Essai d'amélioration de la résistance à la sécheresse du tournesol (*Helianthus annuus*) par croisement interspécifique avec une espèce sauvage (*Helianthus argophyllus*). Réflexions sur les méthodes utilisées et les premiers résultats obtenus

Jean Morizet, Pierre Cruiziat, James Chatenoud, Pierre Picot, Patrice Leclercq, Lucette Le Blevenec, Christian Bodet, Jean-Paul Philippon

► **To cite this version:**

Jean Morizet, Pierre Cruiziat, James Chatenoud, Pierre Picot, Patrice Leclercq, et al.. Essai d'amélioration de la résistance à la sécheresse du tournesol (*Helianthus annuus*) par croisement interspécifique avec une espèce sauvage (*Helianthus argophyllus*). Réflexions sur les méthodes utilisées et les premiers résultats obtenus. *Agronomie*, 1984, 4 (6), pp.577-585. hal-00884675

HAL Id: hal-00884675

<https://hal.science/hal-00884675>

Submitted on 1 Jan 1984

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Essai d'amélioration de la résistance à la sécheresse du tournesol (*Helianthus annuus*) par croisement interspécifique avec une espèce sauvage (*Helianthus argophyllus*). Réflexions sur les méthodes utilisées et les premiers résultats obtenus.

Jean MORIZET, Pierre CRUIZIAT*, James CHATENOU, Pierre PICOT* & Patrice LECLERCQ**

avec la collaboration technique de Lucette LE BLEVENEC*, Christian BODET* & Jean-Paul PHILIPPON**

I.N.R.A., Station d'Agronomie, Domaine de Mon Désir

**I.N.R.A., Station de Bioclimatologie, Domaine de Crouelle*

***I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes, Domaine de Crouelle, F 63039 Clermont-Ferrand Cedex*

RÉSUMÉ

Un croisement interspécifique *Helianthus annuus* × *H. argophyllus* a été effectué en 1977 dans le but d'obtenir de nouveaux cultivars de tournesol tolérants à la sécheresse. La réalisation du croisement et la conduite de la descendance jusqu'à la F₆ sont décrites.

Devant la difficulté de fonder la sélection sur le critère « tolérance à la sécheresse », on a eu l'idée d'utiliser des caractères morphologiques (pilosité par exemple) qui pourraient être chromosomiquement liés aux caractères physiologiques qui nous intéressent. On a tenté de vérifier le bien-fondé de cette démarche en mesurant le fonctionnement hydrique et photosynthétique de deux lots de plantes : le premier comportant des individus ressemblant surtout au parent *H. argophyllus* et le second au parent *H. annuus*.

Les descendants de type *argophyllus* flétrissent plus rapidement et à des potentiels hydriques foliaires plus élevés que ceux de type tournesol. Pour des conditions identiques des milieux atmosphérique et édaphique, ils ont tendance à avoir des potentiels hydriques foliaires plus faibles. Enfin, leur activité photosynthétique est légèrement plus élevée, à même état hydrique des feuilles. Par contre, aucune différence entre les deux types n'a été décelée, concernant la transpiration et la résistance stomatique.

Ces différents résultats sont discutés.

Mots clés additionnels : *Sélection, assimilation nette, transpiration, stomates, potentiel hydrique, flétrissement.*

SUMMARY

Improvement of drought resistance in sunflower by interspecific crossing with a wild species Helianthus argophyllus. Methodology and first results.

An interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus argophyllus* was made in 1977. The purpose of the cross was to obtain new sunflower cultivars with better drought resistance. The hybridization is described together with the treatment of following generations up to the F₆.

Because of the difficulty of basing a selection programme on « drought tolerance » criteria, we used morphological characteristics (for instance presence of hairs) which could be genetically linked to the required physiological characters. The accuracy of this assumption was tested by measuring the photosynthesis and water relations of two groups of plants : the first with individuals most similar to *H. argophyllus* and the second with individuals most similar to *H. annuus*.

The plants of *argophyllus* type wilted more rapidly and at higher leaf water potential than the *annuus* type. Under the same atmospheric and edaphic conditions, the former generally had lower leaf water potential. In addition, their photosynthetic activity was slightly higher for a given leaf water potential. In contrast, no difference was detected between the two groups for transpiration or stomatal resistance.

Additional key words : *Selection, net assimilation, transpiration, stomata, water potential, wilt.*

I. INTRODUCTION

Le comportement hydrique du tournesol est maintenant assez bien connu (ROBELIN, 1967 ; BOYER, 1971 ; PUECH & HERNANDEZ, 1973 ; CAMACHO *et al.*, 1974 ; PUECH & MAERTENS, 1974 ; ROLLIER, 1975 ; ASTON, 1976 ; PUECH *et al.*, 1976). Il présente les principales caractéristiques suivantes :

- forte transpiration en condition hydrique non limitante ;

- faible efficience de l'eau vis-à-vis de la production de matière sèche totale. Les potentialités des rendements en grains sont également très inférieures à celles d'autres espèces comme le maïs. Cependant, ces observations doivent être fortement nuancées par la prise en compte de critères de qualité, tels que la composition en glucides, protéines, lipides des différents organes de la plante. Ce calcul en coût énergétique (PENNING DE VRIES *et al.*, 1974), conduit à une plus juste estimation de l'assimilation nette et réduit l'écart avec d'autres espèces beaucoup plus efficaces si l'on s'en tient à la seule référence quantitative (BLANCHET *et al.*, 1982) ;

- enfin résistance à la sécheresse relativement bonne, notion prise ici dans son sens agronomique, que l'on peut apprécier par le rapport rendement en culture sèche/rendement en culture irriguée ou, d'une façon plus précise, par la relation entre consommations d'eau relatives et productions relatives (ROBELIN & COLLIER, 1958).

