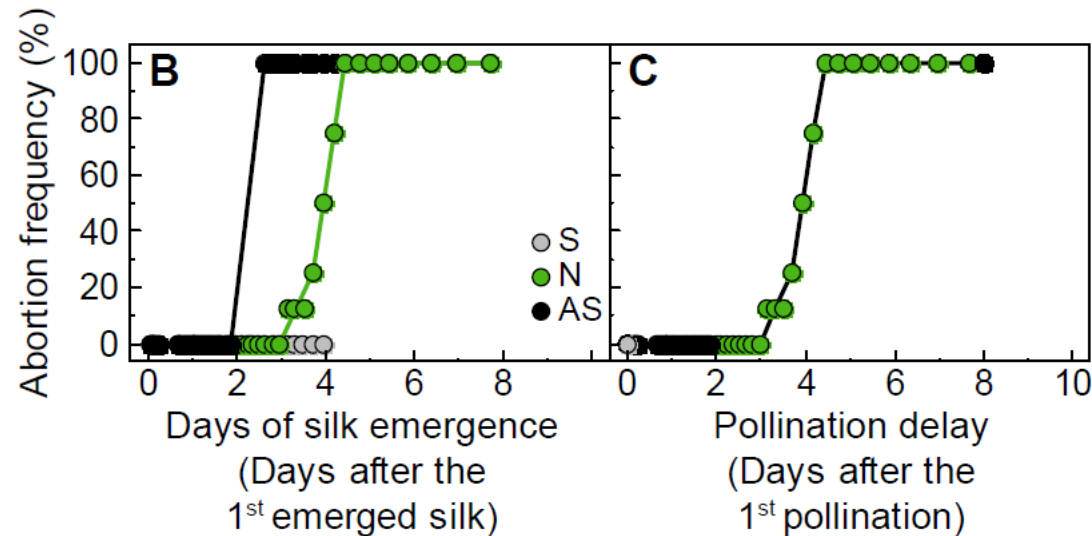
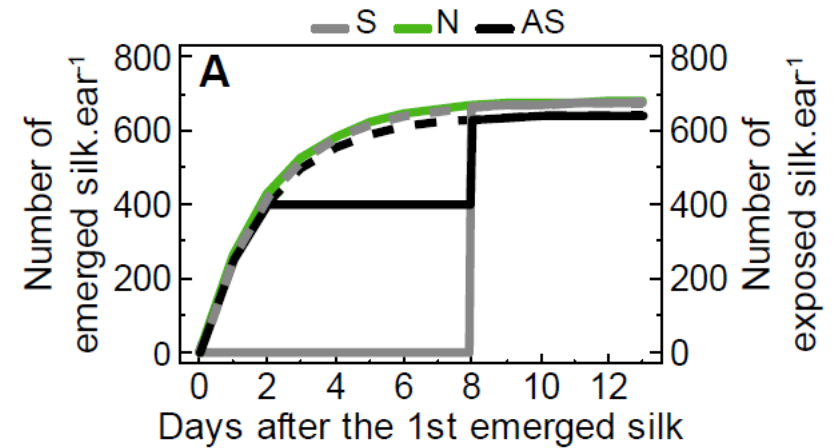
# Modèle de développement : un cadre d'analyse de la réponse à l'environnement

*La répartition spatiale des avortements est expliquée par des décalages de développement*



*Les ovaires qui avortent sont ceux qui sont pollinisés plus de 4 jours après la première pollinisation :*

*Relation commune à toutes les modalités de pollinisation*



Oury et al., 2015



# Plan du cours

## 1- Modélisation du développement reproducteur

- les étapes du développement reproducteur
- représentation à l'échelle de la plante
- un cadre d'analyse robuste de la réponse à l'environnement

## 2- Initiation des fleurs

- déterminisme du nombre d'inflorescences chez le pois
- initiation des fleurs et expansion des tissus sur le capitule de tournesol

## 3- Floraison- fécondation : exemple du maïs

- sensibilité du maïs au déficit hydrique pendant la floraison
- un contrôle via les processus de croissance des tissus ?
- la soie est une feuille comme une autre

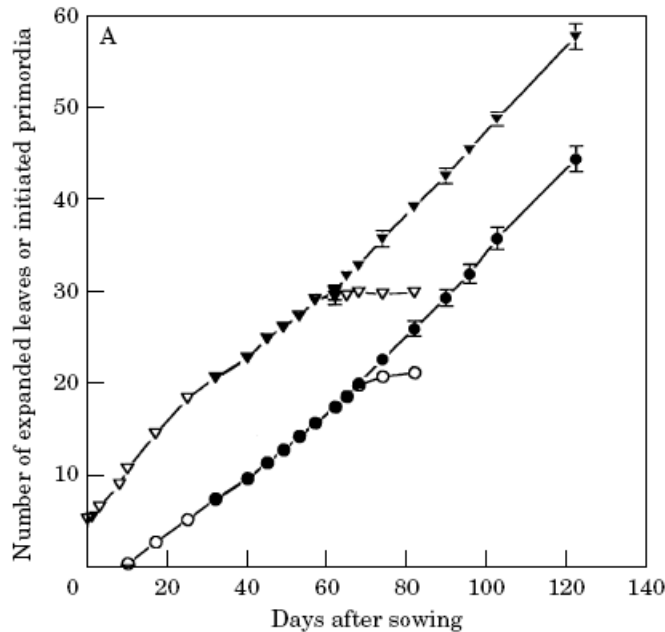
## 4- La période d'avortement des grains

- un contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?
- rôle des invertases

## 5- Accumulation de réserves dans le grain

- déterminisme de la vitesse de remplissage des grains
- remobilisation des réserves foliaires
- effet de l'environnement sur la composition du grain

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le pois



Lorsqu'on supprime les fleurs dès leur apparition, l'apex de pois continue à former indéfiniment de nouveaux phytomères portant à la fois des primordia de feuille et de fleurs : il n'y a pas sénescence de l'apex

Turc O, Lecoer J (1997) Ann Bot 80: 265-273

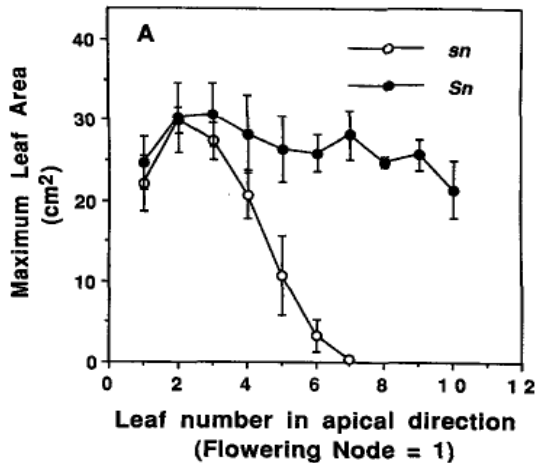
Signaux endogènes :

hormonaux ? Trophiques ?

**Leaf Primordium Initiation and Expanded Leaf Production are Co-ordinated through Similar Response to Air Temperature in Pea (*Pisum sativum* L.)**

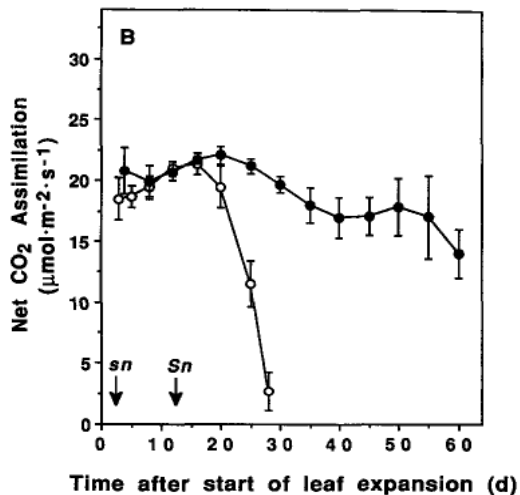
OLIVIER TURC\* and JEREMIE LECOEUR

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le pois



La mutation *sn* produit, en jours courts, le même effet que l'ablation des fleurs : la sénescence apicale est fortement retardée, de même que la sénescence des feuilles

Kelly MO, Spanswick RM (1997) Plant Physiol 114:1055-1059



Déterminisme génétique

Réponse à la photopériode

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le pois

Plant Physiol. (1988) 86, 978–982  
0032-0889/88/86/0978/05/\$01.00/0

## Photoperiodic and Genetic Control of Carbon Partitioning in Peas and Its Relationship to Apical Senescence<sup>1</sup>

Received for publication June 23, 1987 and in revised form October 28, 1987

MAUREEN O. KELLY\* AND PETER J. DAVIES  
*Section of Plant Biology, Cornell University, Ithaca, New York 14853*

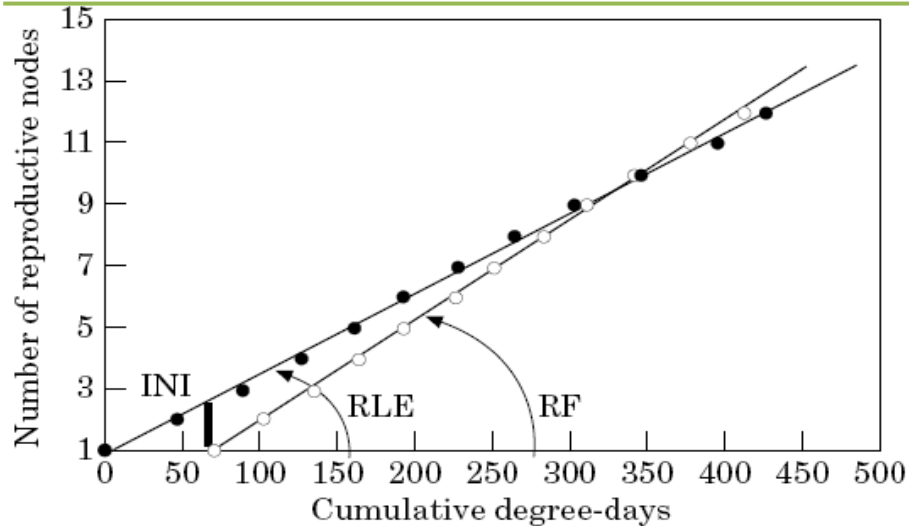
La mutation sn modifie l'allocation des assimilats au sein de la plante, en jours courts :

- plus d'assimilats vers le bourgeon terminal
- moins d'assimilats vers les organes reproducteurs, dès les stades précoces (primordia floraux dans l'apex)



Kelly MO, Davies PJ (1988) Plant Physiol 86:978-982

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le pois



Un modèle fondé sur la chronologie du développement foliaire vs développement reproducteur

Hypothèse : arrêt du développement lorsque le stade floraison/fécondation dépasse la dernière feuille déployée

FIG. 1. Progression of leaf emergence (●) and flowering opening (○) along the stem (mean for main stems and basal branches), for treatment G95-S3\* in the glasshouse. The three developmental parameters INI (initial node interval), RLE (rate of leaf emergence) and RF (rate of flowering) are also shown.

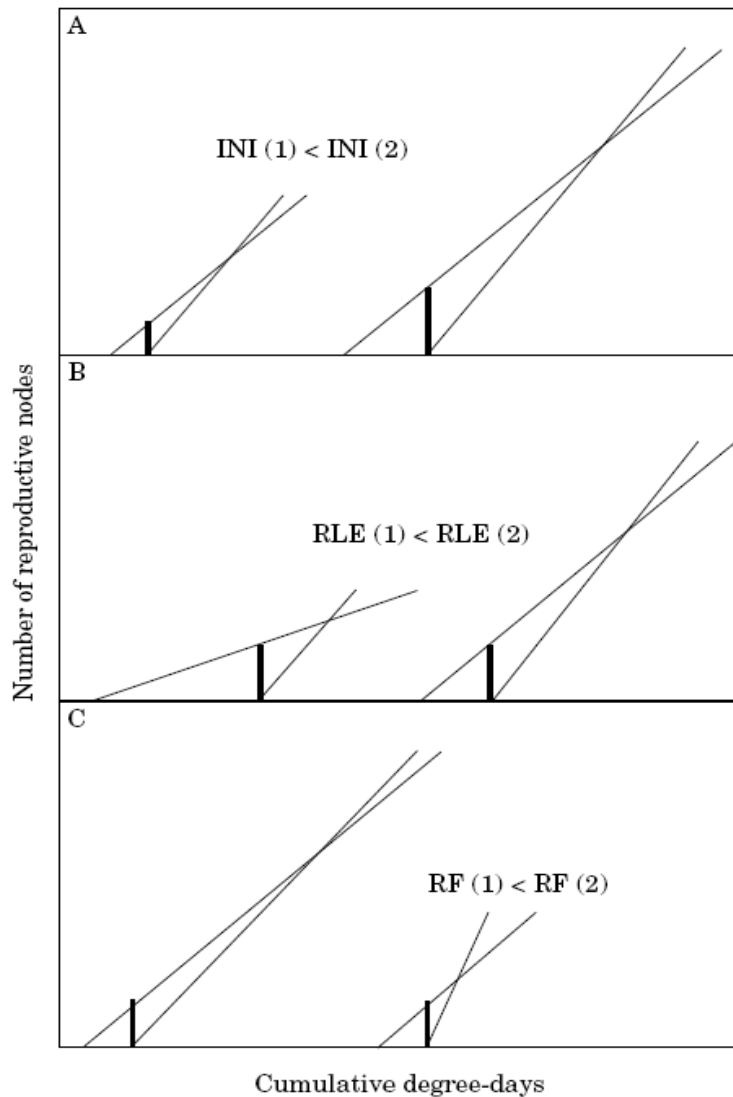
*Annals of Botany* **81**: 545–555, 1998

## A Model to Simulate the Final Number of Reproductive Nodes in Pea (*Pisum sativum* L.)

ROMAIN ROCHE\*, MARIE-HÉLÈNE JEUFFROY† and BERTRAND NEY

*Unité d'Agronomie INRA-INAPG, BP01, 78850 Thiverval-Grignon, France*

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le pois

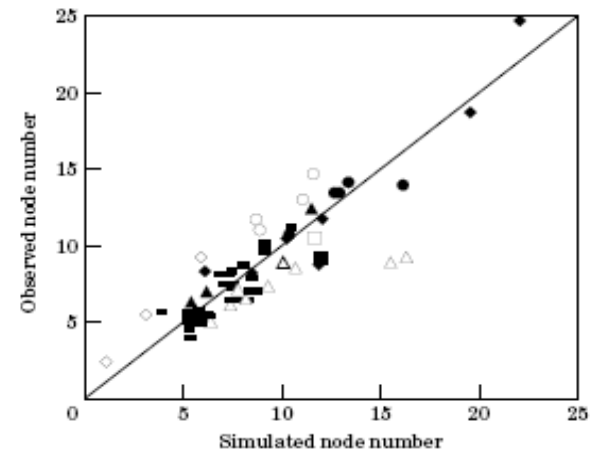


3 paramètres dans le modèle

Variation des paramètres:

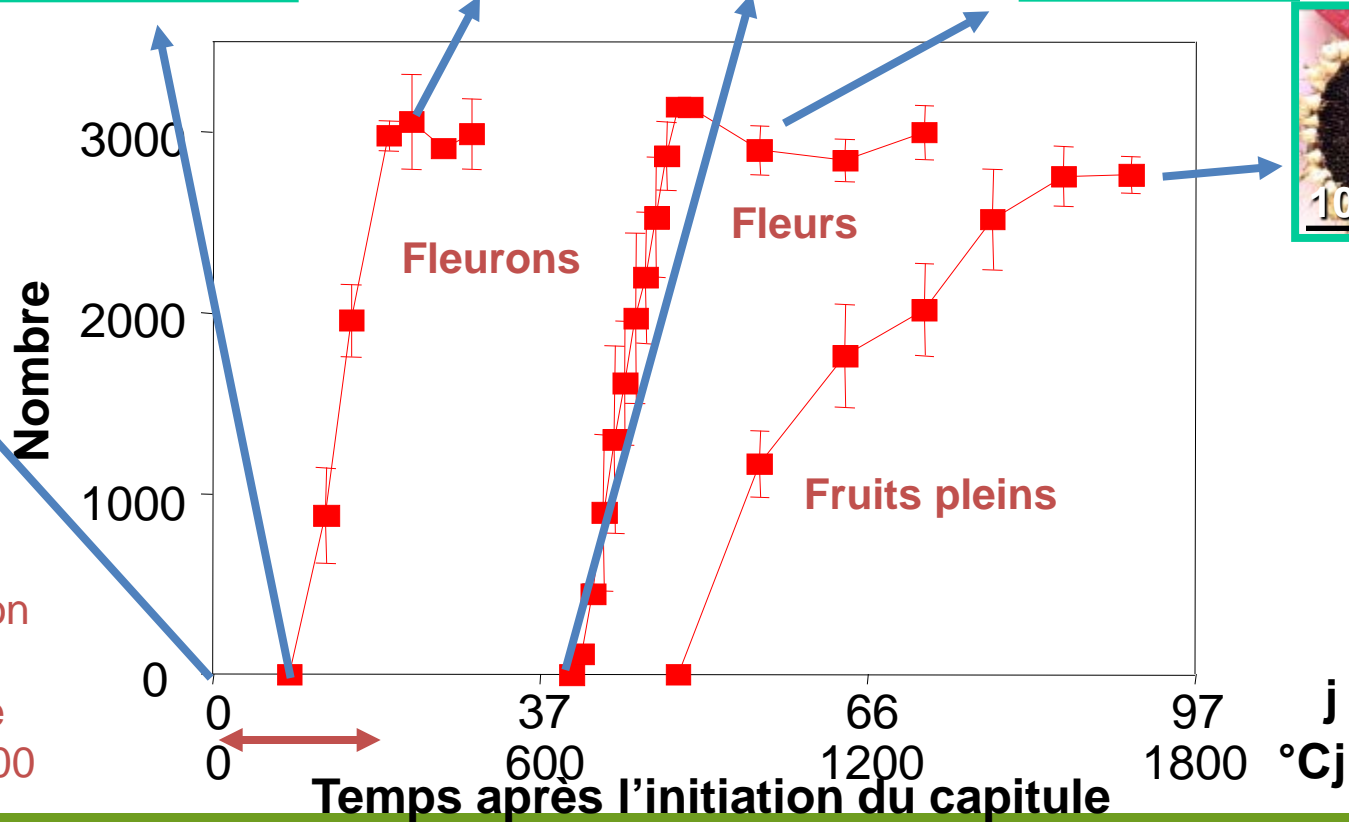
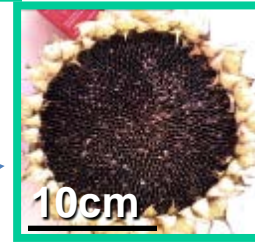
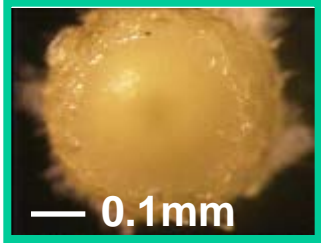
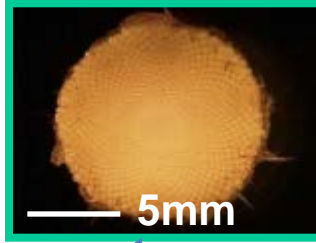
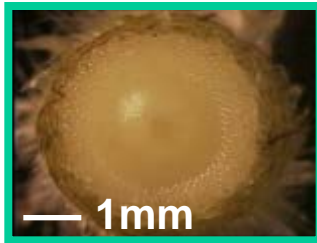
Facteurs environnementaux  
(photopériode ; contrainte hydrique)  
Facteurs génétiques

La contrainte hydrique réduit fortement  
le nombre d'étages reproducteurs chez  
le pois  
(accentuation de l'effet jours longs)



# Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol

Mise en place des organes reproducteurs de tournesol

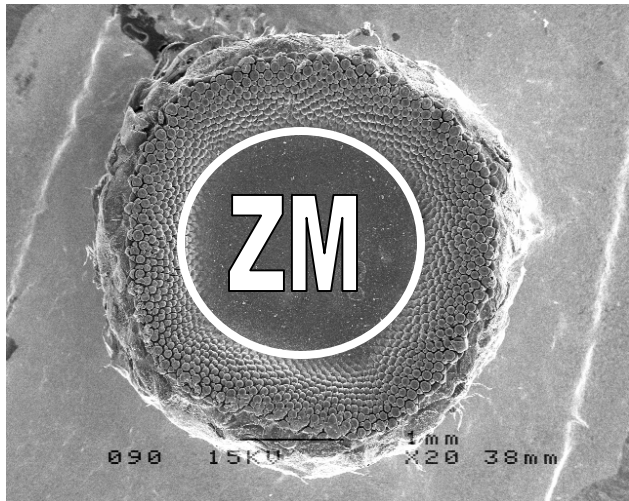


Période d'initiation des primordia : surface capitule multipliée par 2500

## Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol

Quelle relation quantitative entre l'initiation des fleurons et l'expansion du capitule ?

➤ Deux zones sur le capitule pendant l'initiation des fleurons :



- une zone externe qui porte les fleurons initiés
- une zone centrale méristématique (ZM)

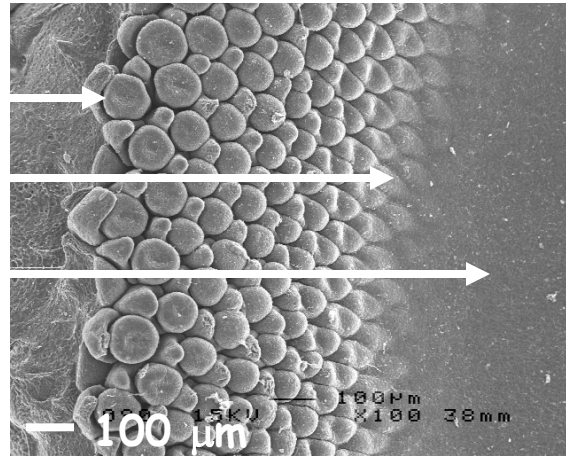
L'initiation des fleurons se produit à la frontière des deux zones, sur le front génératif



# Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol

Quelle relation quantitative entre l'initiation des fleurons et l'expansion du capitule ?

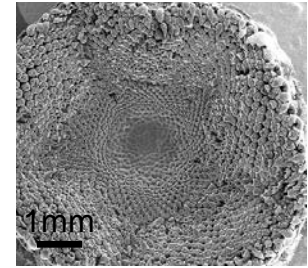
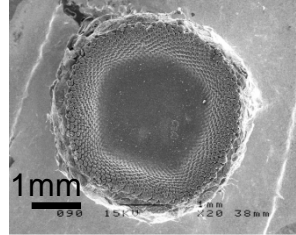
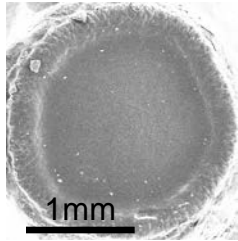
organe  
front génératif  
méristème



- production centripète par le méristème
- sur le front génératif
- expansion du méristème pour "régénérer" la zone génératrice

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol

## Initiation des fleurons sur le capitule de tournesol et expansion du méristème



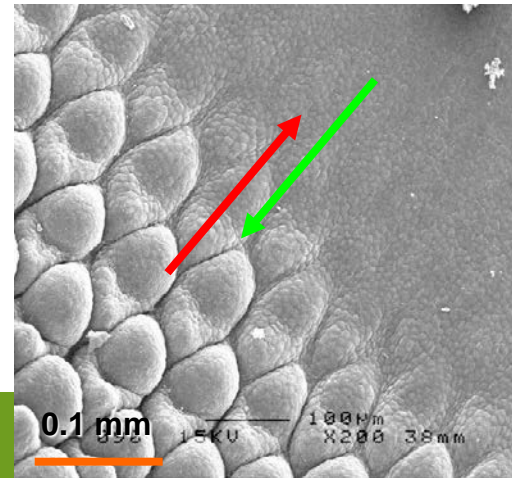
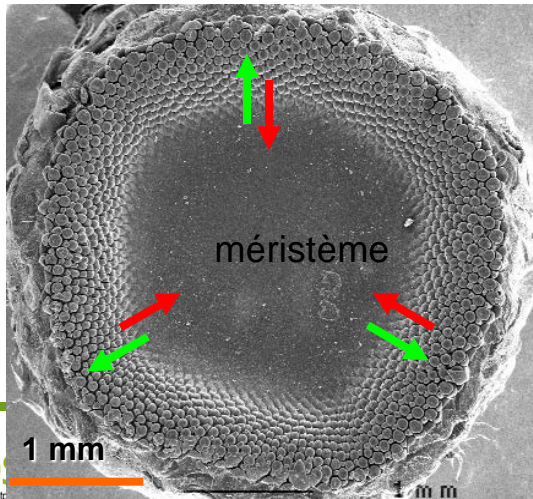
Début : initiation des premiers primordia à la périphérie du capitule

