

Note de synthèse sur la tolérance à la sécheresse chez le tournesol.

A. Merrien and L. Champolivier,

CETIOM, Rue de Lagny, 77178 St Pathus. France.

Abstract :

A review of the main characters involved in drought tolerance is present first. Then, the authors summarize the main results from trials conducted in France during 3 years to evaluate the behavior of 8 french hybrids regarding drought. Physiological characters (i.e. leaf area index and duration, water status in the plant, photosynthesis/transpiration, water use efficiency, harvest index.....) were checked in these trials. Instead of different behaviors identified for most of those physiological parameters when comparing the hybrids, no differences were observed regarding yield characteristics. The authors concluded that among the cultivars grown nowadays in France, no differences exist. The best variety under no limitation in water availabilities remains the best under dry conditions. Nevertheless, it's appears that the escape strategy to water deficit (i.e., sowing date, earliness....) could allows to a yield benefit higher than the genetic effect (more than 1 t /ha, versus 0.1 to 0.2 t/ha for the genetic one).

La culture du tournesol consomme beaucoup d'eau quand elle lui est fournie en abondance. A l'opposé, en régime restrictif, cette plante est certainement parmi les cultures d'été celle qui est la plus à même de maintenir un niveau de production encore significatif. Dans ces situations, des caractères d'adaptation à la sécheresse ont été identifiés et expliquent assez bien ce comportement. On se pose également la question de l'existence d'une variabilité entre hybrides cultivés. Résumons brièvement les résultats.

1. Au plan physiologique:

Il est bien démontré que sous l'influence d'un stress hydrique modéré, la photosynthèse du tournesol est moins affectée que la transpiration. Il en résulte une amélioration significative de l'efficacité de l'eau consommée qui peut passer de 2.5 à 4.5 g de matière sèche produite par litre d'eau consommée. Ceci s'explique essentiellement par une différence de comportement des résistances à la diffusion de l'eau et du CO₂ lorsque les stomates se ferment. Il a été montré que les teneurs en enzymes de carboxylation (RUBPCO) et en chlorophylle dans les feuilles étaient maintenues en présence de déficit hydrique modéré. Il en est de même de l'activité nitratre réductase des feuilles. En cas de déficit hydrique en pré-floraison, les activités de dégradation des enzymes (Rubpco, ANR, SPS) sont ralenties en post-floraison par rapport à un témoin bien alimentée en eau. La résistance à la sénescence est meilleure. Les translocations sont également promues: l'activité de transfert du saccharose augmente chez les plantes soumises à déficit hydrique. Il en résulte une amélioration de l'indice de récolte par une meilleure allocation des assimilats au profit des graines.

L'étude des signaux hormonaux a été abordée par le biais de l'évolution de deux phytohormones : l'acide abscissique et la zéatine.

- L'ABA est toujours mieux représenté dans les feuilles de végétaux privés d'eau ; il n'a apparemment pas d'effet sur les activités enzymatiques mais sa teneur est, en revanche, bien corrélée avec l'expansion du feuillage et le degré d'ouverture des stomates. Les teneurs en ABA des feuilles des plantes préalablement stressés sont plus élevées que celle des plantes bien alimentées en eau, confirmant ainsi la relation inverse entre la migration du C et la teneur en phyto-hormone. En effet, ces feuilles transfèrent davantage leur assimilats au capitule. Au niveau de cet organe, on peut mettre en évidence de plus fortes teneurs en ABA chez les plantes préalablement stressées. C'est essentiellement au niveau des fleurons que l'on rencontre ces fortes teneurs.

- La zéatine est également plus abondante chez les plantes privées d'eau notamment dans les inflorescences depuis le stade BF4 jusqu'en fin de floraison. Il est probable que cette hormone est responsable de l'effet puits qui se crée, à ce moment-là, au profit des graines chez les plantes cultivées en conditions sèches. Le retour à un état hydrique normal permet aux feuilles des plantes réalimentées de retrouver des taux de phyto-hormones proches de ceux des témoins quel que soit le moment où s'effectue le retour à un état hydrique normal.