La rusticité du tournesol est un atout important pour cette espèce cultivée le plus souvent sans irrigation. Cet avantage associé à d'autres qualités, telles que sa sobriété en matière de fertilisation — notamment azotée — en fait une espèce de plus en plus cultivée, même dans les zones sèches ou de faible valeur agricole. Il est donc justifié de miser sur cette caractéristique de plante peu exigeante, en orientant la sélection vers des variétés encore mieux adaptées à la sécheresse et consommant moins d'eau en condition humide. C'est le travail entrepris depuis quelques années par le Laboratoire du Tournesol de la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand qui a réalisé un croisement interspécifique entre *Helianthus annuus* L. et *H. argophyllus*, espèce sauvage à caractères xérophytiques. Une collaboration s'est ensuite instaurée avec la Station d'Agronomie et le Laboratoire de Bioclimatologie (Clermont-Ferrand) pour répondre à un double objectif :

- contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes mis en place par la plante pour éviter ou tolérer le stress hydrique,

- dégager si possible des critères de sélection de tolérance à la sécheresse.

Cet article présente et discute les méthodes utilisées et fait le point sur l'avancement des travaux.

II. CHOIX D'UNE MÉTHODE DE SÉLECTION ET CRITÈRES RETENUS

Pour améliorer la tolérance agronomique à la sécheresse du tournesol, 2 démarches bien différentes sont envisageables :

A. Utiliser la variabilité génétique de l'espèce en suivant l'itinéraire de recherche suivant :

- caractérisation de la résistance à la sécheresse sur une gamme de génotypes à large spectre de réponse à l'eau par comparaison entre rendement en sec et rendement en irrigué,

- étude des mécanismes physiologiques impliqués dans l'aptitude à la tolérance à la sécheresse,

- mise au point de critères de sélection,

- sélection de nouvelles lignées et d'hybrides mieux adaptés aux conditions sèches.

Cette voie de recherche suppose qu'il existe, au sein même de l'espèce *H. annuus*, une variabilité génétique suffisante concernant le caractère étudié c'est-à-dire la réponse en terme de rendement au facteur hydrique. Cette variabilité existe entre cultivars à potentialités agronomiques différentes, regroupant des populations anciennes et des hybrides récents (BLANCHET *et al.*, 1980), mais existe-t-elle entre hybrides à hauts rendements actuellement cultivés ? Une 1^{re} expérimentation en 1982 portant sur 5 hybrides et 1 population n'a pas permis d'observer des différences significatives. Nous projetons de faire de nouveaux essais en incluant des cultivars méditerranéens (espagnols). PIQUEMAL (I.N.R.A. - Montpellier) effectue des travaux dans le même sens en collaboration avec l'INA (Cordoue).

B. Effectuer un croisement interspécifique entre *H. annuus* et une espèce supposée tolérante

Cette démarche procède d'une autre logique et l'on ne peut suivre le même itinéraire que celui proposé pour la 1^{re} méthode. Selon l'ordre chronologique, les problèmes posés sont les suivants :

1. Choix du géniteur

On se heurte à ce propos à l'ambiguïté du concept de résistance à la sécheresse dont on peut dire en schématisant qu'il recouvre :

- soit une notion d'aptitude à la survie en situation de sécheresse extrême,

- soit une notion de tolérance au sens agronomique du terme, c'est-à-dire une possibilité de valorisation optimale de disponibilités hydriques limitées.

H. argophyllus répond très certainement au critère d'aptitude à la survie. Son aire géographique naturelle est, en effet, constituée par les sols sableux des plaines côtières du sud du Texas. Les plantules lèvent en mars-avril. Puis vient une longue saison sèche, pendant laquelle *H. argophyllus* végète sans fleurir. Enfin, vers novembre arrive généralement la pluie qui permet la floraison et la reproduction (ROGERS *et al.*, 1982 et ROGERS, comm. pers.).

Pour la 2^e notion qui seule nous intéresse ici, il est difficile de répondre dans la mesure où il s'agit d'une espèce sauvage qui n'a donc pas subi de sélection en vue d'une exploitation agronomique.

