



HAL
open science

La resistance a la secheresse du soja. II-Etude des reactions varietales a un deficit hydrique

A. Vidal, D. Arnaudo, M. Arnoux

► To cite this version:

A. Vidal, D. Arnaudo, M. Arnoux. La resistance a la secheresse du soja. II-Etude des reactions varietales a un deficit hydrique. *Agronomie*, 1981, 1 (4), pp.303-314. hal-02728984

HAL Id: hal-02728984

<https://hal.inrae.fr/hal-02728984v1>

Submitted on 2 Jun 2020

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.

La résistance à la sécheresse du soja

II. - Etude des réactions variétales à un déficit hydrique

André VIDAL, Denise ARNAUDO & Maurice ARNOUX

avec la collaboration technique de H. BLAYAC, L. CLAPAREDE & S. MEYNIÉ

I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes, F 34060 Montpellier Cedex.

RÉSUMÉ

Soja
Glycine max,
Sécheresse,
Variété,
Adaptation,
Sélection.

Cette étude a pour but d'apprécier les différences pouvant exister dans les réactions de variétés soumises à la sécheresse et de rechercher des caractères liés à la résistance au déficit hydrique. Pour cela, 15 variétés indéterminées, d'origine et de précocité différentes, ont été choisies comme modèles et soumises en bacs de végétation à 2 régimes hydriques, l'un satisfaisant les besoins en eau de la plante, l'autre introduisant, à partir du début de la floraison, une contrainte hydrique. Des prélèvements ont été effectués à 5 reprises en cours de végétation permettant la mesure des principales caractéristiques foliaires. A maturité, la production totale et les composantes du rendement ont été déterminées, permettant l'établissement pour chaque variété d'un indice de résistance à la sécheresse. L'évolution des caractéristiques du feuillage et des composantes du rendement sous l'influence d'un déficit hydrique a été étudiée par des analyses en composantes principales. Des différences de comportement entre variétés sensibles et variétés résistantes ont été observées. Des caractères liés à l'indice de résistance à la sécheresse ont été recherchés par un calcul de régression multiple pas à pas. Les résultats obtenus montrent l'importance dans la résistance au déficit hydrique des phénomènes de croissance cellulaire et de translocation au niveau du feuillage.

SUMMARY

Soybean,
Glycine max,
Droughtness,
Cultivar,
Adaptation,
Plant breeding.

Drought resistance of soybeans - II. - Varietal responses to a drought stress

In this study, varietal differences in the response of soybean to a drought stress were observed and characters linked with drought resistance level were investigated. Fifteen indeterminate varieties, from different geographical origins and maturity groups, were submitted to two water treatments, using a drought box procedure (1 m × 1 m × 0,5 m, 36 plants per box) : by the first treatment, all the water needs of the plants were satisfied and, by the second one a drought stress was induced from flowering time until maturity, by the mean of a water supply half of the first. Every two weeks after the beginning of flowering, five plants were harvested in each variety and each water treatment : measurements of the main canopy and stem morphological characteristics were made. At maturity thirty plants of each variety and each water treatment were harvested and the principal yield components were measured. A drought resistance index was established, based on the ratio between the grain yields in the two water treatments.

The effects of the drought stress on canopy characteristics were studied by the mean of a principal components analysis : different behaviours were observed between susceptible and resistant varieties. Characteristics linked to the drought resistance index were investigated by the way of a stepwise regression analysis : results showed the importance for drought resistance of two phenomena, the leaf cellular growth and the assimilates translocations.

INTRODUCTION

Les variétés de soja actuellement utilisées dans le sud de la France sont mal adaptées à la sécheresse qui survient d'habitude dans ces régions au cours de l'été. Dans la 1^{re} partie de ce travail (VIDAL *et al.* 1981) nous avons montré qu'il existait une variabilité génétique pour la résistance à la sécheresse chez le soja. Une sélection pour l'amélioration de ce caractère semble donc possible. Mais la mise en œuvre d'un tel programme nécessite au préalable la mise au point de tests de sélection qui ne peuvent être conçus sans une

bonne compréhension des mécanismes entrant en jeu dans la résistance à la sécheresse.

Le travail présenté ici a donc pour but d'étudier la réaction à un déficit hydrique de différentes variétés et de rechercher des caractères morphologiques ou physiologiques liés à la résistance à la sécheresse.