Fin : le nombre de grains potentiel est fixé

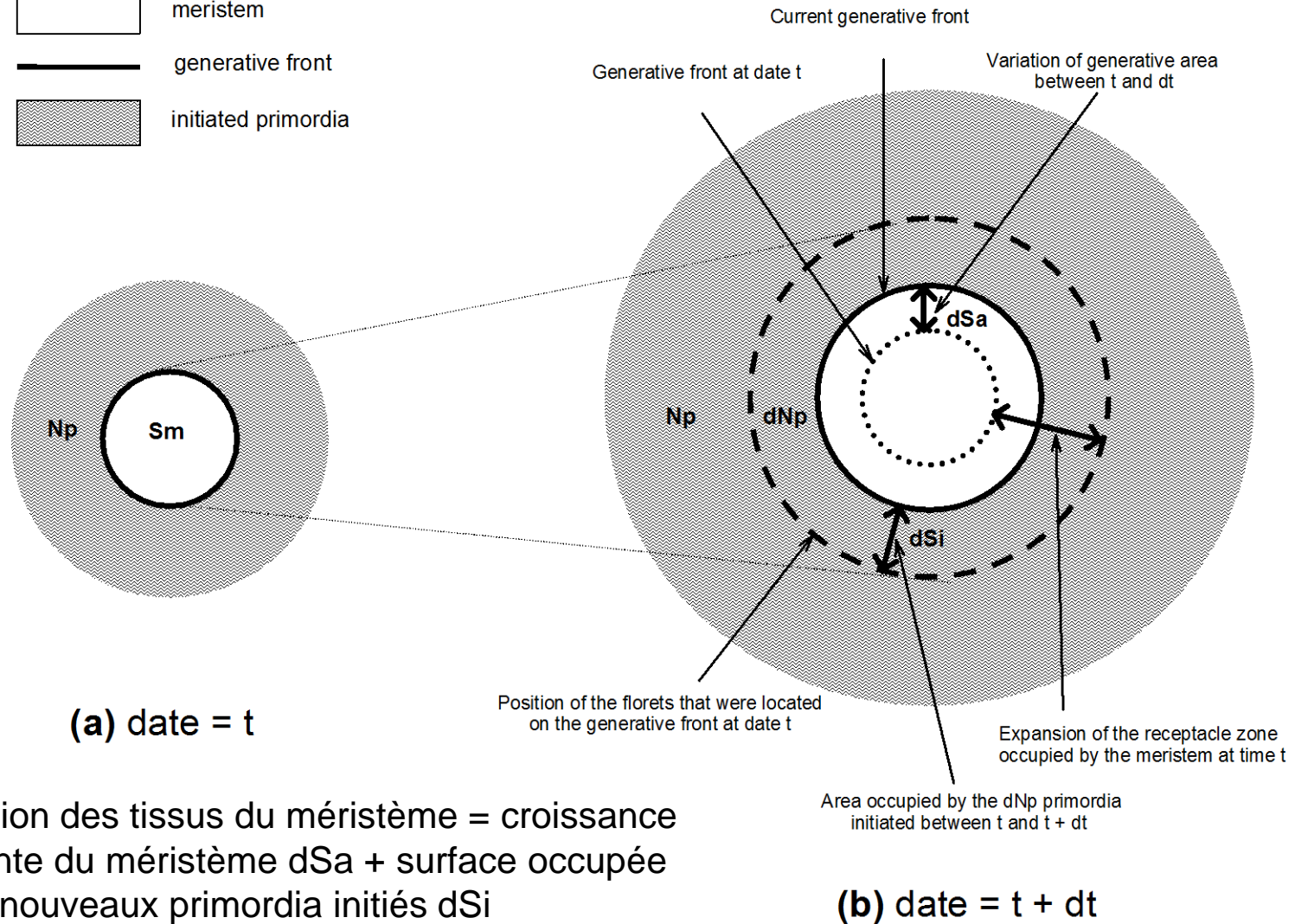
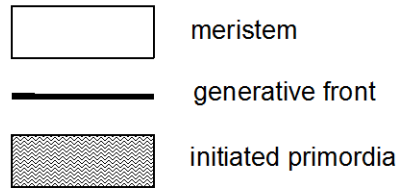
Au niveau du méristème

expansion des tissus : augmente taille méristème →

initiation des primordia des fleurons : diminue la taille du méristème →

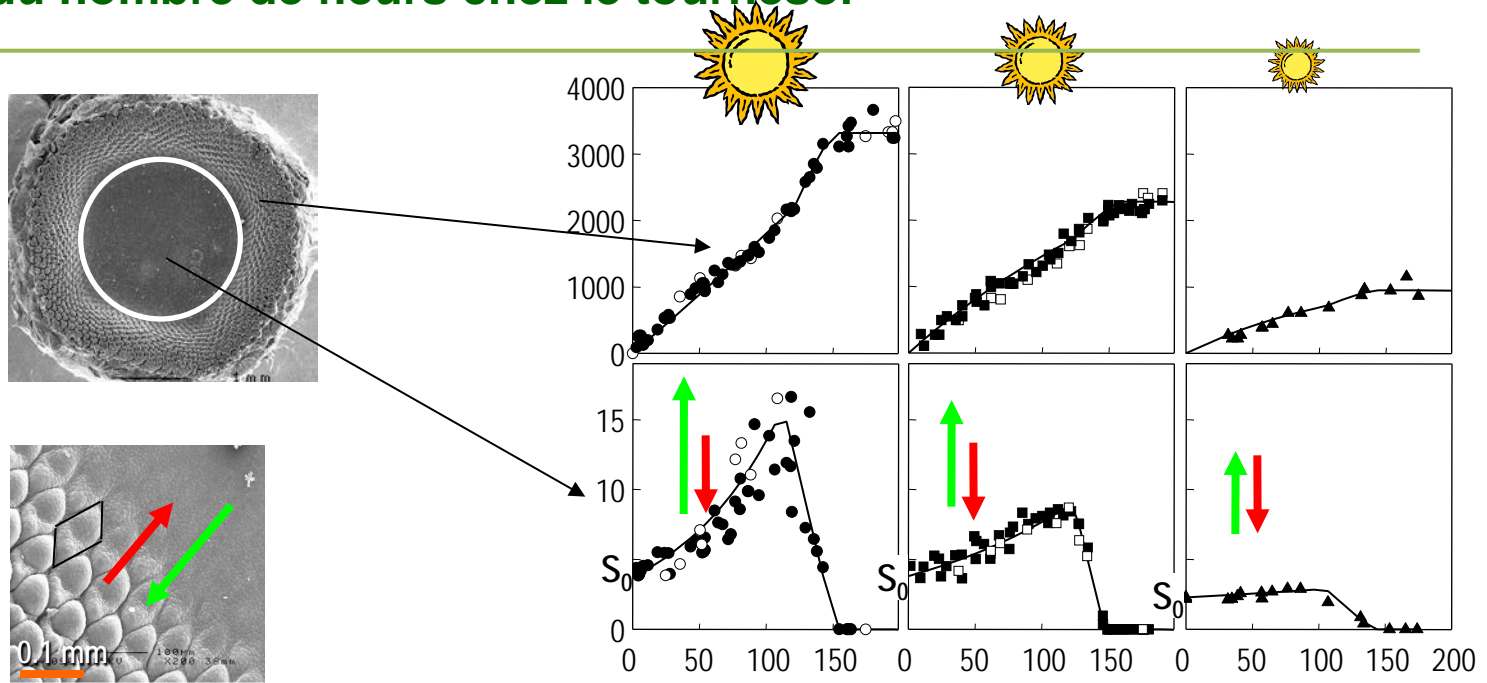


# Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol



Expansion des tissus du méristème = croissance apparente du méristème  $dSa$  + surface occupée par les nouveaux primordia initiés  $dSi$

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol



Suivi de la surface du méristème, du nombre de fleurons initiés et de la taille des primordia initiés dans différentes conditions environnementales : calcul des composantes de l'expansion du méristème ➔ ➔

Le nombre final de fleurons dépend directement des processus d'expansion du capitule

$R_m$  = vitesse relative d'expansion des tissus du méristème

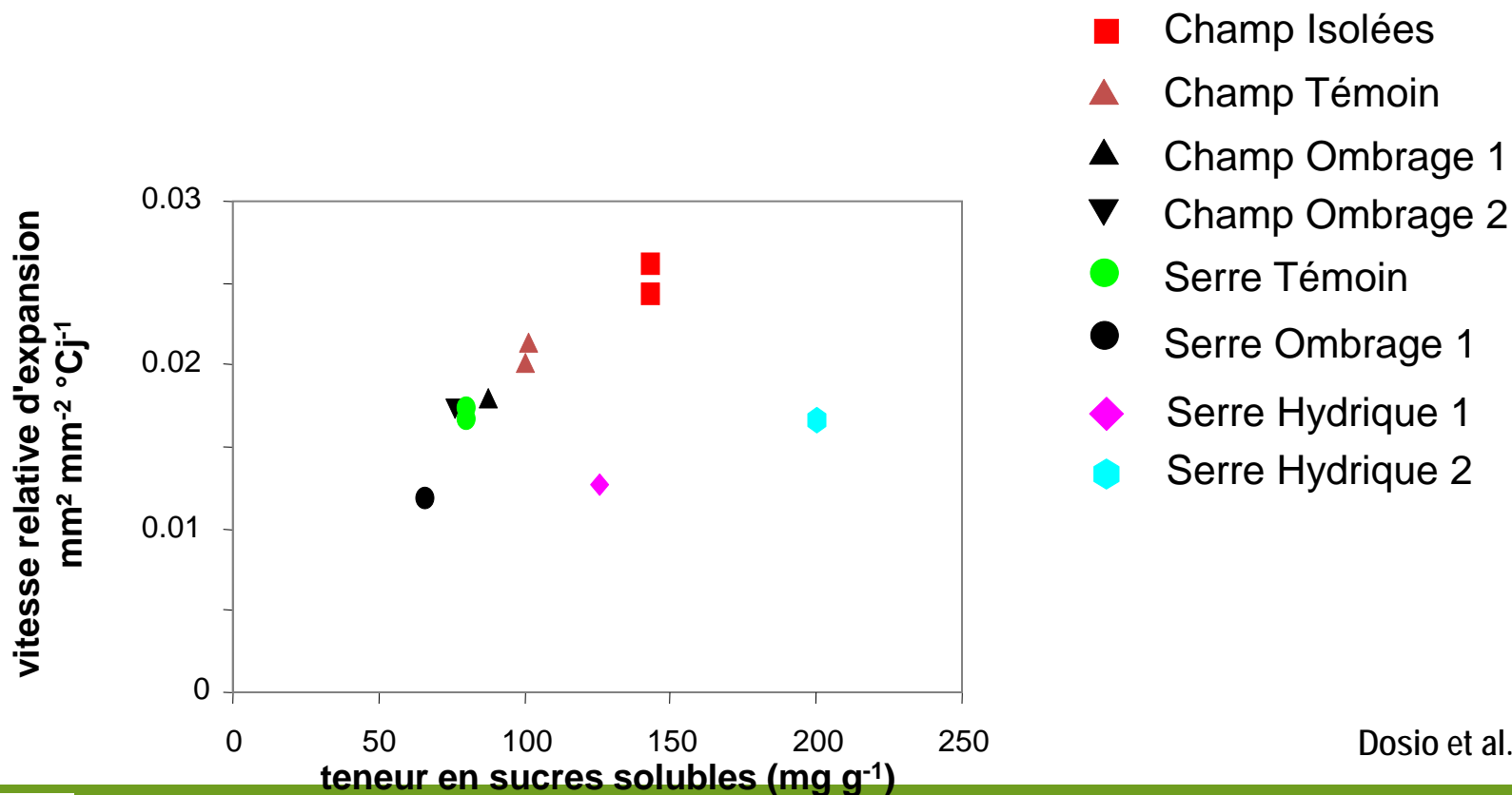
$$N_p = S_0 * 4.76 * [(\exp((R_m - 0.0254) * t_1) - 1) / (R_m - 0.0254) + 15.1 * \exp((R_m - 0.0144) * t_1)]$$

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol

## L'expansion des tissus est-elle limitée par le carbone ?

Dans le capitule de tournesol, la vitesse d'expansion du méristème est corrélée à la disponibilité en sucres...

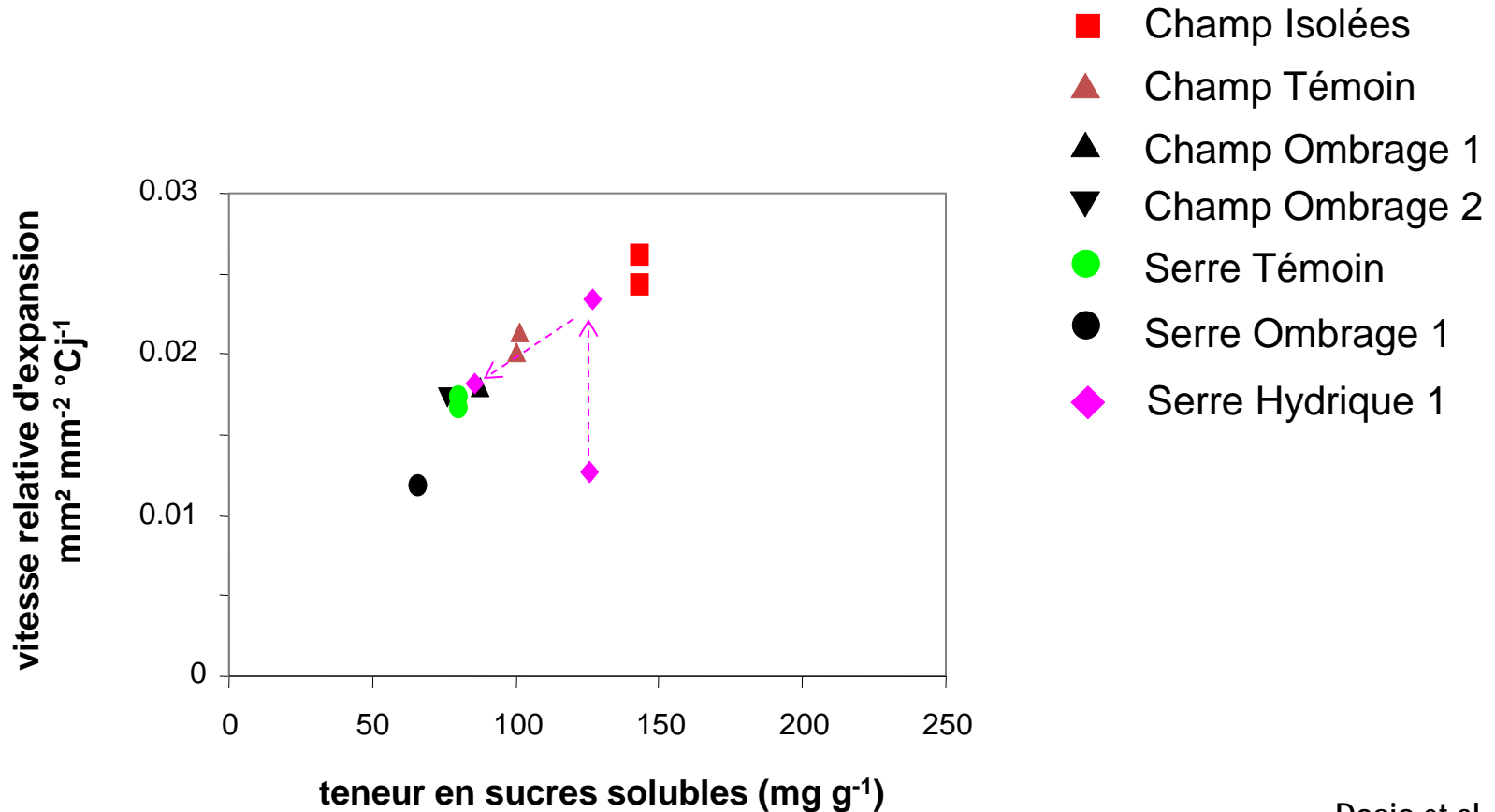
... ce qui n'est plus le cas en déficit hydrique.



Dosio et al., 2011

## L'expansion des tissus est-elle limitée par le carbone ?

Lors de la ré-irrigation de plantes stressées, une augmentation transitoire de la vitesse relative d'expansion du capitule est observée. On retrouve alors la corrélation entre vitesse d'expansion et disponibilité en sucres.

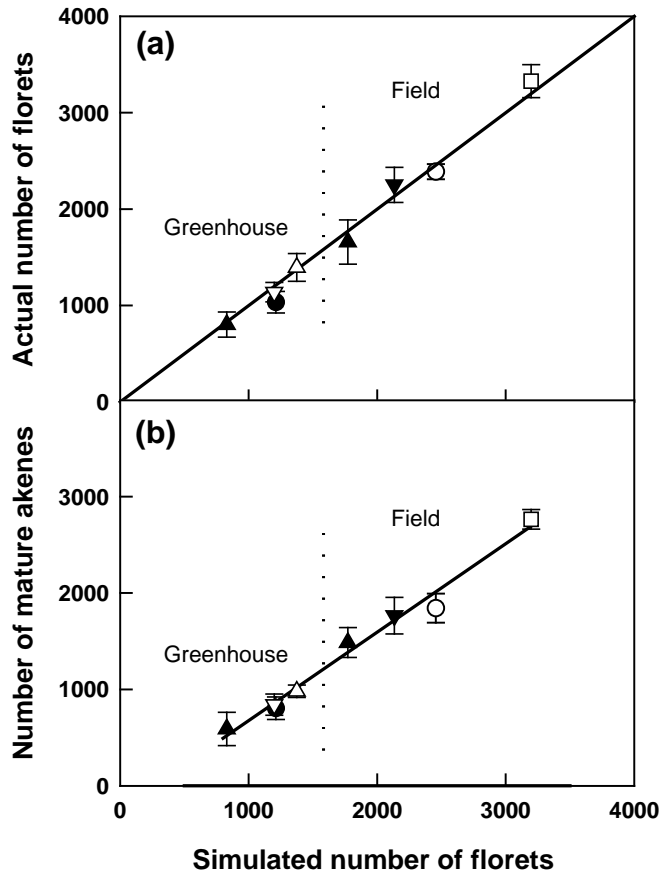


Dosio et al., 2011

# Déterminisme du nombre de fleurs chez le tournesol

Les processus d'expansion des tissus expliquent bien les variations de rendement en grains  
Ils ne sont pas limités par la disponibilité en carbone en cas de déficit hydrique.

(Muller et al., 2011)



Bonne prédiction du nombre de fleurons et du nombre final de grains avec le modèle fondé sur la vitesse d'expansion des tissus du méristème

# Plan du cours

## 1- Modélisation du développement reproducteur

- les étapes du développement reproducteur
- représentation à l'échelle de la plante
- un cadre d'analyse robuste de la réponse à l'environnement

## 2- Initiation des fleurs

- déterminisme du nombre d'inflorescences chez le pois
- initiation des fleurs et expansion des tissus sur le capitule de tournesol

## 3- Floraison- fécondation : exemple du maïs

- sensibilité du maïs au déficit hydrique pendant la floraison
- un contrôle via les processus de croissance des tissus ?
- la soie est une feuille comme une autre

## 4- La période d'avortement des grains

- un contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?
- rôle des invertases

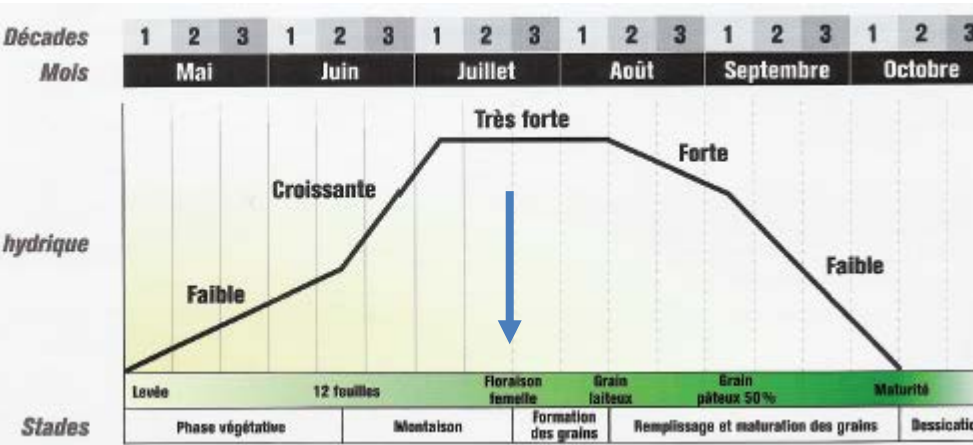
## 5- Accumulation de réserves dans le grain

- déterminisme de la vitesse de remplissage des grains
- remobilisation des réserves foliaires
- effet de l'environnement sur la composition du grain



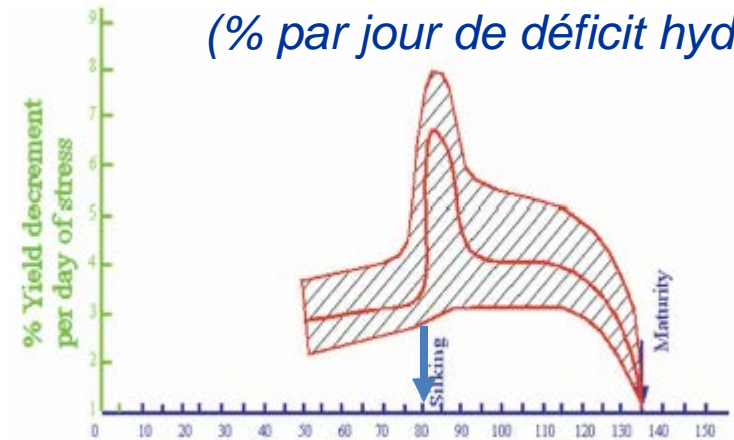
# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies

*La sensibilité au déficit hydrique est maximale autour de la floraison*



Arvalis 2009

*Perte de rendement  
(% par jour de déficit hydrique)*



*Jours après semis*

Araus 2012

# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies

*Particularité de la floraison du maïs :  
Séparation spatiale des inflorescences  
mâle (panicule) et femelle (épi)*



Arvalis 2009

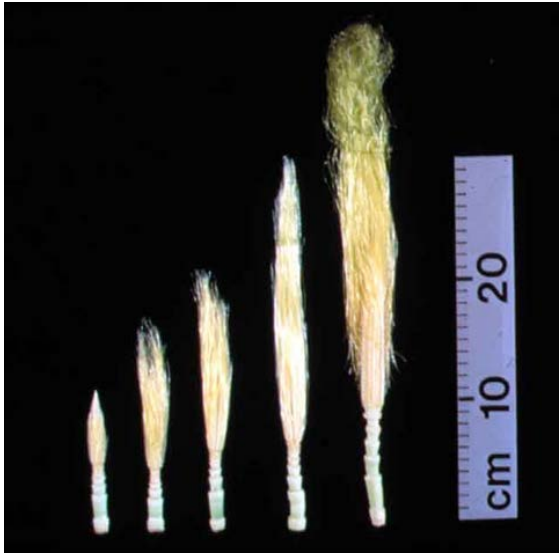
*Présence de bractées (spathes) autour de l'épi : forte  
croissance des styles (soies) pour être accessible au pollen*

# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies

Panicule



Epi



*How a Corn Plant Develops  
Iowa State University Press*

# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies

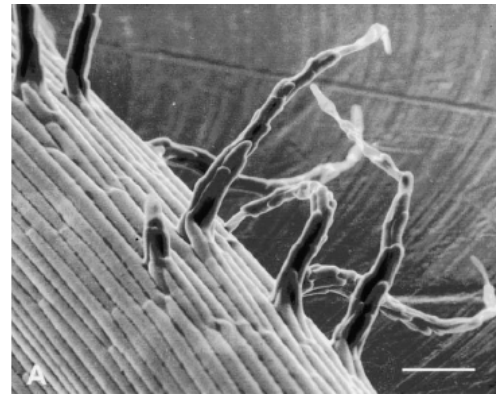


© B. Escafe

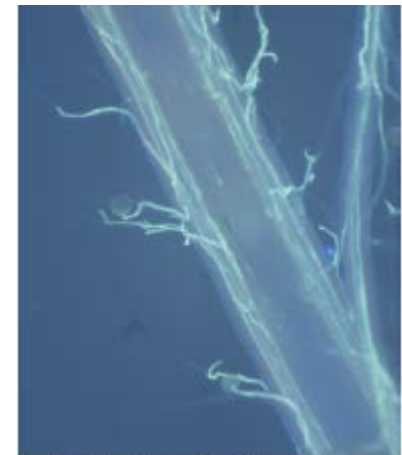
*Pollinisation :*  
*Déhiscence des anthères*  
*Dépôt de grains de pollen sur la soie*  
*Germination du pollen et*  
*progression du tube*  
*pollinique*



A. J. B. 10

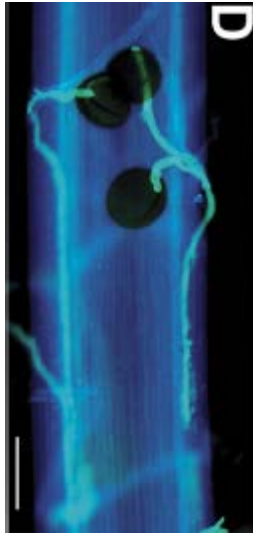


A



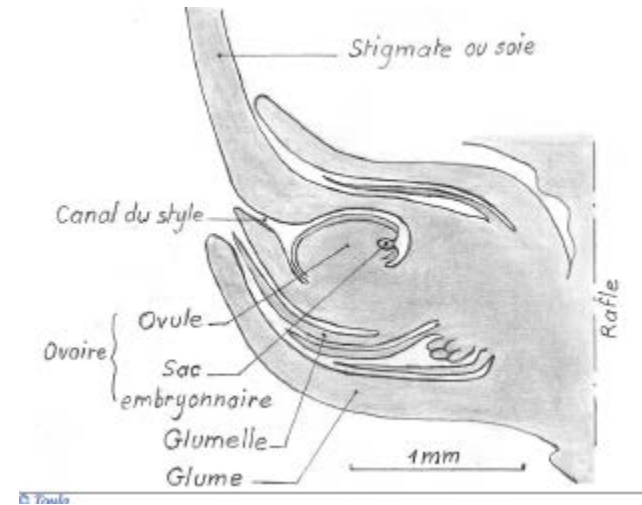
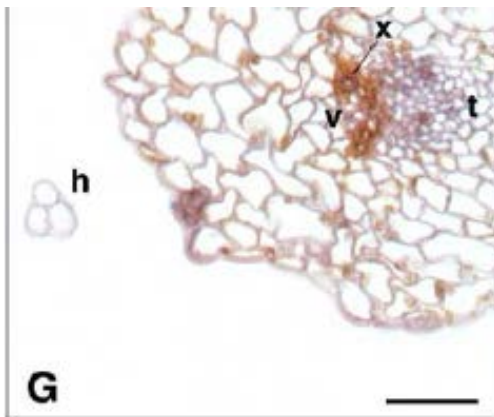
© C. Dumat Laboratoire RDP ENS Lyon

# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies



*Progression du tube pollinique dans un tissu spécialisé (t) le long des vaisseaux (v)*

*Fécondation de l'ovule*



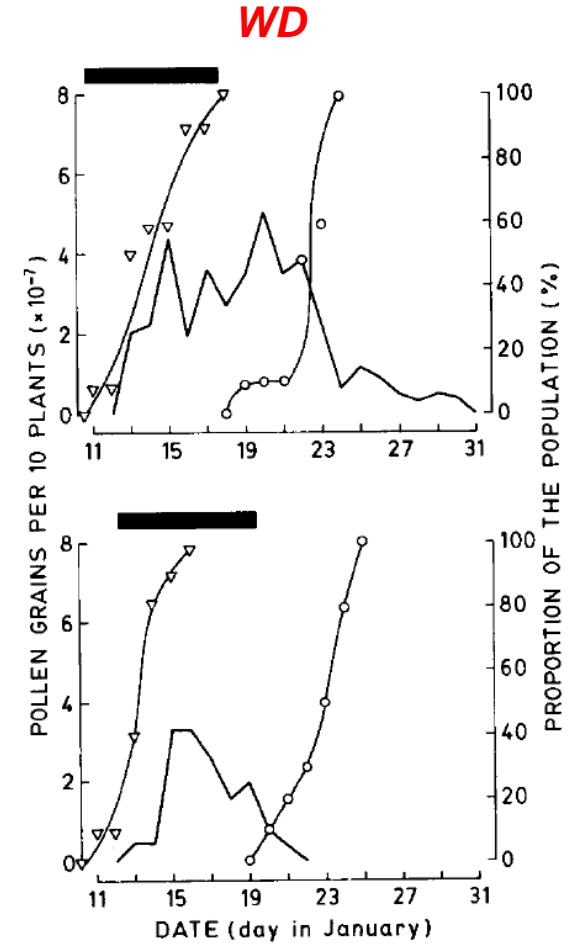
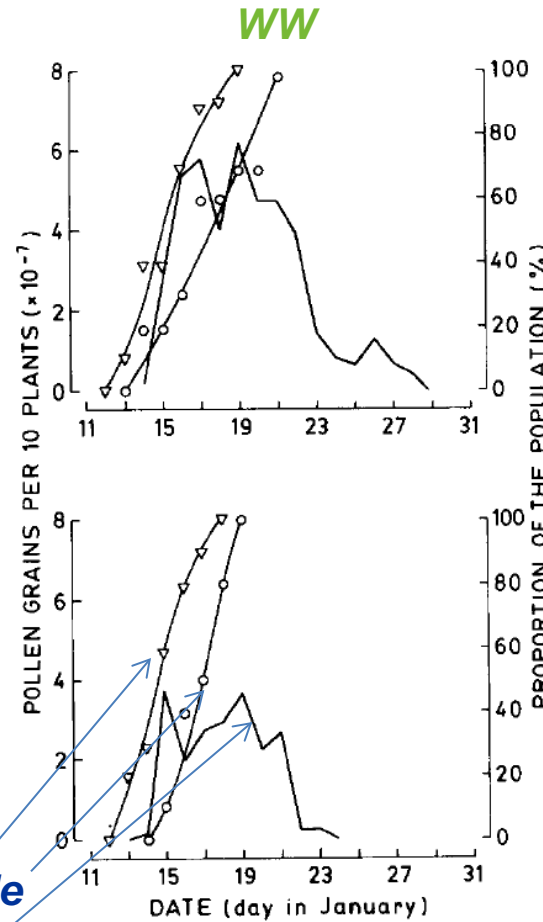
# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies

La floraison femelle est beaucoup plus sensible aux contraintes environnementales que la date de diffusion du pollen.

