

QUELQUES FACTEURS DÉTERMINANT LA TOLÉRANCE DE DIFFÉRENTS TYPES VARIÉTAUX DE TOURNESOL À UNE SÉCHERESSE SÉVÈRE APPLIQUÉE À PARTIR DE LA FLORAISON

R. BLANCHET, A. MERRIEN et C. GARY*

INTRODUCTION

Quoique le tournesol consomme beaucoup d'eau lorsqu'il en a suffisamment à sa disposition (Puech et Hernandez, 1973; Downes, 1974) sa sensibilité moindre que celle d'autres espèces à un déficit hydrique modéré (Marty et al, 1975; Cabelguenne et al, 1980) lui confère une place intéressante parmi les cultures d'été des zones subhumides. Dans les conditions françaises, la sécheresse intervient surtout en juillet et août, au cours de la phase reproductrice où la plante est particulièrement sensible au déficit hydrique (Robelin, 1967).

Il existe des différences variétales de comportements et d'efficacités de l'eau consommée, comme l'ont montré notamment Parjol-Savulescu (1974) et Ennen et al (1978). Certains processus physiologiques tels que mouvements stomatiques et activités photosynthétiques, résistance des feuilles à la sénescence, aptitude aux transferts d'assimilats (Connor et Cawood, 1978), peuvent différer selon les variétés. La précocité, l'ampleur du développement végétatif, la puissance du système racinaire peuvent également intervenir (Blanchet et Gelfi, 1978; Keteloot et al, 1978).

Pour tenter d'évaluer l'influence respective de quelques-uns de ces facteurs, nous avons étudié, au cours d'une sécheresse sévère

* INRA, Toulouse, France.

appliquée à partir du début de la floraison, les comportements de quelques types variétaux différant notamment par la précocité, l'ampleur du développement végétatif, et le niveau de productivité.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons utilisé les variétés suivantes:

- Populations de tailles et de tardivités croissantes: Issanka, Wielkopolski, Peredovick, Stadium (en 1979, récoltes respectives les 24/08, 10/09, 7/09 et 3/10),
- Hybrides Relax (France) et Mirasol (USA), de précocités et de tailles voisines de Peredovick, plus productifs.

Les plantes ont été cultivées au champ, en petites parcelles de 16 m², sur un sol brun limono-argileux, profond, bien structuré, ne présentant pas d'obstacles marqués à la pénétration des racines. Ces parcelles, qui nous ont servi au cours d'années antérieures à étudier l'alimentation hydrique de diverses espèces, sont très homogènes entre elles; elles ne comportaient pas de répétitions. La fertilisation minérale était largement assurée.

Afin d'obtenir d'abord une référence de productivité dans ces conditions, quatre variétés (Issanka, Wielkopolski, Stadium, Relax) ont été cultivées en 1978, sans irrigation. Les pluies assez abondantes du printemps (tableau 1) ont permis, dans ce sol profond, un bon déroulement de la végétation et une production élevée: le déficit hydrique n'est survenu qu'au cours de la maturation et, d'après la comparaison à des parcelles irriguées voisines, n'a que très peu affecté la production, qui était proche du potentiel de chaque variété.

En 1979, le semis des 6 variétés a été effectué le 9 avril avec une quantité surabondante de graines, et nous avons conservé 8,5 plantes par m², régulièrement espacées sur des lignes distantes de 0,45 m. A partir du 19 juin, un toit en matière plastique a été placé au-dessus des plantes, qui n'ont plus reçu aucune pluie ou irrigation jusqu'à la maturité; le bouton floral avait un diamètre de 2 cm. environ pour Peredovick, Relax et Mirasol, 1,5 cm pour Stadium, et 3 et 4 cm respectivement pour Wielkopolski et Issanka. Pendant tout le cycle végétatif, les profils hydriques ont été mesurés tous les dix jours environ.

