

## INFLUENCE DE CONTRAINTES HYDRIQUES SUR LA REPARTITION DES ASSIMILATS ENTRE LES ORGANES DU TOURNESOL.

R. Blanchet, M. Piquemal<sup>x</sup>, G. Cavalié<sup>x</sup>, M. Hernandez, H. Quinones  
Station d'Agronomie, INRA-B.P.27-31326-CASTANET-TOLOSAN CEDEX - FRANCE  
(x) Centre de Physiologie Végétale, UPS, 118 route de Narbonne-31077-TOULOUSE CEDEX - FRANCE

### SUMMARY

Following field observations on clear increases of the biomass ratios heads/vegetative organs near anthesis when water stress have previously occurred, a more detailed study is performed in lysimeters covered by a plastic roof, with various modalities of irrigation : maximum evapotranspiration, or stress applied during different phases of the cycle of development, or progressive and continuous stress. The soil water content is measured by a neutron probe. Samplings of typical plants are made at stages star, beginning and end of flowering, and maturity. On two treatments, three incorporations of  $^{14}\text{C}\text{O}_2$  are made at beginning, mid and end anthesis, and  $^{14}\text{C}$  is measured in the various organs. Although moderate and progressive soil water deficits little modify the water consumption and total biomass of plants, they induce since before flowering a preferential orientation of assimilates to the heads, which receive at anthesis the essential part of photosynthetates, while stems and leaves have only a little growth. Without stress, vegetative organs hold a large proportion of the biomass elaborated at this stage. At petals fall, the water treatments less influence the proportion of assimilates directed to the heads ; their evacuation from leaves then appears more difficult on stressed plants. At maturity, the differences of biomass repartition among organs are attenuated, but plants having born moderate and continuous stress have a higher harvest index and by this way a high achens production. These productions are smaller in the cases of stress occurred during achens formation or filling. These results contribute to explain the modalities of the drought tolerance of sunflower.

### INTRODUCTION

Des travaux antérieurs (Merrien et al, 1981 ; Connor et Palta, 1985) ont montré que les contraintes hydriques affectent surtout l'expansion et la survie du feuillage, plutôt que son activité assimilatrice. La migration des assimilats peut également être perturbée (Connor et Cawood, 1978), selon une ampleur variable avec les modalités d'intervention du stress (Dubbeldt et al, 1985). Malgré sa forte transpiration, le tournesol est en effet capable de s'adapter à la sécheresse, par divers processus discutés notamment par Turner(1986) ; son aptitude à exploiter les réserves hydriques de sols profonds peut faciliter de telles adaptations (Gimenez et Fereres, 1987).

Sous l'effet probable de commandes hormonales, le capitule est à partir de la floraison le principal organe receveur d'assimilats (Chenesseau et al, 1985), provenant à la fois de l'assimilation post-florale et de redistributions de constituants des organes végétatifs, selon des proportions variant avec les contraintes hydriques subies (Blanchet et Merrien, 1982 ; Gimenez et Fereres, 1987) ; il peut en résulter de nettes variations d'indices de récolte. Nous tentons de préciser ici l'influence de diverses contraintes hydriques sur la répartition des assimilats entre les organes, en particulier à l'époque de la floraison, dans des conditions d'évapotranspiration maximale modérée (750 mm au cours du cycle), et en examinant notamment des cas de sols profonds.