ASI = Anthesis Silking Interval = délai de floraison femelle

symptôme de la contrainte subie par la plante.

% plantes anthèse  
% plantes flo femelle  
Grains de pollen

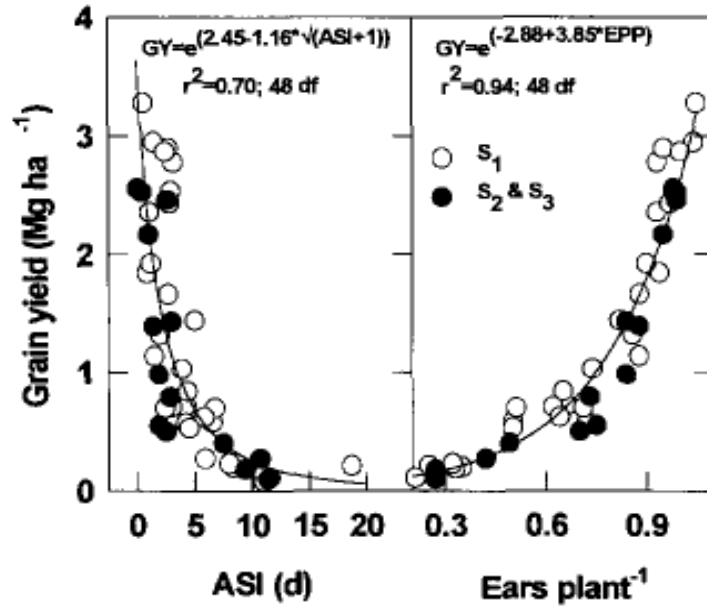


Date

Date

Hall, 1982

# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies



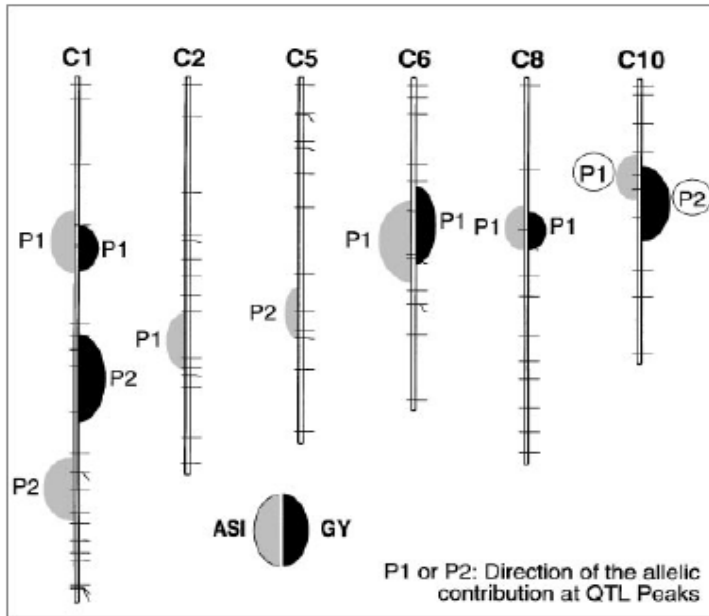
*Rendement en grain et délai de floraison femelle (ASI) sont corrélés négativement*

The importance of the anthesis–silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize

J. Bolaños<sup>\*</sup>, G.O. Edmeades

Field Crops Research 48 (1996) 65–80

# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies



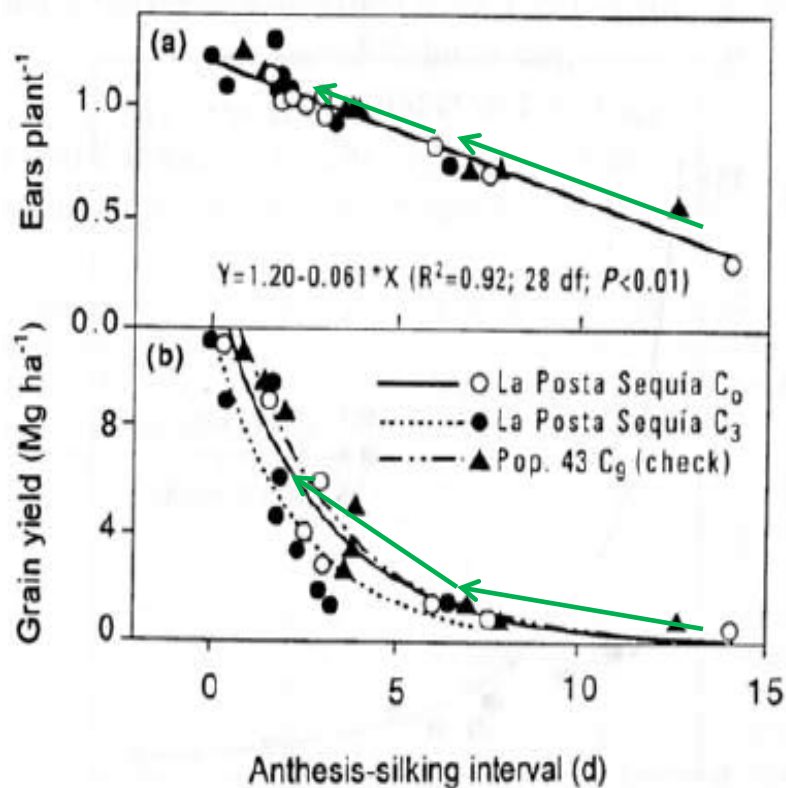
*Co-localisation de QTLs de rendement et d'ASI :*

*Liaison génétique entre le maintien du rendement en situation de déficit hydrique et le maintien d'une floraison synchrone (ASI court)*

*Ribaut et al. (1997) TAG 94:887-896*



## La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies



*Travaux du CIMMYT sur populations de maïs tropicaux*

*Cycles de sélection récurrente sur le maintien du rendement en situation sèche*

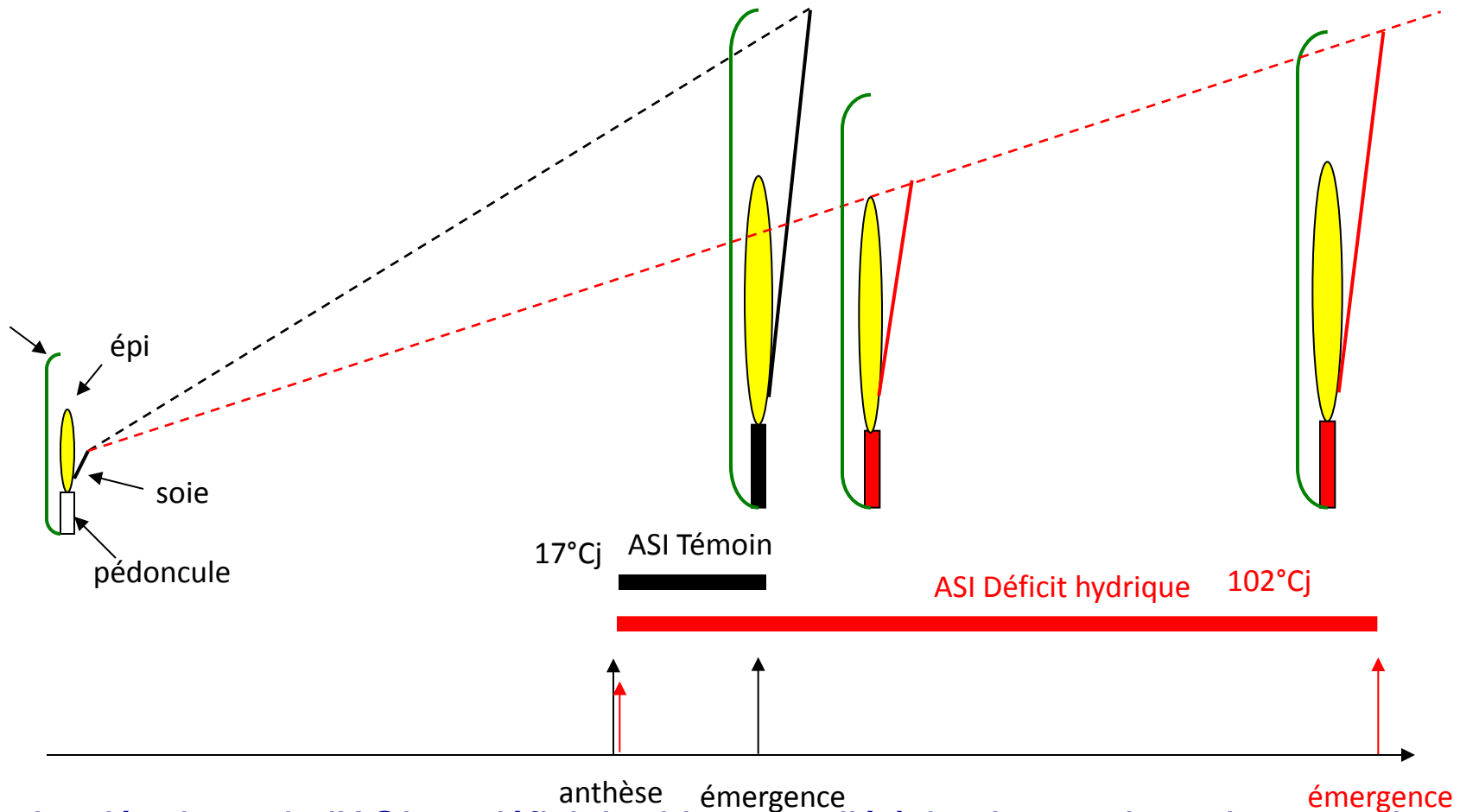
*Edmeades et al. 1993 Crop Science 33: 1029-1035*

*Monneveux et al., 2006 Crop Science 46: 180-191*

*On observe un déplacement le long de la courbe au cours des cycles de sélection. L'amélioration du rendement et la réduction d'ASI vont de pair.*

# La sensibilité du maïs au déficit hydrique est liée à l'émergence des soies

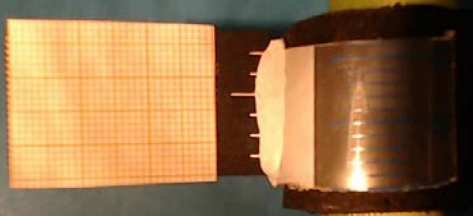
L'émergence des soies résulte d'une course de vitesse entre le sommet de la soie et le sommet des spathes



Le décalage de l'ASI en déficit hydrique est lié à la vitesse de croissance des soies

## Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

Days after first SE: -1 - Time : 03:36  
Water deficit period



Source: Oury et al. 2015-INRA-LEPSE

SE=silk emergence

Days after first SE: -1 - Time: 11:45  
Well-watered



Source: Oury et al. 2015-INRA-LEPSE

SE=silk emergence

*Toutes les soies stoppent leur croissance simultanément :*

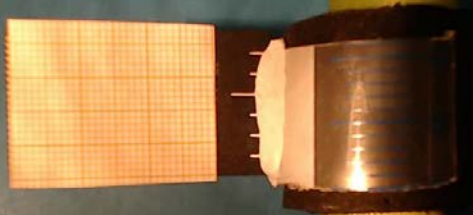
*- dès le 2<sup>ème</sup> jour en déficit hydrique*

*- 5-6 jours après la 1<sup>ère</sup> émergence en bien irrigué*

Oury et al., 2015

## Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

Days after first SE: -1 - Time : 03:36  
Water deficit period



Source: Oury et al. 2015-INRA-LEPSE

SE=silk emergence

Days after first SE: -1 - Time: 11:45  
Well-watered



Source: Oury et al. 2015-INRA-LEPSE

SE=silk emergence

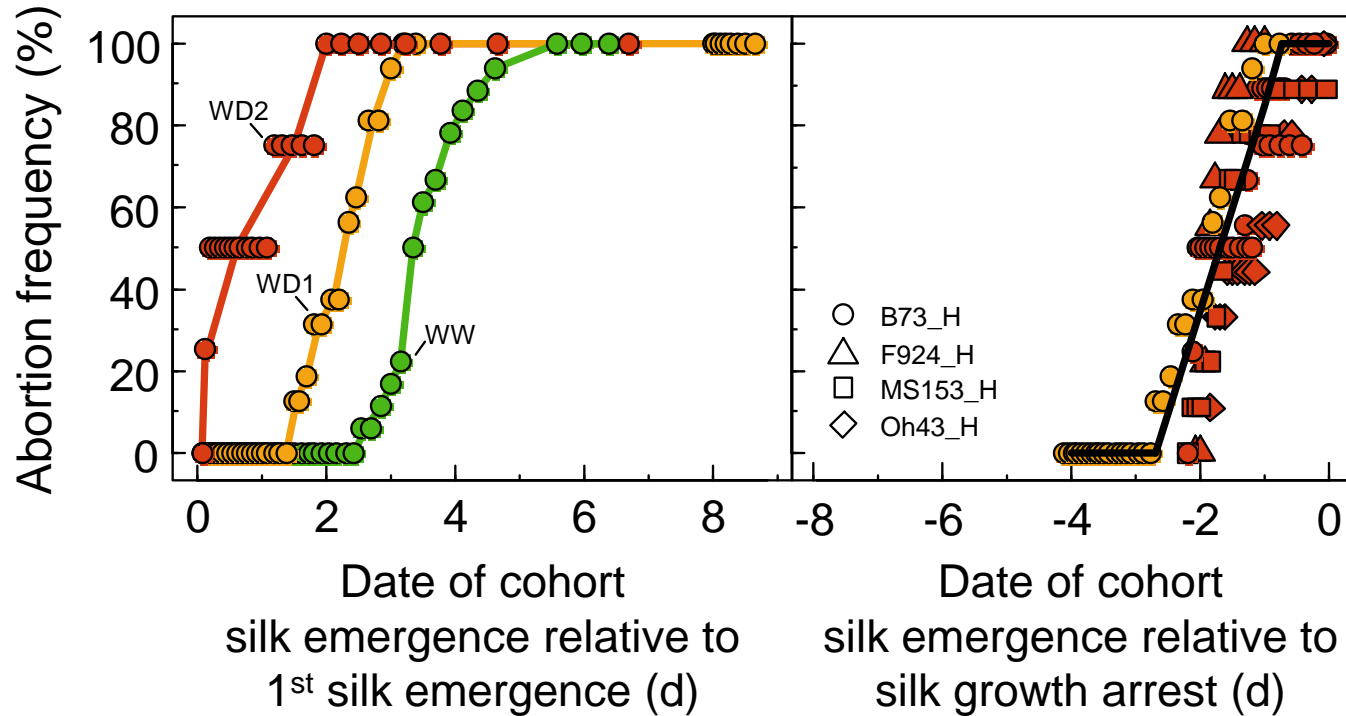
*Toutes les soies stoppent leur croissance simultanément :*

*- dès le 2<sup>ème</sup> jour en déficit hydrique*

*- 5-6 jours après la 1<sup>ère</sup> émergence en bien irrigué*

Oury et al., 2015

## Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

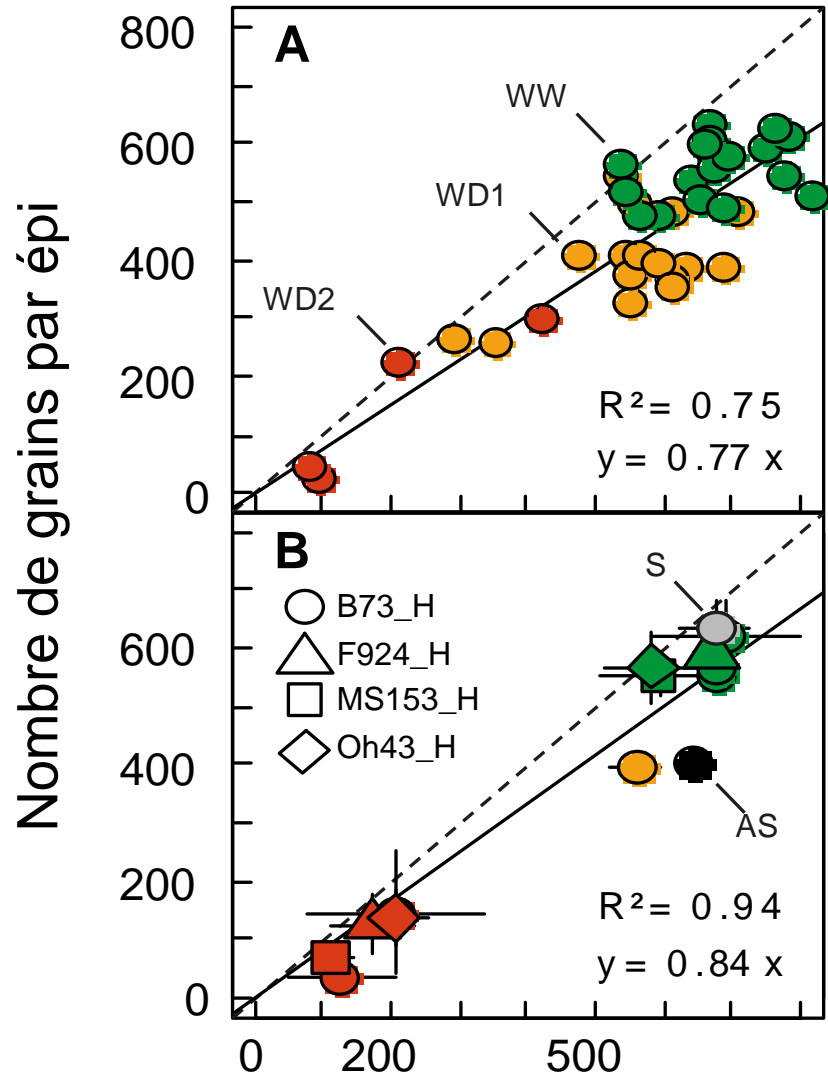


*Les ovaires qui avortent sont ceux qui portent les soies non émergées 2 jours avant l'arrêt de la croissance des soies*

*Relation commune à toutes les positions, traitements et génotypes.*

Oury et al., 2015

## Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

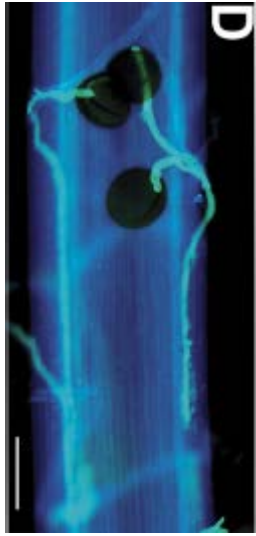


*L'arrêt de la croissance (et de l'émergence) des soies rend compte des différences d'avortement de grains entre traitements et hybrides*

Nombre final de soies émergées

Oury et al., 2015

## Contrôle via les processus de croissance des tissus ?



progression du  
tube pollinique

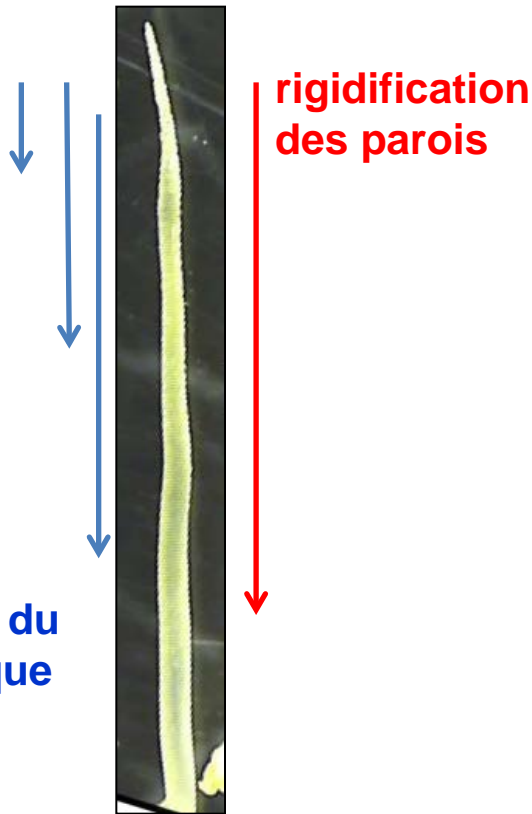


rigidification  
des parois

*La progression du tube pollinique s'accompagne de la rigidification des parois des cellules de la soie, provoquant ainsi un arrêt progressif de la croissance de la soie, du sommet vers la base. Les autres tubes polliniques s'arrêtent de croître après le passage du premier, évitant ainsi la polyspermie.*

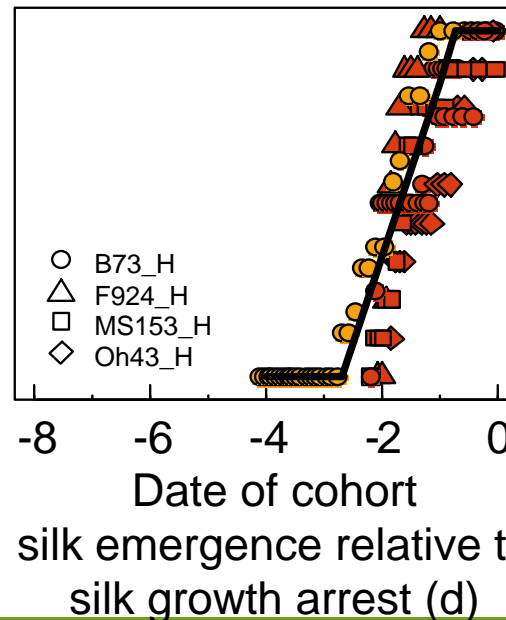
*Kapu et Cosgrove, 2010*

# Contrôle via les processus de croissance des tissus ?



*Hypothèse : l'arrêt précoce de la croissance des soies en déficit hydrique empêcherait la progression du tube pollinique.*

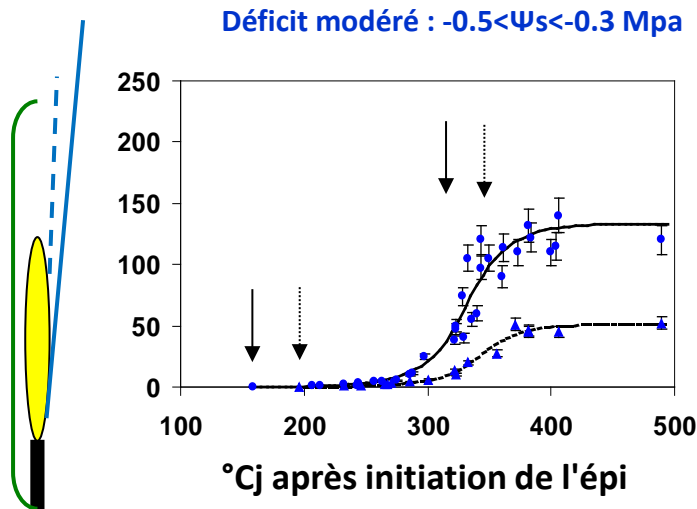
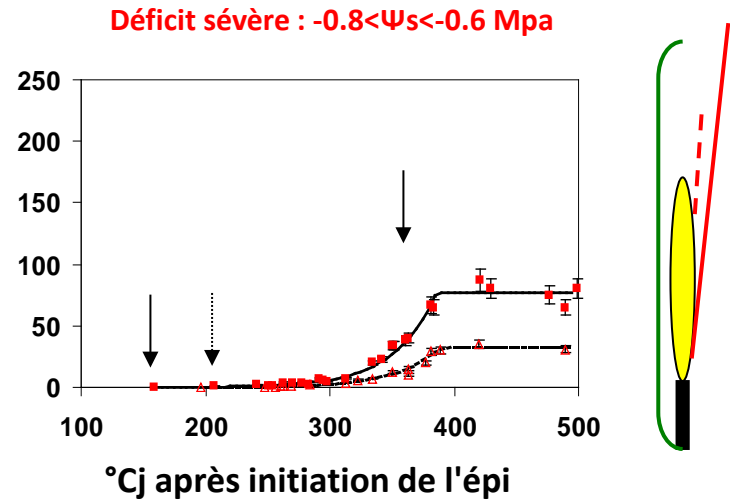
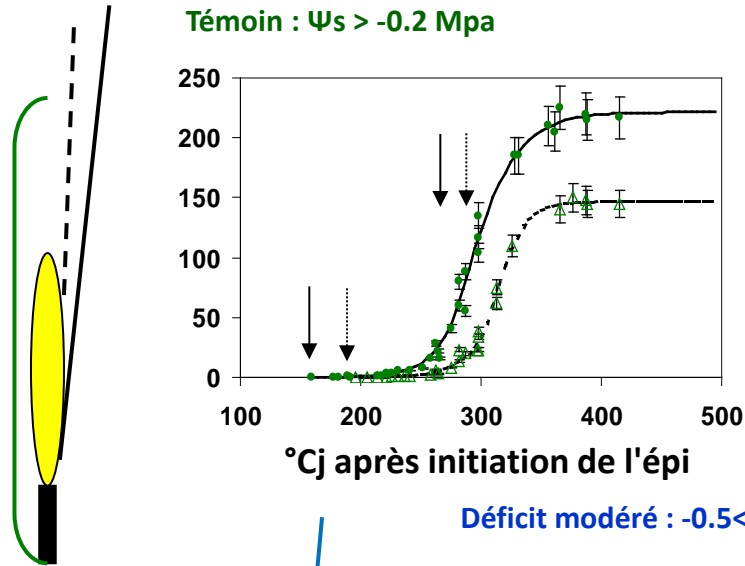
*Pas de fécondation si la soie n'a pas été pollinisée > 24h avant l'arrêt de croissance, qui bloque les tubes polliniques*