Cependant, le choix de cette plante comme géniteur susceptible d'apporter des gènes de tolérance à la sécheresse, s'appuie sur quelques observations parmi lesquelles nous pouvons citer :

- celles effectuées par SERIEYS (I.N.R.A. - Montpellier, comm. pers., 1976) qui, à partir de greffes témoins et de greffes réciproques sur *H. annuus* (T) et

sur *H. argophyllus* (A), a établi que le greffon A réduit la transpiration de 26 p. 100 par rapport au greffon T et que le porte-greffe A induit une consommation d'eau supérieure de 16 p. 100 à celle liée à la présence de porte-greffe T,

— celles réalisées par BLANCHET & GELFI (1980) et GELFY & BLANCHET (1980) qui ont comparé plusieurs espèces d'*Helianthus* adaptées aux conditions sèches et suggèrent l'utilisation comme géniteur d'*H. argophyllus*, espèce qui leur paraît la plus intéressante.

2. Conduite de la sélection parmi les descendants du croisement

Au cours des 1^{res} générations de la descendance, il est impossible de réaliser une sélection sur la base du critère agronomique de tolérance à la sécheresse. En effet, ce critère consiste à comparer les rendements en condition sèche et en condition humide de peuplements constitués de plantes génétiquement identiques ou très proches. Or les 1^{res} générations comprennent des populations en disjonction donc des plantes toutes différentes les unes des autres. Devant cette difficulté, nous avons sélectionné sur la base de caractères morphologiques propres au parent *H. argophyllus* (détailés par la suite) qui pourraient être chromosomiquement liés à l'aptitude à tolérer la sécheresse.

Des observations sur le fonctionnement hydrique et sur l'activité photosynthétique pouvaient utilement accompagner ce travail de sélection quant au bien-fondé de cette hypothèse de liaison. Nous sommes conscients qu'une appréhension correcte du fonctionnement hydrique et photosynthétique de couverts végétaux très hétérogènes tels que ceux des populations en disjonction est extrêmement difficile ; le nombre trop restreint et le caractère ponctuel des mesures effectuées, conséquence de moyens limités en appareils et en main-d'œuvre, ne sauraient donner une image fidèle d'une réalité aussi complexe. Cependant, nous avons fait l'hypothèse que la différenciation très marquée sur le plan morphologique, entre les deux lots des descendants, pourrait recouvrir des caractéristiques physiologiques suffisamment divergentes pour que des observations même fragmentaires et ponctuelles puissent les discriminer. Les résultats présentés à la suite nous permettront de nous prononcer à cet égard.

III. RÉALISATION DU CROISEMENT INTERSPÉCIFIQUE ET CONDUITE DE LA SÉLECTION

H. argophyllus ne fleurit généralement pas en plein champ à Clermont-Ferrand. En 1977, ont été effectués en serre des croisements entre tournesol, pris comme femelle, et *H. argophyllus*, utilisé comme source de pollen. En 1978, en serre, nous disposions de plantes F₁, presque aussi hautes et tardives que *H. argophyllus*. Dans l'éventualité d'une autostérilité, nous avons croisé les plantes F₁ l'une par l'autre, pour obtenir une descendance F₂, qui a été cultivée au champ en 1979. Dans cette F₂, la disjonction était extrême pour la précocité de floraison (depuis juillet, époque de floraison du tournesol, jusqu'à l'absence de floraison même fin octobre, qui caractérise

H. argophyllus), pour la pilosité, la taille de la plante et des capitules, le degré de ramification (entre l'absence de ramification qui caractérise généralement le tournesol et la ramification extrême de *H. argophyllus*, donnant parfois plusieurs dizaines de capitules sur un même pied. Les plantes de la F₂ ont été laissées en fécondation libre, en vue d'une sélection massale pour la F'₃, c'est-à-dire une génération issue de la sélection massale dans la F₂. De même, F'₄ vient de sélection massale dans la F'₃ laissée en fécondation libre, etc...

La sélection massale nous a paru préférable à l'autofécondation pour 2 raisons :

— d'une part, nous voulions faire avant tout une sélection pour la précocité, à laquelle la sélection massale se prête fort bien, puisqu'elle retient 2 parents de même précocité de floraison intervenant dans la fécondation libre,

— d'autre part, l'autofécondation risquait de nous faire tout perdre par le jeu de l'autostérilité et nous aurait amenés à une fixation trop rapide du matériel dans le type tournesol, sans rien conserver du génotype d'*H. argophyllus*. La F'₃ a été cultivée en 1980, à partir de 3 plantes laissées en fécondation libre et sélectionnées parmi plusieurs centaines dans la F₂ pour la précocité de floraison (pas plus tard que août) et le rendement en grain.

La F'₄, cultivée en plein air en 1981, a été formée de même par sélection de 21 plantes dans la F'₃. La F'₅ cultivée en 1982, était formée de 22 descendants issus de la F'₄. La sélection a continué pour F'₆ en se basant sur la précocité : floraison juillet (alors qu'en F₂ nous acceptions la floraison en août), le rendement en grain, le poids de 1 000 grains, la pilosité, le flétrissement temporaire.

