

Réponse photosynthétique des feuilles de pommier à la lumière selon leur position dans la couronne et effet d'un ombrage induit

C. HENRIOT, Ph. MONNEY et N. ÉVÉQUOZ, Agroscope RAC Changins, Centre d'arboriculture et d'horticulture des Fougères, CH-1964 Conthey

 E-mail: philippe.monney@rac.admin.ch
Tél. (+41) 27 345 35 11.

Résumé

L'étude de la photosynthèse nette des feuilles de pommier (variété Arlet) soumises à différents régimes lumineux naturels (selon leur position dans la couronne des arbres) et induits (ombrage par une couverture Agryl® noire) a été réalisée en plein champ en 2001 et 2002 au Centre des Fougères de la RAC (Valais central). Deux systèmes de conduite originaux ont permis de distinguer des microclimats lumineux contrastés: le système piéton YCARE (deux axes) dans un plan horizontal à mi-hauteur des arbres (*extérieur, milieu* et *intérieur* de la couronne) et le DRILLING (trois axes) dans un plan vertical (*haut, bas* et *bas avec ombrage induit*). Pour chacune des zones délimitées, des courbes de réponse de la photosynthèse nette foliaire à la lumière ont été réalisées pour des températures et des humidités relatives non limitantes (25-32 °C et > 30% HR). La capacité photosynthétique des feuilles varie selon le microclimat lumineux: les feuilles bien éclairées, situées en périphérie ou dans la partie supérieure de la couronne et exposées à 70-80% du PAR (*Photosynthetically Active Radiation*) incident présentent une activité photosynthétique supérieure à celle des feuilles placées à l'ombre, en *bas* ou à l'*intérieur* du feuillage (10-40% du PAR incident). Les feuilles d'ombre contribuent positivement à l'assimilation du CO₂. La mise en place d'une couverture Agryl® noire une semaine après la floraison limite la pénétration de la lumière à 1% de l'éclairement incident. Une relation logarithmique entre le rayonnement journalier moyen (microclimat lumineux) et la photosynthèse nette foliaire maximale a pu également être établie. La variété Arlet présente une bonne acclimatation à l'ombrage puisqu'elle est capable d'assurer une photosynthèse nette maximale de 72 et 91% dans des microclimats exposés en moyenne journalière respectivement à 1 et 12% du PAR incident.

Introduction

De tous les facteurs environnementaux, le rayonnement solaire est le plus important car il est la source d'énergie qui conduit à la production biologique de matière sèche (FLORE et LAKSO, 1989; LAKSO, 1994). Par ailleurs, de nombreuses études ont montré que la productivité des vergers était proportionnelle à l'interception lumineuse du couvert végétal (JACKSON et PALMER, 1977; ROBINSON *et al.*, 1983; TUSTIN *et al.*, 1988; JACKSON, 1978). Celle-ci est essentiellement conditionnée par la forme, la hauteur de l'arbre et la densité de plantation (PALMER, 1980). Le mode de conduite des arbres influence par conséquent la quantité d'énergie lumineuse reçue par le feuillage. Les systèmes de

conduite actuellement développés tiennent compte de ce facteur pour favoriser la photosynthèse, le développement et la coloration des fruits ainsi que la formation des bourgeons floraux. Cependant, même si la taille des arbres fruitiers vise à réduire autant que possible les zones d'ombre, l'éclairement reste hétérogène dans la couronne de l'arbre. Cette hétérogénéité augmente avec le volume de la couronne. En forêt, les feuilles d'un même arbre se trouvent dans des microclimats lumineux très différents, si bien que la canopée est constituée de feuilles d'ombre (à la base et à l'intérieur des houppiers) et de feuilles de lumière. Pour ces arbres, des études (GIVNISH, 1988; HARLEY et BALDOCCHI, 1995; SOLTNER, 1996) ont mis en évidence une adaptation mor-

phologique et physiologique des feuilles à leur environnement lumineux. Pour les arbres fruitiers, des études sur pêcher (DEJONG et DOYLE, 1985) et sur pommier (FALLAHI *et al.*, 1994; GHOSH, 1973) ont montré que les feuilles soumises à un éclairage élevé présentent une photosynthèse maximale et une teneur en azote élevée ainsi qu'un parenchyme palissadique plus développé. L'importance de l'exposition à la lumière pendant l'expansion foliaire pour le développement d'une capacité photosynthétique élevée est bien connue (BOARDMAN, 1977; BARDEN, 1978). Cette acclimatation aux différents régimes lumineux s'effectue pendant l'ontogenèse des feuilles (GARRIZ, 1998) et elle diffère selon les variétés (FALLAHI *et al.*, 1994).

Des observations faites sur le terrain à propos d'une sénescence précoce des feuilles situées à l'intérieur de la canopée montrent que leur exposition après développement peut être critique pour leur fonctionnement. La perte de capacité photosynthétique induite par l'ombre n'est pas forcément réversible lors d'une réexposition à la lumière après une taille en vert.

De nombreuses connaissances sur l'adaptation des feuilles à l'environnement lumineux ont été acquises ces dernières années, souvent à la suite d'expérimentations conduites sur de jeunes arbres en conteneurs ou de jeunes vergers soumis à des régimes lumineux induits. Peu d'études sont actuellement réalisées en conditions naturelles sur des vergers adultes en production. L'objectif de la présente étude est d'apprécier la réponse photosynthétique de feuilles soumises à différents régimes lumineux, soit naturels (éclairage plus ou moins important selon la position des feuilles dans la couronne de l'arbre), soit induits (couverture Agryl® noire provoquant un fort ombrage). Cette étude porte sur des arbres adultes, en plein champ, et conduits selon des systèmes originaux basés sur une structure ouverte (YCARE et DRILLING). Une deuxième partie sera consacrée à l'influence du microclimat lumineux sur la qualité des fruits, en particulier sur leur teneur en sucres.