*Oury et al., 2015*



# Contrôle via les processus de croissance des tissus ?



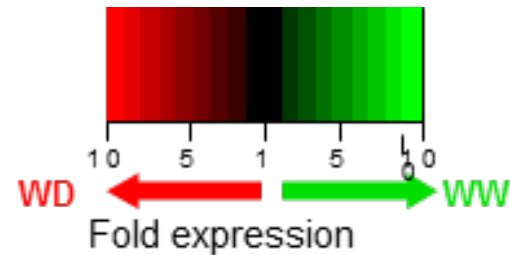
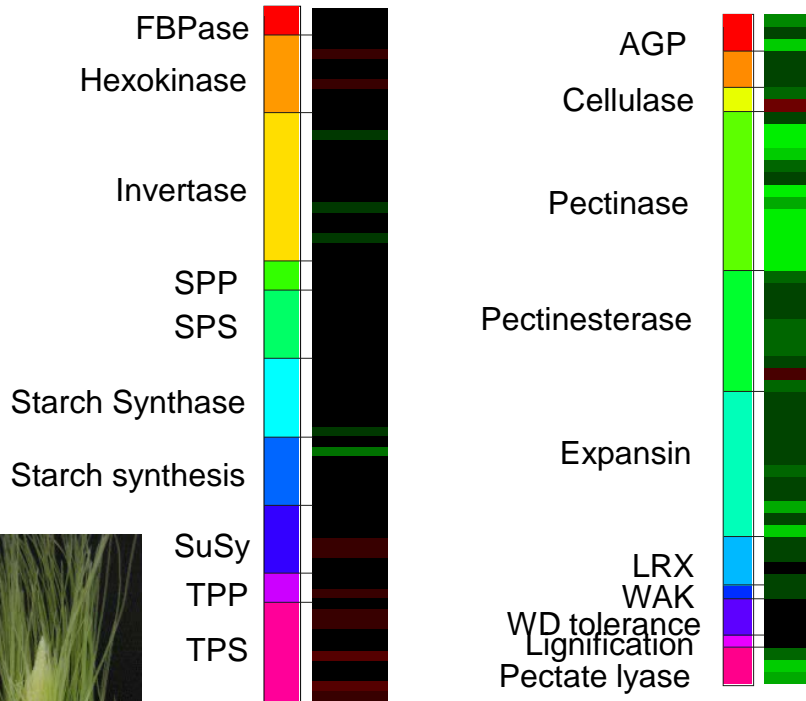
*Séquence d'événements en WD:*  
*réduction de la croissance des soies : retarde la 1ère émergence, réduit la durée de l'émergence. Arrêt précoce en 2-3 jours. Les ovaires dont les soies n'ont pas émergé depuis 2 jours avortent.*

Fuad Hassan, 2006

# Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

Carbon metabolism

Expansive growth



Analyse des transcrits dans les soies :

Dès l'émergence des premières soies, on observe des différences dans l'expression des gènes associés à l'expansion des tissus

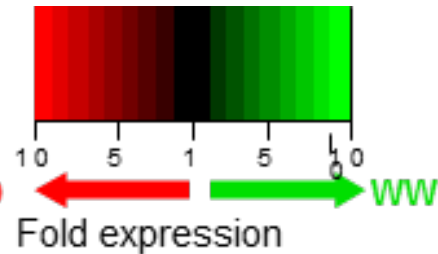
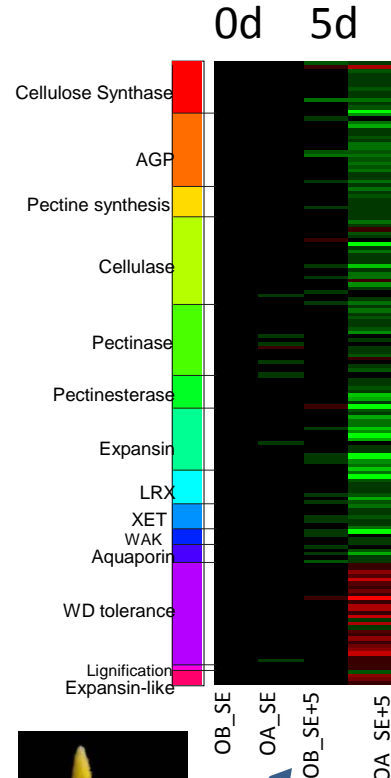
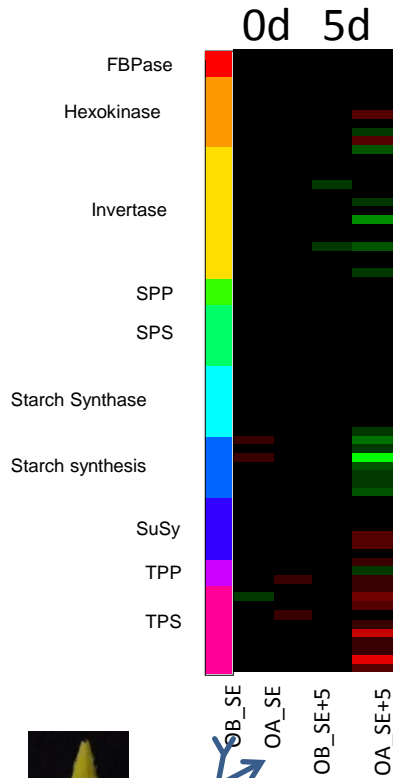
Peu de différences pour le métabolisme carboné

Oury et al., 2015

# Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

Carbon metabolism

Expansive growth



Analyse des transcrits dans les ovaires :

RAS à l'émergence des premières soies

Les différences apparaissent 5 jours plus tard dans les ovaires apicaux, pour la croissance et le métabolisme C : après l'arrêt de croissance des soies.

Ce seraient donc des conséquences, et non des causes de l'avortement

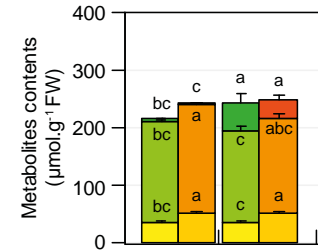
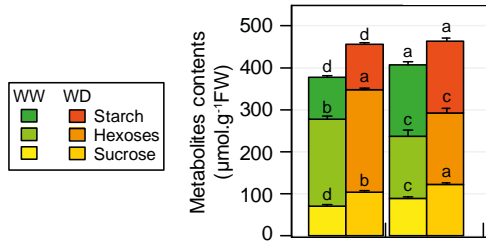


# Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

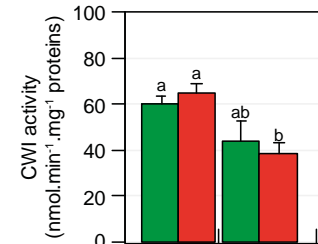
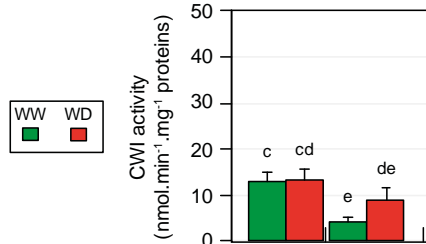
## Ovaries

## Silks

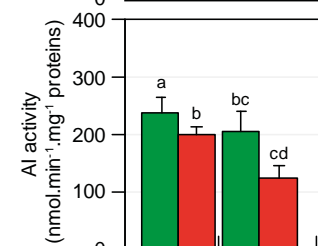
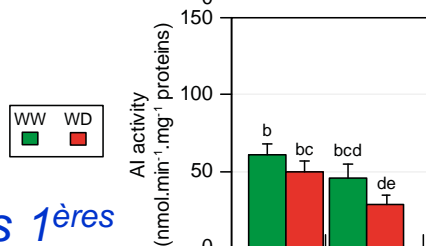
Concentrations



Cell wall invertase



Acid invertase



A l'émergence des 1<sup>ères</sup> soies :

Tendance à accumuler du saccharose en WD

Pas de diminution des activités invertase

Base Apex



Silk Emergence

Base Apex



Silk Emergence

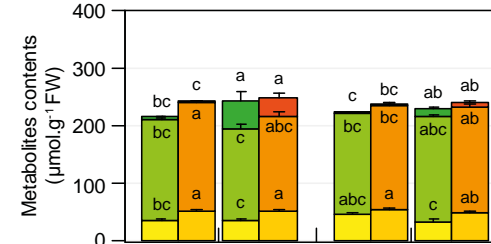
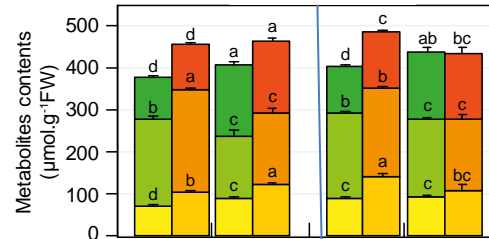
Oury et al., 2015

# Contrôle via les processus de croissance des tissus ?

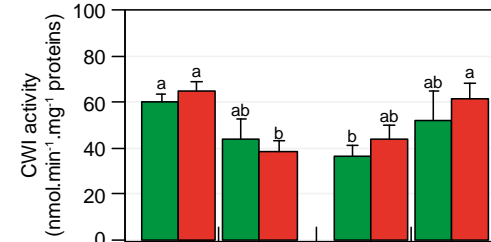
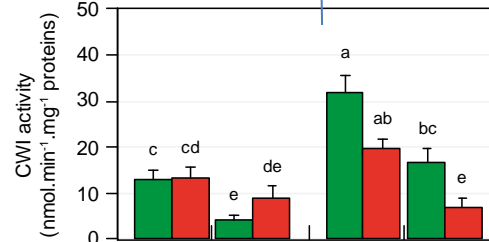
## Ovaries

## Silks

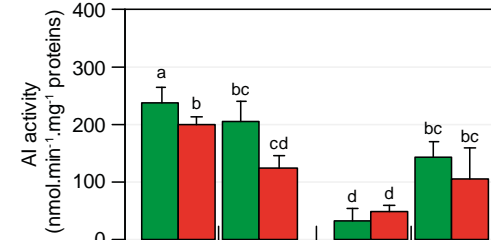
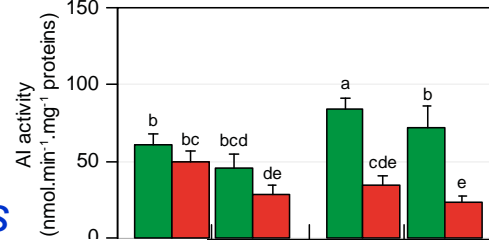
Concentrations



Cell wall invertase

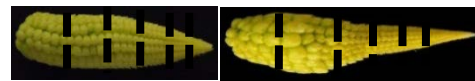


Acid invertase



Base Apex Base Apex

Base Apex Base Apex



Silk Emergence SE + 5 d

Silk Emergence SE + 5 d

*L'activité des invertases ne diminue que 5 jours après la floraison, donc après le « signal » de l'arrêt des soies....  
Conséquence et non cause de l'avortement*

Oury et al., 2015

# Plan du cours

## 1- Modélisation du développement reproducteur

- les étapes du développement reproducteur
- représentation à l'échelle de la plante
- un cadre d'analyse robuste de la réponse à l'environnement

## 2- Initiation des fleurs

- déterminisme du nombre d'inflorescences chez le pois
- initiation des fleurs et expansion des tissus sur le capitule de tournesol

## 3- Floraison- fécondation : exemple du maïs

- sensibilité du maïs au déficit hydrique pendant la floraison
- un contrôle via les processus de croissance des tissus ?
- la soie est une feuille comme une autre

## 4- La période d'avortement des grains

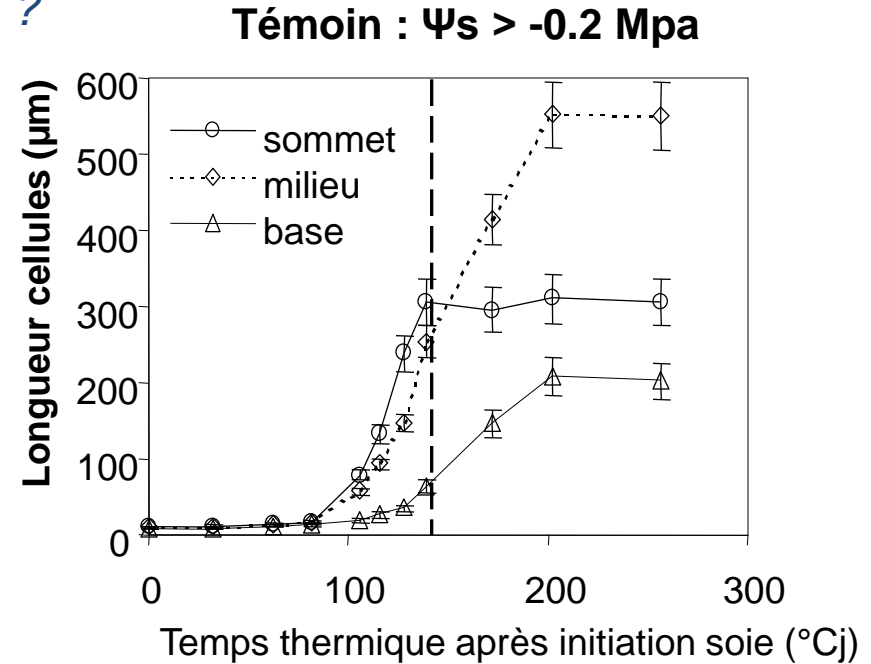
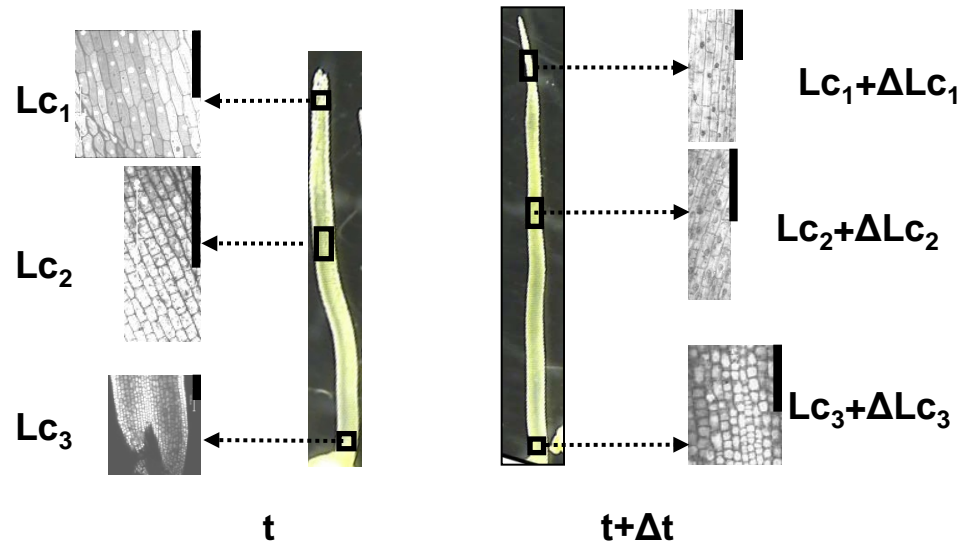
- un contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?
- rôle des invertases

## 5- Accumulation de réserves dans le grain

- déterminisme de la vitesse de remplissage des grains
- remobilisation des réserves foliaires
- effet de l'environnement sur la composition du grain

# La soie est une feuille comme une autre

où et quand se produit la croissance des soies ?

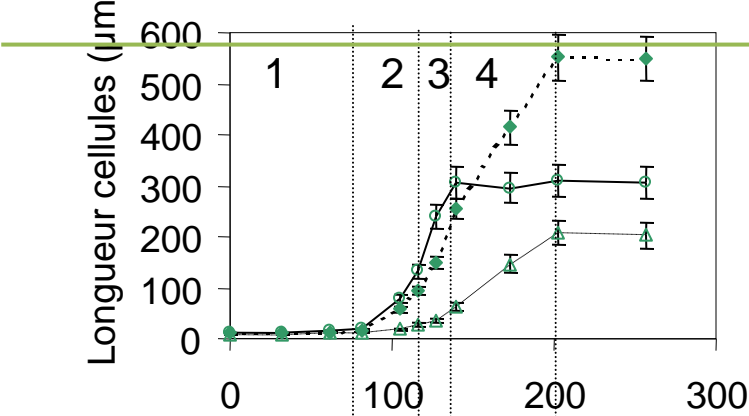


La longueur des cellules épidermiques ( $L_c$ ) a été suivie au cours du temps à différents endroits le long de la soie :

Jusqu'à l'émergence de la soie, toutes les cellules s'allongent. Il n'y a pas de zone de croissance limitée à la base de l'organe :  $\neq$  feuille monocotylédone ou racine

Après l'émergence, les cellules du sommet ne poussent plus. Seule la partie cachée dans les spathes continue à croître.

# La soie est une feuille comme une autre



Témoin :  $\Psi_s > -0.2$  Mpa

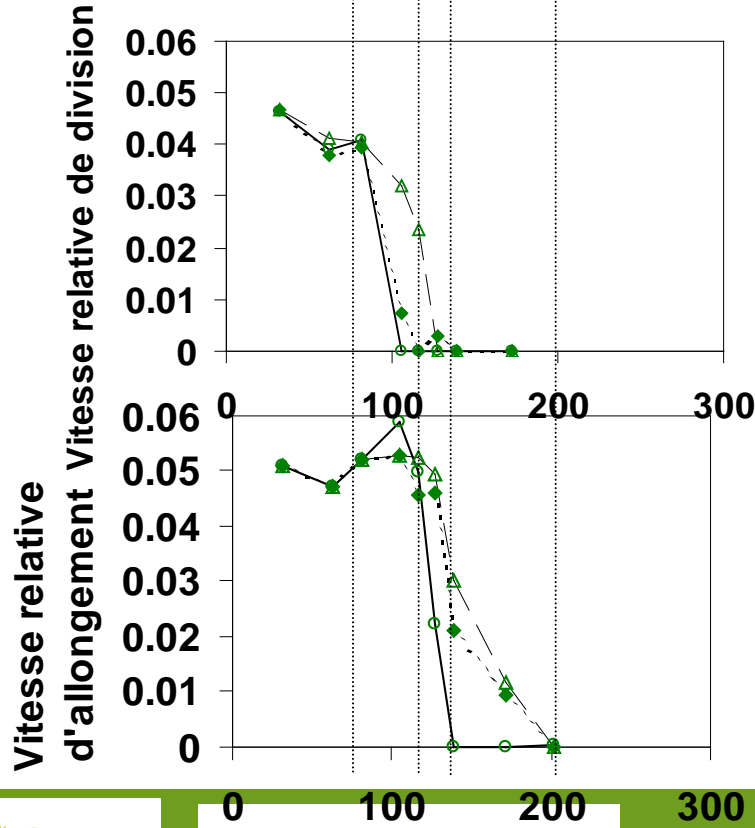
4 phases :

1: divisions et allongement dans toute la soie

2: divisions et allongement à la base, allongement au sommet

3: plus de divisions, diminution progressive de l'allongement (sommet - base)

4 : allongement seulement dans la partie cachée dans les spathes



0 100 200 300

Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes  
Sous Stress Environnementaux

°Cj après initiation soies



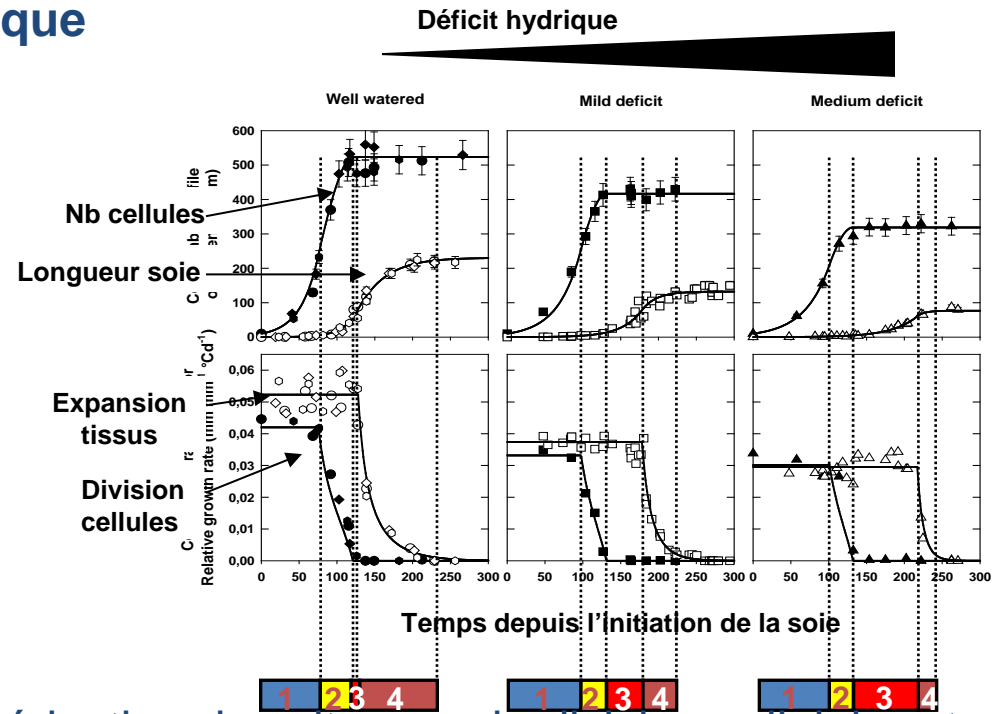
# La soie est une feuille comme une autre

## Croissance des soies et déficit hydrique

4 phases au cours du développement des soies:

- 1 division + expansion
- 2 arrêt progressif divisions
- 3 Expansion seule
- 4 Expansion dans portion cachée

Le synchronisme de floraison (ASI) résulte directement des processus d'expansion cellulaire dans les soies



Réduction des vitesses de division cellulaire et d'expansion des tissus.

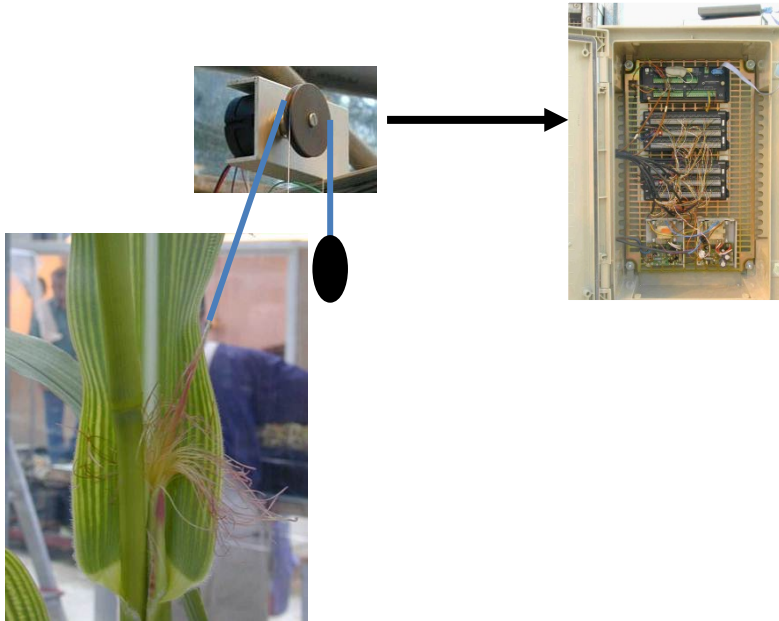
L'effet majeur sur les durées est un allongement de la phase 3 qui coïncide avec l'intervalle floraison mâle – floraison femelle (ASI)

et une réduction de la durée de la phase 4 (émergence-fin de croissance)

# La soie est une feuille comme une autre

## Analyse des cinétiques de croissance des soies

Poulie reliée à la centrale  
d'acquisition de données



*Enregistrement de la vitesse d'élongation des organes toutes les 15 minutes*

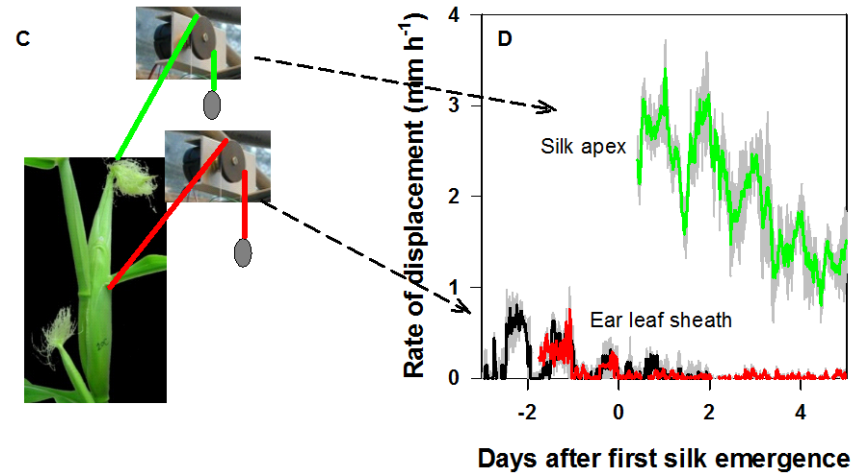
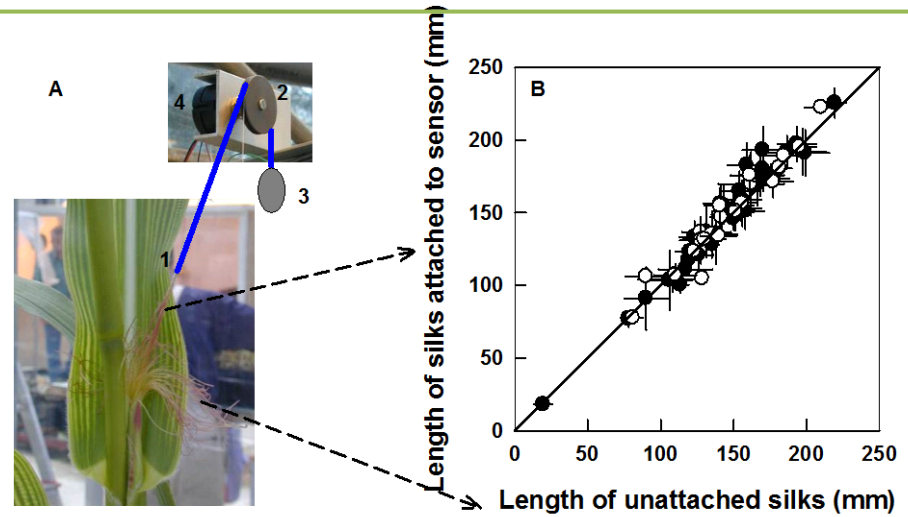
Fuad Hassan, 2006

# La soie est une feuille comme une autre

*Mesure-t-on vraiment la croissance des soies ?*

*Pas d'impact de la colle et du contrepois sur l'allongement des soies*

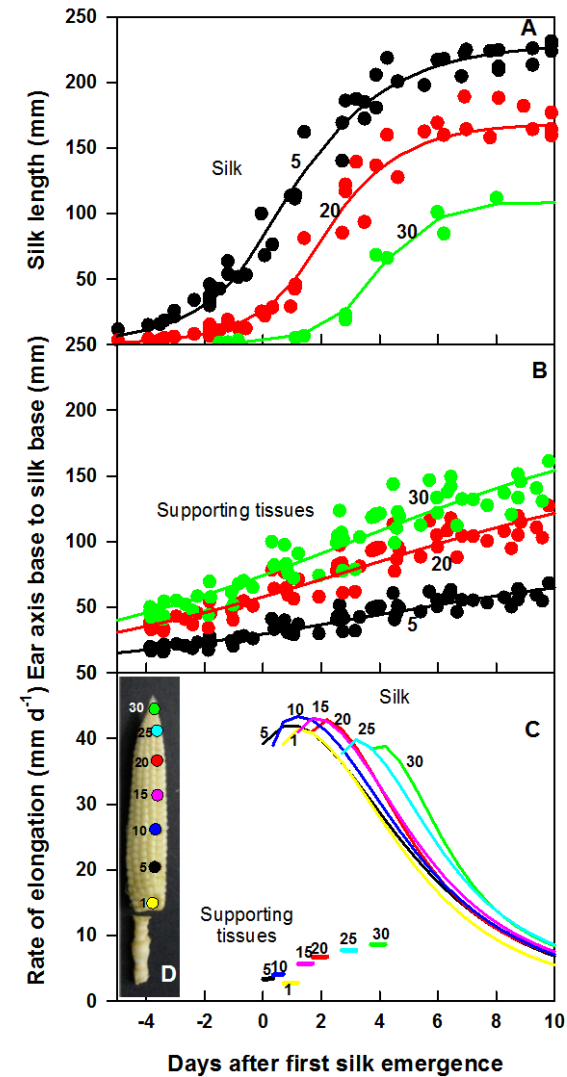
*La croissance de la tige supportant l'épi cesse avant l'émergence des soies*