A partir du 19 juin, des prélèvements de quatre plantes aussi représentatives que possible de chaque parcelle (hauteur, diamètre du collet et du capitule) ont été réalisés à intervalles réguliers, pour

TABLEAU 1

Pluies et températures moyennes mensuelles en 1978 et 1979

Données mensuelles		Avril	Mai	Jun	Juillet	Août	Septembre
Pluies, mm	1978	94	114	100	25	16	47
	1979	82	96	22	← couverture plastique →		
Températures moy. degrés C	1978	9,9	13,7	17,3	19,6	19,9	17,7
	1979	10,2	14,0	18,4	20,4	19,4	17,7

TABLEAU 2

Consommation d'eau, production et efficience de l'eau consommée

Types variétaux	Issanka	Wielko- Peredo-		Stadium	Relax	Mirasol
		polski	vick			
Eau consommée, mm (1979)	262	265	264	275	315	250
Profondeur max. de consommation d'eau par les racines, cm:1978	128	128	—	160	158	—
1979	160	160	165	170	180	165
Hauteur des plantes, cm:1978	95	95	—	162	140	—
1979	103	114	160	186	162	157
Mat. seche tiges + capitules + graines équiv. q/ha:1978	65	100	—	137	98	—
1979	61	74,5	72	109	101	87
Graines, 0% eau, équiv. q/ha: 1978	27,0	48,5	—	59,0	46,0	—
1979	26,1	29,8	32,6	45,3	42,8	44,2
Efficience eau consommée, kg graines/ m ³ eau (1979)	1,0	1,13	1,23	1,65	1,36	1,77

mesurer la surface foliaire, et la matière sèche des tiges, feuilles et capitules. L'importance du flétrissement a été notée le matin et le soir tous les trois jours environ. Des contrôles d'ouverture des stomates ont été réalisés à l'aide du poromètre de Shimshi (1967), ainsi que des mesures de tension de l'eau dans les feuilles par la méthode de Scholander et al (1965). Les consommations d'eau étaient contrôlées périodiquement par humidimètre à neutrons.

RESULTATS:

1. *Consommations d'eau et productions*

En 1979, les consommations se sont situées surtout au cours de la phase végétative (figure 1): une nette souffrance est intervenue à partir de la floraison pour toutes les variétés, et s'est accentuée jusqu'à maturité. Cela a provoqué une exploitation des réserves hydriques du sous-sol beaucoup plus forte qu'en 1978 (tableau 2). Début août, la tension de l'eau dans le sol était voisine de -15 bars (c'est-à-dire proche du point de flétrissement permanent) jusqu'à une profondeur supérieure à 1 mètre, et la tension de l'eau dans les plantes le matin, représentative de la tension moyenne dans le sol exploré par les racines Maertens et Massad, 1979) était comprise entre -8 et -12 bars (pF 3,9 s 4,1). Dans ces conditions de sécheresse sévère, les profondeurs maximales d'absorption de l'eau par les racines ont peu différé selon les variétés; Relax a cependant exploré le sol plus profondément que les autres variétés, et a ainsi pu réaliser une consommation totale supérieure de 40 à 50 mm.

Le tableau 2 montre que le développement végétatif, notamment la hauteur, n'a pas été affecté; il en va différemment des productions, et les variétés ont réagi différemment:

— Tant en matière sèche totale qu'en graines, Issanka a réalisé sensiblement la même production qu'en 1978; elle est à vrai dire peu élevée. Sa précocité et son développement végétatif modéré lui ont permis d'économiser l'eau pendant la phase végétative, et d'en disposer plus abondamment en phase reproductrice (figure 1).

— Avec une productivité nettement supérieure, Relax a également retrouvé sensiblement sa production de l'année précédente, probablement grâce à sa puissance racinaire.

— Par contre, Wielkopolski et Stadium ont été beaucoup plus affectés, tant en matière sèche totale qu'en graines. Chez eux, la croissance a été stoppée à partir de la fin juillet, vers la fin de la floraison (figure 2); Stadium, très vigoureuse et plus développée à l'époque, a malgré tout assuré une assez forte production de graines, tandis que Wielkopolski ne réalisait qu'une médiocre performance, ainsi que Peredovick.

— Mirasol, enfin, avec un développement végétatif modéré, aboutissait à une production intéressante, et a la meilleure efficience de l'eau consommée.