Matériel et méthode

Matériel végétal et conduite culturale

Les mesures de photosynthèse foliaire et du microclimat lumineux ont été réalisées en 2001 et 2002 sur la variété Arlet greffée sur M9, au domaine expérimental du Centre des Fougères de la RAC (Valais central). Cette parcelle a été mise en place en 1992 pour apprécier les performances agronomiques de nouveaux systèmes de vergers de pommier. Les mesures présentées ici ont porté sur des formes ouvertes qui assurent à la fois une interception élevée et une bonne distribution de la lumière dans la couronne de l'arbre. Cette structure végétale a l'avantage de présenter une large variation du microclimat lumineux dans la couronne des arbres. Des deux systèmes originaux choisis, YCARE (deux axes fruitiers) et DRILLING (trois axes fruitiers) (tabl. 1), le premier a été développé au Centre des Fougères. La variété Arlet a été choisie pour sa régularité de production. Ce critère est important dans les études sur le potentiel photosynthétique car la charge en fruits a une incidence majeure sur cette fonction physiologique.

Procédés expérimentaux

L'objectif de notre étude est de comparer le fonctionnement photosynthétique des feuilles situées dans des zones contrastées de microclimat lumineux, qui diffèrent selon la forme imposée à l'arbre. Le système YCARE présente une densification du feuillage à mi-hauteur des arbres sur un plan horizontal (développement de la couronne en largeur). Nous avons déterminé en 2000, dans ce plan de végétation, trois zones de variations du microclimat lumineux: *extérieur* (interligne), *milieu* et *intérieur* (rang). Le protocole expérimental est résumé à la figure 1. Le système DRILLING, compte tenu de sa hauteur, présente un étagement important de son feuillage dans un plan vertical. Pour ce système, en 2001, nous avons délimité deux zones: *haut* et *bas*. Un procédé supplémentaire d'ombrage induit (*ombré*) a été introduit dans le but d'étudier la réponse des feuilles à un environnement lumineux très défavorable. Une couverture d'Agryl® noire a été mise en place sur les branches basses une semaine après la floraison, au début du développement foliaire. Le protocole expérimental est résumé à la figure 2. Pour chaque procédé, trois feuilles ont été échantillonnées dans chacune des trois répétitions d'un dispositif en blocs randomisés, initialement conçu pour l'évaluation comparative de six systèmes.

Tableau 1. Description des systèmes supports de l'étude.

Système de conduite	Variété	Porte-greffe	Distances de plantation (m)	Nombre d'arbres par ha	Nombre d'axes par arbre	Hauteur (m)
YCARE	Arlet	M9	4,00 × 1,00	2500	2	2,00
DRILLING	Arlet	M9	4,00 × 1,25	2000	3	2,90

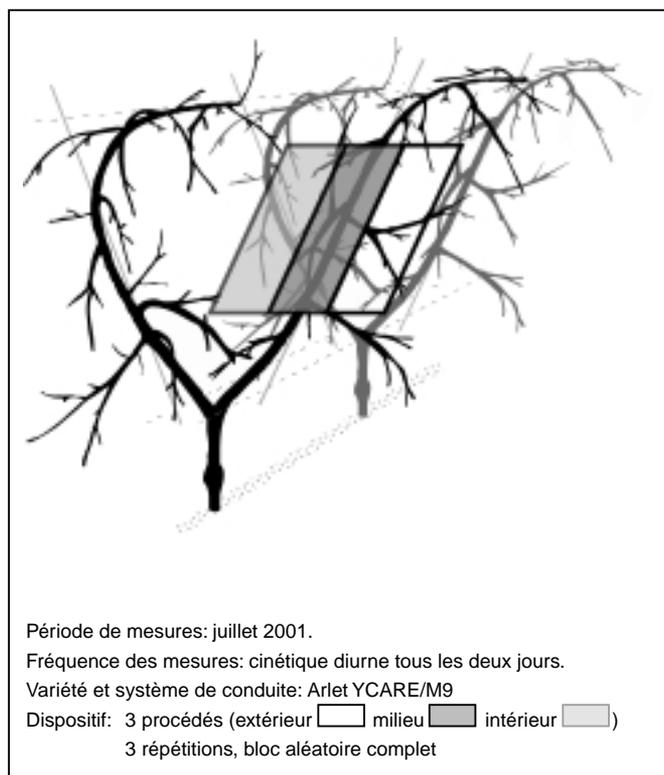


Fig. 1. Protocole expérimental pour l'étude du microclimat lumineux et de la photosynthèse nette foliaire dans un plan horizontal (YCARE).

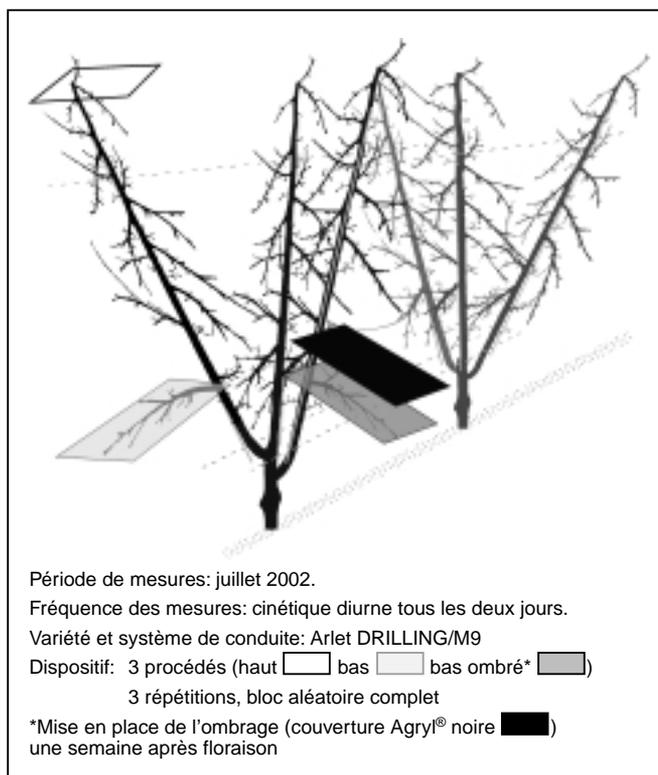


Fig. 2. Protocole expérimental pour l'étude du microclimat lumineux et de la photosynthèse nette foliaire dans un plan vertical (DRILLING).