Les relations hydriques chez le soja ont fait l'objet de très nombreuses études, principalement aux Etats-Unis mais également en France (BLANCHET *et al.*, 1977 ; BLANCHET & GELFI, 1978). Cependant l'aspect variétal de ce problème n'a été que rarement abordé. MEDERSKI & JEF-

FERS (1973) ont montré qu'il existait une différence dans la réponse des variétés à un déficit hydrique. Mais ils n'ont observé que le rendement en graines. SAMMONS *et al.* (1979) ont au contraire apprécié l'influence de la sécheresse sur la croissance végétative de 20 variétés de soja sans joindre à leurs observations la mesure du rendement. L'étude que nous avons envisagée, dans un but de sélection, essaye donc de relier ces 2 types de démarches : appréciation de la résistance à la sécheresse basée sur les rendements en graines et recherche de caractères liés à cette résistance.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Cette étude a été menée en utilisant les variétés et les méthodes décrites et discutées précédemment (VIDAL *et al.*, 1981).

1. Matériel végétal

Quinze variétés indéterminées, d'origine et de précocité différentes, ont été soumises à 2 régimes hydriques différents, à partir du début de la floraison et jusqu'à maturité. La liste de ces variétés, leur précocité et leur origine sont présentées dans le tableau 1.

2. Dispositif expérimental

Les 15 variétés ont été cultivées en bacs de végétation permettant le contrôle de l'alimentation en eau. A partir du début de la floraison (donc au même stade de développement pour toutes les variétés mais à des dates légèrement différentes : tableau 1) et jusqu'à la maturité, elles ont été soumises à 2 régimes hydriques déterminés à partir de l'E.T.R.M. d'une variété témoin :

- régime « 80 » = 80 p. 100 de l'E.T.R.M. du témoin,
- régime « 40 » = 40 p. 100 de l'E.T.R.M. du témoin.

Le régime « 40 » entraîne donc un déficit hydrique important.

3. Caractères observés

A partir de la différenciation des 2 régimes hydriques, 5 plantes ont été prélevées tous les 15 jours dans chaque bac de végétation. Ces 5 plantes étaient prises à la suite l'une de l'autre de façon à respecter la densité des plantes restantes. Pour chaque prélèvement, les plantes de bordure étaient bien sûr éliminées. Le prélèvement a également été effectué dans les bacs témoins de façon à tenir compte de la réduction d'effectif dans le calcul des doses d'arrosage.

Les caractères suivants ont été observés :

en cours de végétation :

- Variable 1 = Poids de matière sèche foliaire par plante = PF
- Variable 2 = Indice foliaire = IF
- Variable 3 = Poids spécifique des feuilles = PSF
- Variable 4 = Nombre de feuilles par plante = NF
- Variable 5 = Surface moyenne d'une feuille = SMF
- Variable 6 = Longueur totale des pétioles par plante = LP
- Variable 7 = Poids total des pétioles par plante = PP
- Variable 8 = Poids spécifique des pétioles = PSP
- Variable 9 = Longueur moyenne d'un pétiole = LMP

- Variable 10 = Teneur en eau des feuilles = TEF
- Variable 11 = Teneur en eau des pétioles = TEP
- Variable 12 = Teneur en eau des tiges = TET

à maturité :

- Variable 13 = Poids de matière sèche végétative/plante = MSV
- Variable 14 = Nombre de graines par plante = NGR
- Variable 15 = Nombre de gousses par plante = NGO
- Variable 16 = Nombre de graines par gousse = NGG
- Variable 17 = Poids de 1 000 graines = PMI
- Variable 18 = Nombre de nœuds = NNO
- Variable 19 = Poids de graines par plante = PGR

A partir de ces caractères, d'autres variables ont été constituées :

- variable 20 = Poids de matière sèche totale/plante = MST = MSV + PGR
 - Variable 21 =
$$\frac{\text{Poids de graines}}{\text{Poids de matière sèche végétative}} = \text{PGR/MSV}$$
 - Variable 22 = Indice de résistance à la sécheresse = I
- $$I = \frac{\text{PGR dans le régime « 40 »}}{\text{PGR dans le régime « 80 »}} \times 100$$

RÉSULTATS

La partie précédente de ce travail (VIDAL *et al.* 1981) a permis d'établir un indice de résistance à la sécheresse, basé sur le rapport des rendements en graines dans les 2 régimes hydriques, dont la valeur pour chaque variété est présentée dans le tableau 1.