L'ajustement osmotique est possible chez le tournesol. Il se caractérise par la possibilité pour la plante de maintenir un potentiel de turgescence suffisant pour une ouverture stomatique nécessaire et suffisante aux échanges gazeux. Une variabilité génotypique existe. Deux inconvénients majeurs cependant : (i) le caractère s'exprime mieux chez les hybrides que chez les lignées parentales, ce qui complique évidemment la sélection, (ii) cet ajustement osmotique, sous l'effet d'un déficit hydrique, est meilleur chez des plantes ayant subies un déficit au stade bouton floral; cet effet environnemental est largement supérieur à l'effet génétique.

2. Au plan agronomique :

Les processus d'adaptation à des conditions plus sèches peuvent être promus sur des cultures subissant un léger déficit hydrique au stade Bouton (phénomène "d'endurcissement"). On observe alors une diminution significative des besoins en eau des cultures. Un optimum pour le taux de satisfaction des besoins à 0.69 est démontré. L'indice de récolte est amélioré. La persistance des feuilles est meilleure en post floraison, permettant un bon remplissage des graines (poids de 1000 graines accru) et les effets négatifs du stress hydrique sur la teneur en huile sont limités.

Nous avons tenté ici de discerner un effet du développement végétatif précoce (matière sèche à E1) sur le rendement final. La figure 1 ne laisse pas entrevoir de relation nette entre ces 2 variables. Des niveaux de rendement identiques sont en effet possibles avec les biomasses au stade bouton variant du simple (80 g/m²) au double (160 g/m²). Cependant, l'effet de la conduite se fait sentir

plus nettement au delà de 80 g/m² : ces valeurs correspondent à des souffrances hydriques plus tardives (> F1). On n'y décèle pas d'effet variétal significatif.

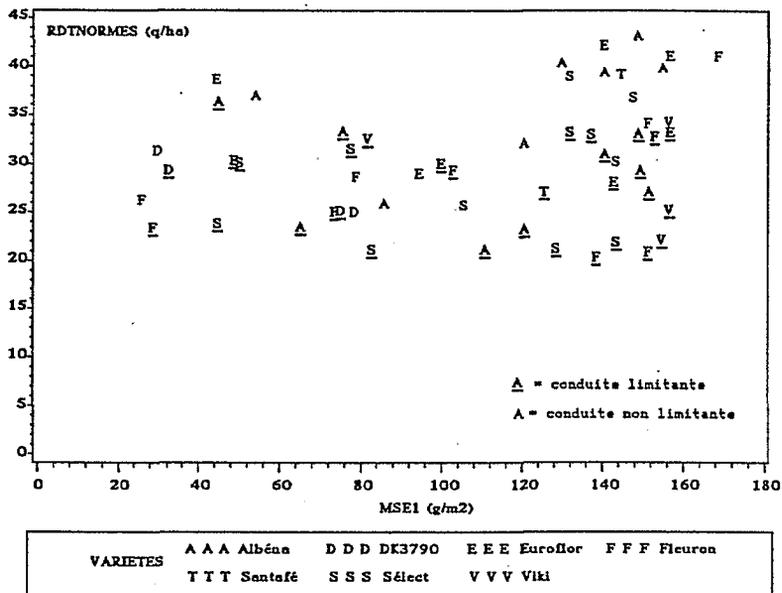


Figure 1 : Relation entre le développement végétatif à E1 (MSE1) et le rendement final

La figure 2 représente le même type de modèle, mais utilisant la matière sèche au début de la floraison. On constate que la variabilité est essentiellement structurée par les effets années, lieu et date d'apparition de la contrainte, plus que par les effets génétiques.

En cas de souffrance précoce, on observe que les augmentations de rendement (sens de la flèche = traitement hydrique limitant --> traitement hydrique non limitant) sont partiellement expliqués par des différentiels de matière sèche. La croissance est bien limitante et l'apport d'eau permet une compensation efficace. Dans ce cas, on s'attend également à ce que le rendement soit expliqué par des accroissements du nombre de graines.

En cas de souffrance tardive, les augmentations de rendement ne sont absolument pas expliquées par les biomasses à F1, non limitante dans ce cas au delà de 500 g/m² (mais sans doute plus par les critères de maintien en vie des feuilles en post floraison). Des effets sont également attendus sur le PMG.