Mesure du microclimat lumineux

La lumière (PAR: Rayonnement actif pour la photosynthèse = ensemble des radiations du spectre dont les longueurs d'onde sont comprises entre 400 et 700 nm) interceptée par la végétation est mesurée à l'aide de capteurs de type SKP215 (Campbell) en continu durant une journée par temps clair et ensoleillé. Les mesures sont répétées trois fois lorsque la végétation a atteint son plein développement (juillet). On peut ainsi mesurer l'évolution journalière de l'interception lumineuse et calculer la moyenne journalière de l'énergie lumineuse interceptée (μmol de photons/ $\text{m}^2\cdot\text{j}$).

Mesures de lumière: distribution horizontale (YCARE)

Pour mettre en évidence le gradient de lumière entre l'extérieur et l'intérieur de la couronne, l'interception de lumière de l'enveloppe foliaire est mesurée par des capteurs disposés sur le pourtour de la couronne (fig. 3). Le capteur n° 4, placé 10 cm au-dessus des arbres, indique le rayonnement maximal incident reçu par le couvert végétal. Le climat respectif des zones *extérieure* et *intérieure* est obtenu par deux capteurs (n°s 3 et 7). Quant au *milieu*, son microclimat lumineux a été simulé à partir de mesures ponctuelles, avec un ceptomètre de 80 cellules photoélectriques (AccuPAR 80, DECAGON). Il en ressort que 35% de l'éclairement *extérieur* parvient dans cette zone.

Mesures de lumière: distribution verticale (DRILLING)

Le microclimat lumineux en *haut*, en *bas* et *ombré* (sous la couverture Agryl®) a été mesuré grâce à l'installation de capteurs sur des branches représentatives de la zone considérée. Pour calculer la moyenne journalière de l'interception lumineuse, deux capteurs par branche ont été utilisés: un à la base de la branche, l'autre à son extrémité (fig. 4a et b).

Mesures de photosynthèse

Principe

La photosynthèse est mesurée de façon instantanée sur la 5^e feuille à partir de la base d'un rameau issu d'une bourse portant un seul fruit au moyen d'un système portable fermé (LiCor 6200) relié à un analyseur de gaz infrarouge. La feuille échantillon est insérée dans une chambre d'assimilation étanche (fig. 5), reliée à une console de paramétrage, calcul et stockage des données. Cet ensemble est lui-même connecté à l'analyseur de gaz infrarouge. L'appareil mesure l'évolution du CO_2 disponible dans la chambre pendant un temps fixé à 15 secondes. Un flux d'air (concentration en CO_2 ambiant: en moyenne 365 ppm) circule en continu dans le système grâce à une pompe. Lors de la photosynthèse, la concentration en CO_2 dans la chambre diminue suite à l'absorption de ce gaz par la feuille. L'appareil calcule la photosynthèse nette de la feuille, qui correspond au bénéfice net de CO_2 exprimé

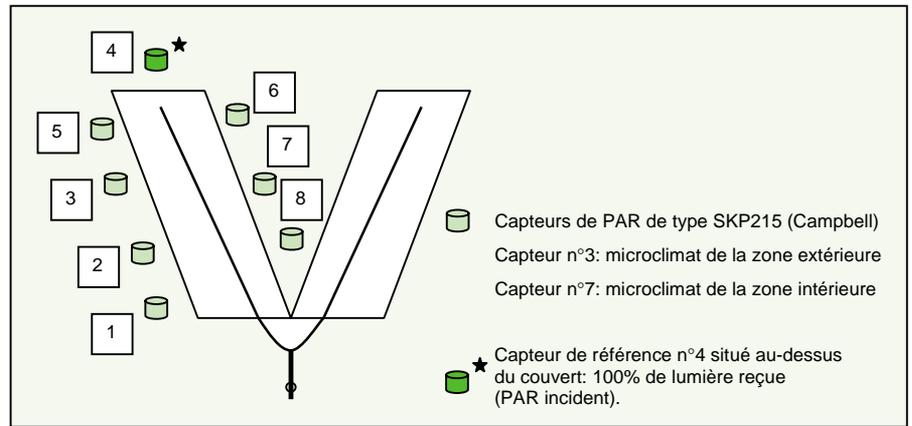


Fig. 3. Répartition des capteurs pour la mesure de l'interception lumineuse des enveloppes foliaires (pourtour de la couronne végétale).