TABEAU 1

Résistance à la sécheresse des 15 variétés testées

$$\text{(Selon } I = \frac{\text{Poids de graines à « 40 »}}{\text{Poids de graines à « 80 »}} \times 100)$$

Drought tolerance level of the 15 tested varieties

$$\text{(according to } I = \frac{\text{Seed yield in treatment « 40 »}}{\text{Seed yield in treatment « 80 »}} \times 100)$$

Variétés <i>Varieties</i>	Groupe de précocité <i>Maturity group</i>	Origine <i>Origin</i>	Date de début floraison <i>first flowering day</i>	Valeur de I <i>I value</i>
Kagon (KA)	I	U.S.A.	4/07	57,7
Giessen 456-64 (GI)	0	R.F.A.	7/07	56,1
Amsoy 71 (AM)	II	U.S.A.	7/07	53,8
F 68-199 (FF)	0	Roumanie	12/07	52,1
Kirovograska (KI)	I	U.R.S.S.	12/07	51,7
Wolfsthaler (WO)	I	R.D.A.	7/07	51,3
Harman (HA)	II	U.S.A.	4/07	48,6
Iasi 10 (IA)	II	Roumanie	12/07	45,9
Szurkebarat (SZ)	0	Hongrie	4/07	44,3
Srf 100 (SR)	I	U.S.A.	7/07	43,2
Wysokonoska (WY)	00	Pologne	4/07	41,3
Grant (GR)	0	U.S.A.	4/07	40,9
Nepolegajuskaia (NE)	II			
(NE)	III	U.R.S.S.	12/07	40,2
Hodgson (HO)	I	U.S.A.	4/07	39,6
A-100 (AO)	II	U.S.A.	7/07	39,2

TABLEAU 2
Influence de la sécheresse sur le feuillage et les composantes du rendement
Droughtness effect on canopy and yield components

Variable	Noms abrégés des 15 variétés étudiées (cf. tabl. 1)														
	KA	GI	AM	FF	KI	WO	HA	IA	SZ	SR	WY	GR	NE	HO	AO
1 : PF	84,4	79,1	86,2	70,1	73,9	81,2	70,2	64,4	71,3	64,1	69,2	85,7	100,2	70,3	78,2
2 : IF	77,3	76,4	73,1	57,9	54,4	69,5	64,9	58,4	59,8	65,1	64,4	77,0	83,6	80,6	71,5
3 : PSF	112,4	105,6	117,2	101,0	130,4	120,3	109,0	111,0	122,6	99,7	118,1	114,3	120,6	105,0	109,5
4 : NF	78,8	85,2	78,6	76,0	79,1	85,8	80,3	72,6	65,4	71,5	82,9	93,2	91,0	98,1	86,5
5 : SMF	97,4	87,4	93,7	90,7	73,2	80,1	81,0	81,1	93,1	86,4	73,7	82,1	92,2	78,8	86,5
6 : LP	77,4	82,8	68,0	88,8	61,6	78,4	63,4	62,4	55,5	66,8	74,0	86,7	93,5	85,0	73,5
7 : PP	85,7	81,0	84,6	76,4	70,3	76,1	71,6	65,5	72,0	71,3	82,3	87,8	103,0	79,8	77,5
8 : PSP	103,3	102,4	128,4	102,9	117,5	100,0	88,7	97,8	136,8	101,2	102,9	105,6	92,9	100,0	108,0
9 : LMP	100,6	96,9	87,3	118,9	78,6	91,7	79,8	86,7	87,9	95,4	90,3	94,3	102,8	87,6	85,2
10 : TEF	96,4	95,0	94,9	91,8	91,0	99,0	97,2	95,9	95,3	96,7	94,3	96,5	93,4	100,2	97,1
11 : TEP	96,5	97,1	93,9	94,8	91,4	97,5	94,9	95,1	93,8	94,6	90,9	95,0	95,1	94,7	97,7
12 : TEI	95,3	98,9	95,5	96,7	91,7	96,5	96,0	96,2	94,3	96,8	95,7	95,2	93,0	96,2	96,8
13 : MSV	69,0	62,2	65,6	70,8	69,0	63,7	67,4	57,5	66,4	68,4	64,2	57,0	60,3	56,7	65,5
14 : NGR	64,1	60,5	58,7	62,6	48,9	50,6	58,4	49,3	47,4	50,0	60,9	50,0	55,1	55,2	55,2
15 : NGO	59,0	62,9	62,7	64,6	51,1	53,2	67,1	57,9	51,7	56,4	73,0	56,7	76,7	63,5	66,5
16 : NGG	97,9	94,0	93,0	96,2	96,4	95,5	86,6	84,2	91,3	89,1	82,8	87,8	71,7	88,0	79,7
17 : PMI	89,7	92,9	91,6	84,0	105,7	101,7	83,2	94,6	93,4	101,2	68,0	80,3	73,7	70,8	71,5
18 : NNO	91,0	85,3	91,5	81,8	98,8	94,3	79,1	93,3	87,0	88,3	90,5	87,2	97,7	86,0	92,0

