

STRUCTURE FOLIAIRE, TRANSPIRATION ET EFFICIENCE DE L'EAU CONSOMMÉE PAR QUELQUES ESPÈCES D'*HELIANTHUS* À TENDANCE XÉROPHYTIQUE

N. GELFI et R. BLANCHET* avec la participation de J. LAURENT

INTRODUCTION

Au cours d'un travail précédent (Blanchet et Gelfi, 1978), nous avons montré que la structure foliaire du tournesol était principalement responsable de la forte transpiration de cette espèce lorsqu'elle dispose de ressources hydriques abondantes, et de son assez faible efficacité de l'eau consommée (Marty et al, 1972; Puech et Hernández, 1973; Downes, 1974). Son aire initiale de culture, dans la zone centrale de l'Amérique du Nord (Heiser, 1976) dispose d'ailleurs d'une pluviométrie estivale assez abondante, et de sols profonds possédant d'importantes réserves hydriques. Une meilleure adaptation à des zones plus sèches supposerait réunis divers caractères (Cauderon, 1976), parmi lesquels une réduction de la transpiration, sans décroissance de la photosynthèse nette, serait un atout important.

Pour mieux analyser les processus intervenant dans les échanges gazeux du tournesol, et tenter d'éclairer des voies d'amélioration, nous avons examiné la structure foliaire et le comportement d'espèces voisines d'*Hélianthus* à habitat naturel plus sec (zone centre Sud de l'Amérique du Nord). Elles ont été choisies principalement selon les indications de C.B. Heiser, de T.E. Thompson, et de nos collègues généticiens français (nous tenons à les remercier de leurs conseils, et des graines qu'ils ont bien voulu nous procurer).

MATERIEL ET METHODES

Quinze écotypes d'*Hélianthus* appartenant aux espèces et sous-espèces suivantes ont été cultivés en vases de végétation, dans

* I.N.R.A.; Station d'Agronomie, Toulouse, France

l'ambiance naturelle d'un abri grillagé à toit en matière plastique. Il s'agit de (les lettres entre parenthèses les désignent sur les figures): *H. niveus* (Benth) Brandegee sous-espèce *canescens* (A); *H. petiolaris* Nutt. sous-espèces *petiolaris* (B) et *fallax* (C); deux autres écotypes de *H. petiolaris* Nutt. (D, E); *H. paradoxus* Heiser (F); *H. neglectus* Heiser (G); *H. ciliaris* D.C. (H); *H. arizonensis* R. Jackson (I); *H. debilis* Nutt. sous-espèce *silvestris* (J) et autre écotype de *H. debilis* Nutt. (K); *H. argophyllus* T. et G. (deux écotypes L, M); *H. bolanderi* A. Gray (N); *H. annuus* L. sauvage (O); *H. annuus* L. cultivé (hybride Relax, T).

L'alimentation hydrique et minérale était largement assurée, et les consommations d'eau étaient contrôlées, en évitant l'évaporation du sol par une couverture plastique. Les espèces sauvages, a germination et démarrage plus lents, ont été semées trois semaines plus tôt que Relax de manière à synchroniser le mieux possible les croissances et développements. Les plantes ont été récoltées au bout d'une centaine de jours de végétation, lorsque la plupart d'entre elles avaient largement atteint la floraison; seuls, *H. argophyllus* et *H. paradoxus* n'étaient pas encore fleuris. Les surfaces foliaires et les productions de matière sèche d'organes aériens ont été contrôlées, ainsi que la structure des feuilles et le nombre de stomates par unité de surface (mesures au microscope sur coupes de feuilles ou lambeaux d'épidermes).

Au cours de la végétation, nous avons également effectué des mesures de résistance stomatique (porometre a diffusion de vapeur d'eau), de tension de l'eau dans les feuilles (méthode de Scholander et al, 1965), et d'activité photosynthétique par absorption de gaz carbonique radioactif en vingt secondes (méthode de Shimshi, 1969). Les transpirations en temps courts étaient mesurées par posée des pots.

RESULTATS

1. Principaux caractères comparés des diverses espèces

Le tableau 1 montre la grande diversité de ces espèces: leur surface foliaire varie dans une proportion de 1 à 10, et les consommations d'eau et productions de matière sèche encore beaucoup plus largement. Cet échantillonnage permet donc d'analyser les fonctionnements, à la lumière des structures très différentes des appareils foliaires.