TABLEAU 3

Evolution des caractères des plantes au cours de la période de sécheresse

Types variétaux	Issanka	Wielko- polski	Pere- dovick	Stadium	Relax	Mirasol
<i>Dates des principaux stades végétatifs (1979)</i>						
Bouton floral 3 cm	17/06	19/06	22/06	22/06	23/06	22/06
Début floraison	01/07	03/07	03/07	05/07	05/07	05/07
Fin floraison	10/07	17/07	18/07	20/07	20/07	20/07
Chute pétales	25/07	01/08	01/08	07/08	07/08	01/08
Maturité	24/08	10/09	07/09	03/10	11/09	03/09
<i>Surface des feuilles vertes, m² par plante</i>						
Au 03/07/79 (début fl.)	0,29	0,47	0,44	0,55	0,45	0,40
Au 27/07/79	0,20	0,36	0,31	0,51	0,38	0,37
Au 09/08/79	0,08	0,13	0,20	0,36	0,36	0,33
Au 23/08/79	0	0,05	0,09	0,32	0,18	0,26
<i>Matière sèche des divers organes au 27 juillet 1979 (forte souffrance), g par plante</i>						
Tiges + pétioles	24	30	40	56	45	40
Feuilles	15	25	23	41	33	26
Capitules + graines	52	55	59	68	54	52
Plante entière	91	110	122	165	132	118
<i>Matière sèche des divers organes à la récolte, g par plante</i>						
Plante entière	84,8	112,0	101,4	165,6	152,5	134,4
Tiges + pétioles	19,4	27,4	27,2	50,6	43,6	29,0
Feuilles	12,4	22,6	16,2	36,2	33,6	32,0
Capitules	21,2	26,1	18,4	23,7	22,5	20,4
Graines pleines	30,7	35,1	38,4	53,3	50,4	52,0
<i>Evolution des poids de matière sèche des organes entre le 27 juillet et la récolte, g par plante</i>						
Plante entière	-6,2	+2,0	-20,6	+0,6	+22,5	+16,4
Tiges + pétioles	-4,6	-2,6	-12,8	-5,4	-1,4	-11,0
Feuilles	-2,6	-2,4	-6,8	-4,8	+0,6	+6,0
Capitules + graines	+1,0	+7,0	-1,0	+10,8	+21,3	+21,4

portée sur le capitule et les graines, alors que les transferts d'assimilats préexistants ont été pondéralement très faibles.

— Mirasol a également conservé une assimilation nette notable, partiellement vidé sa tige, et a ainsi assuré le développement et le remplissage corrects de ses graines; cette variétés manifeste un bon ensemble de caracteres de tolérance à la sécheresse.

— La croissance pondérale a été stoppée chez Stadium, mais les abondantes réserves du capitule et quelques transferts ont permis d'alimenter les graines de façon imparfaite (poids des grains réduit), mais néanmoins substantielle.

Cette étude met ainsi en évidence d'une part la pluralité des voies intervenues chez ces trois types variétaux pour parvenir à une production convenable, et d'autre part certains caractères déterminants: résistance des feuilles à la sénescence, puissance racinaire, capacité à assurer la fécondation et le développement des jeunes graines, mobilisation des assimilats au profit des graines. Les types variétaux ne possédant pas plusieurs de ces caracteres ont été fortement handicapés; par contre, la précocité et l'ampleur du développement végétatif apparaissent moins déterminants.

On peut espérer que ces caractères principaux seront de plus en plus réunis à l'avenir chez des variétés tolérantes, et qu'à long terme interviendront en outre des structures foliaires économisant mieux l'eau (Blanchet et al, 1978), afin d'éviter les gaspillages hydriques susceptibles d'intervenir durant la phase végétative; ceux-ci ne sont actuellement restreints que chez des types précoces et peu vigoureux tels qu'Issanka, et on peut souhaiter que productivité et économie

TABLEAU 4

Principaux caracteres de la production de graines

TYPES variétaux	Diamètre du: capitule, cm		Graines, g par plante		Poids 1000 graines, g		en 1979		
	1978	1979	1978	1979	1978	1979	%	%	%
							surface stérile	akenes vides	rappor grain/ MST
Issanka	14,3	13,0	33,8	30,7	57	52,4	6,4	19	0,36
Wielkopolski ...	16,1	12,8	60,7	35,1	65	45,0	17,1	25	0,31
Peredovick		13,1		38,4	57 (1)	50,6	8,4	38	0,38
Stadium	15,5	13,4	73,8	53,3	113	80,6	2,9	36	0,32
Relax	14,0	13,6	57,3	50,4	58	53,1	10,5	33	0,33
Mirasol		14,9		52,0	36,5 (1)	34,1	6,2	7	0,39

(1) - Cultures irriguées hors-essai

Nous allons maintenant tenter d'analyser plus en détail ces divers comportements.