Valeur à « 40 » $\times 100$
 Valeur à « 80 » $\times 100$
 des variables observées
 Value in treatment « 40 » $\times 100$
 Value in treatment « 80 » $\times 100$
 of measured parameters

A. Différences variétales dans la réaction à la sécheresse

Afin de décrire au mieux la réaction à la sécheresse de chacune des 15 variétés, nous avons fait une analyse en composantes principales sur les rapports valeur à « 40 »/valeur à « 80 » des mesures faites sur le feuillage et sur les composantes du rendement, les valeurs étant prises ici comme la moyenne des 3 prélèvements effectués 15, 30 et 45 j après le début de la contrainte hydrique (tableau 2).

L'analyse en composantes principales nous permet d'étu-

dier les relations existant entre les variables mesurées et de décrire le comportement des variétés.

1. Etudes sur le feuillage

Les corrélations entre les variables et les 5 premières composantes sont présentées dans le tableau 3. Ce tableau indique également la part de la variance expliquée par chaque composante. Les 3 premières composantes prennent en compte 77,2 p. 100 de cette variance.

TABLEAU 3

Analyse en composantes principales sur le feuillage
Main components analysis on canopy
Corrélation entre variables et composantes principales
Correlation between variables and main components

	Composante n° 1 Component n° 1	Composante n° 2 Component n° 2	Composante n° 3 Component n° 3	Composante n° 4 Component n° 4	Composante n° 5 Component n° 5
Variable 1 : PF	0,6842	- 0,6445	0,0102	0,2360	- 0,1794
Variable 2 : IF	0,8924	- 0,1093	- 0,2109	0,2771	0,1749
Variable 3 : PSF	- 0,3200	- 0,8120	- 0,2882	0,1802	- 0,2002
Variable 4 : NF	0,7156	- 0,0840	- 0,6257	- 0,1550	0,1401
Variable 5 : SMF	0,3592	- 0,1471	0,7849	0,4238	0,0047
Variable 6 : LP	0,8915	- 0,0667	0,0270	- 0,3867	0,0729
Variable 7 : PP	0,7940	- 0,5537	0,0188	- 0,0375	0,1210
Variable 8 : PSP	- 0,4712	- 0,4203	0,2898	0,4835	0,4246
Variable 9 : LMP	0,5282	0,0302	0,7000	- 0,4079	0,0112
Variable 10 : TEF	0,2916	0,5703	- 0,4625	0,4988	0,0972
Variable 11 : TEP	0,5899	0,4569	0,1232	0,4392	- 0,4061
Variable 12 : TET	0,2851	0,8449	0,1572	0,0733	0,1580
Valeurs propres de la matrice de corrélation <i>Proper eigenvalue of the correlation matrix</i>					
	4,45	2,85	1,96	1,37	0,52
Pourcentage de variance <i>Variance percentage</i>					
Simple :	37,07	23,76	16,37	11,39	4,35
<i>Simple</i>					
Cumulé :	37,07	60,84	77,20	88,59	92,94
<i>Cumulated</i>					

a) Analyse sur les variables

Les variables sont représentées, dans le plan des composantes 1-2 et dans celui des composantes 1-3, à la figure 1. Son observation, et celle du tableau 3 permet de faire les remarques suivantes :

La composante 1, combinaison linéaire des variables qui explique la plus grande part de la variance, est fortement corrélée à la diminution, sous l'effet de la contrainte hydrique, des caractères rendant compte de la taille du feuillage : le poids des feuilles et des pétioles, l'indice foliaire, la longueur totale des pétioles. Ces variables sont donc celles pour lesquelles les différences variétales sont les plus fortes. La représentation graphique montre bien qu'elles sont liées entre elles.

La composante 2, indépendante par définition de la 1^{re}, apparaît surtout liée aux variations de teneur en eau et de poids spécifiques des feuilles et des pétioles.

La composante 3 prend surtout en compte la diminution de la surface moyenne d'une feuille, de la longueur

moyenne d'un pétiole et du nombre de feuilles. Aucune variable n'apparaît prédominante dans les composantes 4 et 5 qui n'expliquent plus qu'une faible partie de la variance totale.