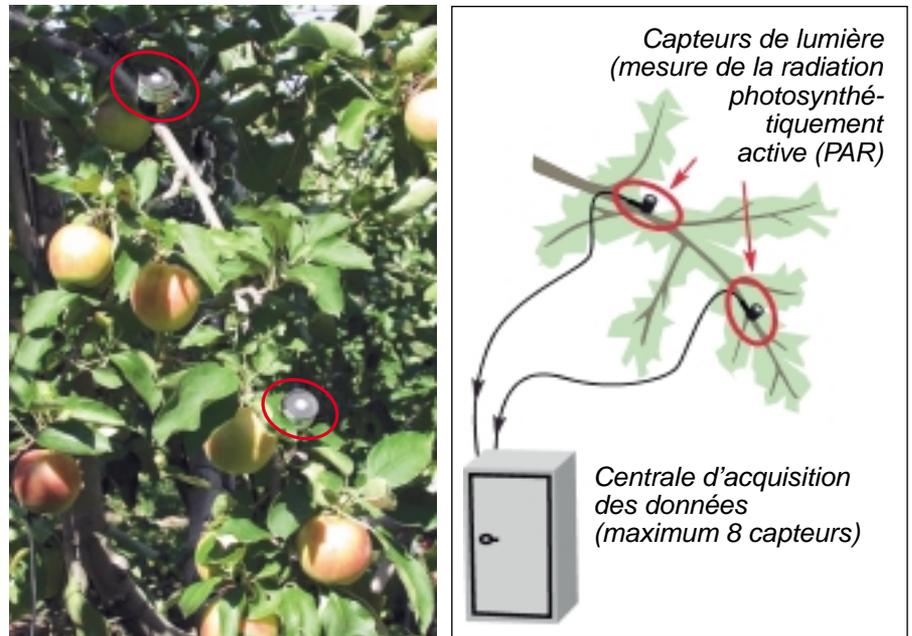


Fig. 4. Disposition des capteurs pour la mesure de l'interception lumineuse dans les branches.



Fig. 5. Chambre d'assimilation de l'appareil de mesure de photosynthèse LiCor 6200 dans laquelle est insérée une feuille de pommier.

en μmol de CO_2 par m^2 de feuille par seconde. Le système LiCor 6200 dispose également de capteurs permettant de mesurer la température de la feuille (T_f en $^\circ\text{C}$), l'humidité relative de l'air (HR en %) ainsi que le rayonnement utile à la photosynthèse (PAR) exprimé en μmol de photons par m^2 par seconde.

Méthode

Pour chaque procédé, nous avons réalisé des cinétiques diurnes par temps clair et ensoleillé tous les deux jours pendant le mois de juillet. Nous avons ainsi pu établir les courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière pour des températures et des humidités relatives non limitantes ($25\text{-}32\text{ }^\circ\text{C}$ et $> 30\%$).

Exploitation des résultats

Les réponses de la photosynthèse à la lumière sont représentées sous forme de courbes de régression de type hyperbolique ($y = ax/b+x$) calculées avec le logiciel SigmaPlot. Cette représentation s'inspire du modèle de BARDEN (1971). Pour comparer les capacités photosynthétiques des feuilles des différentes zones, nous avons calculé pour chacun des procédés la photosynthèse nette maximale (PN max. à saturation lumineuse: $\text{PAR} > 1000\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2/\text{m}^2.\text{s}$ et pour des températures et humidités relatives non limitantes).

Résultats et discussion

Variation spatiale de l'éclairement dans la couronne

Les résultats des mesures du microclimat lumineux sont consignés dans le tableau 2. Pour comparer les procédés, nous avons calculé le pourcentage du rayonnement incident reçu pour une zone donnée par rapport à l'éclairement incident reçu par le couvert végétal.

Pour le système YCARE dans le plan horizontal, la lumière est maximale à l'extérieur, minimale au milieu soit dans l'axe des structures primaires et intermédiaire à la face intérieure de la couronne. A mi-hauteur dans la zone extérieure de la couronne, la végétation reçoit 71% de l'éclairement incident. L'ouverture de la couronne par l'inclinaison des axes de part et d'autre de l'axe du rang favorise l'éclairement de l'intérieur (37% de l'éclairement incident). Cette zone reste toutefois moins bien exposée que l'extérieur, compte tenu des superpositions de branches et des reports d'ombre. Enfin, la zone du milieu, totalement entourée de végétation, représente un microclimat lumineux peu favorable (environ 25% de l'éclairement incident).

Au même stade de végétation, CAMPBELL *et al.* (1992) indiquent, pour des arbres de la variété Red Prince Deli-

Tableau 2. Microclimat lumineux et pourcentage du rayonnement incident au-dessus du couvert pour la variété Arlet.

Système de conduite	Zone	Rayonnement moyen journalier (μmol de photons/ $\text{m}^2.\text{j}$)	Pourcentage du rayonnement incident (%)
Arlet/M9 YCARE	Rayonnement incident	1120	100%
	Extérieur	792	71%
	Milieu	280*	25%
	Intérieur	410	37%
Arlet/M9 DRILLING	Rayonnement incident	1022	100%
	Haut	854	83%
	Bas	127	12%
	Bas ombré	11	1%

*Valeur simulée.

Pour YCARE, mesures dans le plan horizontal au milieu de la couronne; pour DRILLING, mesures dans le plan vertical à l'extérieur de la couronne végétale.

cious/MM 111 âgés de 15 ans, d'une hauteur de 5,4 m et d'une largeur de 4,8 m, une distribution de la lumière de 65, 12 et 6% dans les zones *extérieur*, *milieu* et *intérieur*. En comparaison, un système ouvert comme YCARE, conçu pour un niveau de vigueur nettement inférieur, permet donc globalement une bonne distribution de la lumière dans la couronne.

Pour le système DRILLING dans le plan vertical, la lumière est maximale en *haut* de la couronne (83% de l'éclairement incident). Ici, l'étagement de la végétation est important, compte tenu de la hauteur des arbres. Les mesures révèlent que les feuilles situées dans la partie inférieure reçoivent 12% de l'éclairement incident. La couverture Agryl® a réduit l'éclairement de manière drastique (1% du PAR incident). Ces mesures ont permis de caractériser des microclimat lumineux contrastés, propres à chaque système de conduite.