2. *Flétrissement et sénescence des feuilles*

Le flétrissement des feuilles est intervenu fréquemment au cours des journées chaudes, surtout durant la deuxième quinzaine de juillet (fin de la floraison de l'ensemble des variétés); à cette époque, les feuilles du tiers supérieur de la tige restaient seules turgescentes l'après-midi, sans grandes différences variétales. Par contre, les flétrissements persistants le matin ont été plus différenciés: sensiblement nuls pour Relax et Issanka, ils ont atteint le quart environ des feuilles du bas pour Wielkopolski, Peredovick, Stadium et Mirasol. En août, pendant la période de remplissage des graines, le climat a été un peu moins chaud et les flétrissements se sont atténués; nous avons observé que, même par journées chaudes, les stomates des feuilles turgescentes restaient largement ouverts.

Le tableau 3 indique les surfaces foliaires réalisées à la fin de la phase végétative, et leur évolution ultérieure. Issanka présente une surface foliaire assez faible (indice foliaire maximum de 2,7), qui a diminué rapidement au cours de la formation des graines. A l'opposé, Stadium a régulièrement conservé la plus forte surface foliaire. Celle-ci voisine chez les quatre autres variétés au début de la floraison, mais Wielkopolski et dans une moindre mesure Peredovick ont été très fortement atteints par la sénescence due à la sécheresse. Mirasol et Relax ont mieux résisté.

Si l'on représente (figures 3 et 4) les productions de matière sèche totale et de graines en fonction de la durée de la surface foliaire ("Leaf area duration"), on constate que l'assimilation nette totale est assez fortement liée à la durée totale de cette surface foliaire; la production de graines dépend plutôt, jusqu'à l'amorce d'un palier, de la surface foliaire subsistant au cours de leur remplissage (figure 4). La résistance des feuilles à la sénescence provoquée par la sécheresse apparaît ainsi un caractère important de l'adaptation aux conditions sèches, comme l'ont déjà signalé Connor et Cawood (1978); ce sont les trois variétés ayant conservé des surfaces foliaires assez élevées (Stadium, Relax, Mirasol) qui ont très nettement fourni les meilleures productions de graines, quoique l'appareil foliaire développé par Stadium ait probablement été surabondant.

3. Fécondation et développement des jeunes graines

Le tableau 4 résume ces caractères et fait apparaître les difficultés de fécondation, de nouaison et de remplissage des graines survenues en particulier chez Wielkopolski: forte réduction du diamètre du capitule, zone stérile importante, poids moyens des graines très diminué par rapport à 1978. Chez Stadium, c'est surtout le poids moyen des graines qui a été réduit. Le pourcentage d'akènes vides est élevé chez toutes ces variétés, à l'exception de Mirasol qui apparaît particulièrement performante pour l'ensemble de ces caractères de fécondation, développement et remplissage des graines, dans ces conditions de sécheresse qui sont intervenues notamment lors de la phase sensible (Robelin, 1967).

4. Bilans et transferts d'assimilats

Le tableau 3 indique, à la maturité, la répartition de la matière sèche entre les divers organes, ainsi que leur évolution depuis le début de la souffrance marquée (27 juillet). Sur la plante entière, un net accroissement de matière sèche n'est intervenu que chez Relax et Mirasol, tandis que Peredovick et même Issanka en perdaient au contraire par respiration et lipidogénèse. Stadium et Wielkopolski (figure 2) gardaient un poids total sensiblement constant. Les tiges et parfois les feuilles se sont un peu vidées au profit des capitules et graines, mais ces transferts, estimés par le bilan pondéral, n'ont pas été très abondants: on n'observe une nette diminution du poids sec de la tige que chez Peredovick (accompagnée d'un bilan total négatif), et chez Mirasol dont le capitule a probablement bénéficié de réserves caulinaires. Stadium avait dès la fin de la floraison un capitule lourd, qui paraît avoir bénéficié aussi de certains transferts.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les productions élevées de graines ont été réalisées par trois voies différentes chez les trois variétés qui se sont avérées ici les plus performantes et qui ont, rappelons-le, conservé une surface foliaire suffisante:

— Relax a maintenu, grâce aux réserves hydriques profondes puisées par ses racines, une assez bonne assimilation nette qui s'est

d'eau aillent de plus en plus de pair. Des progrès ont déjà été réalisés dans cette voie, comme le soulignaient Connor et Ca-wood (1978); les connaissances physiologiques et la sélection devraient les accélérer dans l'avenir.

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. 8 th Intern. Sunf. Conf., 348-363.
- BLANCHET R., GELFI N., MERRIEN A., 1978. Rôle de la structure des feuilles dans la consommation d'eau du tournesol. Inf. Tech. CETIOM, 63, 12-22.
- CABELGUENNE M., MARTY J. R., HILAIRE H., 1980. Avantages résultant du choix de la culture du maïs ou du tournesol dans diverses conditions de disponibilité en eau; influence du progrès agronomique et des rapports de prix. C. R. Acad. Agric. Fr., en cours d'impression.
- CONNOR D. J., CAWOOD R. J., 1978. The effect of water stress on the assimilation and allocation of carbon during seed filling in sunflower. Proc. 8 th Intern. Sunf. Conf., 106-116.
- DOWNES R. W., 1974. Environmental and physiological characteristics affecting sunflower adaptation. 6 th Intern. Sunf. Conf., 197-204.
- ENNEN M. J., BAUDER J. W., JOHNSON F. K., 1978. Soil water use of eight sunflower cultivars. Proc. 8 th Intern. Sunf. Conf., 99-105.
- KETELOOT L. A., LECLERCQ P., SERIEYS H., 1978. Recherches contribuant à la détermination des éléments permettant la différenciation entre hybrides à haut et bas rendement dans le tournesol. Proc. 8 th Sunf. Intern. Conf., 343-347.
- 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. Fr., 61, 560-575.
- MAERTENS C., MASSAD C., 1979. Tension de l'eau dans les feuilles de tournesol et disponibilités hydriques pour la culture. Sunf. Newsletter, 17-20.
- PARJOL-SAVULESCU L., 1974. Variability of sunflower resistance to drought. 6 th Intern. Sunf. Conf., 133-144.
- 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.
- ROBELIN M., 1967. Action et arrière-action de la sécheresse sur la croissance et la production du tournesol. Ann. Agron., 18, 579-599.

SHIMSHI D., 1967. Some aspects of stomatal behavior as observed by means of an improved pressure-drop porometer. *Israël Journ. of Botany*, 16, 19-28.

SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., BRADSTREET E. D., HEMINGSEN E. A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148, 339-346.