Dans ces 2 scénarios ainsi schématisés, le comportement de tous les cv est le même.

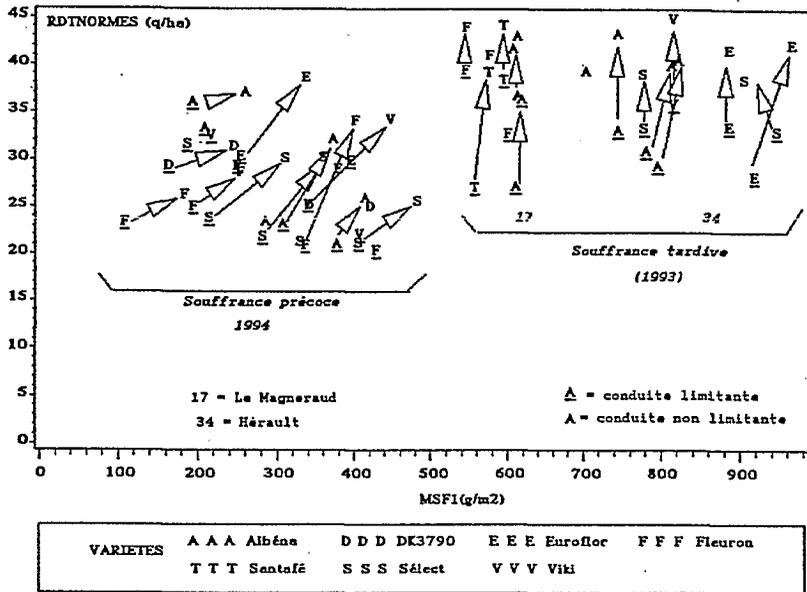


Figure 2 : Relation entre le développement végétatif à F1 (MSF1) et le rendement final

3. Au plan biochimique :

La recherche de marqueurs biochimiques a été tentée en collaboration entre le CBA et le Labo d'Ardon. Il a été mis en évidence des profils protéiques différents entre les plantes soumises à déficit hydrique et les plantes bien alimentées en eau. Les poids moléculaires de 6 spots ont été qualifiés. Le travail s'est terminé par une étude comparative sur du matériel sauvage "tolérant" à la sécheresse : des spots analogues ont été mis en évidence. Les protéines ainsi identifiées pourraient appartenir à la famille des inhibiteurs de protéases.

4. Au plan génétique :

a. La sélection :

Pour le sélectionneur, l'approche n'est pas simple en raison du caractère complexe et polygénique de la tolérance. Un point sur l'ensemble des indicateurs physiologiques et sur leur pertinence vis à vis d'un schéma de sélection a été réalisé à l'Inra de Montpellier. Concernant les espèces sauvages, le travail d'évaluation des descendants des croisements entre *H. Annuus* et *H. Argophyllus* a démontré que le comportement hydrique est amélioré (eau consommée, efficacité, comportement stomatique, potentiels hydriques...).

Cependant les caractères de productivité, de précocité, de monocapité sont altérés. Grâce à l'obtention d'hybrides interspécifiques (H. Argo, H. Debilis, H. Falax) et à une évaluation multilocale (SW, SE, Espagne, Italie), il a été démontré que les critères de surface foliaire (LAI en Floraison) et surtout persistance de la surface foliaire en post floraison (LAD ou caractère "stay green" des sélectionneurs) étaient les mieux corrélés au rendement toutes situations confondues. Le travail se poursuit actuellement dans une autre direction à la recherche de marqueurs moléculaires. Une fois ces sondes mises au point, un criblage des génotypes pourra commencer.

b. Evaluation des différences de comportement en conditions sèches de quelques hybrides actuellement les plus cultivés.

8 hybrides ont été comparés en situations séchantes, sous abri, par rapport à une situation "optimale" vis-à-vis de l'eau (St Patus, 77). L'ensemble des critères connus à ce jour au plan physiologique ont été étudiés sur ce matériel (consommation en eau, potentiel hydrique, persistance des feuilles, seuil létal de déshydratation, efficacité de l'eau, échanges gazeux). Pendant 2 années, un dispositif de plein champ sur Surgères (17) et Béziers (34) complétaient ce dispositif.