Les deux espèces les moins vigoureuses, *H. arizonensis* et *H. ciliaris*, se distinguent nettement des autres: elles ont des feuilles petites, étroites, cirseuses, relativement épaisses (figure 1), et leur indice foliaire n'est que de l'ordre de 1 à l'époque de la floraison, malgré une

ramification assez abondante. Les stomates sont peu nombreux, et ces plantes manifestent une nette adaptation xérophytique sous l'angle de l'économie de l'eau; cependant, leur faible croissance ne conduit pas à une forte efficacité de l'eau consommée.

Par ordre croissant de développements foliaires, nous trouvons ensuite quatre espèces (*H. neglectus*, *H. petiolaris*, *H. debilis silvestris*, *H. niveus canescens*), à petites feuilles d'épaisseur moyenne, principalement constituées (comme chez les deux précédentes) de tissus palissadiques; l'indice foliaire est de l'ordre de 1,5 à 3. Les consommations hydriques et les productions de matière sèche sont nettement plus élevées; *H. petiolaris petiolaris*, avec des stomates abondants, atteint même une forte production alliée à une assez bonne efficacité de l'eau consommée. Cette efficacité est maximum chez *H. niveus canescens*, en raison surtout d'une croissance très rapide ayant succédé à un démarrage lent: la période de besoins hydriques élevés a été brève, et cela a conduit à une bonne efficacité de l'eau (nous verrons ci-dessous que sa transpiration par unité de surface foliaire est assez élevée).

H. paradoxus est intermédiaire entre les espèces à petites et à grandes feuilles, tant par la taille de celles-ci que par leur structure, avec un limbe épais formé de parenchymes palissadiques et lacuneux. Son démarrage a été très lent, puis sa transpiration et sa photosynthèse nette ont été l'une et l'autre modérées.

Chez les espèces à grandes feuilles (*H. annuus*, *H. bolanderi*, *H. argophyllus*), le limbe est mince, l'indice foliaire est supérieur à 3 et dépasse même 6 chez l'écotype *argophyllus* le plus vigoureux. Cette dernière espèce, très abondamment pourvue de longs poils gris clair, présente une moindre consommation d'eau et une bonne efficacité. Les caractères foliaires de *H. annuus* sauvage sont voisins de ceux du tournesol cultivé; il est ramifié, avec des feuilles plus petites portant des stomates plus nombreux, mais au cours des siècles la sélection s'est surtout exercée dans le sens d'une plante monocabitule à grosses graines, sans modifier beaucoup son comportement à l'égard de l'eau ni sa productivité globale de matière sèche.

2. Transpiration

La transpiration journalière de la plante entière, mesurée au cours des journées précédant la récolte, est représentée sur la figure 2 en fonction de la surface ou de l'indice foliaires. Les points sont assez bien groupés autour d'une courbe qui atteindrait vraisemblablement un

palier pour des indices très élevés, mais les deux écotypes de *H. argophyllus* se distinguent très nettement par une transpiration moindre.

En ramenant ces transpirations à l'unité de surface foliaire (figure 3) et en les représentant en fonction de la même abscisse, une fonction d'allure décroissante apparaît, quoique les points soient assez dispersés; elle est sans doute due à l'autoombrage. Cette représentation distingue par contre nettement les deux espèces xérophytes *H. arizonensis* et *H. ciliaris*, dont l'adaptation à l'économie de l'eau a été soulignée ci-dessus, compte tenu notamment de leur faible nombre de stomates.

La mesure porométrique de la résistance stomatique, réalisée dans des conditions favorables de luminosité, de température et d'alimentation hydrique, est la résultante du nombre et de la taille (variable) des stomates. La figure 4 montre que ce caractère rend assez bien compte des transpirations par unité de surface foliaire, malgré les effets d'autoombrage; les deux écotypes de *H. argophyllus* se distinguent par une transpiration très inférieure à ce que laisse prévoir leur résistance stomatique. Leur forte pilosité argentée diminue certainement l'évaporation au niveau de la couche limite, tout en accroissant la réflectance de l'énergie lumineuse.

L'épaisseur des feuilles ne semble pas intervenir beaucoup sur l'intensité de la transpiration; elle apparaît plutôt limiter l'abaissement de la tension de l'eau dans les feuilles lors de conditions fortement évaporantes (figure 5).