Position des feuilles dans la couronne et courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière

Plan horizontal (YCARE)

Les courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière sont différentes selon les procédés (fig. 6). L'activité photosynthétique est maximale pour les feuilles situées à l'extérieur de la couronne et minimale pour les feuilles situées au milieu. A faible éclairement, les feuilles de toute la couronne présentent la même capacité photosynthétique. Dans cette situation, les feuilles placées dans un microclimat peu favorable ont même tendance à fournir un

meilleur rendement énergétique et, par conséquent, contribuent de façon positive à l'assimilation du CO_2 par les arbres, comme le constate JACKSON (1980).

Plan vertical (DRILLING)

Les courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière pour les procédés *haut*, *bas* et *ombré* sont présentées à la figure 7. Comme précédemment, la réponse photosynthétique des feuilles à la lumière varie selon leur position dans le couvert végétal. L'activité photosynthétique est maximale pour les feuilles du *haut* de la couronne et minimale pour les feuilles *ombrées* par la couverture Agryl®.

Les courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière varient pour des feuilles soumises à de faibles ou fortes intensités lumineuses. Ce comportement a été démontré pour le pommier (CAMPBELL *et al.*, 1992) et pour le pêcher (KAPPEL et FLORE, 1983).

Microclimat lumineux et photosynthèse nette maximale

La photosynthèse nette maximale a été calculée pour chacun des procédés à partir des courbes de régression pour un PAR de $1000\ \mu\text{mol}$ de photon/ $\text{m}^2.\text{s}$ et pour des températures et humidités relatives de l'air saturantes. La photosynthèse maximale relative est le rapport exprimé en % entre la photosynthèse obtenue dans une zone donnée et celle de la zone la plus éclairée (*extérieur* pour YCARE et *haut* pour DRILLING). Ces résultats sont exposés dans le tableau 3.

La photosynthèse nette maximale des feuilles est d'autant plus élevée que leur microclimat lumineux est favorable (tabl. 2). Une variation importante du

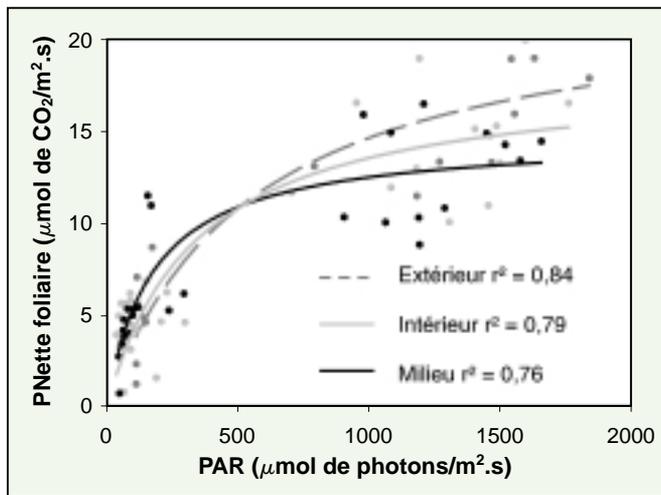


Fig. 6. Courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière pour différentes positions des feuilles dans la couronne (*extérieure*: N = 16 [rond gris], *milieu*: N = 35 [rond gris clair] et *intérieur*: N = 27 [rond noir]) obtenues au mois de juillet pour la variété Arlet/M9 conduite en YCARE. Les résultats présentés ont été calculés pour des valeurs de température foliaire comprises entre 25 et 32 °C et pour une humidité relative supérieure à 30%. Les courbes sont obtenues par ajustement hyperbolique de type $y = ax/b + x$.

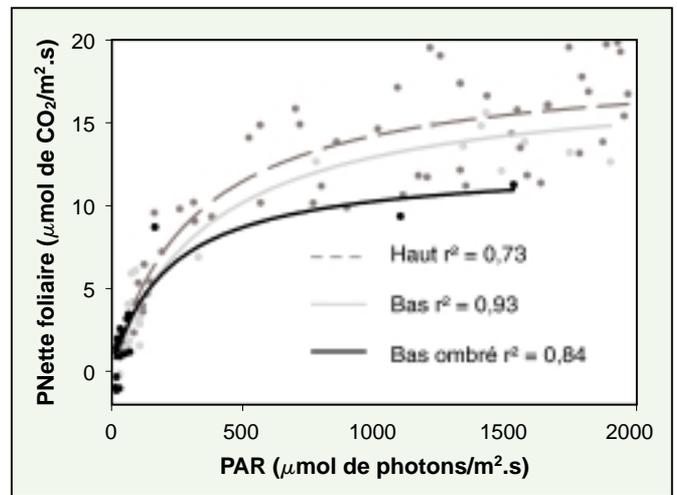


Fig. 7. Courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière pour différentes positions des feuilles dans la couronne (*haut*: N = 51 [rond gris], *bas*: N = 28 [rond gris clair] et *bas ombré*: N = 23 [rond noir]) obtenues au mois de juillet pour la variété Arlet/M9 conduite en DRILLING. Les résultats présentés ont été calculés pour une température foliaire entre 25 et 32 °C et une humidité relative supérieure à 30%. Les courbes sont obtenues par ajustement hyperbolique de type $y = ax/b + x$.