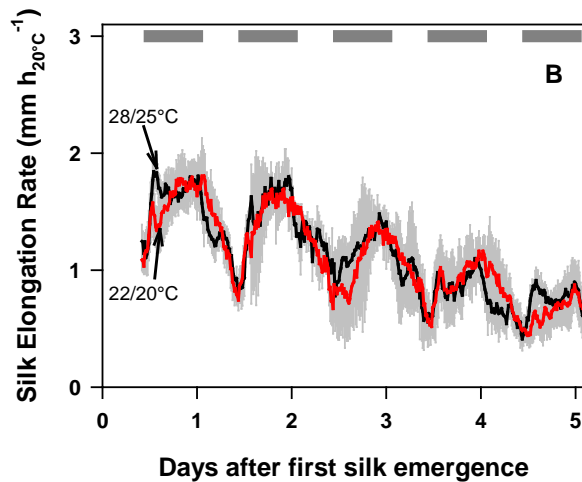
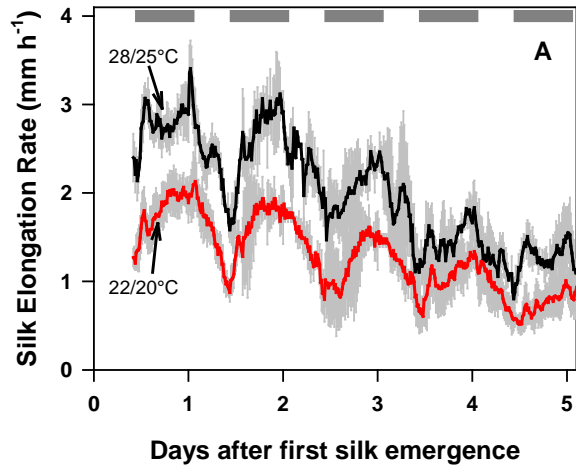
# La soie est une feuille comme une autre

*La croissance des supports  
(pédoncule de l'épi + portion d'épi  
jusqu'à l'ovaire) représente moins de  
10 % de la croissance des tiges les 2  
premiers jours après l'émergence*

*Les soies qui émergent le 1<sup>er</sup> jour ont  
une croissance synchrone : on  
attache les soies dès le premier jour*



# La soie est une feuille comme une autre



*La vitesse d'allongement des soies augmente avec la température*

*Les cinétiques sont identiques lorsqu'on exprime les vitesses par unité de temps thermique*

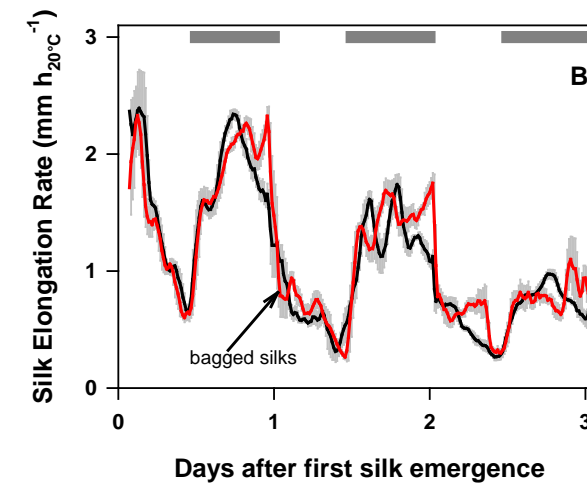
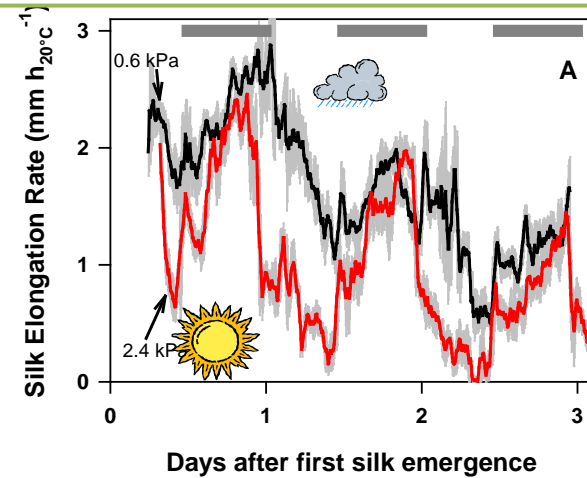
*Diminution de la vitesse d'allongement des soies en période diurne*

# La soie est une feuille comme une autre

*La vitesse diurne est d'autant plus faible que la demande évaporative est forte*

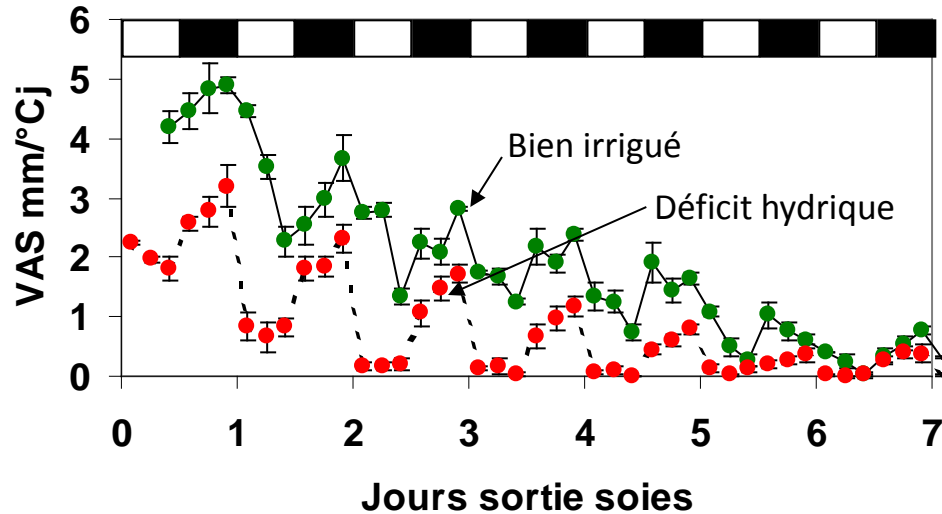
*Recouvrir les soies pour diminuer la demande évaporative locale ne modifie pas leur croissance.*

*La croissance des soies dépend de l'état hydrique de la plante (connexions vasculaires)*



## La soie est une feuille comme une autre

*Effet de la contrainte hydrique édaphique sur la vitesse d'allongement des soies.*

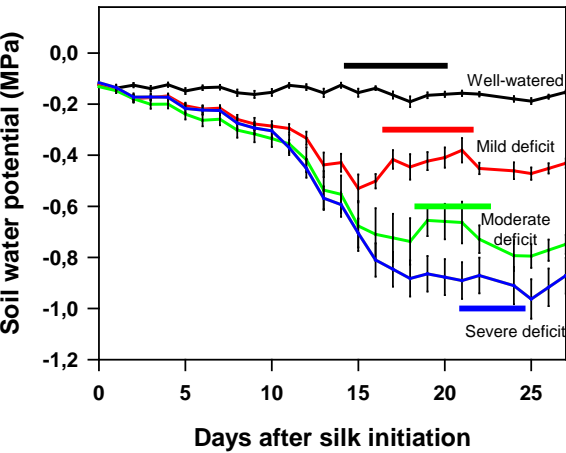


Réduction de vitesse le jour et la nuit

La réduction est plus forte le jour ; la vitesse diurne s'annule dès le 2ème jour

Fuad Hassan, 2006

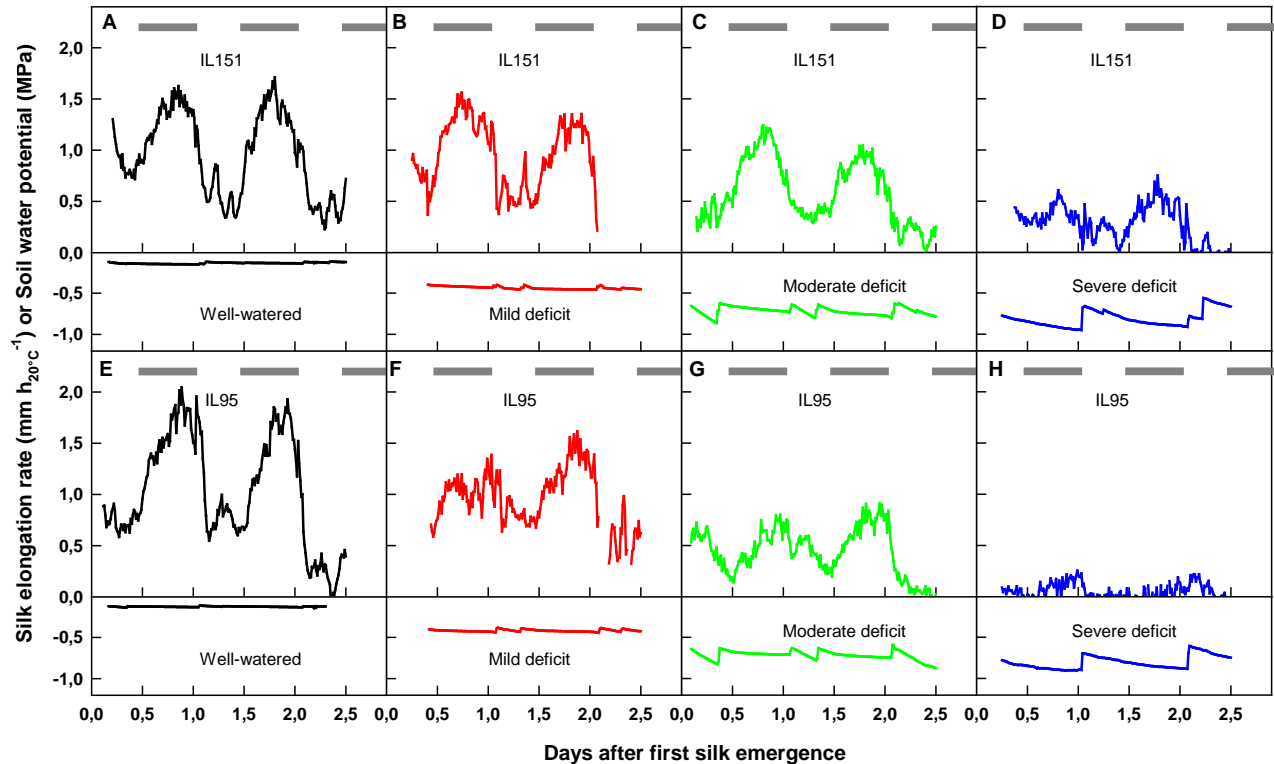
# La soie est une feuille comme une autre



Comparaison de géotypes soumis à 4 régimes hydriques  
Cinétiques similaires, mais sensibilités différentes au déficit

Temps de réponses très rapides (30 mn)

- Au lever du jour
- Après une irrigation





# La soie est une feuille comme une autre

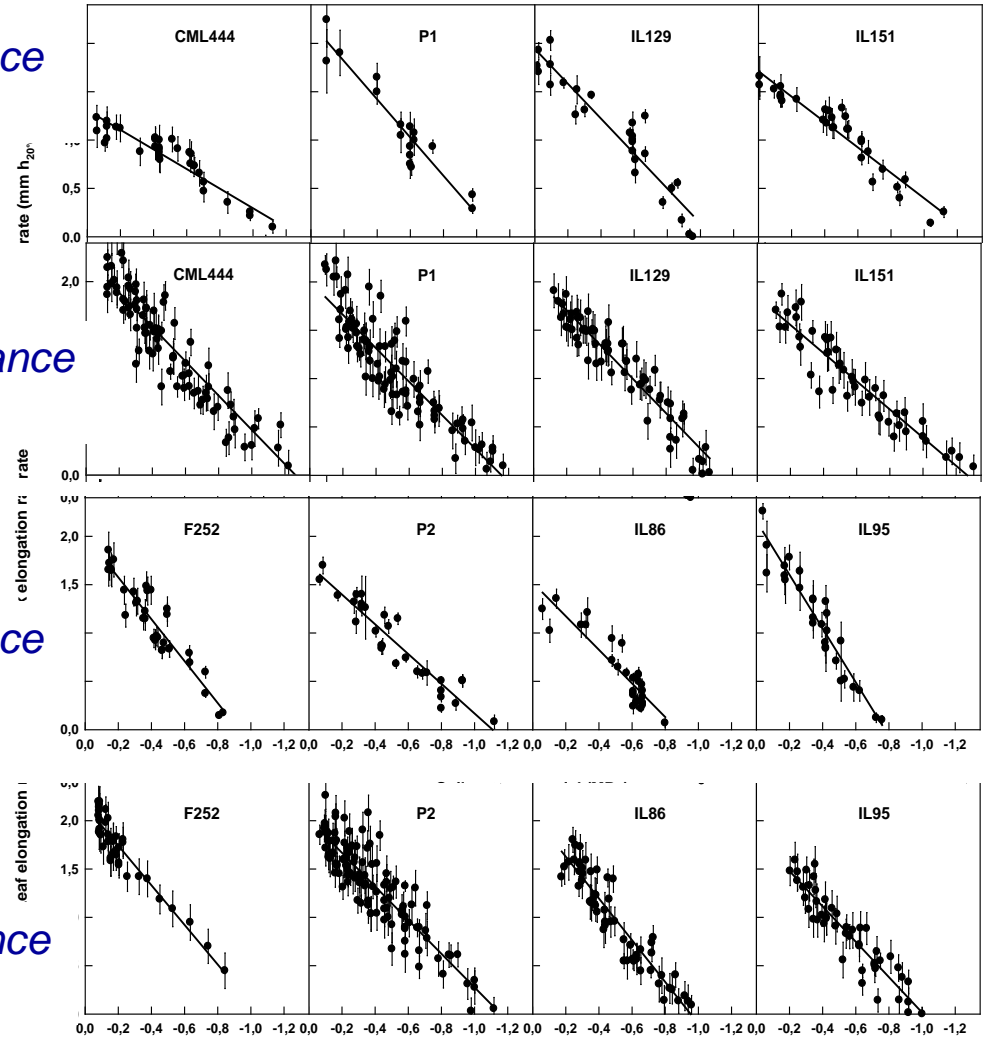
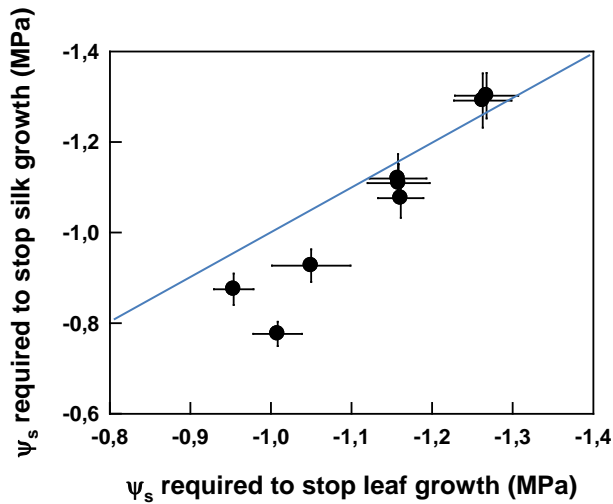
La réponse de la croissance des soies est corrélée à celle des feuilles pour les 8 génotypes testés

croissance soie

Croissance feuille

croissance soie

Croissance feuille



Potentiel hydrique du sol

# La soie est une feuille comme une autre

---

## *Croissance des soies et croissance des feuilles*

- *Similitudes dans les cinétiques*
- *Réponses similaires : à la température, à la demande climatique, au déficit hydrique du sol*
- *Corrélations des sensibilités feuille et soie pour les 8 génotypes testés*
- *..... Mêmes mécanismes de contrôle en réponse au déficit hydrique.....*
- *Processus hydrauliques dans les soies comme dans les feuilles ?*

# Plan du cours

## 1- Modélisation du développement reproducteur

- les étapes du développement reproducteur
- représentation à l'échelle de la plante
- un cadre d'analyse robuste de la réponse à l'environnement

## 2- Initiation des fleurs

- déterminisme du nombre d'inflorescences chez le pois
- initiation des fleurs et expansion des tissus sur le capitule de tournesol

## 3- Floraison- fécondation : exemple du maïs

- sensibilité du maïs au déficit hydrique pendant la floraison
- un contrôle via les processus de croissance des tissus ?
- la soie est une feuille comme une autre

## 4- La période d'avortement des grains

- un contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?
- rôle des invertases

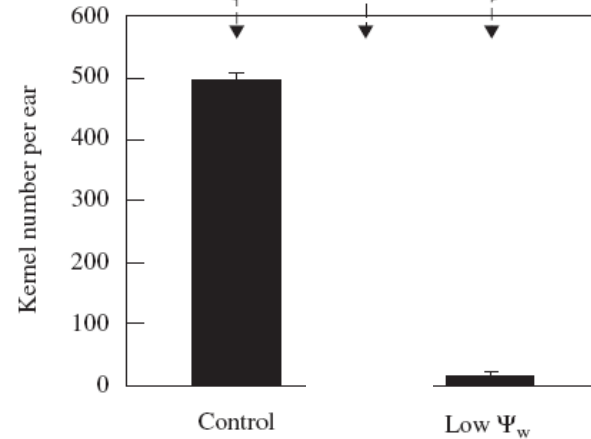
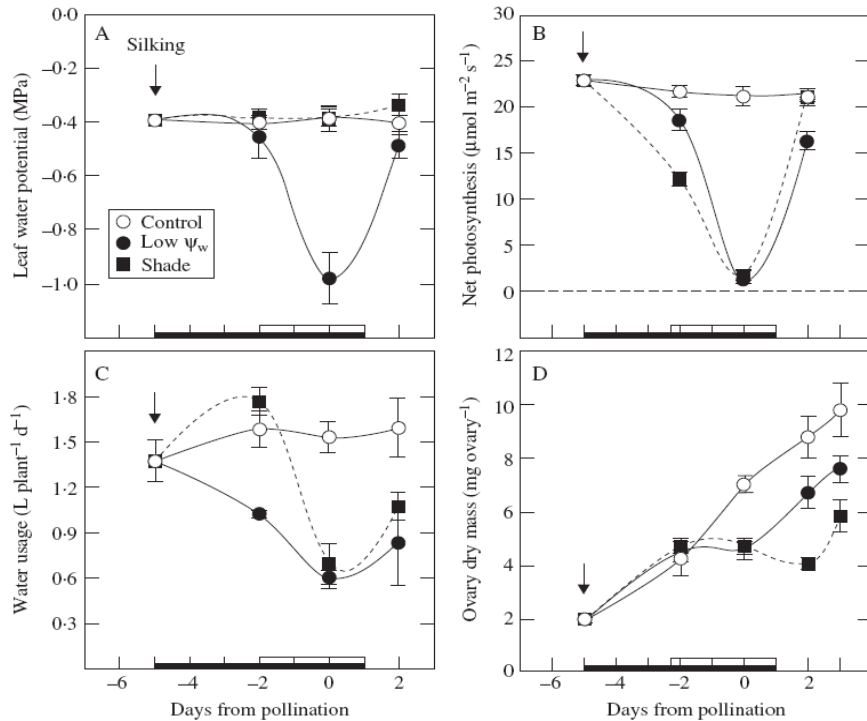
## 5- Accumulation de réserves dans le grain

- déterminisme de la vitesse de remplissage des grains
- remobilisation des réserves foliaires
- effet de l'environnement sur la composition du grain

# Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?

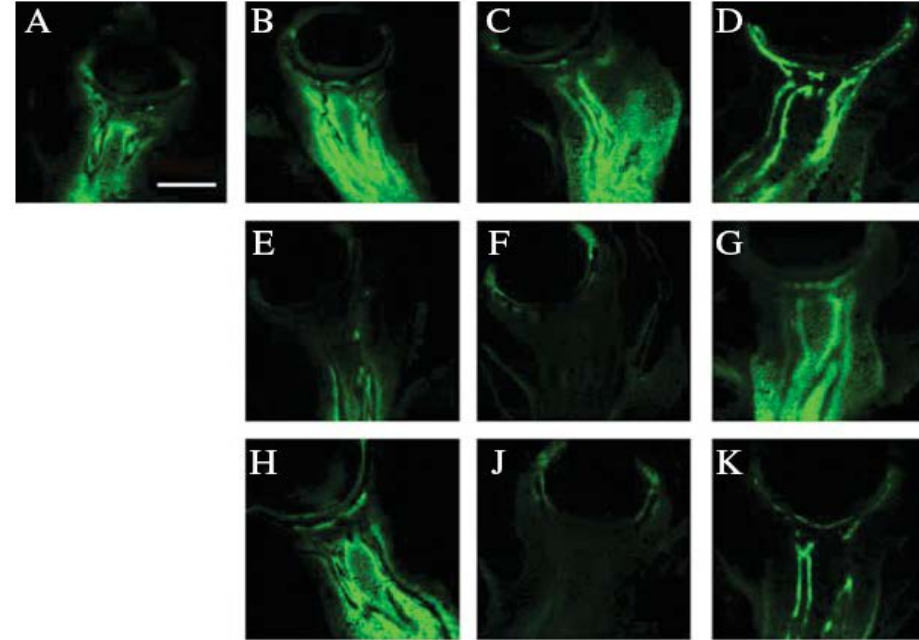
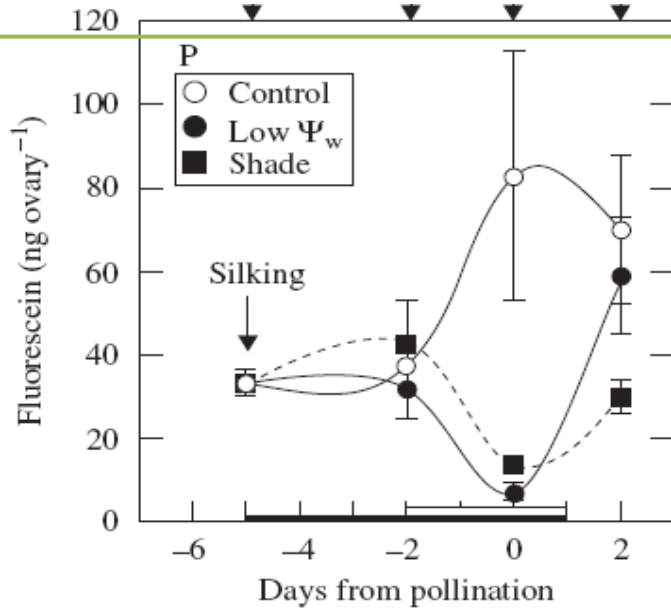
Avortement des grains de maïs pendant la floraison :

Pollinisation retardée qui évite l'impact du déficit sur l'émergence des soies



McLaughlin et Boyer, 2004  
Annals of Botany 94:675-689

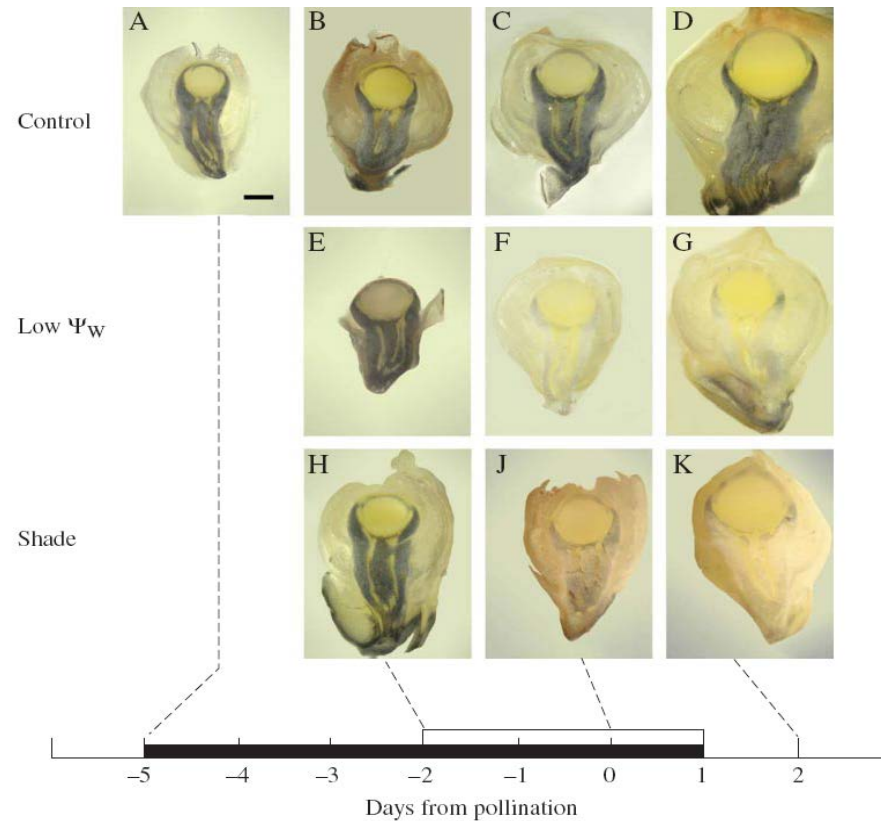
## Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?



*Le déficit hydrique et l'ombrage réduisent le transport d'assimilats carbonés vers les ovaires.*

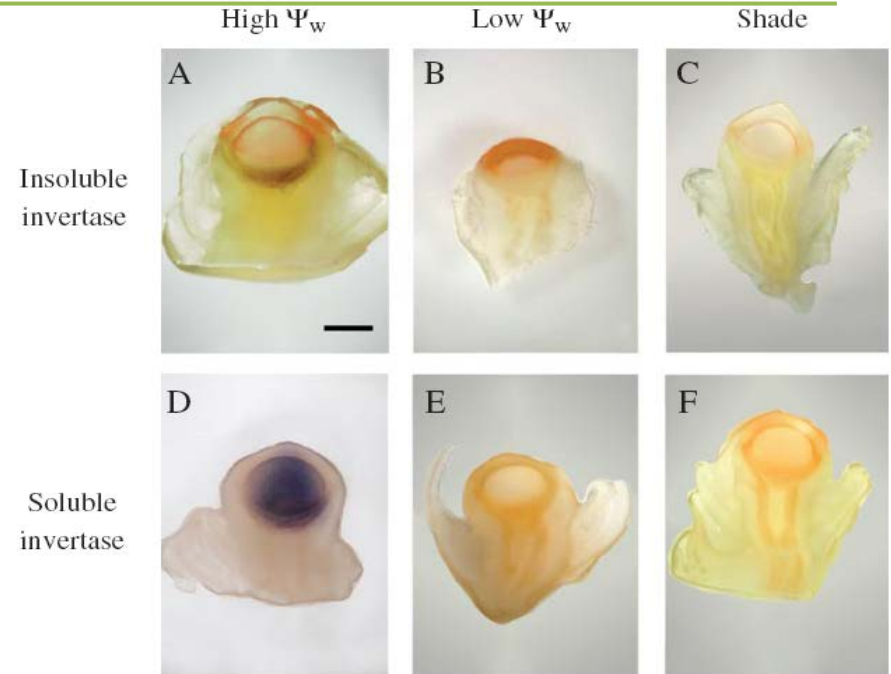
*(traceur fluorescent du transport phloémien)*

# Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?