## MATERIELS ET METHODES

Le cv hybride Pharaon est cultivé au champ, en peuplements de 9 plantes.m<sup>-2</sup> sur des sols limono-argileux bien fertilisés, de profondeurs diverses (réserve hydrique utilisable variant d'environ 80 à 250 mm), et recevant ou non 295 mm d'irrigation. Les quantités d'eau disponible (pluies + réserves du sol + irrigation) varient ainsi de 220 à 620 mm, pour une évapotranspiration maximale (EIM) de 750 mm. Des cultures semblables sont réalisées sur des lysimètres de 5 m<sup>2</sup> de surface et de profondeurs 0.95 ; 1.75 et 2.25 m recouverts d'un toit en matière plastique transparente, renfermant un sol limoneux homogène (Blanchet et al, 1986). Avant le semis, ces sols sont humidifiés soit au voisinage de leur capacité au champ (A, B, C, D), soit seulement aux 3/4 de celle-ci (E, F). Des arrosages sont pratiqués pendant tout le cycle de développement de manière à obtenir des stress hydriques précoces (F), tardifs (B, C) ou intermédiaires (D, E) d'intensités différentes ; la teneur en eau des sols est mesurée par humidimètre à neutrons. L'entourage des lysimètres, constitué d'un sol argilo-limoneux profond, est soit irrigué sensiblement à l'EIM (I), soit non irrigué à partir du stade étoile (S).

Au champ et en lysimètres, 20 plantes bien représentatives de chaque traitement sont baguées au stade 12 feuilles ; 4 d'entre elles sont récoltées pour analyse aux stades étoile, début floraison et fin floraison. La surface foliaire des autres plantes est mesurée tous les 12 jours environ par la méthode non destructive de Pouzet et Bugat (1985), et elles sont récoltées à maturité. Des plantes des traitements I et S entourant les lysimètres subissent en outre, à début et 80% floraison, puis à la chute des pétales des incorporations de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> : la 20e feuille est placée en début de matinée, pendant une heure, dans une enceinte plastique enrichie en <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, puis laissée 24h à l'air libre. La plante est ensuite récoltée et la radioactivité est mesurée par scintillation liquide après combustion dans la feuille 20, les feuilles et la tige situées au-dessus, et le capitule.

## RESULTATS

Expérimentations au champ. La figure 1 représente, en fonction des masses de tiges + feuilles, les masses des capitules au début et à la fin de la floraison. Malgré de fortes différences de vigueur, dues à la profondeur des sols, les plantes qui n'ont pas reçu d'irrigation présentent dès le début un rapport capitule/organes végétatifs supérieur ; l'écart s'accroît à la fin de la floraison. L'absence d'irrigation induit donc une orientation préférentielle des assimilats vers le capitule pendant cette phase, quelle que soit la profondeur du sol. La maturité est avancée d'une dizaine de jours, mais l'indice de récol-

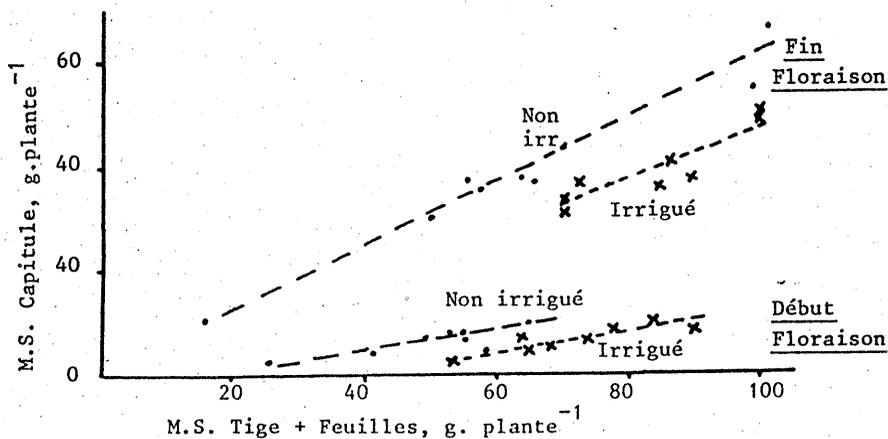


Figure 1 - Masse du capitule en fonction de celle des organes végétatifs à début et fin floraison, sur les cultures au champ irriguées ou non.

te n'est pas systématiquement modifié. Le rendement est d'environ 4.5 t.ha<sup>-1</sup> d'akènes avec irrigation, et varie en culture pluviale de 1.5 à 4t.ha<sup>-1</sup> selon la profondeur des sols.