3. *Echanges gazeux instantanés et rapports* $\frac{\text{Photosynthèse}}{\text{Transpiration}}$

Le tableau 2 donne un exemple des échanges gazeux observés sur les principales espèces-types (pour l'activité photosynthétique, 2000 coups/minute correspondent à une assimilation de l'ordre de 12 à 15 mg CO₂/heure/dm² de feuille). Pour ces mesures, les plantes étaient dégagées de leur couvert, de manière à être bien éclairées. Dans ces conditions, les transpirations varient davantage que les activités photo-

synthétiques, et les rapports $\frac{\text{photosynthèse}}{\text{transpiration}}$ les plus élevés correspondent

surtout aux faibles transpirations (*H. argophyllus*, *H. petiolaris petiolaris*). Chez *H. ciliaris*, les deux flux gazeux sont réduits en raison sans doute du faible nombre de stomates; la faible surface foliaire de cette espèce explique en outre sa croissance très limitée.

Remarquons aussi que ces rapports instantanés $\frac{\text{photosynthèse}}{\text{transpiration}}$

varient bien dans le même sens que les efficacités de l'eau (matière sèche produite) ^{eau consommée} obtenues pendant l'ensemble de la période végétative, sauf pour *H. niveus canescens* dont nous avons déjà signalé ci-dessus la brièveté de la période de forts besoins hydriques (croissance très rapide et faible consommation totale d'eau).

Dans l'ensemble, le fonctionnement foliaire observé ici reflète donc le comportement plus global de la plante. Les facteurs de la photosynthèse nette sont plus difficiles à cerner que ceux de la transpiration, car de multiples processus entrent en jeu: transferts de métabolites, photorespiration, etc... Notons toutefois que la résistance stomatique, dont nous avons vu ci-dessus l'influence sur la transpiration (figure 4), réduit également la photosynthèse comme l'indique la figure 6: la relation est plus lâche, mais néanmoins très apparente.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La plupart des espèces d'*Hélianthus* adaptées aux conditions sèches présentent à des degrés divers un ensemble de caractères assez différents de ceux du tournesol cultivé: indice foliaire faible, avec feuilles petites, assez épaisses, qui sont moins perméables aux gaz. Certaines d'entre elles sont néanmoins capables d'une croissance très active, au moins à certaines périodes (*H. petiolaris petiolaris*, *H. niveus canescens*) avec une bonne utilisation de l'eau. Remarquons toutefois qu'aucune d'entre elles n'atteint l'efficacité de l'eau consommée par le sorgho-grain, qui s'élève dans les mêmes conditions à environ 6,5, avec une production de matière sèche au moins équivalente à celle des *Hélianthus* les plus vigoureux. Ce genre botanique n'apparaît donc pas particulièrement performant e milieu sec.

L'espèce la plus intéressante quant à ses caractères foliaires est sans doute *H. argophyllus*; sa transpiration modérée et sa bonne activité photosynthétique confèrent à la plante une efficacité de l'eau nettement supérieure à celle de *H. annuus*. Ces caractères sont probablement dûs en partie à son abondante pilosité gris clair.

Le comportement du tournesol cultivé apparaît mieux à la lumière de ces comparaisons: avec ses grandes feuilles très fines et perméables, son indice foliaire d'environ 4 à 5 en conditions favorables, il ne possède aucune des protections contre la transpiration dont sont dotées les espèces voisines. Par contre, sa photosynthèse est active, et

l'on sait par ailleurs que sa "réponse à l'eau" assez faible lui confère une certaine tolérance à la sécheresse, même s'il est capable de transpirer beaucoup quand l'eau est abondante (Marty et al, 1975).

L'adjonction par voie génétique de certains caractères d'espèces sauvages n'est peut-être pas utopique, notamment à partir de *H. argophyllus* avec lequel il s'hybride facilement; cette perspective exigerait néanmoins un travail de longue haleine.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLANCHET R., GELFI N., 1978. Influence de diverses modalités d'alimentation hydrique sur le comportement foliaire et la production du tournesol cv. Relax. Proc. 8th Intern. Sunf. Conf., 348-363.
- CAUDERON A., 1976. Sur l'utilisation de l'eau par le tournesol. 7ème Conf. Inf. Tournesol, Krasnodar.
- DOWNES R. W., 1974. Environmental and physiological characteristics affecting sunflower adaptation. 6th Intern. Sunf. Conf., 197-204.
- HEISER C. B., 1976. The Sunflower. Univ. of Oklahoma Press, 198 p.
- MARTY J. R., PUECH J., DECAU J., MAERTENS C., 1972. Effets de l'irrigation sur la production et la qualité du tournesol. 5ème Conf. Int. Tournesol, 46-53.
- MARTY J. R., PUECH J., MAERTENS C., BLANCHET R., 1975. Etude expérimentale de la réponse à l'eau de quelques grandes cultures à l'irrigation. C. R. Acad. Agric. France, 61, 560-575.
- PUECH J., HERNÁNDEZ M., 1973. Evapotranspiration comparée de différentes cultures et étude de quelques facteurs influençant les rythmes de consommation. Ann. Agron., 24, 437-455.
- SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., BRADSTREET E. D., HEMMINGSEN E. A., 1965. Sap pressure in vascular plants. Science, 148, 338-346.
- SHIMSHI D., 1969. A rapid field method for measuring photosynthesis with labelled carbon dioxide. Israel Journal of Botany, 20, 381-401.