Actuellement, les performances des descendants sont encore légèrement inférieures en moyenne à celles du tournesol cultivé. Par exemple, la récolte de 1982 a fourni des capitules dont le poids des grains était compris entre 6 et 45 g et le poids de 1 000 grains entre 27 et 55 g. A partir de 1983, nous séparerons la population en 2 ; une partie devant fournir des parents mâles, une partie des parents femelles pour la fabrication d'hybrides futurs.

IV. FONCTIONNEMENTS HYDRIQUE ET PHOTOSYNTHÉTIQUE COMPARÉS DES DIFFÉRENTS TYPES

A. Matériel et méthodes

1. Matériel végétal

Les plantes utilisées comprenaient, pour l'essentiel, des descendants du croisement interspécifique entre *H. annuus* et *H. argophyllus* (1981 : F'₄ ; 1982 : F'₅) et parfois le parent *H. annuus* (variété « Primasol »). *H. argophyllus*, trop tardif n'a pas été étudié.

2. Mode de culture et conditions expérimentales

a) Au champ

La culture a été pratiquée en terre noire de Limagne profonde et correctement fertilisée. Les observations

et les mesures ont porté sur 2 ans : 1981 et 1982. En 1981, les plantes ont poussé dans les conditions climatiques naturelles. En 1982, 2 traitements ont été pratiqués : un traitement irrigué et un traitement sec, sans irrigation et avec protection contre la pluie par un toit de hauteur réglable en plastique rigide (macrolon).

Les différentes mesures ont généralement été effectuées au stade début floraison ou pleine floraison. Les descendants destinés à faire l'objet d'observations ont été classés en 2 lots avant floraison : un lot dit de type tournesol ou « descendant T » et un lot dit de type *argophyllus* ou « descendant A ».

Les critères morphologiques retenus pour la sélection des plantes ont été par ordre d'importance : la pilosité, la couleur de la feuille, la forme et la taille de la feuille, enfin la ramification. Le tableau 1 résume ces différences entre descendants. Compte tenu de la grande diversité morphologique des individus, la sélection en 2 lots bien différenciés a été délicate. Le critère pilosité a toujours prévalu mais on tenait également compte des autres critères dans la mesure du possible. Les individus d'aspect intermédiaire ont été éliminés.

b) En conditions contrôlées

Les cultures étaient conduites en container de 2 l sur terre noire de Limagne. Les mesures étaient effectuées au stade apparition du bouton floral, ce qui correspondait à un âge moyen de 4 semaines pour le parent tournesol et de 5 à 6 semaines pour les descendants. A ce stade, la distinction entre types A et types T n'est pas très facile. Nous avons cependant utilisé des plantes plutôt apparentées au type A. Les conditions climatiques pendant la croissance étaient les suivantes : température constante = $20 \pm 0,5$ °C ; hygrométrie relative = 65 ± 5 p. 100 ; éclairage par des lampes OSRAM HQITS assurant un éclairage de 30 000 lux et une énergie lumineuse (P.A.R.) de 90 W/m² ; photopériode de 10 h.

3. Techniques expérimentales et paramètres mesurés

a) Potentiels hydriques foliaires déterminés : soit à l'aide de la chambre à pression (SCHOLLANDER *et al.*, 1965) pour les prélèvements au champ, soit avec le microhygromètre à point de rosée WESCOR, méthode « *in situ* » pour les déterminations en chambre d'assimilation et de transpiration (C.A.T.).

TABLEAU 1

Critères de sélection entre les types A et les types T
Criteria for selection between A types and T types

Critères-caractères	Types de plante	
	Type tournesol : T	Type <i>argophyllus</i> : A
— pilosité (sur tige, sur feuille)	faible - poils courts	importante - blanche (également sur capitule)
— couleur de la feuille	vert clair et vert foncé	vert foncé seulement
— forme de la feuille	cordiforme, si couleur vert clair sinon, la forme n'est pas caractéristique	sublancéolée, avec une pubescence épidermique
— ramification	faible	très grande

b) Potentiels hydriques du sol obtenus à partir de la courbe potentiel-teneur en eau, les mesures ayant été réalisées dans la presse à membrane.

c) Résistance foliaire à la diffusion de la vapeur d'eau. Deux appareils ont été utilisés : en 1981, poromètre automatique MK II DELTA T - Cambridge, U.K.) et, en 1982, poromètre en circuit ouvert (Null Balance porometer model 2, Dingbat electronics, Aberdeen, U.K., décrit par BEARDSSELL *et al.*, 1972) qui a permis d'obtenir la transpiration au champ.

d) Activité photosynthétique par la méthode d'incorporation de ¹⁴CO₂ (SHIMSHI, 1969) et comptage par scintillation liquide. L'activité spécifique de l'air incorporé était de 0,25 mCi/mole CO₂.

e) Cinétique de transpiration de feuilles coupées (3 par plante) réalisée par pesées, les feuilles étant placées sur une toile souple et exposées à la lumière de la chambre de croissance. Le début du flétrissement était noté ; il correspondait au commencement d'enroulement des bords du limbe et de courbure de la partie apicale, la feuille étant tenue horizontalement.

f) Chambre d'assimilation et de transpiration (C.A.T.). Une description détaillée en a été faite par CHATENAUD (1982). Il s'agit d'un circuit ouvert avec mesures de températures et d'humidité de l'air à l'entrée et à la sortie de la chambre (sondes VAISALA), tandis que le bilan de CO₂ est déterminé par analyse différentielle (analyseur A.D.C., Hoddesdon, U.K.). Les conditions climatiques à l'intérieur de la chambre étaient les suivantes : température jour = $22 \pm 0,5$ °C ; température nuit = $20 \pm 0,5$ °C ; hygrométrie relative = 50 ± 3 p. 100 ; éclairage à peu près le même que celui assuré pour la croissance des plantes.