Etude sur lysimètres. Ces faits sont précisés par l'expérience conduite en lysimètres (figure 2 et tableau 1). Avant la floraison, une réduction des durées de surfaces foliaires (DSF) des traitements D et F indique un stress hydrique modéré, sans que leurs consommations d'eau soient nettement diminuées ; leurs rapports capitules/tiges + feuilles (Cap/T+F) sont les plus élevés. Le traitement C manifeste une même tendance, tandis que E montre une claire adaptation à la sécheresse : durée de surface foliaire presque normale et forte croissance, notamment du capitule, malgré une consommation d'eau réduite.

Les différences s'accroissent pendant la floraison : le témoin A conduit en ETM poursuit son développement végétatif (la tige et les feuilles continuent de croître), tandis que F, qui se trouvait avant floraison dans le sol le plus sec, accumule peu de biomasse mais redistribue une partie des constituants des organes végétatifs vers le capitule. Les autres traitements sont intermédiaires. La répartition de la biomasse n'est pas liée aux consommations d'eau, mais à l'état d'humidité des sols, bien différencié début floraison (figure 2).

Pendant le remplissage des graines, les différences de répartition de la biomasse entre les organes s'atténuent ; les indices foliaires restent relativement élevés, supérieurs à 4 dans tous les cas pendant la phase la plus active du remplissage. A maturité, des écarts nets de rapports Cap/T+F subsistent néanmoins, accompagnés de variations moindres des indices de récolte ; le nombre d'akènes par plante n'est affecté qu'en D et F, où ils sont néanmoins correctement remplis. Le traitement C, qui a subi un stress hydrique très progressif accompagné d'un rapport Cap/T+F constamment élevé, allie un bon rendement à une bonne efficacité de l'eau. Le fait le plus frappant concerne le traitement E : ce sol profond n'avait été que partiellement réhumecté, la consommation d'eau a été constamment réduite, et cependant la croissance a été sensiblement maximale pendant tout le cycle (DSF, MST) ; la production d'akènes est la plus élevée. Les plantes se sont adaptées à la sécheresse dès les stades jeunes, sans doute par divers processus notamment l'ajustement osmotique (Turner, 1986 ; Planchon, communication personnelle de résultats non publiés), et l'efficacité de l'eau consommée est particulièrement élevée.

De manière générale, cette expérience conduite sous demande évaporative modérée différencie surtout les traitements par l'état d'humidité des sols, profonds dans l'ensemble. Les teneurs en N des tiges, feuilles et capitules diffèrent peu selon les traitements, et les dates de maturité sont voisines. F marque toutefois une avance d'environ 5 jours, quoique ses akènes soient bien remplis (stress peu intense durant le remplissage) ; les plantes sont plus fortement marquées par la contrainte hydrique dans ce sol moins profond, mais leur production utile est peu altérée.

Migration des photosynthétats marqués par <sup>14</sup>C (traitements I et S). Le tableau 2 montre d'abord que la croissance des organes végétatifs se poursuit pendant la floraison chez les plantes bien alimentées en eau, tandis qu'elle cesse dans le cas du déficit hydrique : la tige n'est plus qu'un organe de transfert. Dans les deux cas, le capitule reçoit la plus forte part des assimilats élaborés pendant la phase, au cours de laquelle les translocations s'accroissent ; en effet, le pourcentage de radiocarbone retenu dans la feuille alimentée en <sup>14</sup>C décroît. Ces translocations paraissent plus difficiles en milieu sec : pendant la floraison, la feuille ayant reçu <sup>14</sup>C exporte moins d'assimilats chez les plantes stressées. Par contre, le capitule et la partie haute de la tige en renferment davantage, mais les feuilles supérieures très

Tableau 1 - Influence des différents régimes hydriques appliqués en lysimètre sur la consommation d'eau, la croissance, la production et la répartition de la biomasse entre le capitule et l'appareil végétatif à quelques stades.