TABLEAU 1

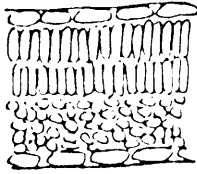
Principaux caractères des diverses espèces

Espèces	Hauteur (cm)	Surface foliaire (dm ² par plante)	Surface moyenne d'une feuille (cm ²)	Stomates par mm ² face sup. face inf.	Eau consommée par plante)	M.S. p. aériennes	Efficience eau g M.S. x l ⁻¹
<i>H. arizonensis</i> (I)	33	7.9	5.3	46	1.6	2.6	1.69
<i>H. ciliaris</i> (H)	62	14.0	8.4	76	4.8	15.7	3.30
<i>H. neglectus</i> (G)	155	17.8	18.4	199	21.4	80.2	2.12
<i>H. petiolaris fallax</i> (C)	150	23.6	25.0	230	26.0	81.3	2.27
<i>H. petiolaris petiolaris</i> (B) ..	150	33.6	24.8	260	41.3	164	3.60
<i>H. debilis silvestris</i> (J)	145	34.3	25.5	138	291	73.9	2.47
<i>H. niveus canescens</i> (A)	150	36.2	26.5	153	28.9	125	5.09
<i>H. paradoxus</i> (F)	38	38.5	64.2	168	24.5	35	2.70
<i>H. bolanderi</i> (N)	175	39.1	118	138	13.0	126	2.26
<i>H. annuus sauvage</i> (O)	220	41.5	125	352	55.7	158	2.84
<i>H. annuus cv. Relax</i> (T)	189	49.4	316	153	57.8	172	2.97
<i>H. argophyllus</i> (L)	112	48.3	95	168	20.4	80.8	3.96
<i>H. argophyllus</i> (M)	135	80.4	113	230	42.8	164	3.82

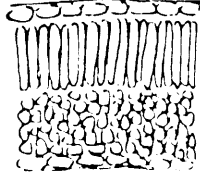
TABLEAU 2

Echanges gazeux observés par unité de surface foliaire au cours d'une belle journée (1/08/79), et comparaison des rapports photosynthèse/transpiration aux valeurs d'efficacité de l'eau consommée sur l'ensemble de la période de végétation (espèces classées selon leurs surfaces foliaires croissantes, de même qu'au tableau 1).

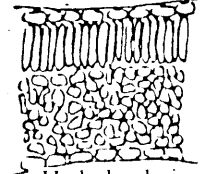
Especes	Activité photosynthétique cps. min ⁻¹ . 10 ²	Transpiration g. H ⁻¹ . dm ² -1	Rapport photosynthèse transpiration (unités ci-contre)	Efficience eau période végétation g M.S. 1 ⁻¹
<i>H. ciliaris</i>	15,4	3,60	4,3	3,30
<i>H. neglectus</i>	16,2	6,20	2,6	2,12
<i>H. petiolaris fallax</i>	23,5	6,45	3,6	2,27
<i>H. petiolaris petiolaris</i>	20,6	3,80	5,3	3,6
<i>H. debilis silvestris</i>	21,0	4,75	4,4	2,47
<i>H. niveus canescens</i>	21,0	4,95	4,2	2,84
<i>H. annuus</i> cv Relax	16,8	3,90	4,2	2,97
<i>H. argophyllus</i> (L)	23,1	3,30	7,1	3,96