B. Résultats : fonctionnement hydrique et photosynthèse

1. Transpiration

a) Au laboratoire sur feuille coupée

L'intensité de la transpiration avant dessèchement (de l'ordre de 0,20 mg . cm⁻² . mn⁻¹), tout comme son évolution pendant dessèchement, sont comparables chez les 2 types.

b) En chambre d'assimilation et de transpiration (fig. 1)

La perte d'eau par unité de surface foliaire est la même pour le parent tournesol P et le descendant de type A. Elle évolue de la même façon durant une phase de dessèchement.

c) Au champ

Les mesures ont été effectuées les 9, 15 et 20 juillet 1982 par temps ensoleillé et chaud. En comparant les transpirations des types A et T et de leur parent tournesol P, l'analyse de variance conduit aux 3 conclusions suivantes :

— l'interaction « plante-traitement » n'est pas significative, on peut donc prendre en considération les effets simples,

— la différence entre les traitements sec (S) et irrigué (I) est significative au seuil de 5 p. 100,

Figure 1

Transpiration (T) par unité de surface foliaire d'une plante en fonction des potentiels hydriques foliaires (ψ_f). Observations en chambre d'assimilation et de transpiration.

•	-----	Tournesol P	$T = 0,000065 \psi_f^3 - 0,00091 \psi_f^2$
		(Sunflower P)	$- 0,0253 \psi_f + 0,448$ ($r = 0,97$)
+	-----	Descendant A	$T = 0,000079 \psi_f^3 - 0,00165 \psi_f^2$
			$- 0,0133 \psi_f + 0,382$ ($r = 0,96$)

Transpiration (T) per unit leaf area in relation to leaf water potential (ψ_f). Experiment in assimilation and transpiration cabinet.

— la différence entre les types de plantes n'est pas significative.

2. Résistance stomatique

Les données proviennent de 6 journées de mesures : 3 en 1981 et 3 en 1982.

En 1981, les résultats sont les suivants :

a) en sol humide (journée du 22 juillet), le profil des résistances stomatiques diffère selon les types : chez le type T, les résistances sont toutes faibles quel que soit l'étage foliaire et de l'ordre de 100 s. m^{-1} ; chez le type A, elles présentent un maximum à 20 ou 30 cm de l'apex avec des valeurs supérieures à 300 s. m^{-1} et sont de l'ordre de 100 s. m^{-1} ailleurs ;

b) au cours de la phase d'assèchement du sol qui a succédé aux conditions humides de la fin juillet, les résistances stomatiques observées (4 et 5 août) sont paradoxalement toutes faibles à très faibles pour les 2 types (de l'ordre de 60 s. m^{-1}).

En 1982, seuls les traitements secs et irrigués se différencient en transpiration et résistance stomatique (PICOT, 1983).

En résumé, bien que des différences aient été observées en 1981, on peut dire que le comportement stomatique des types A et T est le plus souvent identique.

3. Les potentiels hydriques foliaires

Pendant la 2^e quinzaine de juillet 1981, les types T présentent un profil de potentiels constants ou faiblement décroissants vers le sommet de la plante. Au contraire, chez les plantes A, il existe un minimum situé à quelques dizaines de cm au-dessous de l'apex, à l'étage foliaire qui correspond aux résistances stomatiques les plus élevées. Le seuil de régulation stomatique semble se situer, pour cette période, au voisinage de -16 bars pour les types A ; pour les types T,

les potentiels hydriques foliaires restent toujours à un niveau supérieur au seuil de fermeture.

Durant la 1^{re} décade d'août 1981, en condition de sécheresse édaphique, on note, chez les types A, un décalage du seuil de fermeture vers le bas : la résistance stomatique reste très faible même à $\psi_f = -21$ bars.

En procédant à des comparaisons par couples de mesures sur feuilles comparables (stade de développement, étage...), il apparaît une différence significative ($P = 0,003$) entre les potentiels hydriques foliaires des 2 types de descendants, ceux des types A sont inférieurs à ceux des types T.

En 1982, les mesures ont porté sur 2 journées très chaudes, les potentiels hydriques du sol étant très différents selon qu'il y avait irrigation ou non.

Quel que soit le type de plante, la différence entre les 2 traitements I et S est bien marquée, mais elle est plus faible durant la 2^e journée que la 1^{re}. En condition sèche, les potentiels des types A ont tendance à être plus faibles que ceux des types T (fig. 2).