microclimat lumineux (*haut-bas* pour le DRILLING recevant respectivement 83 et 12% du PAR incident) influence relativement peu le potentiel de photosynthèse des feuilles (91% de la photosynthèse maximale obtenus pour les feuilles situées en bas de la couronne). Dans un microclimat correspondant à 37% du PAR incident (procédé *intérieure* pour l'YCARE), les feuilles sont capables d'atteindre une photosynthèse maximale correspondant à 92% des feuilles de pleine exposition. Une variation du microclimat lumineux entre 150 et 400 μmol de photon/ $\text{m}^2\cdot\text{s}$ (soit entre 15 et 40% du PAR incident) n'a que peu d'incidence sur le potentiel de photosynthèse. L'ombrage forcé est une illustration intéressante du rendement de la photosynthèse: ce dernier est encore relativement bon pour des feuilles «habituées» à un faible éclaircissement (1% du rayonnement incident), qui, malgré ces conditions très défavorables, sont capables d'atteindre une photosynthèse maximale correspondant à 72% des feuilles les mieux exposées. Ces résultats témoignent d'une forte adaptation physiologique des feuilles à leur environnement lumineux chez cette variété. Pour un PAR de 1000 μmol de photons/ $\text{m}^2\cdot\text{s}$ reçu à un moment donné de la journée (flash lumineux), les feuilles ombrées sont capables d'assurer une photosynthèse acceptable. Pour cette variété, il existe une étroite relation entre la photosynthèse nette foliaire maximale (à éclaircissement saturant) et le microclimat lumineux ambiant. Cette relation logarithmique présentée à la figure 8 permet de constater que le point

Tableau 3. Photosynthèse nette maximale foliaire (PNette max. foliaire) selon la position des feuilles dans la couronne des arbres de la variété Arlet.

Système de conduite	Zone	PNette max. foliaire ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$)	PNette max. foliaire relative (%)
Arlet/M9 YCARE	Extérieure	14,6	100%
	Milieu	12,5	85%
	Intérieur	13,5	92%
Arlet/M9 DRILLING	Haut	14,2	100%
	Bas	12,9	91%
	Bas ombré	10,2	72%

Valeurs calculées à partir des courbes de réponses ajustées pour une valeur de PAR de 1000 μmol de photon/ $\text{m}^2\cdot\text{s}$, une température foliaire comprise entre 25 et 32 °C et une humidité relative supérieure à 30%.

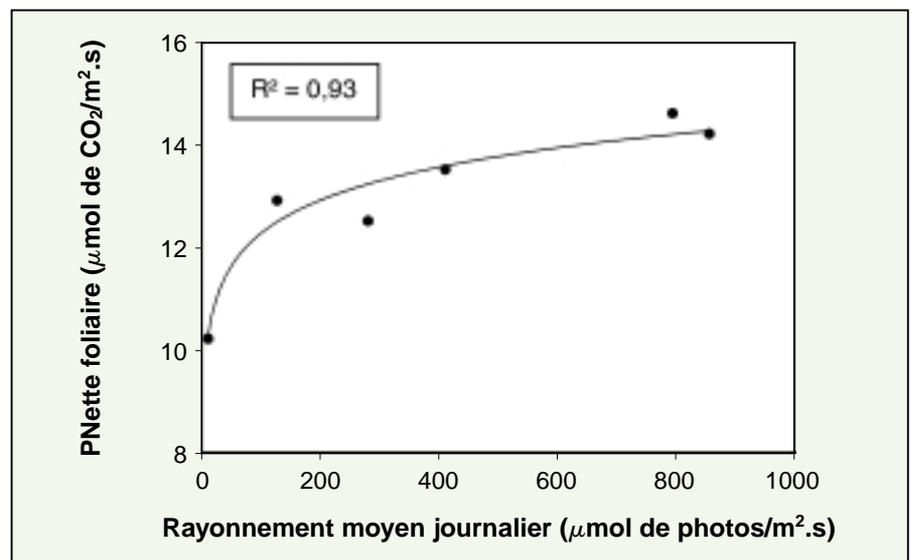


Fig. 8. Relation entre la photosynthèse nette maximale (PNette max.) foliaire et le microclimat ambiant des feuilles (rayonnement moyen journalier) pour la variété Arlet/M9. Les résultats de photosynthèse ont été obtenus pour un PAR > 1000 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$, une température foliaire entre 25 et 32 °C et une humidité relative supérieure à 30%. La courbe présentée est un ajustement logarithmique ($y = y_0 + a \ln x$).

le moins bien corrélé (situé à 280 μmol de photon/ $\text{m}^2\cdot\text{s}$ et correspondant au procédé *milieu* du système YCARE) est le seul dont le microclimat ait été simulé et vraisemblablement surestimé.

L'ensemble de ces résultats donne des renseignements intéressants qui peuvent orienter les pratiques culturales, notamment la taille d'été qui vise à rendre la canopée plus perméable à la lumière en supprimant les organes responsables de zones d'ombre excessives. Les feuilles ombrées bénéficient soudainement d'un éclairage plus favorable. Compte tenu de la capacité d'acclimatation des feuilles d'Arlet au changement de régime lumineux, cette opération est tout à fait bénéfique, sans parler de l'effet positif sur la coloration des fruits de variétés bicolores comme celle-ci.

Une étude avec les variétés Golden Delicious et Granny Smith (FALLAHI *et al.*, 1994) montre que l'acclimatation des feuilles à la lumière varie selon la variété. En effet, cette étude révèle que la taille en vert n'augmente pas la capacité photosynthétique de Golden Delicious, contrairement à Granny Smith. L'effet de la transition lumière-ombre donne des informations tout aussi intéressantes sur la tolérance des variétés à l'ombre. Lorsque les feuilles sont soumises à 15% de l'éclairage incident, FALLAHI *et al.* (1994) observent une photosynthèse maximale de 60% pour Granny Smith et de 70% pour Golden Delicious par rapport au PAR maximal. Dans notre expérimentation, pour un microclimat correspondant à 15% du PAR incident (procédé *bas*, DRILLING), la variété Arlet conserve 90% de la photosynthèse maximale et se montre ainsi particulièrement tolérante à l'ombrage.