- Les résultats acquis dans ces dispositifs d'évaluation ne permettent pas de mettre en évidence de résistances et/ou de sensibilités variétales particulières à la sécheresse. La dimension pédoclimatique apparaît bien largement supérieure à la dimension génétique. Au plan physiologique, on avait déjà démontré que la conduite de la culture (par exemple son régime hydrique avant floraison) était source d'amélioration du comportement ultérieur de la culture et ceci bien au delà de la dimension génétique. Cette affirmation portait notamment sur les activités enzymatiques, sur l'ajustement osmotique, sur la persistance foliaire, et sur l'allocation des assimilats au profit du grain. Lors de nos évaluations, ces critères ont confirmés leur pertinence.

- Il apparaît également dans ces expérimentations que la sensibilité d'un cultivar dépendra davantage de la position de son cycle par rapport à l'évènement sécheresse que d'un caractère intrinsèque de "tolérance". A titre d'exemple, l'expérimentation de Surgères en 1994 a mis en évidence un écart de 10 q/ha selon la date de semis et la position de la floraison par rapport à l'occurrence du déficit, alors que la différence entre les cv testés n'a pas excédé 2 q/ha. La stratégie "d'évitement" par rapport à la sécheresse est donc plus prometteuse que celle de la tolérance, du moins chez les génotypes actuellement cultivés. On retrouve également que les cultivars les plus productifs en "irrigué" le restent bien souvent "en sec".

- Pour ce qui est de la tolérance au sens strict, la durée de surface foliaire est un critère intéressant intégrant à la fois la vitesse d'établissement, la valeur maximale atteinte, mais aussi la régression. Lors d'un test réalisé sur feuilles

isolées, on a pu analyser la perte de surface foliaire en fonction de la teneur relative en eau des feuilles (TRE). Entre tous les hybrides testés, seul Sélect se distingue significativement : plus tolérant au début de dessiccation (perte de surface foliaire intervenant pour des TRE plus faibles) et vitesse de dégradation de la surface foliaire plus lente. A l'opposé, le cv Albena présente un seuil létal de déshydratation faible (perte d'intégrité foliaire très précoce lors de la perte en eau des tissus) et une vitesse plus rapide de sénescence foliaire.

- La connaissance de l'élaboration du rendement devrait également permettre de mieux apprécier la réaction d'un cultivar à la souffrance hydrique.

Parmi les variétés testées, un cultivar produit des graines nombreuses mais de petite taille : la phase de réalisation de cette composante (floraison) revêtira donc une importance capitale pour l'acquisition du rendement. Sa précocité, lui permettant de se soustraire au déficit fréquentiellement probable à partir de la floraison, peut de ce point de vue, constituer un atout.

Il apparaît également que les modèles précédemment établis et liant le nombre de graines au rendement sont moins précis au fur et à mesure que les types variétaux évoluent. Les "standards" d'il y a quelques années indiquaient que les niveaux de rendement de 40 q et plus ne pouvaient être obtenus qu'avec au moins 8 à 10000 graines/m² (ex: Viki). La figure 3 révèle en fait qu'il existe bien un seuil par défaut (autour de 5800 graines/m²) en deçà duquel le rendement est effectivement limité. En deçà de ce seuil, on ne distingue guère l'effet du régime hydrique, et encore moins un comportement de cultivar. Par contre, au delà, le nombre de graines n'est plus limitant et les effets du régime hydrique portent alors sur le PMG. Cet effet est plus net et plus fréquent chez les cv à grosses graines (Fleuron, Euroflor par exemple), que sur les cv à petites graines (Viki ou Dk 3790) - (Figure 4).