Traitement (cf fig.2)	A	B	C	D	E	F
Profondeur sol, m	3	2.25	2.25	1.75	1.75	0.95
<b>Stade début floraison(01-07):</b>						
Eau consommée, mm	300	260	270	260	225	280
DSF, m <sup>2</sup> .j	20.9	20.1	17.9	15.0	18.8	15.4
MST, g.plante <sup>-1</sup>	91	111	109	94	112	95
Rapport Cap/T+F	0.079	0.125	0.147	0.153	0.139	0.149
<b>Stade fin floraison(16-07):</b>						
Depuis 01-07						
Eau consommée, mm	-	109	94	99	78	101
DSF, m <sup>2</sup> .j	13.8	12.4	11.3	10.2	13.7	9.1
MST, g.plante <sup>-1</sup>	167	173	178	156	176	123
Rapport Cap/T+F	0.28	0.31	0.48	0.45	0.47	0.78
Gain capitule %gain MST	39	47	63	58	66	149
<b>Stade maturité (27-08):</b>						
Eau consom. totale, mm	750	695	585	560	533	585
DSF totale, m <sup>2</sup> .j	56.7	51.3	46.3	39.9	53.9	37.2
Eau consom./DSF	13.2	13.5	12.6	14.0	9.9	15.7
MST, g.plante <sup>-1</sup>	186 ab	178abc	161bc	143cd	195 a	150c
Rapport Cap/T+F	0.68 d	0.74bc	0.83ab	0.78bc	0.88a	0.88a
Akènes, g.plante <sup>-1</sup>	55 b	53 b	53.5 b	46 c	67 a	50bc
Akènes/MST	0.30	0.30	0.33	0.32	0.34	0.33
Nbre akènes.pl <sup>-1</sup> .10 <sup>2</sup>	12.0 ab	11.5ab	12.0ab	10.2bc	13.7 a	10.1bc
Poids moyen, mg	46.3 ab	46.0ab	44.2ab	45.2ab	48.8 a	48.7a
Efficienc eau : g akènes.mm <sup>-1</sup>	0.73	0.76	0.91	0.82	1.26	0.85

DSF=durée de surface foliaire ; MST=matière sèche totale ; rapport Cap/T+F= rapport Capitule/Tige+Feuilles ; a,b,:différences significatives seuil 5%

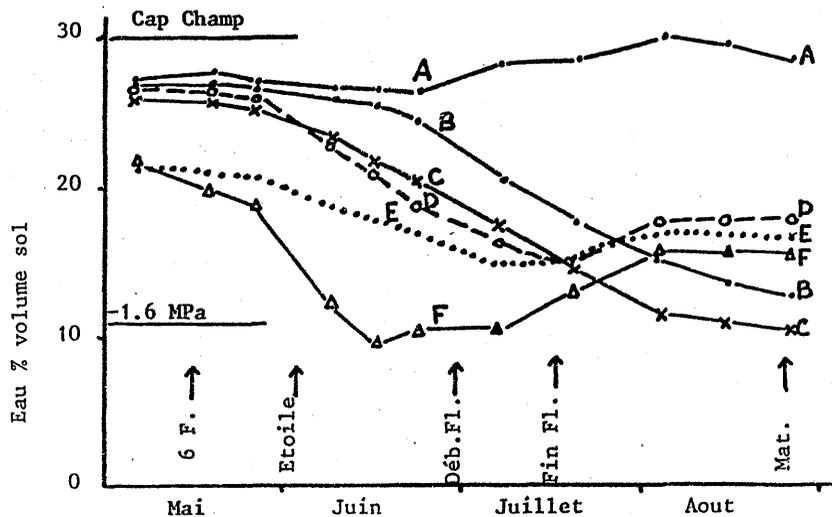


Figure 2 - Evolution de la teneur moyenne des sols en eau (lysimètres)

Tableau 2 - Evolution de la masse des organes et de la répartition du radiocarbone à partir de la floraison, chez les plantes subissant ou non un stress hydrique.