H. annus cv. Relax



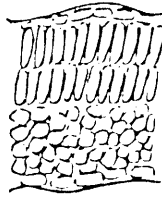
H. annus sauvage



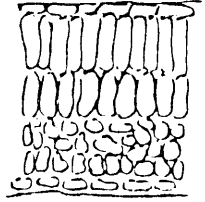
H. bolanderi



H. petiolaris petiolaris



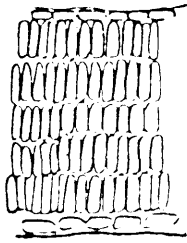
H. argophyllus



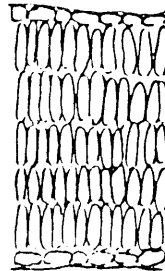
H. debilis silvestris



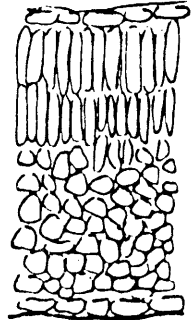
H. petiolaris Fallax



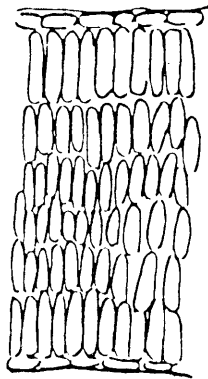
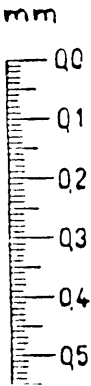
H. neglectus



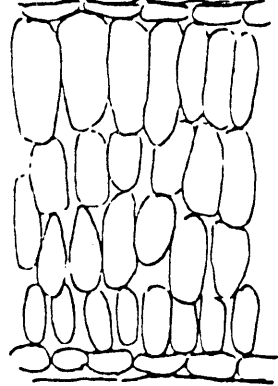
H. niveus canescens



H. paradoxus



H. arizonensis



H. ciliaris

Figure 1.— Anatomie du limbe des principales espèces (schémas).

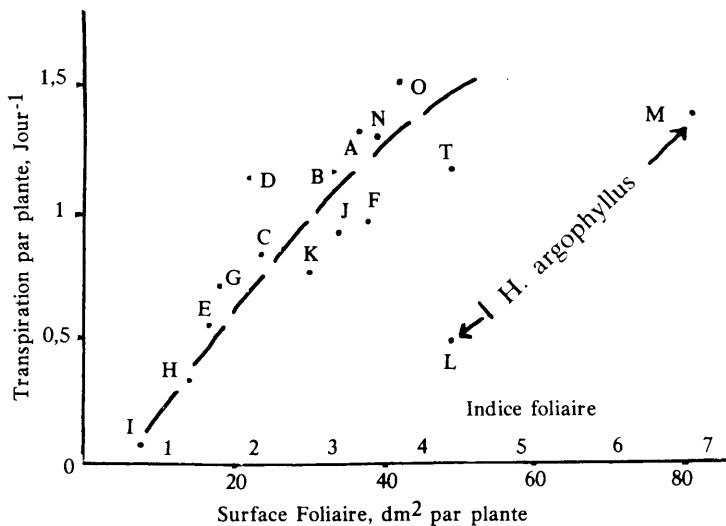


Figure 2.— Transpiration par plante, en fonction de la surface ou de l'indice foliaires.

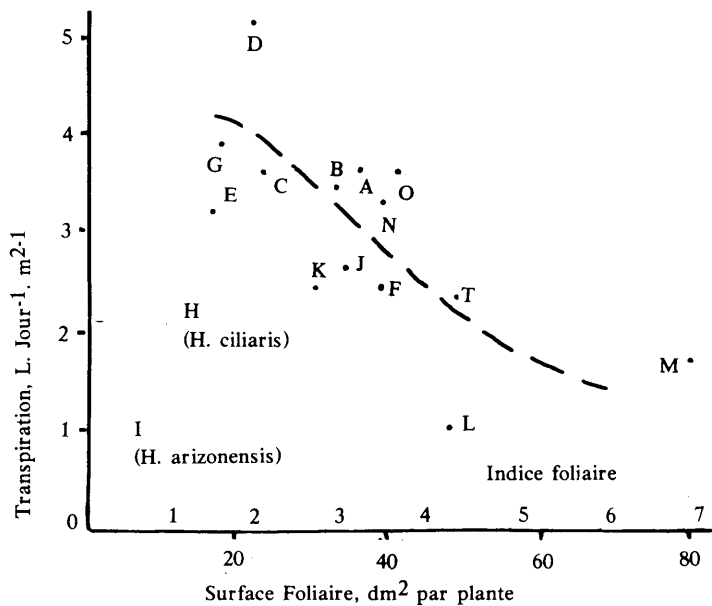


Figure 3.— Transpiration par unité de surface foliaire (dm²), en fonction de la surface foliaire totale ou de l'indice foliaire (autoombrage).