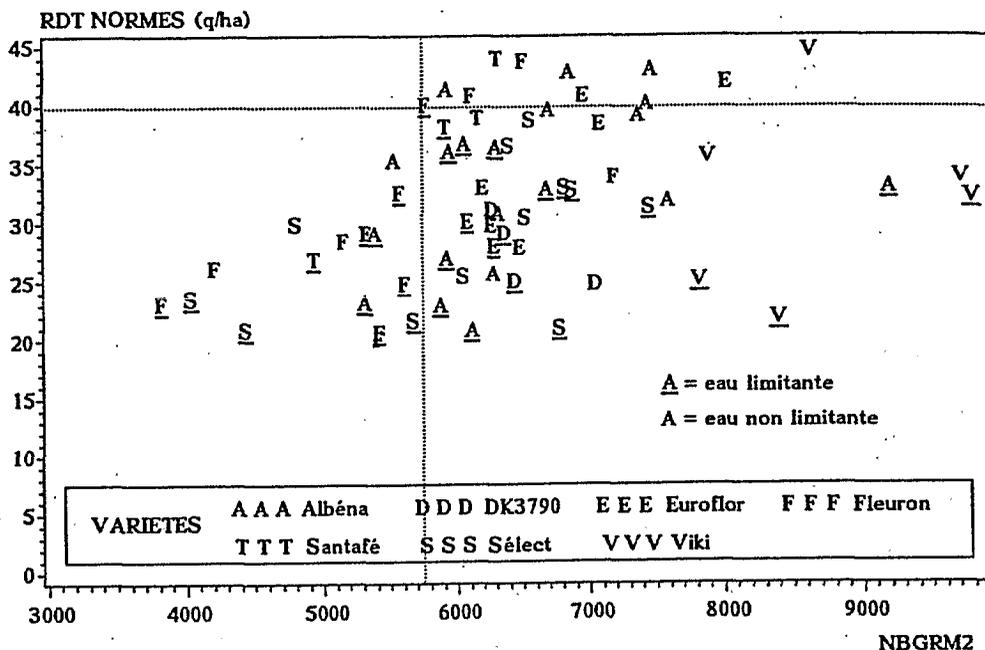


Figure 3 : Relation entre le rendement et le nombre de graines produites par m².

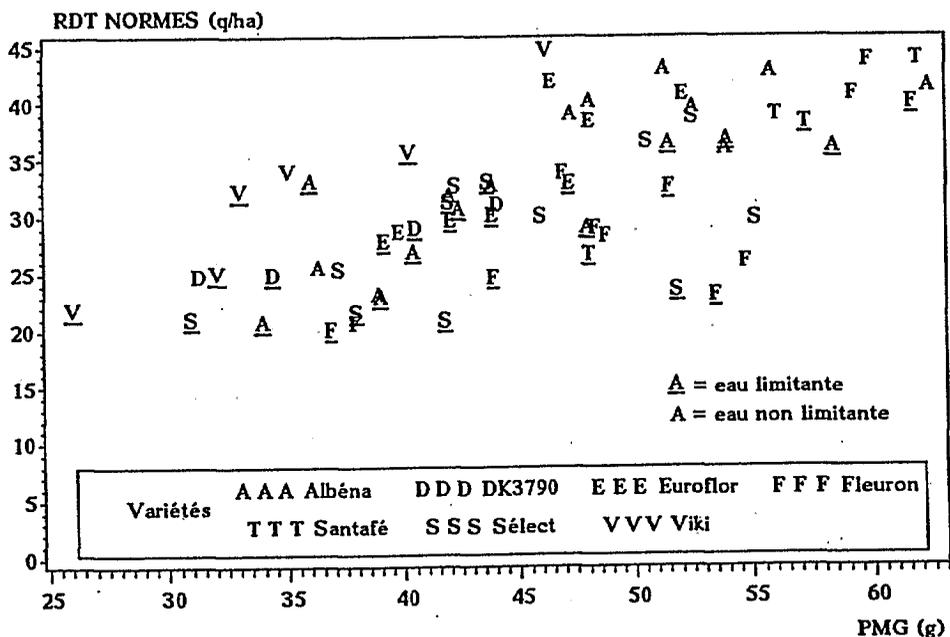


Figure 4 : Relation entre le rendement et le poids de mille graines (PMG)

5. Test des interactions "géotypes"milieux" :

A partir des références acquises en 1993 et 1994, nous avons réalisé une analyse des interactions. Cinq essais ont été pris en compte : trois en 1993 (Charente Maritime : 9317, Hérault : 9334 et Seine et Marne : 9377) et deux en 1994 (Charente Maritime : 9417 et Seine et Marne : 9477). Pour bien appréhender l'effet du milieu, ces essais ont été décomposés en sous-essais en fonction de la disponibilité hydrique théorique (d'après protocole : N = non limitante, L = limitante) et de la date de semis (D1, D2 et D3 : respectivement première, deuxième et troisième date de semis de chaque essai).