4. Flétrissement précoce

En 1981, aussi bien en conditions contrôlées sur feuilles coupées que sur plante entière au champ, le flétrissement apparaissait plus tôt chez les types A que chez les types T.

En 1982, les observations ont été reprises sur plantes intactes et sur plantes en partie déracinées afin d'induire artificiellement une sécheresse intense. Comme en 1981, le flétrissement affecte seulement les plantes de type A (fig. 3), le seuil se situant environ à -15 bars, alors qu'à -20 bars les plantes de type T sont encore turgescentes.

Figure 2

Evolution du potentiel hydrique foliaire (ψ_f) au cours de 2 journées chez les 3 types de plantes, en irrigué et en sec.

Change in leaf water potential (ψ_f) during 2 days for the 3 types of plants, in wet or dry conditions.

○---○---○ Différence entre conditions sèche (---○---) et irriguée (---○---) au cours de la 1^{re} journée (20.07).
(Difference between dry (---○---) and irrigated conditions (---○---) during the 1st day.)

○---○---○ Différence entre conditions sèche (---○---) et irriguée (---○---) au cours de la 2^e journée (13.08).
(Difference between dry (---○---) and irrigated conditions (---○---) during the 2nd day.)

Figure 4

Evolution des surfaces foliaires (S) des types A et T en fonction du temps (moyenne de la surface cumulée des feuilles 5, 10 et 17).

Change in leaf area (S) of A and T types with time (mean cumulated area of leaves 5, 10 and 17).

Figure 5

Photosynthèse nette (ϕ_n) en fonction des potentiels foliaires (ψ_f). Observations au champ.

Net photosynthesis versus leaf water potential (ψ_f). Field conditions :

---●--- Descendant T
—+— A

diminution en condition de stress serait insuffisante pour différer sensiblement la perte de turgescence,
— module d'élasticité cellulaire supérieur chez les

types A avec comme conséquence une aptitude moins bonne à s'ajuster à une large variation de potentiel sans annulation de la pression de turgescence.

Nous pensons pouvoir tester ces 2 dernières hypothèses sur les courbes potentiel-teneur en eau relative, déterminées sur des tiges feuillées entières (TYRÉE & HAMMEL, 1972, TYRÉE *et al.*, 1973). En fait, cela n'a pas été possible car, contrairement à ce que nous supposions au départ, de telles courbes ne peuvent caractériser une feuille « moyenne »,

— valeur du potentiel hydrique. Cependant cette explication ne peut être que partielle, dans la mesure où, à même valeur de ψ_f , certaines plantes peuvent être flétries (A) et d'autres non (T).

En résumé, les mécanismes du flétrissement précoce restent à préciser. Sa signification physiologique et sa liaison éventuelle avec la résistance à la sécheresse nous échappent encore. En effet, nous avons vu que le flétrissement précoce peut être ou non lié à la fermeture stomatique. Il ne marque pas de discontinuité dans la diminution généralement amorcée de la photosynthèse, laquelle peut se poursuivre chez une feuille flétrie, à un taux assez élevé (fig. 6). S'il induit un arrêt de l'expansion cellulaire, les conséquences peuvent en être limitées, dans la mesure où il y a réhydratation et reprise de la croissance au cours de la nuit (WENKERT *et al.*, 1978). Peut-être peut-on dire, comme RAWSON (1979), que ce flétrissement, en changeant l'orientation des feuilles, modifie le bilan énergétique de celles-ci dans le sens d'un abaissement de température et entraîne une amélioration de l'efficacité de l'eau.

Figure 6

Photosynthèse nette (ϕ_n) en fonction des potentiels foliaires (ψ_f). Observations en chambre d'assimilation et de transpiration.

Net photosynthesis versus leaf water potential (ψ_f). Experiment in assimilation and transpiration cabinet.

$$\begin{aligned}
 \text{---} \quad & \text{Parent tournesol } P \quad \phi_n = 3,70 - 0,041 \psi_f - 0,0074 \psi_f^2 + 0,0011 \psi_f^3 \quad (r = 0,91) \\
 \text{---} + & \text{Descendant A} \quad \phi_n = 3,19 - 0,292 \psi_f - 0,042 \psi_f^2 + 0,0011 \psi_f^3 \quad (r = 0,92)
 \end{aligned}$$

B. Potentiel hydrique foliaire

La tendance observée d'une valeur plus basse chez le type A ne peut être considérée en soi comme un avantage. Il faut étudier cette donnée dans ses relations avec la transpiration, la photosynthèse et la croissance foliaire.

C. Résistance stomatique

Peu de différences significatives sont apparues entre les 2 types A et T. Quelques remarques sont cependant intéressantes à formuler à propos de la résistance stomatique :

— en 1981, les observations surprenantes effectuées sur type A de stomates fermés en condition de sol humide et de stomates ouverts 15 j plus tard sur sol sec, suggèrent la possibilité d'une adaptation à une contrainte hydrique progressivement croissante, par exemple par ajustement osmotique des cellules de garde au moins,

— dans la 2^e situation (sol sec), l'assimilation nette diminue quand les potentiels hydriques foliaires décroissent ; la résistance stomatique restant faible, ceci implique que la résistance interne augmente, résultat en contradiction avec les données obtenues sur d'autres espèces qui traduisent généralement une sensibilité plus grande des stomates en phase de sécheresse modérée comparativement à celle des résistances internes à la feuille (MINGEAU *et al.*, 1978).