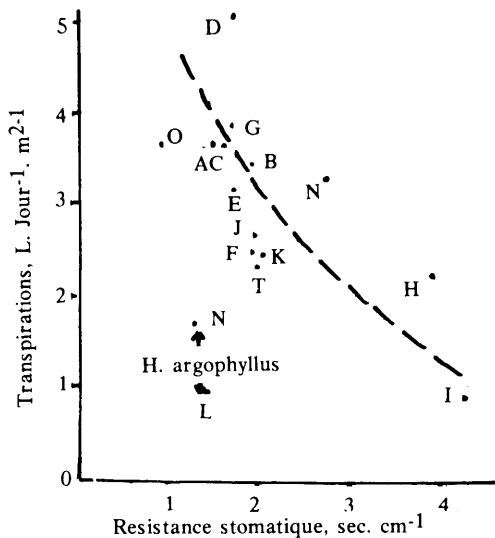


Figure 4.— Transpiration journalière par unité de surface foliaire, en fonction de la résistance foliaire (porometrie à diffusion de vapeur d'eau).

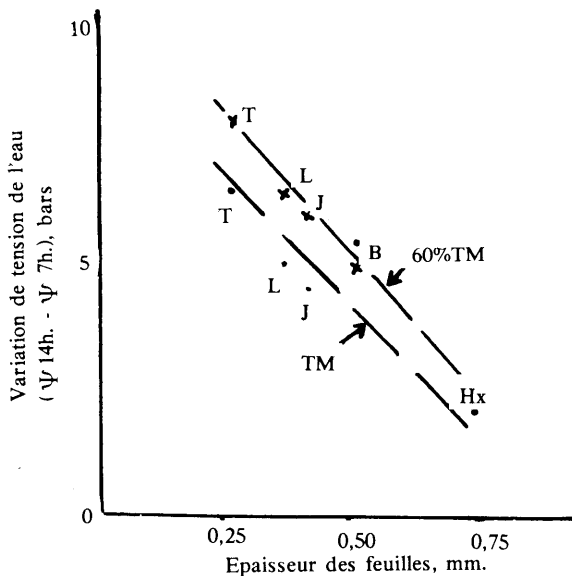


Figure 5.— Variation de tension de l'eau au cours d'une journée chaude, en fonction de l'épaisseur des feuilles, avec deux modalités d'arrosage des plantes.

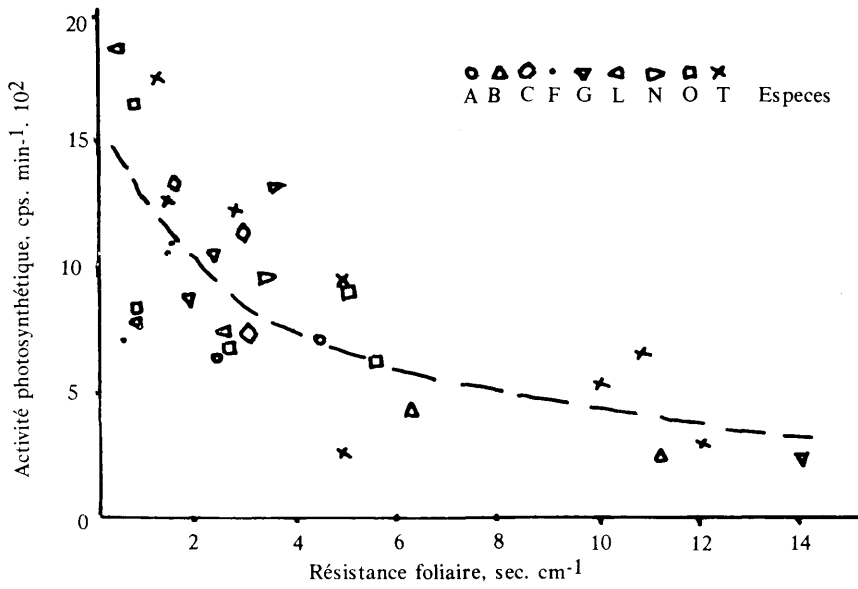


Figure 6.— Variation de l'activité photosynthétique en fonction de la résistance stomatique.