Six variétés ont également été retenues : ce sont les plus souvent représentées dans les 14 milieux. Sept variables ont été analysées : le poids de matière sèche aérienne au stades E1 et F1 (MSE1 et MSF1 en g/m²), la durée de surface foliaire de la mi-floraison à la maturité (DSF en degrés jours), le rendement aux normes (rdt normes en q/ha), le poids de mille graines propres et sèches (PMG en g), le nombre calculé de graines par mètre carré (NBGRM2) et la teneur en huile de la graine entière propre et sèche (MG en %).

Les résultats statistiques des différentes analyses de l'interaction sont présentés dans le tableau 1. Les dispositifs étant toujours déséquilibrés, il est impossible de tester l'interaction rigoureusement. Toutefois, si le carré moyen des écarts (CME) de l'interaction est très supérieur à celui de l'erreur, on ne peut négliger cette interaction. Ceci s'appréhende grâce à la valeur Fc de l'interaction qui est le rapport entre le CME de l'interaction et celui de l'erreur. Dans notre cas, celui-ci est toujours supérieur à 2,3. L'interaction doit donc être prise en compte. Tous les effets testés sont significatifs dans la mesure où les Fc sont toujours supérieurs au Ft (valeur donnée par la table de Fisher). Seul le critère DSF est à la limite de cette signification.

	Effet var.		Effet essai		Effet Inter.		CME erreur	moyenn theta	Nombre		
	Fc	Ft	Fc	Ft	Fc	Ft			var.	essais	
MSE1	6.65	2.66	94.61	2.26	2.61	2.18	117.26	93	100.28	6	12
MS F1	28.71	2.53	125.67	2.09	7.02	1.99	1909.32	412	538.31	6	14
DSF	30.66	3.01	35.22	2.54	2.34	2.42	197.82	95	90.54	5	10
Rdt norme	5.65	2.53	30.21	2.09	2.88	1.99	7.08	30	20.66	6	14
PMG	59.36	2.53	46.72	2.09	2.6	1.99	5.79	47	17.12	6	14
NBGRM2	43.01	2.53	36.86	2.09	2.52	1.99	183529	5799	3309.**	6	14
MG	23.99	2.53	55.61	2.09	5.43	1.99	1.09	52	23.88	6	14

Tableau 1 : Résultats statistiques de l'analyse de l'interaction sur les variables étudiées