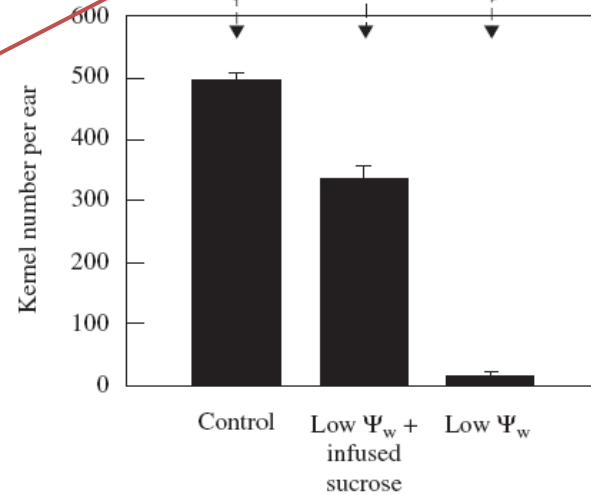
*Le déficit hydrique et l'ombrage  
provoquent l'épuisement des réserves  
d'amidon dans l'ovaire*

# Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?



*Le déficit hydrique et l'ombrage inhibent l'activité des invertases (clivage du saccharose en glucose + fructose)*

## Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?



*Le développement des grains est partiellement rétabli par un apport de saccharose (perfusion)*

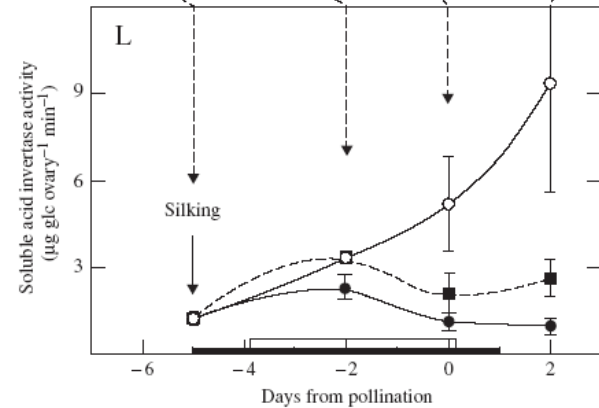
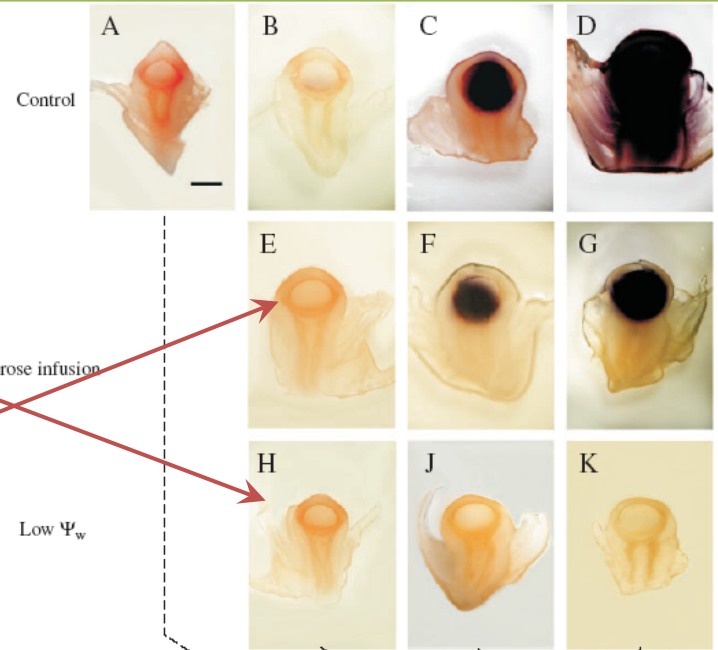
McLaughlin et Boyer, 2004  
Annals of Botany 94:675-689



# Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?

*L'activité de l'invertase pariétale (clivage saccharose) est inhibée dans les ovaires des plantes soumises au déficit hydrique sévère*

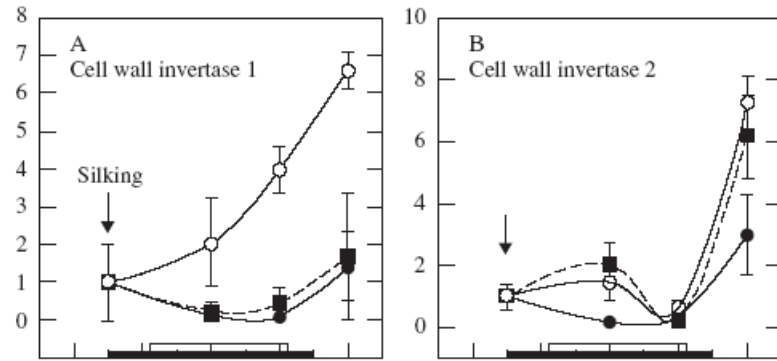
*Elle est partiellement rétablie par l'apport de saccharose*



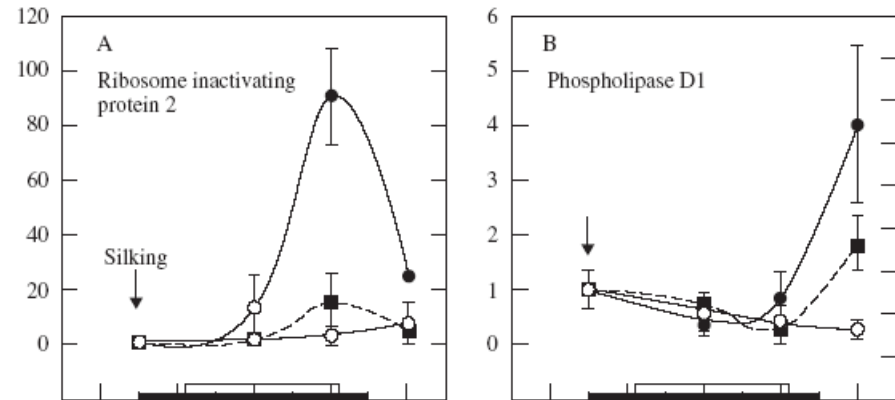
McLaughlin et Boyer, 2004  
Annals of Botany 94:675-689

## Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?

*L'expression de gènes associés au métabolisme du saccharose est inhibée, tandis que l'expression de gènes associés à la sénescence est activée dans les ovaires des plantes soumises au déficit hydrique sévère*



*L'effet du déficit est partiellement compensé par l'apport de saccharose (pas toujours)*



McLaughlin et Boyer, 2004  
Annals of Botany 94:675-689

## Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?

Séquence d'événements conduisant à l'avortement des ovules de plantes de maïs soumises à un déficit hydrique sévère

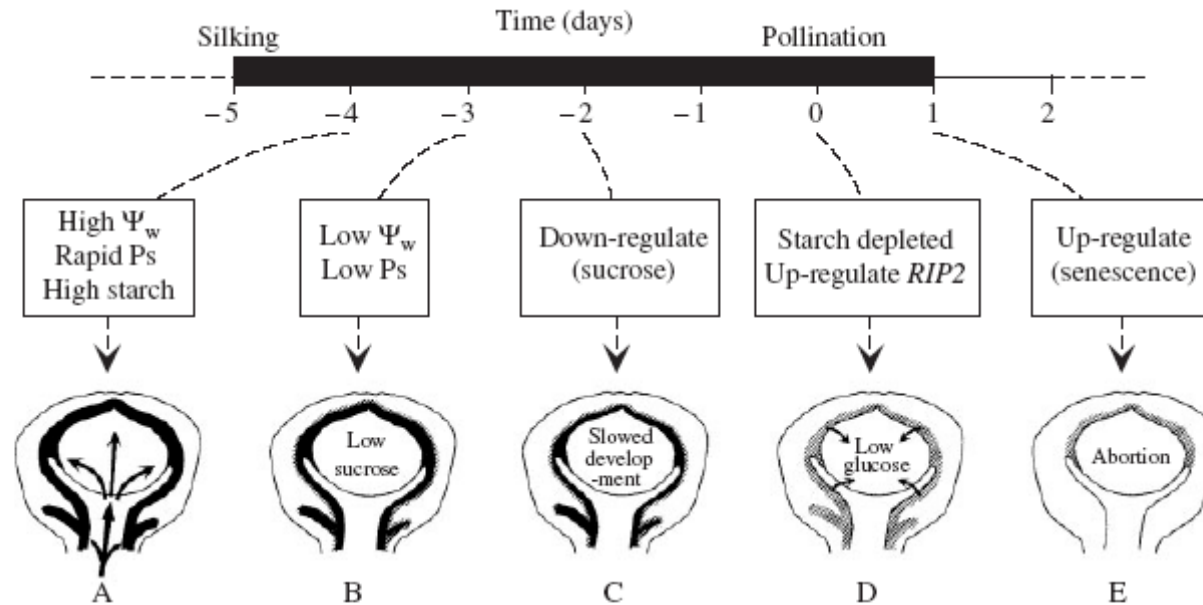


FIG. 8. Summary of events leading to abortion of maize ovaries when plants are subjected to low  $\psi_w$  around the time of pollination. (A) Photosynthesis is providing sucrose to give about 1 mg of dry mass on the day of pollination to ovaries containing 3 mg of dry mass. About 0.4 mg of the dry mass is starch shown as black area in ovary wall. (B)  $\psi_w$  low enough to inhibit photosynthesis curtails sucrose delivery. (C) Genes for sucrose processing are down-regulated. (D) Lack of sucrose triggers starch breakdown, maintaining glucose for a short time. About the time glucose concentrations fall, *RIP2* is up-regulated. (E) With a continued lack of glucose, certain senescence genes are up-regulated, leading to irreversible loss in development.

McLaughlin et Boyer, 2004  
Annals of Botany 94:675-689

# Contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?

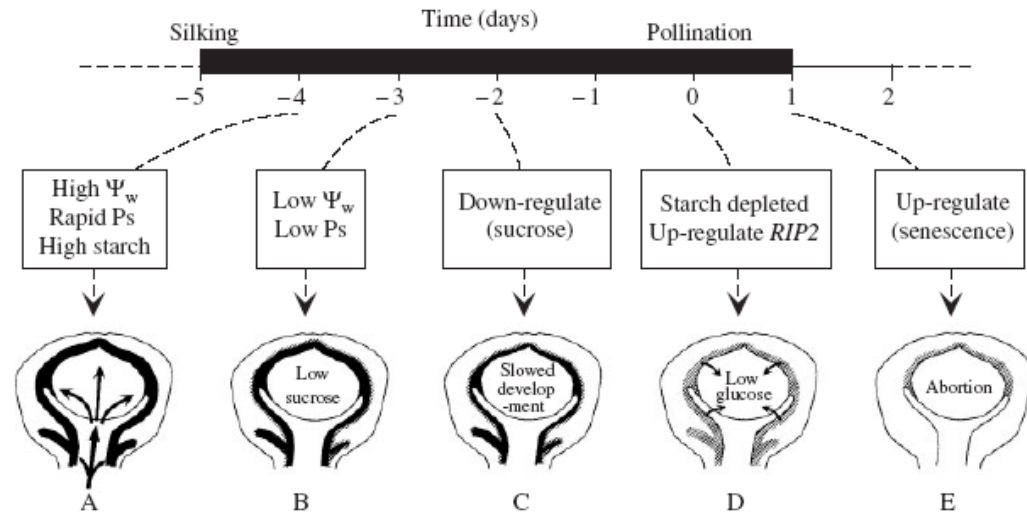


FIG. 8. Summary of events leading to abortion of maize ovaries when plants are subjected to low  $\Psi_w$  around the time of pollination. (A) Photosynthesis providing sucrose to give about 1 mg of dry mass on the day of pollination to ovaries containing 3 mg of dry mass. About 0.4 mg of the dry mass is starch shown as black area in ovary wall. (B)  $\Psi_w$  low enough to inhibit photosynthesis curtails sucrose delivery. (C) Genes for sucrose processing are down-regulated. (D) Lack of sucrose triggers starch breakdown, maintaining glucose for a short time. About the time glucose concentrations fall,  $RIP2$  is up-regulated. (E) With a continued lack of glucose, certain senescence genes are up-regulated, leading to irreversible loss in development.

..... mais

*Situation extrême : photosynthèse arrêtée et avortement quasi-total*

*Protocole particulier qui évite l'impact du déficit sur l'émergence des soies*

*Qu'en est-il en situation plus proche du champ : déficit modéré pendant l'émergence des soies ?*

McLaughlin et Boyer, 2004  
Annals of Botany 94:675-689

# Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade

Distinction tissus maternels – tissus semence (endosperme + embryon)

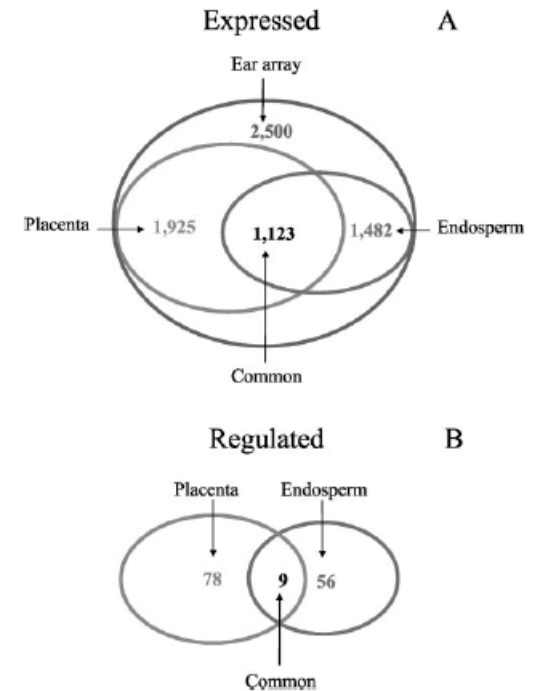
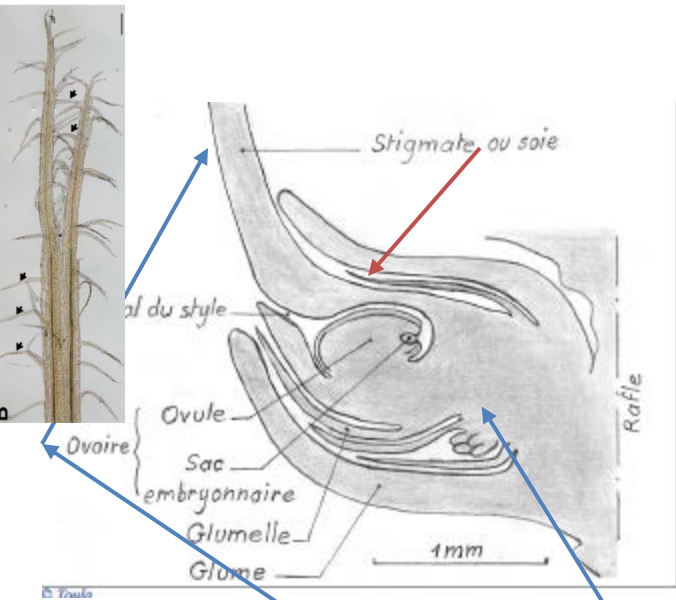


Figure 1. Shared expression of cDNAs between endosperm and placenta tissues at 9 DAP. A, The number of transcripts whose average fluorescence exceeded the negative-control threshold (Expressed) in each tissue. B, The number of transcripts that were differentially expressed (Regulated) in control versus water stress for each tissue. Fluorescence data from four replicate microarray slides for each tissue were used to calculate averages. Regulated genes were defined as those whose expression in controls was significantly different from water stress according to SAM analysis and had a minimum change of 1.6-fold.

# Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade

## Distinction tissus maternels – tissus semence (endosperme + embryon)



Les tissus maternels (soies, placenta) sont directement soumis à l'état hydrique de la plante via les connexions vasculaires

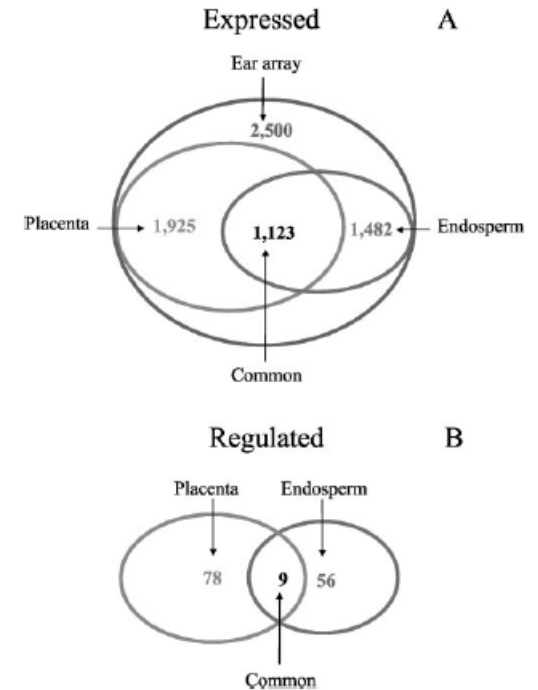
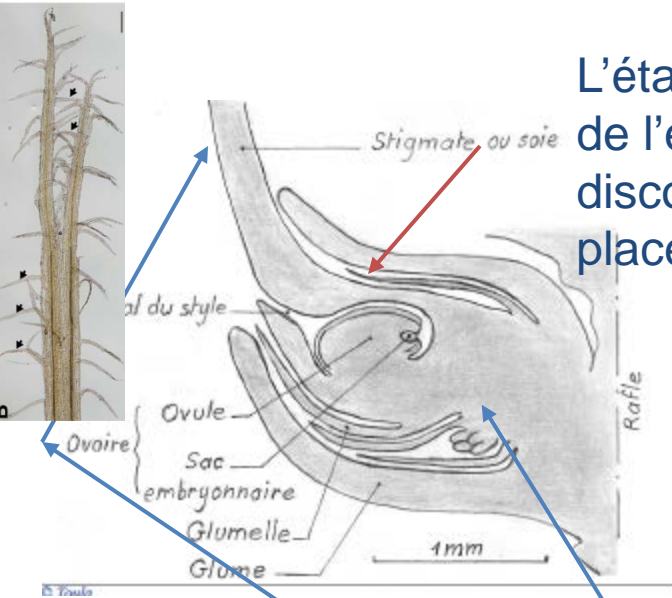


Figure 1. Shared expression of cDNAs between endosperm and placenta tissues at 9 DAP. A, The number of transcripts whose average fluorescence exceeded the negative-control threshold (Expressed) in each tissue. B, The number of transcripts that were differentially expressed (Regulated) in control versus water stress for each tissue. Fluorescence data from four replicate microarray slides for each tissue were used to calculate averages. Regulated genes were defined as those whose expression in controls was significantly different from water stress according to SAM analysis and had a minimum change of 1.6-fold.

# Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade

## Distinction tissus maternels – tissus semence (endosperme + embryon)



L'état hydrique des tissus de l'embryon et de l'endosperme est préservé par la discontinuité vasculaire au niveau du placenta.

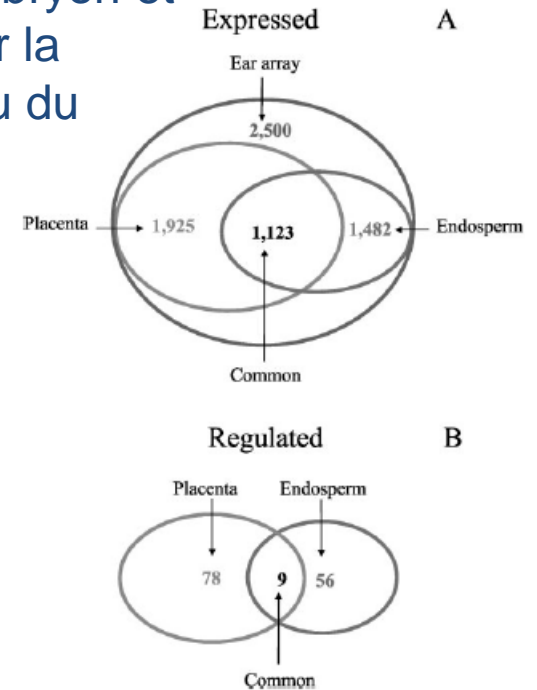
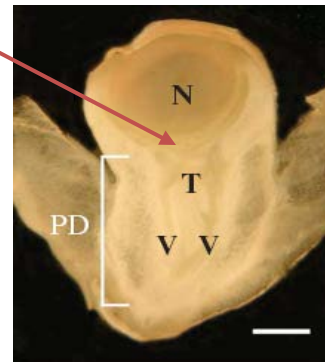
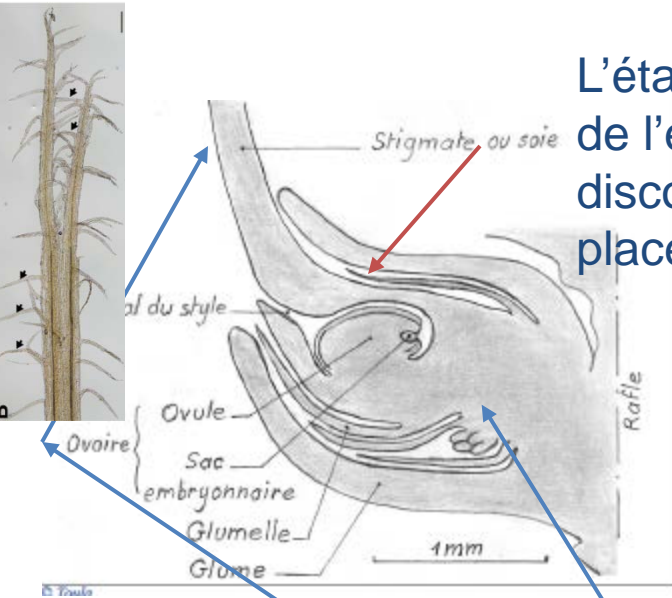


Figure 1. Shared expression of cDNAs between endosperm and placenta tissues at 9 DAP. A, The number of transcripts whose average fluorescence exceeded the negative-control threshold (Expressed) in each tissue. B, The number of transcripts that were differentially expressed (Regulated) in control versus water stress for each tissue. Fluorescence data from four replicate microarray slides for each tissue were used to calculate averages. Regulated genes were defined as those whose expression in controls was significantly different from water stress according to SAM analysis and had a minimum change of 1.6-fold.

Les tissus maternels (soies, placenta) sont directement soumis à l'état hydrique de la plante via les connexions vasculaires

# Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade

## Distinction tissus maternels – tissus semence (endosperme + embryon)



L'état hydrique des tissus de l'embryon et de l'endosperme est préservé par la discontinuité vasculaire au niveau du placenta.

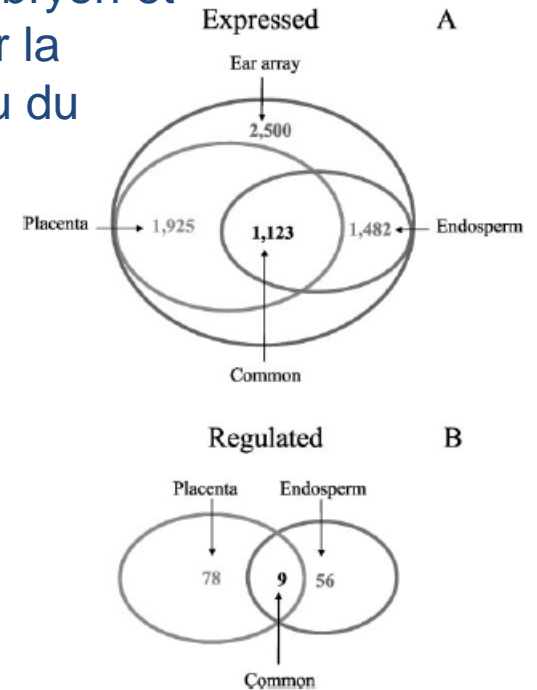
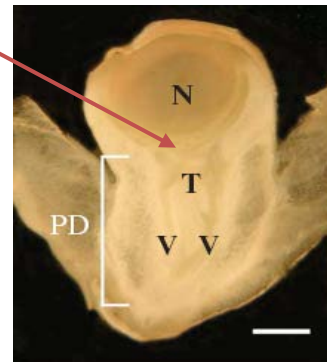


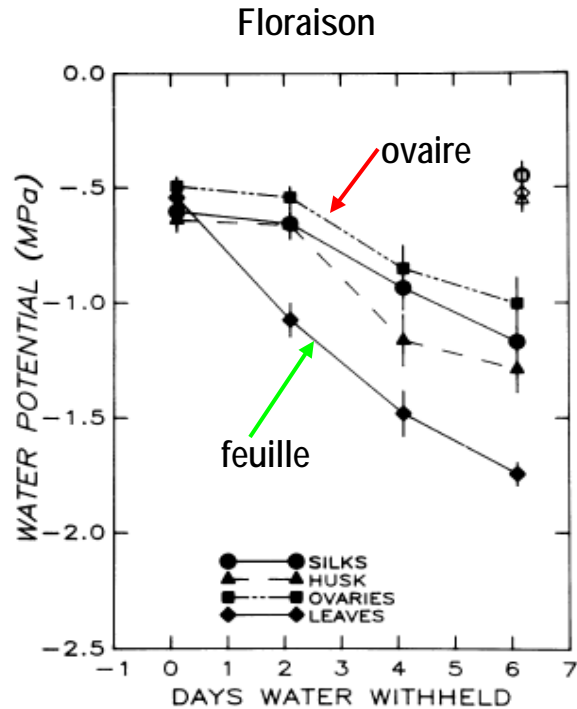
Figure 1. Shared expression of cDNAs between endosperm and placenta tissues at 9 DAP. A, The number of transcripts whose average fluorescence exceeded the negative-control threshold (Expressed) in each tissue. B, The number of transcripts that were differentially expressed (Regulated) in control versus water stress for each tissue. Fluorescence data from four replicate microarray slides for each tissue were used to calculate averages. Regulated genes were defined as those whose expression in controls was significantly different from water stress according to SAM analysis and had a minimum change of 1.6-fold.

Les tissus maternels (soies, placenta) sont directement soumis à l'état hydrique de la plante via les connexions vasculaires

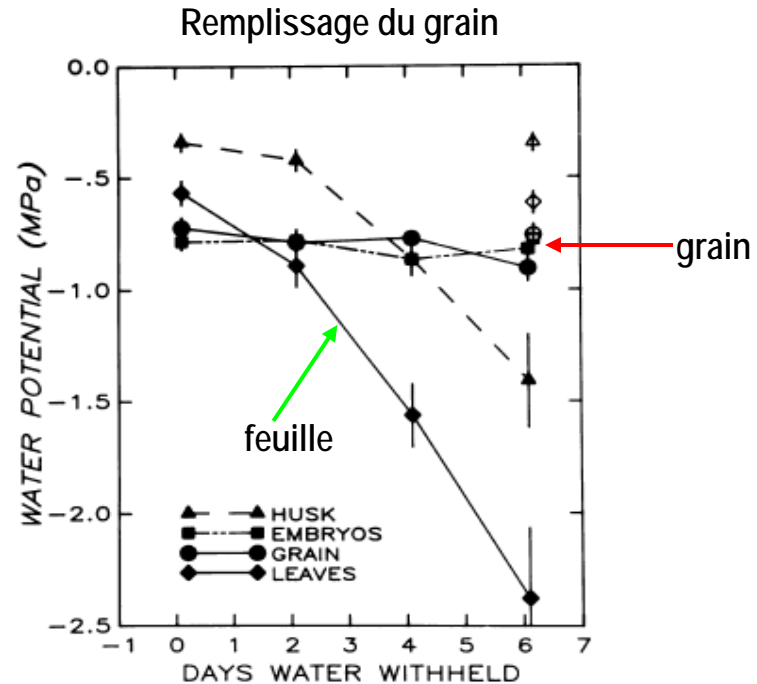
Avant fécondation : limitation par les flux d'eau  
Après fécondation : limitation par les flux de C ?



# Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade



**Figure 1.** Silk, husk, ovary, and leaf water potential during a water deficit imposed at anthesis. Open symbols are control values on day 6. Data are the mean  $\pm$  SE for 9 to 11 plants.



**Figure 4.** Husk, embryo, grain, and leaf water potential during a water deficit imposed at mid-grain fill. Open symbols are control values on day 6. Data are the mean  $\pm$  SE for 10 to 14 plants.

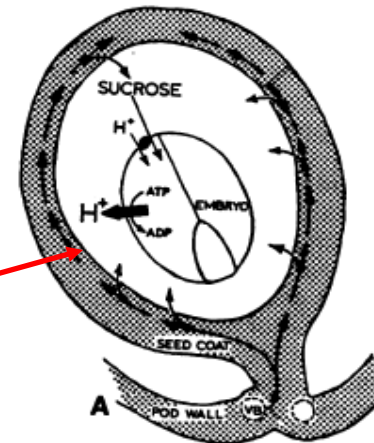
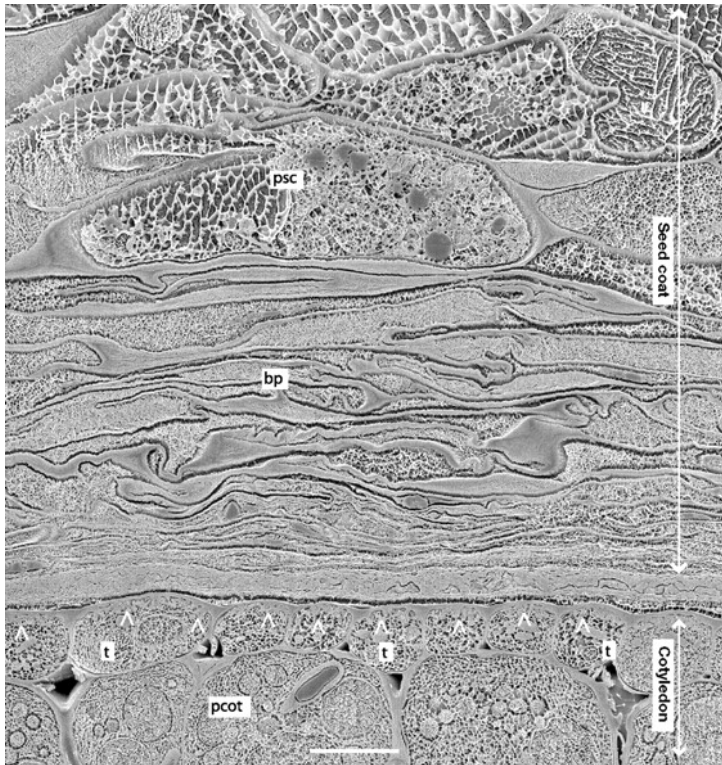
Le potentiel hydrique des ovaires diminue lors d'un déficit hydrique pendant la floraison

Le potentiel hydrique des grains est préservé lors d'un déficit hydrique pendant la phase de remplissage

Westgate et Thomson Grant, 1989  
Plant Physiology 91:862-867

# Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade

Discontinuité vasculaire au niveau du placenta : passage obligé des nutriments par l'apoplasme



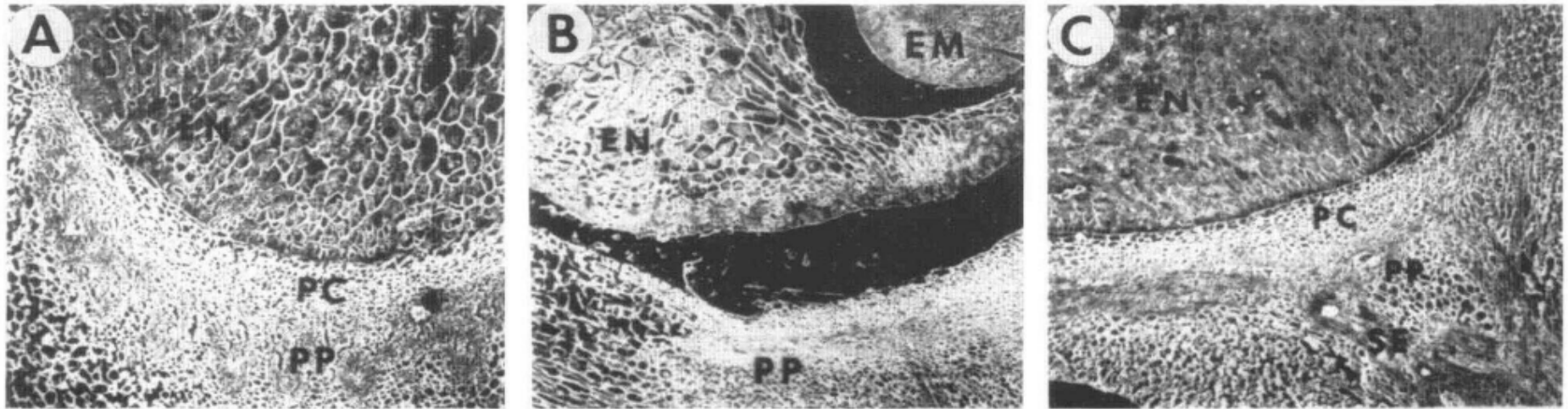
Le potentiel hydrique des grains est préservé lors d'un déficit hydrique pendant la phase de remplissage

# Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade

The Plant Cell, Vol. 4, 297–305, March 1992 © 1992 American Society of Plant Physiologists

## The Maize Invertase-Deficient *miniature-1* Seed Mutation Is Associated with Aberrant Pedicel and Endosperm Development

Michael E. Miller<sup>a</sup> and Prem S. Chourey<sup>a,b,c,1</sup>



**Figure 1.** Scanning Electron Micrographs of Basal Portion of Maize Kernels at 12 Days after Pollination.

- (A) Homozygous *Mn Mn* genotype. The placentochalazal region in the pedicel is in close contact with the lower portion of endosperm.  $\times 36$ .
- (B) Homozygous *mn mn* seed mutant. The placentochalazal region is withdrawn from the homozygous recessive endosperm. Gap formation between the two tissue results from cell rupture and degeneration and restricts the flow of photosynthate to the developing kernel.  $\times 35$ .
- (C) Heterozygote obtained by crossing an *mn mn* female  $\times$  *Mn mn* male. The *mn mn* pedicel is in close contact with *Mn mn mn* endosperm.  $\times 35$ .
- PC, placentochalazal; EN, endosperm; PP, pedicel parenchyma; EM, embryo; SE, sieve elements of phloem.

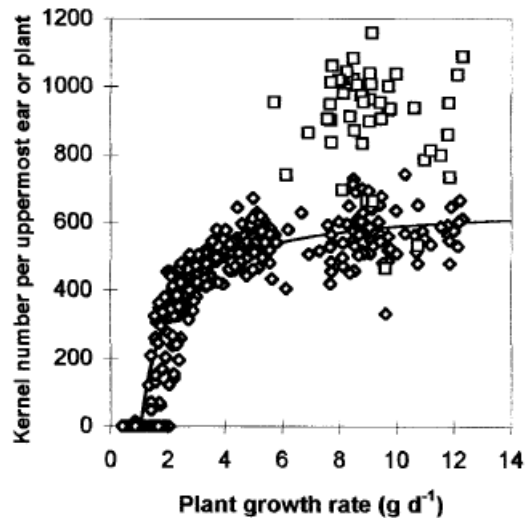
Le potentiel hydrique des grains est préservé lors d'un déficit hydrique pendant la phase de remplissage

## Contrôle hydraulique vs contrôle C selon organe et stade

Le nombre de grains dépend de la vitesse d'accumulation de biomasse pendant une période critique :

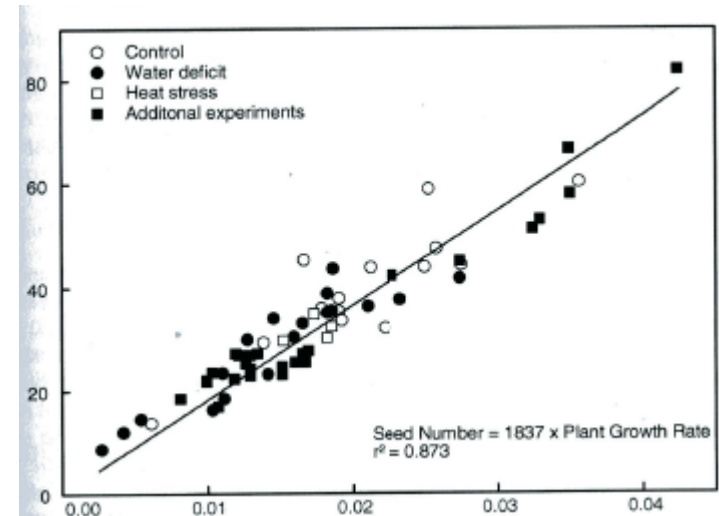
Maïs : 20 jours encadrant la floraison

Pois : de début floraison à début remplissage des grains



Andrade et al., 1999  
Crop Science 39:453-459

Grain  
Number



Plant Growth Rate

Munier-Jolain et al (eds) 2010  
Physiology of the pea crop

# Plan du cours

## 1- Modélisation du développement reproducteur

- les étapes du développement reproducteur
- représentation à l'échelle de la plante
- un cadre d'analyse robuste de la réponse à l'environnement

## 2- Initiation des fleurs

- déterminisme du nombre d'inflorescences chez le pois
- initiation des fleurs et expansion des tissus sur le capitule de tournesol

## 3- Floraison- fécondation : exemple du maïs

- sensibilité du maïs au déficit hydrique pendant la floraison
- un contrôle via les processus de croissance des tissus ?
- la soie est une feuille comme une autre

## 4- La période d'avortement des grains

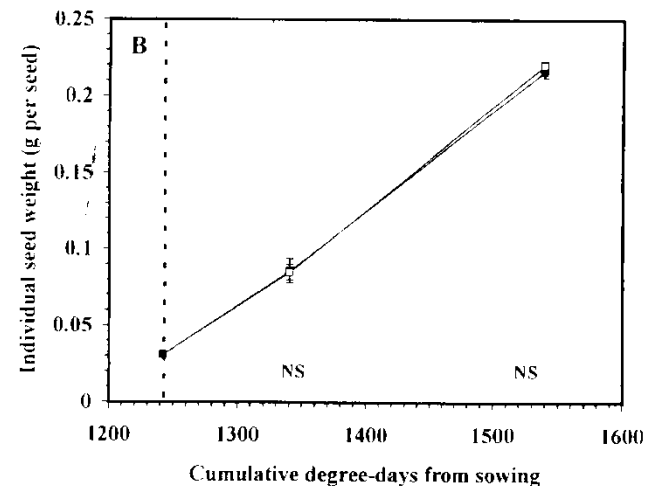
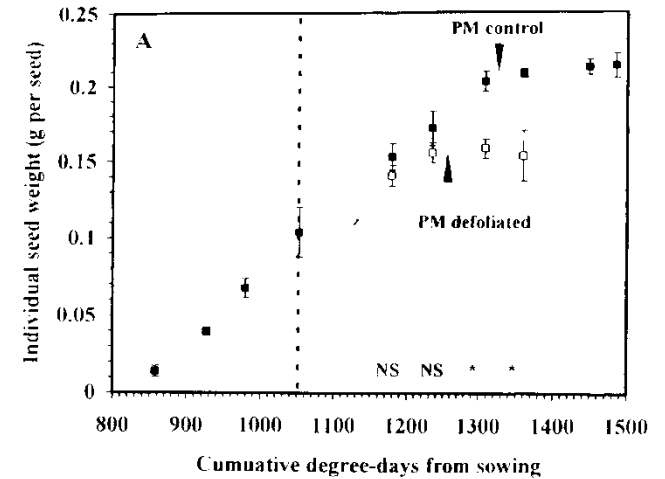
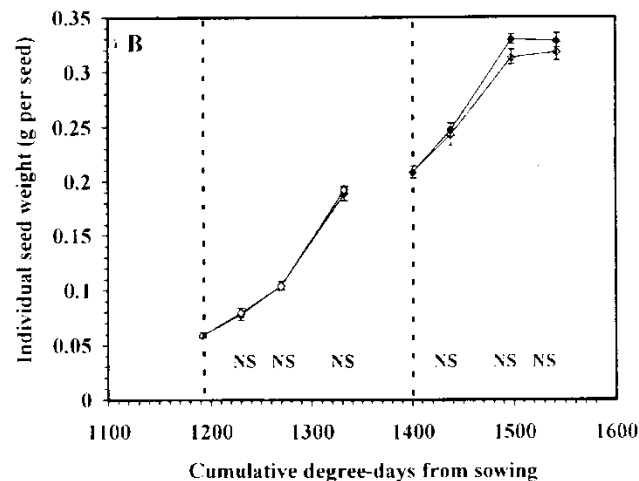
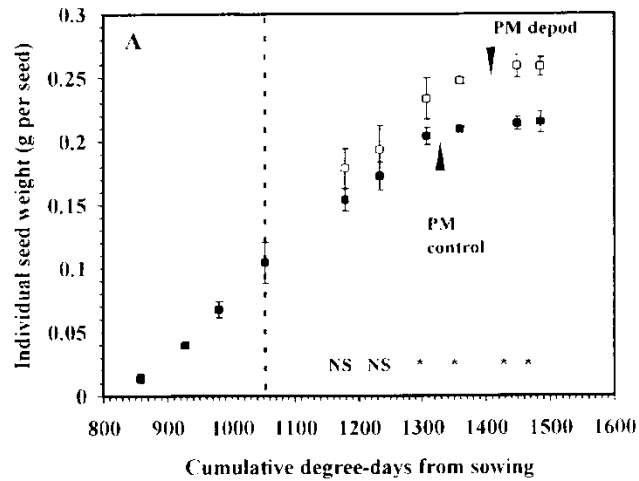
- un contrôle via l'allocation de carbone vers l'épi ?
- rôle des invertases

## 5- Accumulation de réserves dans le grain

- déterminisme de la vitesse de remplissage des grains
- remobilisation des réserves foliaires
- effet de l'environnement sur la composition du grain

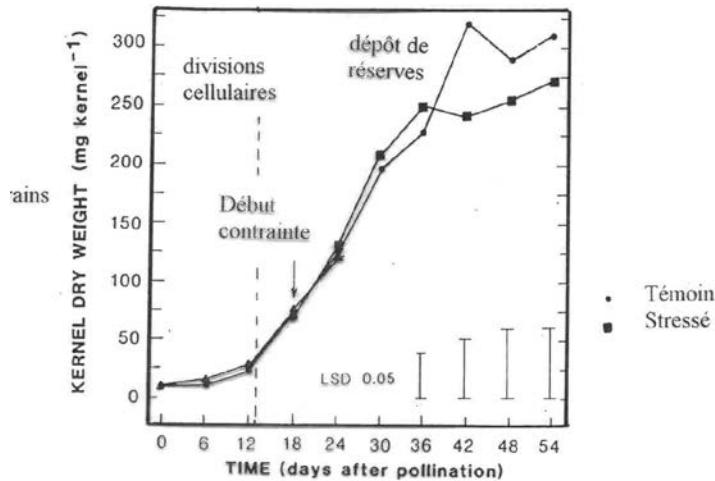
# Accumulation de réserves dans les grains

La vitesse de remplissage des graines est indépendante de la disponibilité en photo assimilats pendant la période de remplissage



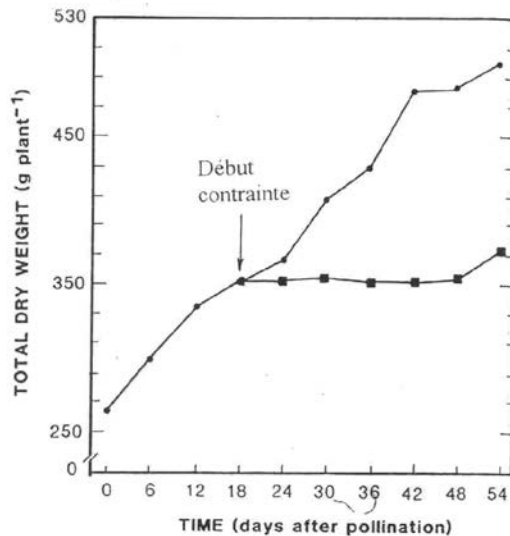
# Accumulation de réserves dans les grains

La vitesse de remplissage des grains est indépendante de la disponibilité en photo assimilats pendant la période de remplissage



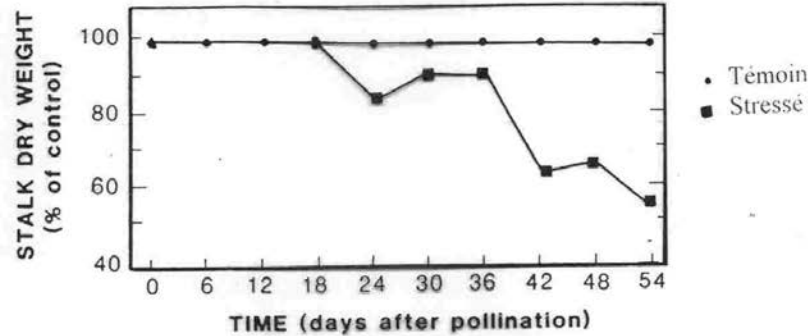
La croissance des grains n'est pas affectée de façon significative

Contrainte hydrique pendant la période de remplissage des grains de maïs  
Ouattar et al., 1987 Crop Science 27:726-730 et 730-735



alors que la production totale de biomasse est fortement pénalisée

# Accumulation de réserves dans les grains



Les réserves végétatives (tiges) sont fortement sollicitées

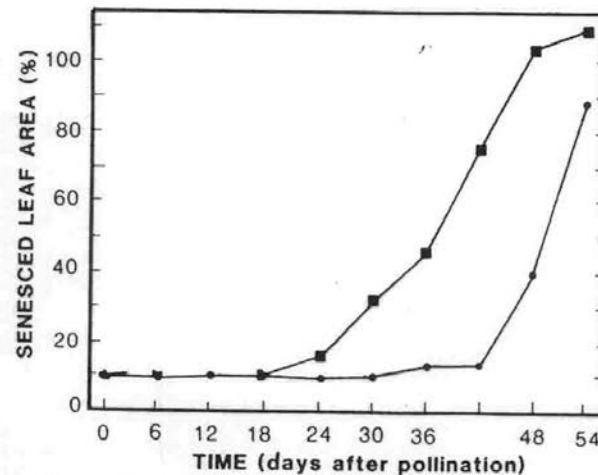


Fig. 4. Postanthesis changes in leaf senescence for control (●), early water deficit (▲), and late water deficit (■) plants.

Maintien de la croissance en biomasse des grains grâce à la contribution de l'appareil végétatif

Ouattar et al., 1987. Crop Science 27:726-730 et 730-735

Accélération de la sénescence foliaire

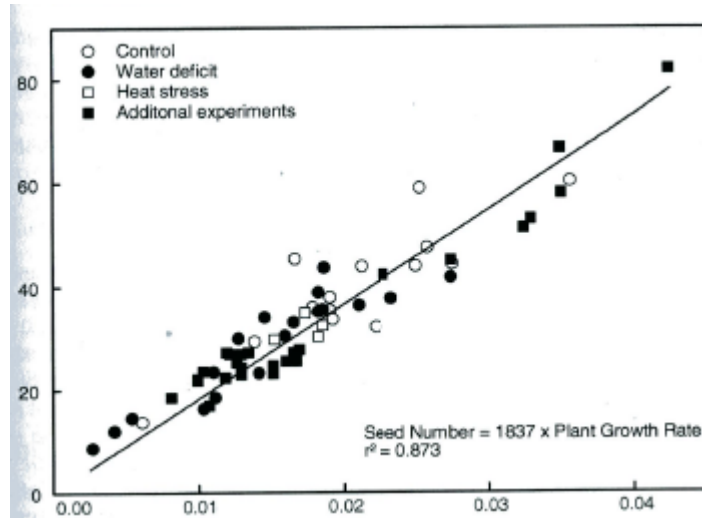


# Accumulation de réserves dans les grains

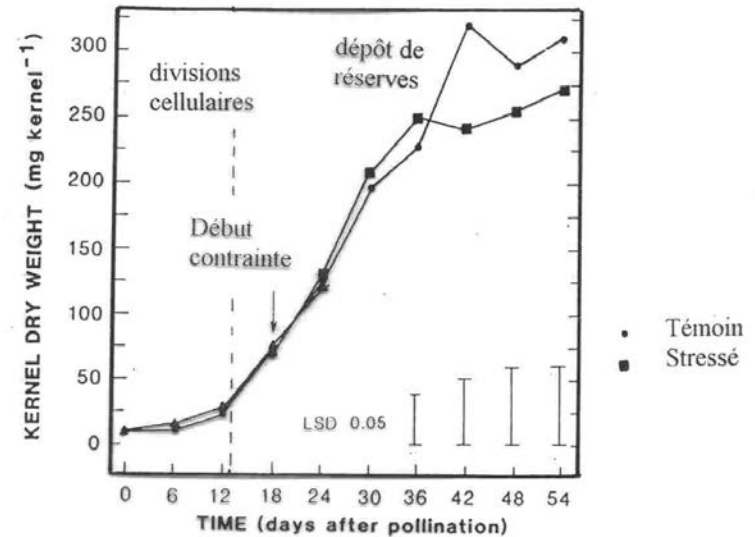
On passe d'une phase où la croissance des grains dépend directement du flux d'assimilats

à une phase où la vitesse de remplissage des graines est indépendante de la disponibilité en photo assimilats

Grain Number



Plant Growth Rate



A quoi correspond la transition entre ces 2 phases ?

# Accumulation de réserves dans les grains



Transition dans le développement des grains

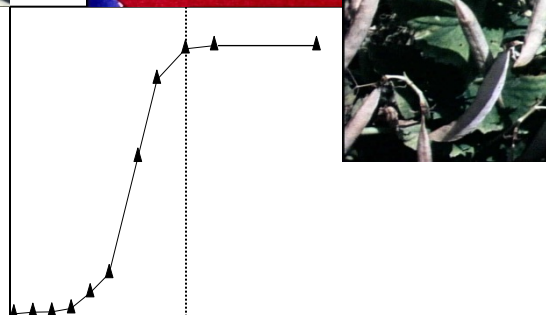
Deux périodes dans le développement de l'embryon.

- divisions cellulaires
- accumulation de matière sèche

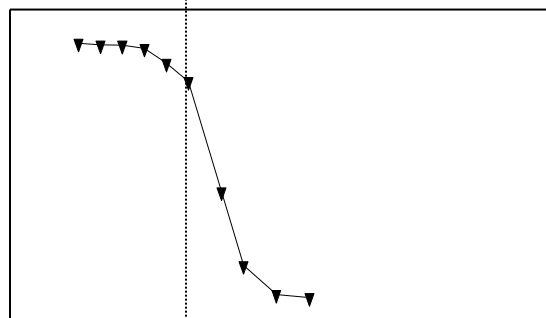
(Adapté de Ney et al., 1993 Crop Science 33:267-270.)