Remerciements

Nous remercions M. Vivian Zufferey, du Centre viticole du Caudoz de la RAC, pour sa précieuse collaboration dans cette étude. Nous remercions également M^{lle} Ines Christen pour sa participation sérieuse aux mesures sur le terrain.

Bibliographie

BARDEN J. A., 1971. Factors affecting the determination of net photosynthesis of apple leaves. *Horticultural Science* **6** (6), 488-451.

BARDEN J. A., 1978. Apple leaves, their morphology and photosynthetic potential. *Horticultural Science* **13** (6), 644-646.

BOARDMAN N. K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **28**, 355-377.

Conclusions

- ❑ Bien que les nouveaux systèmes de conduite en verger de pommiers (YCARE et DRILLING sur M9) soient conçus pour améliorer l'interception et la distribution de l'énergie lumineuse, un certain contraste d'exposition subsiste entre les différentes zones de l'arbre.
- ❑ **Dans un plan de végétation horizontal** à mi-hauteur des arbres conduits en YCARE, on mesure respectivement à l'*extérieur*, au *milieu* et à l'*intérieur* des valeurs de 71, 25 et 37% du PAR incident. L'ouverture de la couronne a permis une meilleure distribution de la lumière à l'intérieur du V. Pour le DRILLING, les mesures **dans un plan vertical** (procédé *haut, bas et ombré*) donnent respectivement 83, 12 et 1% du PAR incident. La hauteur de la couronne amplifie de manière très sensible l'ombrage des zones basses.
- ❑ Les courbes de réponse de la photosynthèse nette foliaire à la lumière varient selon la position des feuilles dans la couronne et plus précisément en fonction du microclimat dans lequel les feuilles se développent.
- ❑ Les feuilles de la variété Arlet montrent une bonne acclimatation à l'ombre. Pour un éclairage moyen de 15% du PAR incident, elles sont capables d'atteindre 90% de la photosynthèse nette maximale foliaire et 72% pour un ombrage poussé (1% du PAR incident). La photosynthèse nette foliaire maximale est donc d'autant plus élevée que l'éclairage journalier moyen est important. Une relation logarithmique existe entre ces deux paramètres.
- ❑ Au vu de ces résultats et sachant que toute amélioration du potentiel de photosynthèse ne se traduit pas forcément par une amélioration du rendement et de la qualité, l'évaluation de cette dernière sera abordée dans une deuxième partie.

CAMPBELL R. J., MARINI R. P., BIRCH J. B., 1992. Canopy position affects light response curves for gas-exchange characteristics of apple spur leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **117** (3), 467-472.

CARBONNEAU A., LESPINASSE J. M., 1989. Influence of canopy management on microclimate and photosynthesis. First consequences on apple production. *Acta Hort.* **243**, 185-195.

DEJONG T. M., DOYLE J. F., 1985. Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant Cell Environ.* **8**, 701-706.

FALLAHI E., MOON J. W., JORDAN Jr., JORDAN K., 1994. Photosynthetic acclimation of leaves of three apple cultivars as affected by growth under different light regimes. *Fruit Varieties Journal* **48** (3), 163-170.

FLORE J. A., LAKSO A. N., 1989. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Hortic. Rev.* **11**, 111-157.

GARRIZ P. I., COLAVITA G. M., ALVAREZ H. L., 1998. Fruit and spur leaf growth and quality as influenced by low irradiance levels in pear. *Scientia Horticulturae* **77** (3-4), 195-205.

GHOSH S. P., 1973. Internal structure and photosynthetic activity of different leaves of apple. *J. Hort. Sci.* **48**, 1-9.

GIVNISH T. J., 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* **15**, 63-92.

HARLEY P. C., BALDOCCHI D. D., 1995. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization. *Plant Cell and Environ.* **18**, 1146-1156.

JACKSON J. E., 1980. Light Interception and utilization by orchard systems. *In: Horticultural*

Reviews. Vol. 2 (ed. J. Janick), AVI Publishing Co., Westport, Connecticut, 000-000.

JACKSON J. E., 1978. Utilisation of light resources by high density planting systems. *Acta Hort.* **65**, 61-70.

JACKSON J. E., PALMER J. W., 1977. Effects of shade on the growth and cropping of apple trees. I. Experimental details and effects on vegetative growth. *J. Hort. Sci.* **52**, 245-252.

KAPPEL F., FLORE J. A., 1983. Effects of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach-trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **108** (4), 541-544.

LAKSO A. N., 1994. Environmental physiology of the apple. *In: Environmental Physiology of Fruit Crops*. Vol. 2. Schaffer B., Andersen P. C. (Eds.), CRC Press, 3-42.

MONNEY PH., EVÉQUOZ N., 2002. Les systèmes de verger: nouveaux développements. *Revue suisse Vitic., Arboric., Hort.* **34** (4), 253-267.

PALMER J. W., 1980. Computed effects of spacing on light interception and distribution within hedgerow trees in relation to productivity. *Acta Hort.* **114**, 80-88.

ROBINSON T. L., LAKSO A. N., 1991. Bases of yield and production efficiency in apple orchards systems. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **116** (2), 188-194.

SOLTNER D., 2001. Les bases de la production végétale. Tome 3 (3^e édition): La plante et son amélioration. Sciences et techniques agricoles, 304 p.

TUSTIN D.-S., CASHMORE W.-M., BENSLEY R.-B., 1998. The influence of orchard row canopy discontinuity on irradiance and leaf area distribution in apple trees. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **73** (3), 289-297.