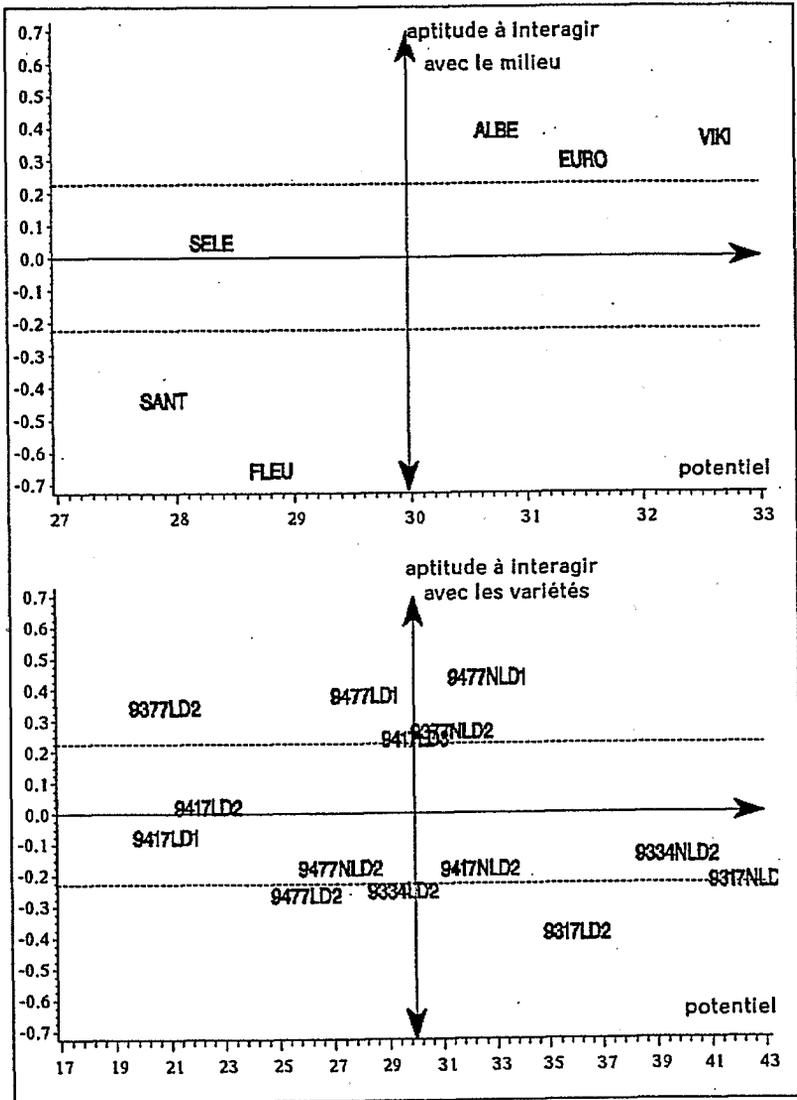


Figure 5 : Représentation des essais et des milieux vis à vis du rendement

(NL = non limitante, L = limitante; D1 et D2 : respectivement première et deuxième date de semis de chaque essai)

Les résultats les plus intéressants sont obtenus pour le rendement. Sur la figure 5, chaque variété et milieu est représenté dans un repère constitué en abscisse par le potentiel et en ordonnée par l'aptitude à interagir avec l'autre

facteur. Plus une variété ou un milieu sont éloignés de l'axe des abscisses, plus ils présentent une forte interaction avec l'autre facteur. Si les deux variables se trouvent du même côté de cet axe, elles interagissent positivement, sinon c'est le contraire.

Dans notre cas, les variétés précoces (i.e., Santafé et Fleuron) ont les potentiels les plus faibles et sont situées en dessous de l'axe des abscisses dont elles sont éloignées. Les variétés plus tardives (Euroflor, Viki) et Albéna ont un potentiel plus élevé et sont au dessus de l'axe des abscisses dont elles sont également éloignées. Select a un faible potentiel et semble interagir assez peu avec le milieu. Les milieux correspondant à des stress hydriques survenant après la fin de la floraison sont plutôt positionnés comme les variétés précoces ce qui indique qu'ils favorisent ces variétés : ceci est cohérent dans la mesure où dans ces situations, la période la plus sensible du cycle (floraison) est plus épargnée. A l'opposé, les milieux correspondant à des stress hydriques survenant avant la fin de la floraison sont plutôt positionnés comme les variétés tardives, ce qui indique qu'ils favorisent ces variétés : leur phase la plus sensible se déroule après l'occurrence du stress.

En conclusion, ce traitement des données en utilisant un modèle permettant d'analyser l'interaction ne nous a pas permis de tirer de conclusions plus précises que celles déjà énoncées sur la plus ou moins grande tolérance des variétés de tournesol vis à vis du stress hydrique : les variétés les plus productives dans un milieu donné sont celles qui sont capables de soustraire leur phase de sensibilité maximale à la période de stress.

Conclusion :

Les procédures d'inscription qui prévalent à l'heure actuelle ne sont pas propices à l'arrivée de matériel ayant des comportements très différents. Les lieux de sélection, les sites d'essai sont un peu les mêmes pour tout le monde, si bien que l'on arrive au bout du compte à du matériel homogène. La pression parasitaire a conduit les efforts des sélectionneurs dans ce sens. Des progrès restent à faire dans le domaine de la sécheresse. Gageons que les pistes nouvelles à la fois au plan du fonctionnement de la plante sous contrainte hydrique, au plan des critères de sélection à retenir, au plan des méthodologies permettront une amélioration du comportement en eau limitante du tournesol.