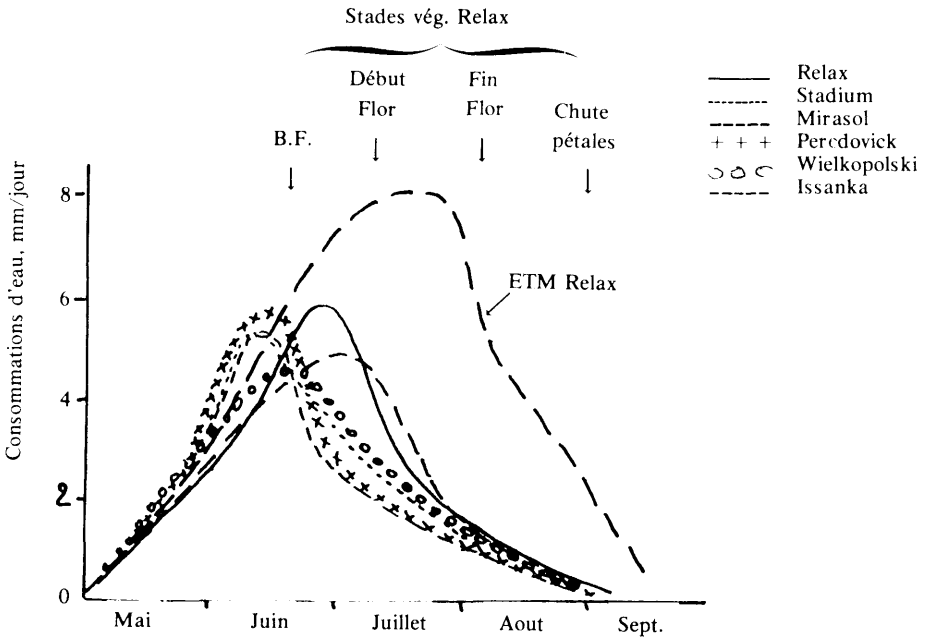


Figura 1.— Consommations moyennes journalières d'eau en fonction du temps, et comparaison à l'évapotranspiration maximale de Relax.

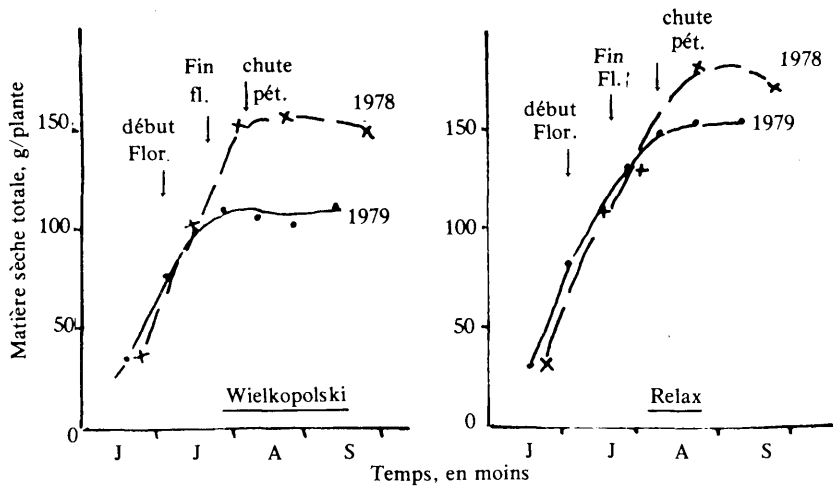


Figura 2.— Matière sèche produite en fonction du temps, en 1978 et 1979, par Wielkopolski et Relax.

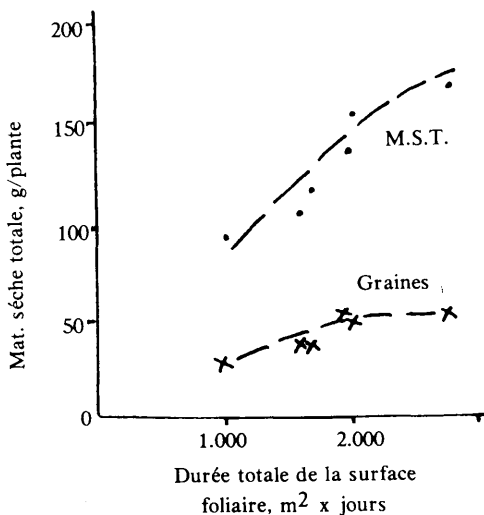


Figura 3.— Matière sèche totale produite en fonction de la durée totale de la surface foliaire.

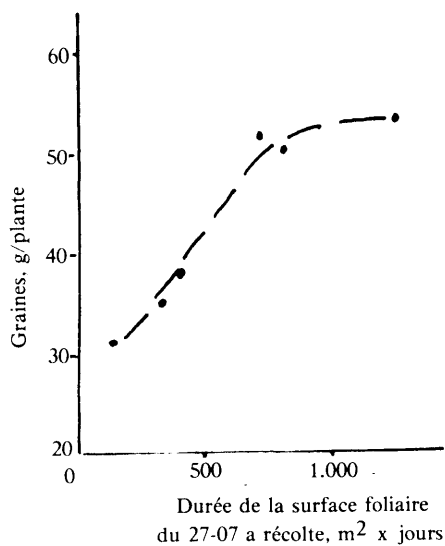


Figura 4.— Production de graines en fonction de la durée de la surface foliaire entre le 27 juillet et la maturité.