Traitements Stades	I(Irrigués)			S(Non irrigués)		
	DF	80%F	CP	DF	80%F	CP
Masse, g.plante <sup>-1</sup> :						
Tige	48.0	61.9	68.6	40.1	39.6	41.7
Feuille	22.9	28.0	21.7	18.8	17.1	23.0
Capitule	6.1	29.7	48.6	7.0	26.2	46.8
14C en feuille 20 alimentée:						
dpm.10 <sup>6</sup>	70.2	40.8	46.5	85.0	58.3	42.2
% du C fixé	50.0	29.1	33.2	60.7	41.6	30.1
14C en feuilles > 20:						
dpm.10 <sup>6</sup>	1.5	1.9	0.4	0.5	0.4	0.1
% du C fixé	1.0	1.3	0.3	0.3	0.3	0.1
14C en tige > f20:						
dpm.10 <sup>6</sup>	6.1	1.1	1.2	10.9	1.7	1.2
% du C fixé	4.4	0.8	0.8	7.8	1.2	0.8
14C en capitule :						
dpm.10 <sup>6</sup>	12.5	24.9	46.6	19.1	38.0	45.6
% du C fixé	8.9	17.8	33.3	13.6	27.1	32.6

DF = début floraison ; 80%F= 80%floraison ; CP = Chute des pétales

Tableau 3 - Evolution de la répartition de la biomasse entre le capitule et les organes végétatifs, et composants du rendement des plantes stressées ou non.

Traitement	Irrigué	Non irrigué
Durée du cycle, jours	130	117
Rapports capitule/tige+feuilles :		
début floraison	0.09 a	0.12 a
fin floraison	0.33 a	0.46 b
maturité	0.81 a	0.73 a
Indice de récolte (akènes/MST)	0.32 a	0.29 a
Nombre d'akènes.plante <sup>-1</sup> .10 <sup>2</sup>	10.50a	8.70a
Masse moyenne 1 akène, mg	47.2 a	36.6 b
Masse d'akènes.plante <sup>-1</sup> , g	49.6 a	31.8 b

a, b : différences significatives au seuil de 5%

peu. La migration vers le capitule apparaît donc ralentie par le stress, comme l'ont constaté Connor et Cawood (1978).

L'effet de puits du capitule est néanmoins plus intense chez les plantes non irriguées, où il reçoit une plus forte proportion de radiocarbone : 13.6% au lieu de 8.9%, puis 27.1% contre 17.8% ; cette différence disparaît après floraison (32.6 et 33.3%). C'est donc surtout vers le début de la floraison que la plante stressée privilégie l'inflorescence au détriment de l'appareil végétatif. Cette modification de l'orientation des assimilats s'accompagne ici d'une accélération de la fin du cycle de développement, et les graines sont très médiocrement remplies (tableau 3). Il en résulte à maturité une légère réduction (non significative) du rapport Cap/T+F et de l'indice de récolte, comme on l'observe assez couramment en culture (Turner et Rawson, 1982).