D'autre part, le fait qu'il existe une différence d'assimilation nette entre les 2 types A et T, sans différence notable de résistance stomatique, peut s'expliquer de diverses façons non exclusives l'une de l'autre : inégalité des résistances de la couche limite, des résistances internes, des points de compensation pour le CO₂... (MINGEAU *et al.*, 1978 ; ROY, 1980).

D. Assimilation nette

Pour un potentiel hydrique donné, le niveau plus élevé de Φ_n chez A, peut être retenu comme élément positif. Cependant, cet avantage ne semble réel que pour des sécheresses modérées.

E. Taux de croissance foliaire

La plus grande sensibilité du type A à la sécheresse peut apparaître comme un fait négatif. Cependant, alors que la surface des types T présente une décroissance continue, celle des types A aboutit à une certaine stabilisation (fig. 4) pouvant se traduire par un meilleur remplissage des grains (BLANCHET *et al.*, 1980 ; MERRIEN *et al.*, 1981).

En résumé, notre hypothèse de départ associant physiologie (notamment tolérance à la sécheresse) et caractère morphologique n'est que partiellement vérifiée. En effet, nous avons pu mettre en évidence des réponses physiologiques différentes dans certains cas (flétrissement, potentiels hydriques, assimilation nette) mais pas dans tous. La question reste donc de savoir si, pour les autres mesures, l'absence de différence correspond à la réalité ou n'est que la conséquence d'un manque de moyens d'investigations. Il faut souligner en outre que nos recherches ont porté sur un secteur restreint de la physiologie de la plante à savoir le fonctionnement hydrique pendant la phase végétative et la floraison. Nos mesures sur l'activité photosynthétique ont été peu nombreuses et nous n'avons pas abordé les problèmes relatifs à la fructification et au remplissage des grains avec les phénomènes de translocations qui s'y rattachent. Or, il est vraisemblable que la tolérance à la sécheresse caractérisée par une production en grains peu affectée par la sécheresse dépend de différentes fonctions physiologiques avec intégration des effets successifs au cours du temps, d'où l'idée de définir un indice de résistance à partir de plusieurs tests, développés par SAMMONS *et al.* (1978 et 1979).

La mise en évidence de critères de sélection indiscutables pour la tolérance à la sécheresse n'a pas été possible. Des pistes de recherches sont cependant ouvertes ; nous pensons notamment au rôle physiologique du flétrissement précoce dont l'étude est actuellement en cours. Pour l'instant, il faut considérer les tests physiologiques très partiels que nous possédons comme des indicateurs permettant d'orienter la sélection, de réduire plus ou moins sensiblement la part laissée au hasard et non comme des tests de références susceptibles de discriminer des potentialités de rendements.

En conclusion, nous indiquerons que les inévitables tâtonnements qui ont jalonné le cours de cette étude résultent de notre méconnaissance des mécanismes réels qui déterminent la tolérance à la sécheresse. Il semble que trop de travaux actuels se limitent à des études physiologiques ponctuelles avec pour seules références des schémas de fonctionnement théorique, sans prendre en compte les rendements. Parmi les nombreuses publications qui visent à mettre au point des critères de sélection précoce pour la résistance à la sécheresse, rares sont celles (SAMMONS *et al.*, 1978 et

1979 ou SULLIVAN & ROSS, 1979) qui présentent une confrontation des résultats avec les données expérimentales de plein champ comme le souligne BLUM (1982): « ... un obstacle majeur est notre quasi-complète ignorance des relations entre les caractéristi-

ques de résistance à la sécheresse et la production des plantes en situation sèche ».