Le devenir du grain (avortement ou développement jusqu'à maturité) se détermine pendant la première phase

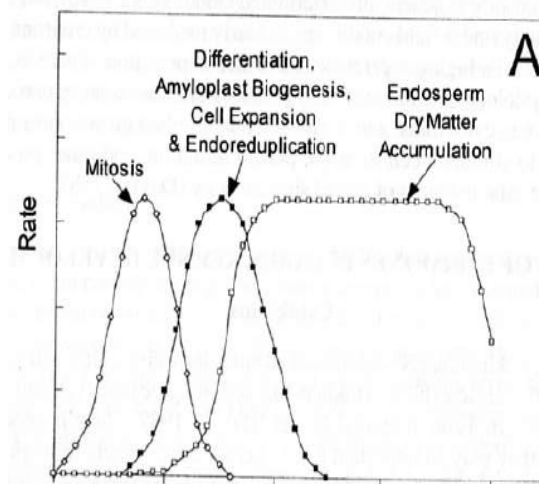
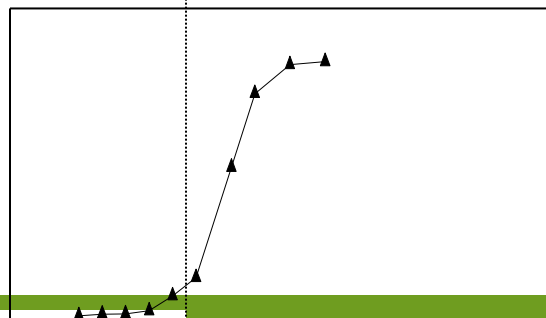
Nombre de cellules



Teneur en eau



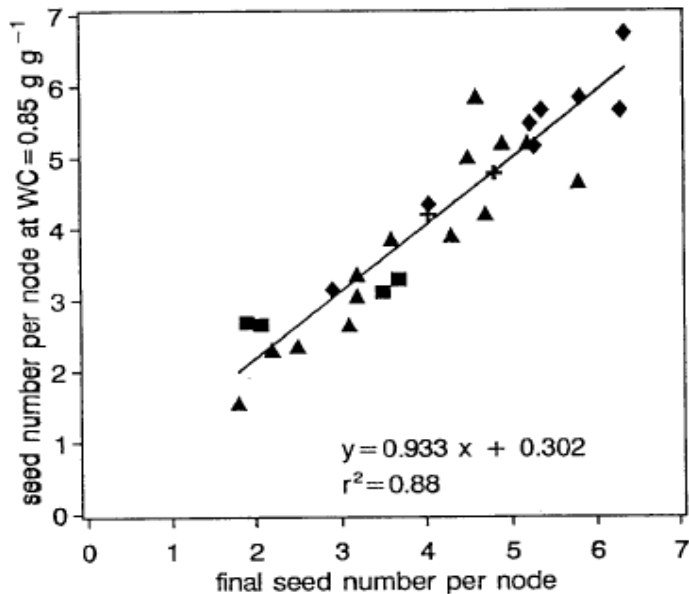
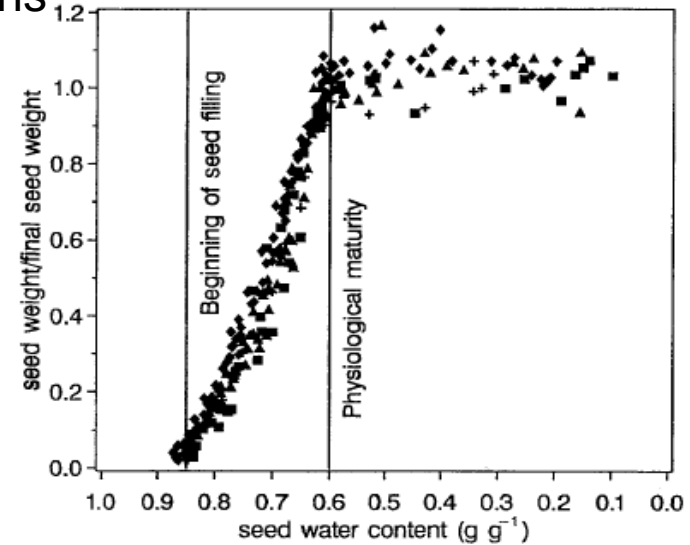
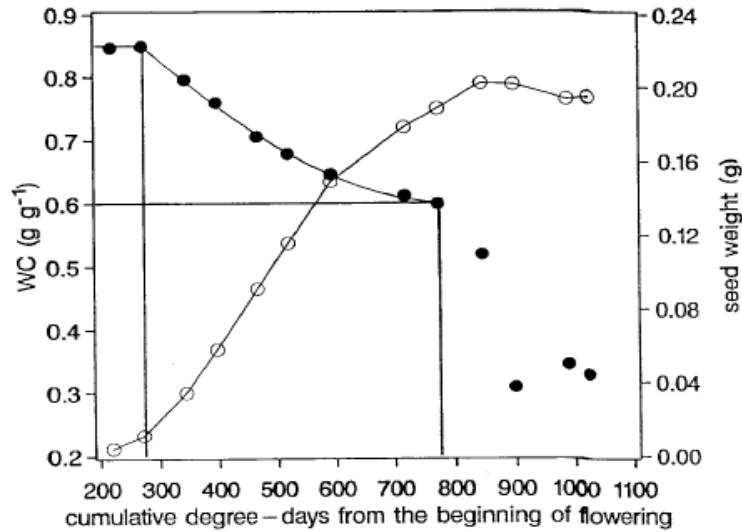
Masse sèche



Temps thermique après floraison

# Accumulation de réserves dans les grains

## Transition dans le développement des grains



Le nombre de grains est fixé au début du remplissage = à la fin des divisions cellulaires dans l'embryon

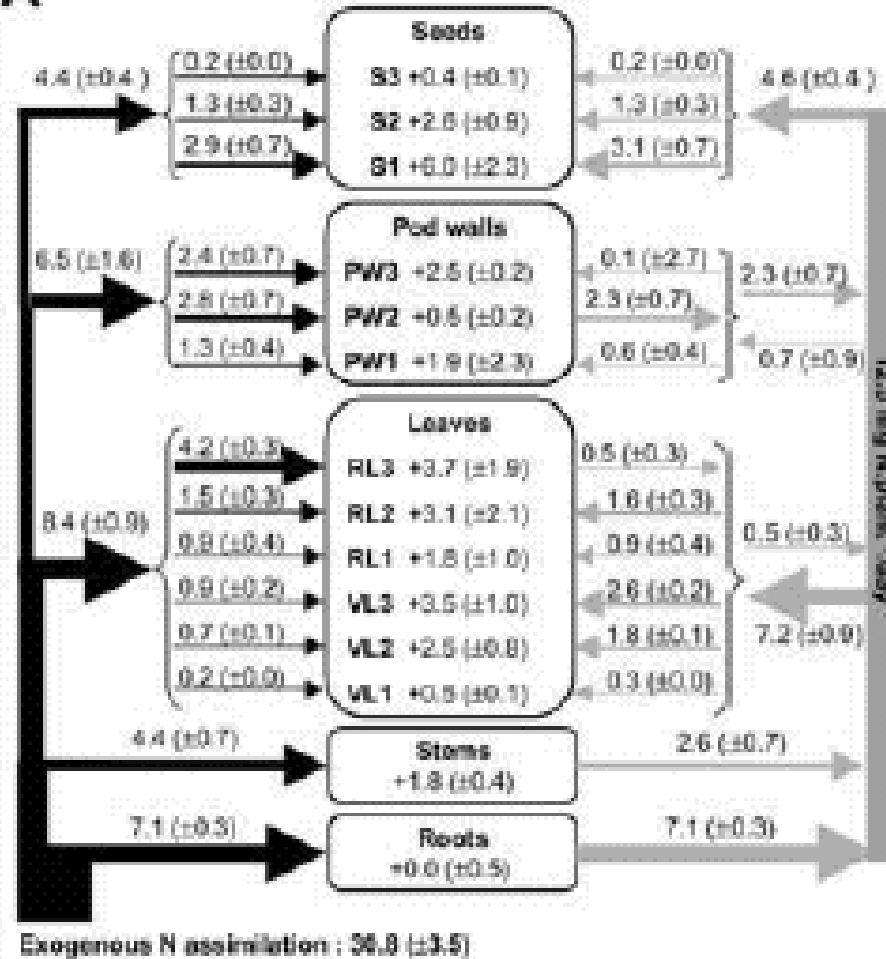
Transition : le devenir des grains est fixé = stade limite d'avortement des grains

# Accumulation de réserves dans les grains

## Transition dans l'appareil végétatif

Avant le début du remplissage des graines, toutes les feuilles importent de l'azote

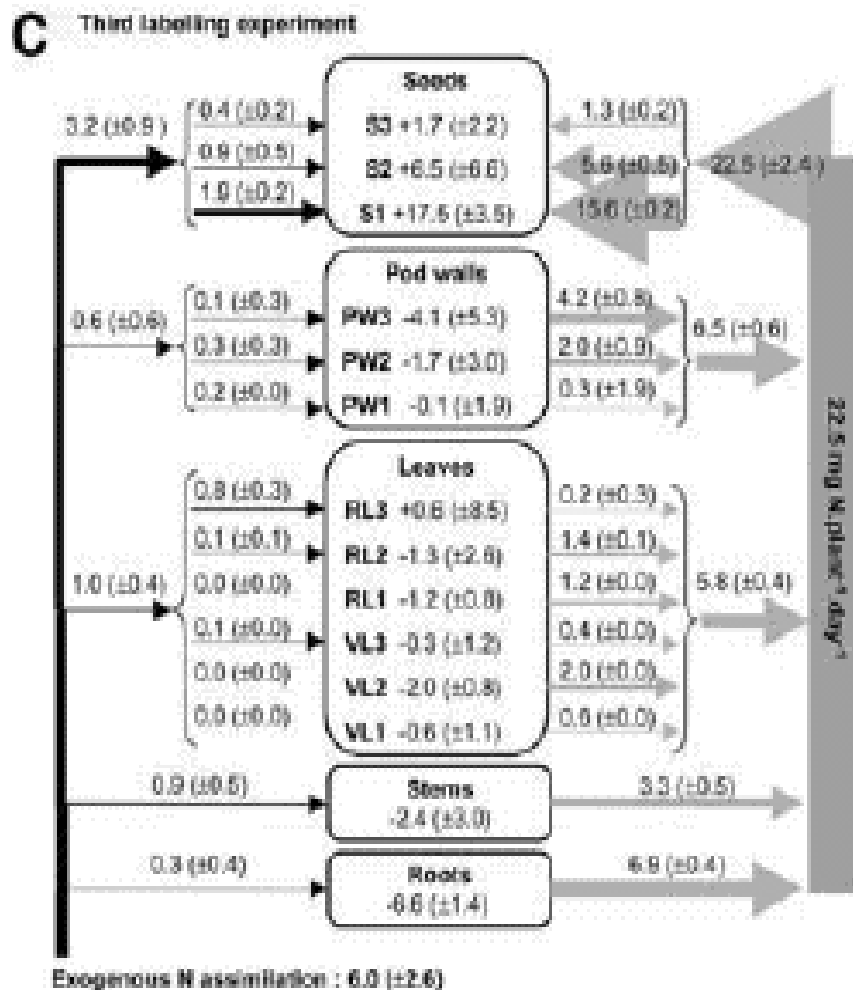
**A** First labelling experiment



# Accumulation de réserves dans les grains

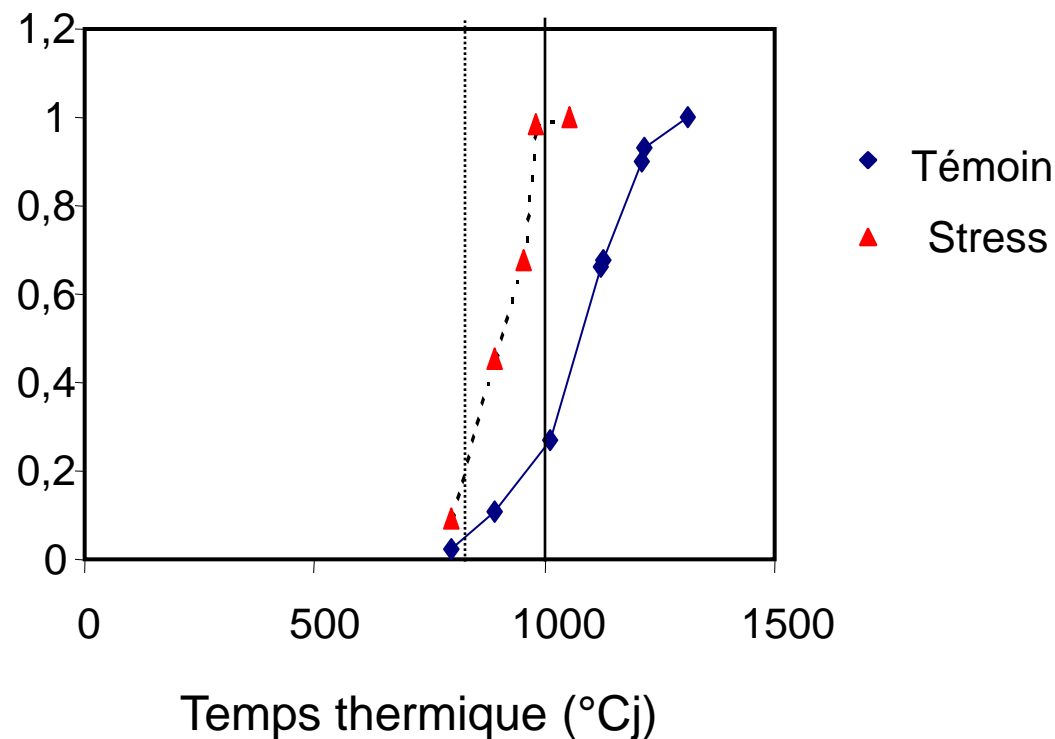
## Transition dans l'appareil végétatif

Après le début du remplissage des graines, toutes les feuilles deviennent exportatrices : la phase de transition des feuilles (puits – source N) est un événement "plante entière"



# Accumulation de réserves dans les grains

Les 2 transitions coïncident



La transition des feuilles (puits – source N) se produit avant la phase d'accumulation rapide de biomasse dans les grains

Elle coïncide avec le franchissement du stade limite d'avortement des grains, date à laquelle le nombre final de grains par plante est fixé, ainsi que le nombre de cellules par grain (transition pour le devenir des grains).

# Accumulation de réserves dans les grains

Le nombre de grains et leur vitesse de remplissage sont fixés en même temps que débutent les remobilisations depuis l'appareil végétatif

La vitesse de remplissage des grains dépend du nombre de cellules dans les cotylédons (fixé au début du remplissage)

Munier-Jolain et Ney, 1998. J Exp Bot 49:1971-1976.

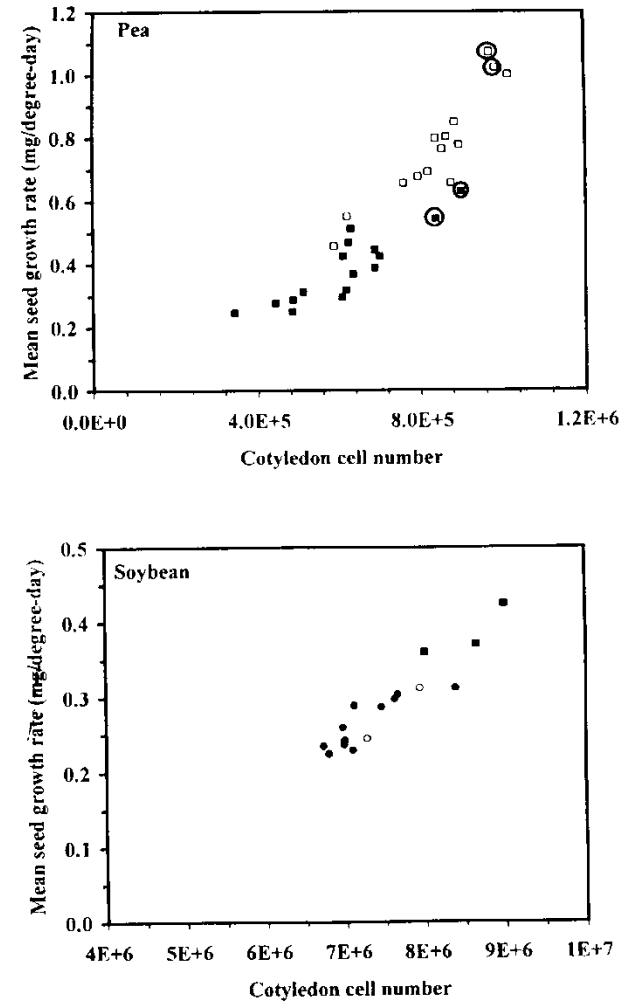
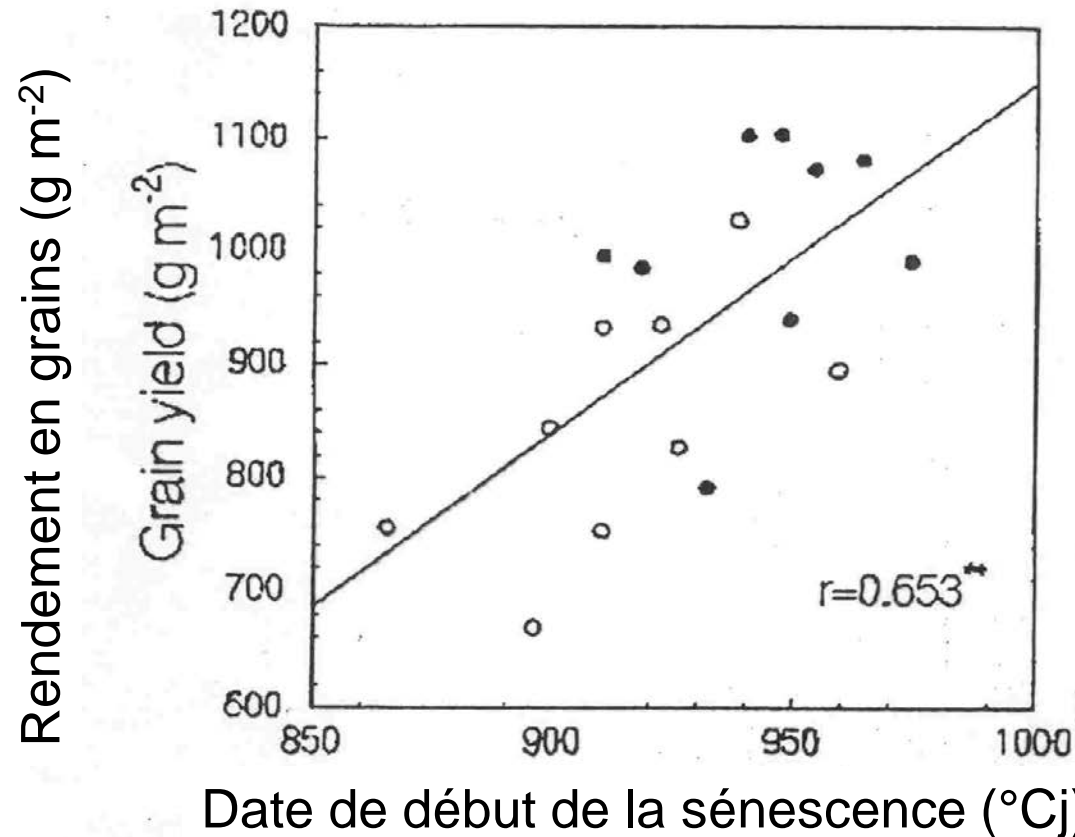


Fig. 3. The relationship between cotyledon cell number and seed growth rate. Pea: Frisson (■) and Solara (□), in various environmental conditions. Circles denote seeds from depodded plants. Soybean: 1991, 20 plants m<sup>-2</sup> (●), 1991, 80 plants m<sup>-2</sup> (○), 1992, 20 plants m<sup>-2</sup> (■): for each symbol, different points correspond to different morphological positions within the plant.

# Accumulation de réserves dans les grains

Etude du phénotype "stay green" chez le sorgho

La durée de remplissage des grains est variable



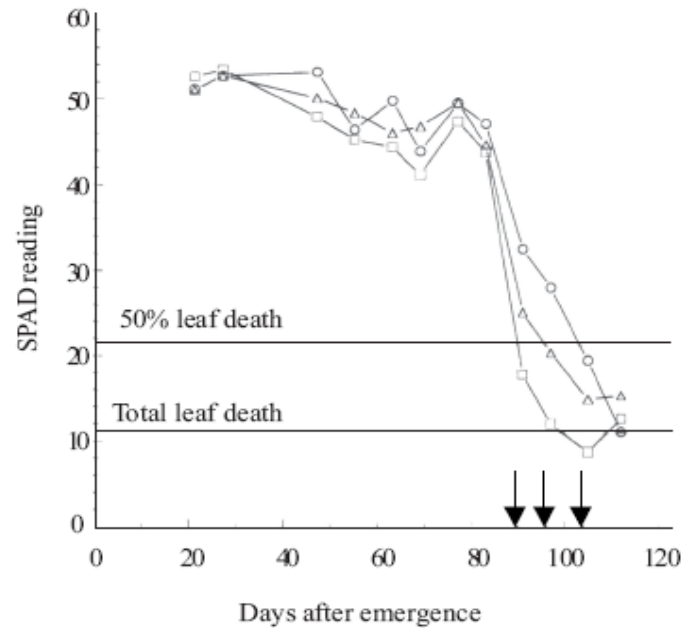
Le rendement est fortement corrélé à la durée de vie des feuilles chez des hybrides de sorgho soumis à des contraintes hydriques.

Borrell *et al.*, 2000, *Crop Science* 40: 1037-1048.



# Accumulation de réserves dans les grains

La durée de remplissage des grains est variable



L'amélioration du rendement est permise par une augmentation d'environ 15 à 20 jours de la durée de vie des feuilles chez l'hybride présentant le phénotype « stay green »

**Stay-green: A consequence of the balance between supply and demand for nitrogen during grain filling?**

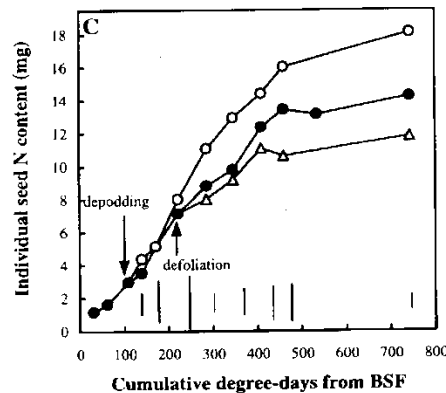
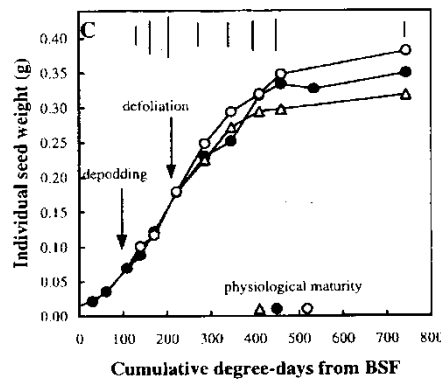
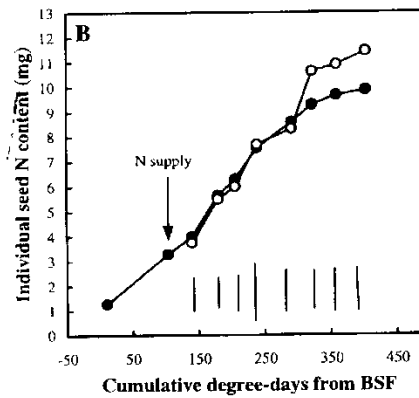
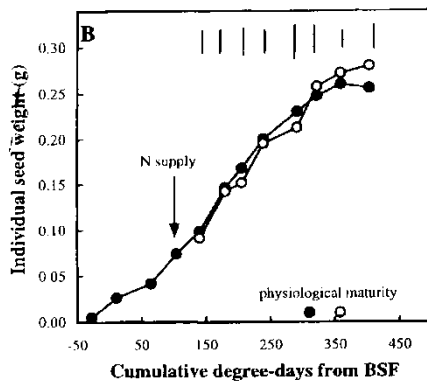
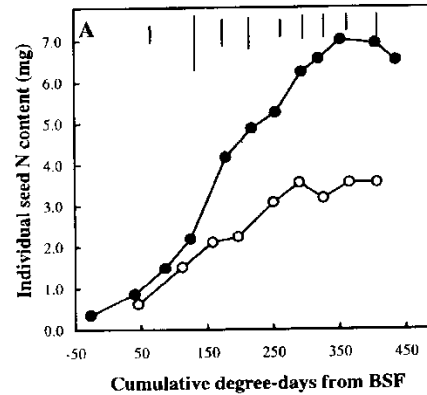
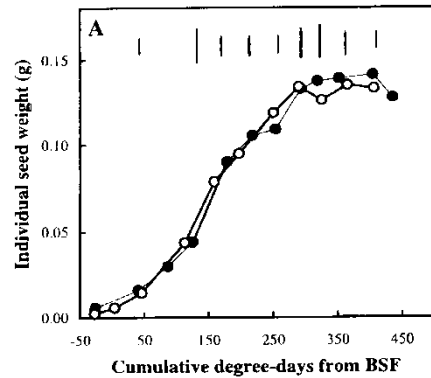
By ANDREW BORRELL<sup>1\*</sup>, GRAEME HAMMER<sup>2</sup> and ERIK VAN OOSTEROM<sup>3</sup>  
*Ann. appl. Biol.* (2001), **138**:91-95

# Accumulation de réserves dans les grains

## Teneur en protéines

La vitesse de remplissage des graines n'est pas modifiée par le niveau de l'offre en azote. En revanche, l'accumulation d'azote dans les graines est affectée. La durée de remplissage est modifiée.

Lhuillier-Soundélé et al., 1999. Eur J Agron 11:157-166.



## Accumulation de réserves dans les grains

Effet de la disponibilité en carbone (rayonnement intercepté) sur la teneur en huile des grains de tournesol

Teneur en huile

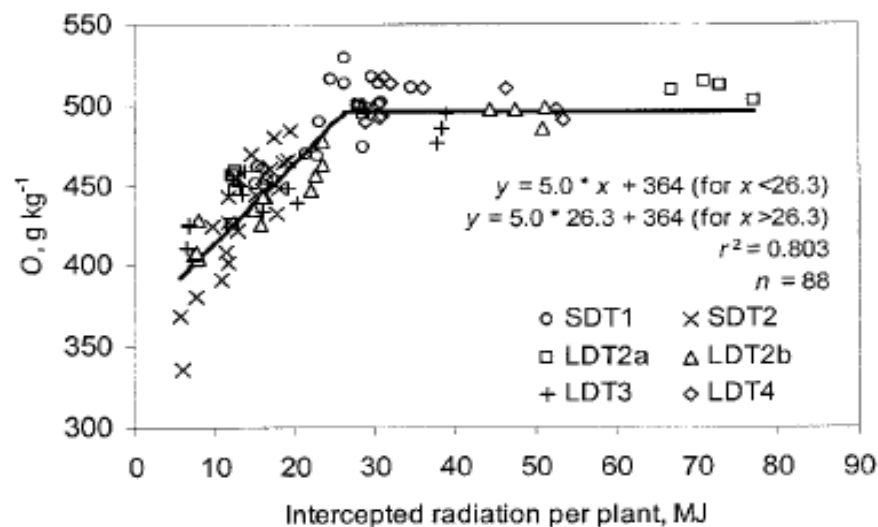
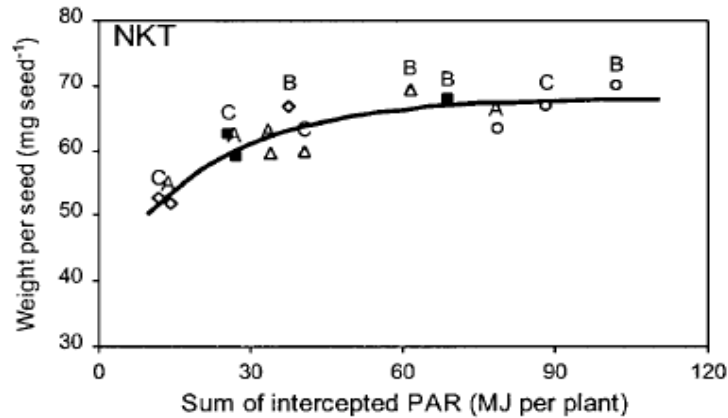
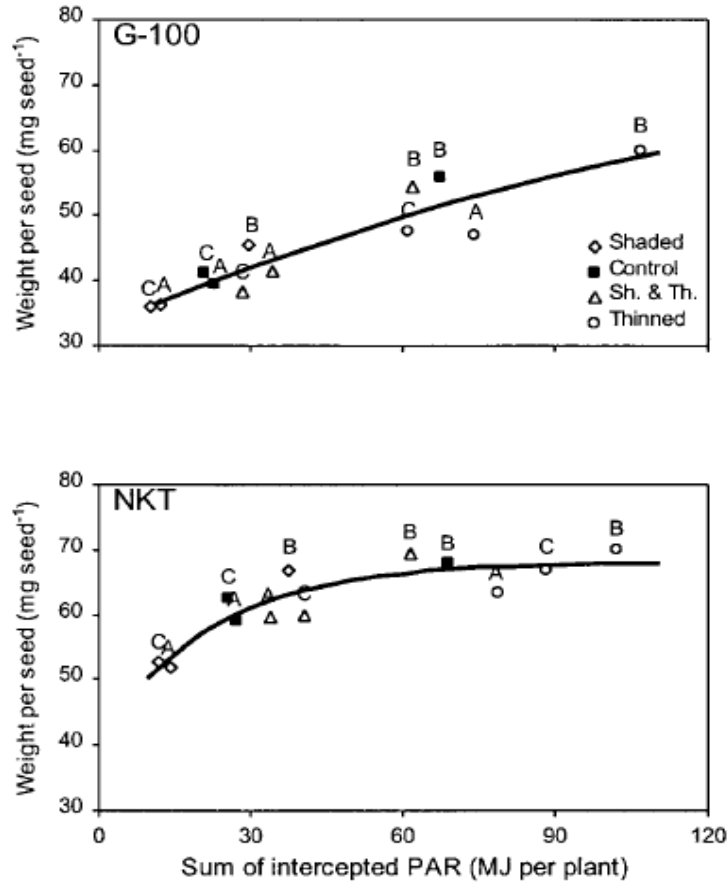


Fig. 5. Oil concentration (*O*) as a function of cumulative intercepted radiation (PAR) per plant from 250 to 450°C d after flowering for Exp. SDT1, SDT2, LDT2a, LDT2b, LDT3, and LDT4. Line represents the adjusted function. Data points represent values obtained in each experimental plot.

# Accumulation de réserves dans les grains

Effet de la disponibilité en carbone (rayonnement intercepté) sur la teneur en huile des grains de tournesol : il y a des différences génotypiques

## Teneur en huile



# Conclusion

## Développement d'un phytomère reproducteur