Zusammenfassung

Photosyntheseleistung bei belichteten Apfelblättern in Abhängigkeit ihres Standortes am Baum sowie deren Reaktion bei Beschattung

Im Jahre 2001 und 2002 wurde am RAC Versuchszentrum «Fougères» in Conthey (Zentralwallis) eine Studie mit Apfelbäumen im Freiland durchgeführt. Es galt hierbei zu untersuchen wie die Blätter (Sorte Arlet) auf verschiedene Lichtmengen, je nach Standort am Baum oder bei künstlicher Beschattung mit schwarzem Agryl® bezüglich ihrer Assimilationsleistung reagierten. Zwei Original-Anbauformen erlaubten es, zwischen grundsätzlich verschiedenen Lichtverhältnissen zu unterscheiden. Gemessen wurde in der Form YCARE (zwei Hauptelemente in einer horizontalen Ebene) in halber Baumhöhe aussen, in der Mitte und innen und beim DRILLING (drei Hauptelemente in vertikaler Lage) oben, unten sowie unten mit künstlicher Beschattung. Für jede der begrenzten Zonen wurde die Netto-Photosyntheseleistungskurve der Blätter ohne Begrenzung der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit ermittelt (25-32 °C und über 30% LF). Gut belichtete Blätter wie die an der Peripherie oder die der oberen Baumkrone (mit 70-80% des totalverfügbaren Lichtes) haben eine höhere Assimilationsleistung als die Schattenblätter, die unten und im Innern der Krone liegen und denen nur zwischen 10-40% des totalverfügbaren Lichtes zur Verfügung stehen. Schattenblätter können die Kohlendioxidassimilation positiv beeinflussen. Die Beschattung der unteren Äste eine Woche nach der Blüte mit einer schwarzen Agryl-Abdeckung beschränkt die Lichtmenge bis auf 1%. Der Versuch hat zudem gezeigt, dass eine logarithmische Beziehung zwischen der mittleren täglichen Sonneneinstrahlung und der maximalen Netto-Blattassimilationsleistung besteht. Die Sorte Arlet hat eine gute Anpassungsfähigkeit auf Beschattung, denn sie kann eine maximale Nettoassimilation von 72 und 92% bei einer totalverfügbaren Lichtmenge von 1 und 12% erreichen.

Riassunto

Risposta fotosintetica delle foglie di melo alla luce in funzione della loro posizione nella chioma dell'albero ed effetto di un ombreggiamento indotto

Uno studio sulla fotosintesi netta di foglie del melo (varietà Arlet) sottoposte a diversi regimi d'illuminazione naturale (secondo la loro posizione nella chioma dell'albero) e indotta (ombreggiamento tramite un telo Agryl® nero) è stato realizzato in pieno campo nel periodo 2001 e 2002 presso il demanio sperimentale del centro delle Fougères della RAC (Vallese centrale). Due forme di potatura originali hanno permesso di ottenere vari microclimi luminosi: il sistema pedonale YCARE (due assi) su un piano orizzontale a metà altezza dell'albero (esterno, centrale e interno della chioma) e il DRILLING (tre assi) su un piano verticale (alto, basso e basso con ombreggiamento indotto). Per ognuna delle zone delimitate, le curve di risposta della fotosintesi netta fogliare alla luce sono state realizzate in condizioni non limitanti: 25-32 °C e > 30% di umidità relativa. La capacità fotosintetica delle foglie varia secondo il loro microclima luminoso. Le foglie ben esposte, situate in periferia o nella parte superiore della chioma (con una disponibilità luminosa di 70-80% del PAR incidente), presentano un'attività fotosintetica superiore a quella delle foglie sviluppatesi all'ombra, situate in basso o all'interno della massa fogliare (con 10-40% del PAR incidente). Le foglie d'ombra contribuiscono positivamente all'assimilazione carbonica. L'ombreggiamento dei rami bassi con Agryl® nero una settimana dopo la fioritura limita la penetrazione della luce al 1% dell'illuminazione incidente. Questo esperimento ha pure messo in evidenza una relazione logaritmica tra la radiazione giornaliera media (microclima luminoso) e la fotosintesi netta fogliare massima. La varietà Arlet presenta un buon acclimamento all'ombreggiamento, poiché capace d'assicurare una fotosintesi netta massima del 72 e 91% in microclimi esposti ad una media giornaliera del 1% e rispettivamente 12% del PAR incidente.

Summary

Apple leaf photosynthetic response to light condition according to position in the tree crown and effect of artificial shading

Net leaf photosynthesis (Arlet apple cultivar) in relationship with light for leaves submitted to different natural (position in the tree) and artificial (shading by a black Agryl® covering) microclimatic conditions has been studied in 2001 and 2002 in field conditions at the Swiss Federal Research Station of Changins (Centre des Fougères, Valais). In order to determine different microclimatic tree parts, the original YCARE (V-shape, limited height and 2 axis) and the DRILLING system (V-shape, about 3 m height and 3 axis) have been selected. 3 microclimate conditions have been discriminated in a horizontal mid-height section of the canopy for YCARE (exterior, interior and intermediate) and vertically for DRILLING (upper, lower and forced-shaded). In each part, light response curves for net photosynthesis were obtained for non-limiting conditions (temp. 25-32 °C and RH > 30%). Maximal net photosynthesis of the leaves range according to microclimatic conditions. Well exposed leaves located in the upper and exterior part of the canopies receiving 70-80% of the available Photosynthetically Active Radiation (PAR) show better photosynthetic rate than leaves located in the lower or intermediate position receiving 10-40% of the available PAR. Shade leaves contribute positively to tree carbon dioxide assimilation. Artificially shaded branches (one week after full bloom) received only 1% of full sun exposure. Logarithmic relationship between light environment and maximal photosynthetic rates could be clearly demonstrated. Arlet apple cultivar is characterized through its high maximal photosynthetic rate for poorly exposed leaves (72 and 91% for respect. 1 and 12% of the available light).

Key words: photosynthesis, light, apple, orchard system.