Reçu le 15 juin 1983.
 Accepté le 2 mars 1984.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aston M. J., 1976. Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower. *Aust. J. Plant Physiol.*, **3**, 489-501.
- Beardsell M. F., Jarvis P. G., Davidson B., 1972. A null-balance diffusion porometer for use with leaves of many shapes. *J. Appl. Ecol.*, **9**, 677-690.
- Blanchet R., Gelfi N., 1980. Caractères xérophytiques de quelques espèces d'*Helianthus* susceptibles d'être utilisés pour améliorer l'adaptation aux conditions sèches du tournesol cultivé (*Helianthus annuus*). *C. R. Acad. Sci Paris, Ser. D.*, **290**, 279-282.
- Blanchet R., Merrien A., Gary C., 1980. Quelques facteurs déterminant la tolérance de différents types variétaux du tournesol à une sécheresse sévère appliquée à partir de la floraison. *IX^e Conf. Int. du Tournesol, Torre Molinos (Espagne)*.
- Blanchet R., Merrien A., Gelfi N., Rollier M., 1982. Evolution des biosynthèses au cours du cycle de développement du tournesol et répartition des assimilats selon les organes et leurs constituants. *X^e Conf. Int. du Tournesol, Surfers Paradise (Australie)*.
- Blum A., 1982. Evidence for genetic variability in drought resistance and its implications for plant breeding. In « *Drought resistance in crops with emphasis on rice* », p. 51-68. Int. Rice Research Institute Manila, Philippines. ISBN 971-104-078-6.
- Boyer J. S., 1971. Non stomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. *Plant Physiol.*, **48**, 532-536.
- Camacho-B S. E., Hall A. E., Kaufmann M. R., 1974. Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.*, **54**, 169-172.
- Chatenoud J., 1982. *Recherches sur la sélection en vue d'améliorer la résistance à la sécheresse du tournesol (Helianthus annuus) par croisement avec Helianthus argophyllus*. Mémoire de fin d'études de l'I.S.A.B. (Beauvais), 44 p.
- Gelfi N., Blanchet R., 1980. Structure foliaire, transpiration et efficacité de l'eau consommée par quelques espèces d'*Helianthus* à tendance xérophytique. *IX^e Congrès Int. du Tournesol. Torre Molinos (Espagne)*.
- Kozlowski T. T., 1972. Shrinking and swelling of plant tissues. In « *Water deficits and plant growth* ». Ed. T. T. Kozlowski. Vol. III, Academic Press, p. 32.
- Merrien A., Blanchet R., Gelfi N., 1981. Relationships between water supply, leaf area development and survival and production in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Agronomie*, **1** (10), 917-922.
- Mingeau M., Robelin M., Martignac M., Aizac B., 1978. Evolution de l'assimilation nette d'une culture de dactyle sous l'action de contraintes hydriques progressivement croissantes. Colloque terminal de l'A.T.P. « *Bases physiologiques et génétiques de la production végétale* », 13 p.
- Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., Van Laar H. H., 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. Theor. Biol.*, **45**, 339-377.
- Picot P., 1983. *Contribution à l'étude du comportement hydrique de descendants issus du croisement Helianthus argophyllus avec Helianthus annuus (Tournesol)*. Mémoire de fin d'études de l'I.S.A.B. (Beauvais), 72 p.
- Puech J., Hernandez H., 1973. Evapotranspiration comparée de différentes cultures et étude de quelques facteurs influençant les rythmes de consommation. *Ann. Agron.*, **24** (4), 437-455.
- Puech J., Maertens C., 1974. Efficacité de l'eau consommée de quelques cultures placées dans différentes conditions écologiques. *Agrochimica*, XXIII, n° 3, 223-230.
- Puech J., Marty J. R., Maertens C., 1976. Valorisation de l'eau consommée par les cultures en présence ou non d'irrigation. *Bull. Tech. Inf. Min. Agric.*, **307**, 99-103.
- Rawson H. M., 1979. Vertical wilting and photosynthesis, transpiration and water use efficiency of sunflower leaves. *Aust. J. Plant Physiol.*, **6**, 109-120.
- Robelin M., 1967. Action et arrière-action de la sécheresse sur la croissance et la production du tournesol. *Ann. Agron.*, **18**, 579-599.
- Robelin M., Collier D., 1958. Evapotranspiration et rendements culturaux. *C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D.*, **247**, 1774-1776.
- Rogers C. E., Thompson T. E., Seiler G. J., 1982. In « *Sunflower species of United States* ». Nat. Sunflower Association, USA, p. 5-6.
- Rollier M., 1975. Etude des besoins en eau du tournesol. *Inf. Tech., CETIOM*, n° 44-45-46.
- Roy J., 1980. *Comportement photosynthétique et hydrique de la feuille chez Dactylis glomerata L. Adaptation phénotypique et génotypique à la sécheresse*. Thèse de doctorat de 3^e cycle, Acad. de Montpellier, 118 p.
- Sammons D. J., Peters D. B., Hymowitz T., 1978. Screening soybeans for drought resistance. I. Growth chamber procedure. *Crop Sci.*, **18**, 6, 1050-1055.
- Sammons D. J., Peters D. B., Hymowitz T., 1979. Screening soybeans for drought resistance. II. Drought base procedure. *Crop Sci.*, **19**, 5, 719-722.
- Schollander P. F., Hammel H. T., Brasstreet 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 J. Bot.*, **20**, 381-401.
- Sullivan C. Y., Ross W. M., 1979. Selecting for drought and heat resistance in grain soybean. In « *Stress physiology in Crop plants* ». Ed. Mussel & Staples, p. 263-281.
- Tyree M. T., Hammel H. T., 1972. The measurement of turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.*, **23**, 267-282.
- Tyree M. T., Dainty J., Benis M., 1973. The water relations of hemlock (*Tsuga canadensis*). I. Some equilibrium water relations as measured by the pressure-bomb technique. *Can. J. Bot.*, **51** (8), 1471-1480.
- Wenkert W., Lemon E. R., Sinclair T. R., 1978. Leaf elongation and turgor pressure in field-grown soybean. *Agron. J.*, **70**, 761-764.