#### DISCUSSION

L'influence importante des modalités d'établissement du stress hydrique sur le fonctionnement de la plante, et ses possibilités d'adaptation, est connue, même si elle n'est pas entièrement comprise (Turner, 1986). Le traitement E illustre

ici l'ampleur de cette adaptation dans un sol profond, où l'ajustement osmotique joue vraisemblablement un grand rôle. Ce processus n'est cependant pas le seul : des "signaux", apparemment beaucoup plus liés à la dessiccation de sols variés (figure 1) qu'à la transpiration, interviennent suffisamment tôt dans le cycle pour stopper à la floraison la croissance des tiges et feuilles, et mobiliser les assimilats au profit du capitule, sans avancer notablement la date de floraison chez les cultivars performants (Turner et Rawson, 1982). Quoique la translocation des assimilats soit difficile en cas de stress, le capitule mobilise l'eau et les composés organiques disponibles pour assurer le plus possible sa croissance, tandis que chez les plantes mieux alimentées en eau il demeure pendant une partie au moins de la floraison en compétition avec les autres organes (racines, tige, feuilles). Après la floraison, si le stress est sévère, la fin du cycle s'accélère, les feuilles deviennent sénescentes, les akènes sont mal remplis, et l'indice de récolte est réduit. Lorsque le stress est moins sévère, notamment dans le cas de sols profonds permettant une adaptation progressive, l'essentiel du feuillage reste fonctionnel, les akènes sont correctement remplis et l'indice de récolte est souvent supérieur à celui des plantes bien alimentées en eau.

## CONCLUSIONS

Les stress hydriques provoquent, en particulier par le canal de l'état de dessiccation du sol, des réactions physiologiques dont les effets se conjuguent (Turner, 1986) : ajustement osmotique, signaux vraisemblablement hormonaux orientant les assimilats vers le capitule. Ces adaptations sont particulièrement marquées en sols profonds, sous demandes évaporatives modérées ; elles contribuent à expliquer la tolérance à la sécheresse de cette espèce, et des réponses variables, parfois faibles, à l'irrigation.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions le CETIOM de son appui technique et financier, ainsi que MM. Laurent, Salvy, Pujol, Ayraud, Melles Chalin, Renard, Cary, Goudou, pour leur importante participation à ce travail.

## REFERENCES

- Blanchet R., Merrien A., 1982 - Influence of water supply on assimilation, yield components and oil-protein production of sunflower. In EEC Workshop on Sunflower. Plant Breeding Institute, Bari, Italy, 185-201.
- Blanchet R., Gelfi N., Dufourcq D., Hernandez M., Decau J., 1986 - Nutrition azotée et élaboration du rendement du tournesol (*Helianthus annuus*). *Agrochimica*, 30, 480-489.
- Chenessezu A.C., Piquemal M., Borderies G., Merrien A., Cavalité G., 1985 - Transferts de photosynthétats chez le tournesol. In 11 Conferencia Internacional de Girasol, Mar del Plata, I, 51-56.
- Connor D.J., Cawood R.J., 1978. The effect of water stress on the assimilation and allocation of carbon during seed filling in sunflower. In 8 International Sunflower Conference, Minneapolis, 106-116.
- Connor D.J., Palta J.A., 1985. Photosynthesis and transpiration of sunflower crops. In 11 Conferencia Internacional de Girasol, Mar del Plata, I, 33-38.
- Dubbelde E.A., Harris H.C., Mc William J.R., 1985 - Partitioning of assimilate in sunflower in response to moisture stress. In 11 Conferencia Internacional de Girasol, Mar del Plata, 45-50.
- Gimenez C., Fereres E., 1987. Genetic variability in sunflower cultivars under drought ; II - Growth and water relations. *Australian Journal of Agricultural Research*, in press.
- Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., 1981. Relationships between water supply, leaf area development and survival, and production in sunflower. *Agronomie*, 1, 917-922.
- Pouzet A., Bugat F., 1985. Description d'une méthode simple et rapide pour l'estimation de la surface foliaire par plante chez le tournesol. In 11 Conferencia Internacional de Girasol, Mar del Plata, I, 21-26.
- Turner N.C., Rawson H.M., 1982. Yield and harvest index of sunflower cultivars : influence of duration and water stress. In 10 International Sunflower Conference, Surfers Paradise, 38-42.
- Turner N.C., 1986. Crop water deficits : a decade of progress. *Advances in Agronomy*, 39, 1-51.