Les représentations graphiques montrent l'indépendance qui existe entre la diminution de l'importance du feuillage (en poids ou en surface) et d'une part, la diminution des teneurs en eau, d'autre part, l'augmentation des poids spécifiques, ces 2 derniers caractères étant liés entre eux de façon négative. De même, il apparaît que la diminution de surface moyenne des feuilles et celle de la longueur moyenne des pétioles, caractères en relation avec les phénomènes de croissance cellulaire, sont fortement liées entre elles et indépendantes de la diminution du nombre de feuilles ou de l'indice foliaire.

Ceci montre bien que, sous l'influence de la sécheresse, l'indice foliaire des variétés étudiées décroît selon des voies très différentes, soit par une diminution du nombre de feuilles, soit par une diminution de leur surface. Les variations de ces caractères sont indépendantes des varia-

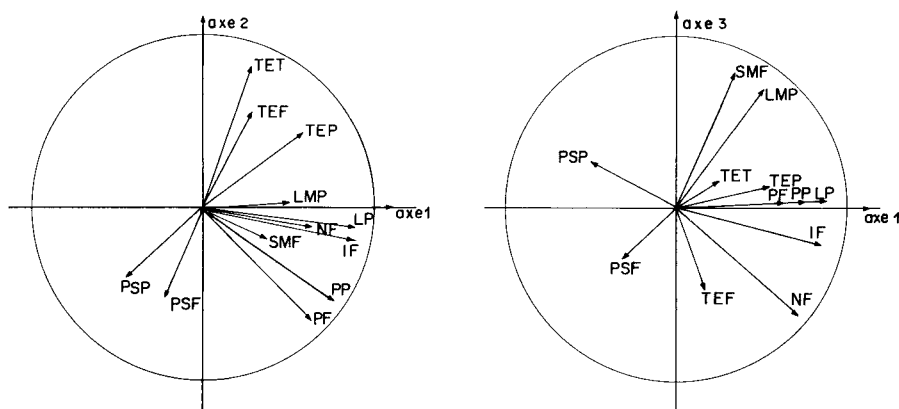


Figure 1
Analyse en composantes principales sur le feuillage — Représentation graphique des variables.

Main components analysis on canopy — diagram of variables.

tions des teneurs en eau ou des poids spécifiques. La projection des variétés sur ces deux plans 1-2 et 1-3 (fig. 2) illustre bien la variabilité génétique existant pour ces réactions.

b) Analyse sur les variétés

La projection dans le plan 1-2 fait apparaître des différences variétales pour la diminution de taille du feuillage et des teneurs en eau et pour l'augmentation des poids spécifiques. Les variétés « Giessen 456-64 » et « Kirovograska » s'opposent complètement pour ces caractères : ils varient relativement peu pour la 1^{re} et beaucoup pour la 2^e. Elles sont pourtant toutes 2 assez résistantes à la sécheresse. On peut également opposer les comportements de « Kirovograska » et de « Nepolegajuskaia II » : toutes les 2 présentent une forte augmentation des poids spécifiques et une forte diminution des teneurs en eau mais la 1^{re} a un indice foliaire beaucoup plus fortement réduit que celui de la 2^e.

La projection dans le plan 1-3 provoque également une très bonne dispersion des variétés. On remarque toujours une opposition entre « Kirovograska » et « Giessen 456-64 » mais il en apparaît une également avec « Hodgson » et avec « F 68-199 » : la surface moyenne des feuilles de « Hodgson » diminue beaucoup, alors que celle des feuilles de « F 68-199 » ou de « Giessen 456-64 » diminue moins, et ce pour un feuillage réduit dans les mêmes proportions.

Sur la figure 2, les 5 variétés les plus résistantes à la sécheresse sont encadrées et les 5 variétés les plus sensibles sont soulignées. On voit que ces 2 groupes sont assez bien séparés selon la composante 3, seule « Kirovograska » fai-

sant exception. Les variétés résistantes semblent donc montrer une diminution faible de la surface moyenne des feuilles et de la longueur moyenne des pétioles accompagnée, sauf pour « Kirovograska », d'une assez forte diminution du nombre de ces organes. La réaction à la sécheresse des phénomènes de croissance cellulaire, au niveau des feuilles et des pétioles, semblerait donc être une bonne image du niveau de résistance de la variété. Par contre, celui-ci ne semble pas du tout bien représenté par la diminution de taille de l'appareil foliaire.

Les conclusions de cette analyse recourent les résultats obtenus par SAMMONS *et al.* (1978) qui soulignent la forte influence de la sécheresse sur la vitesse de croissance des limbes foliaires.

2. Etudes sur les composantes du rendement

Nous n'avons pas inclus dans cette analyse le rendement en graines ni les variables le comprenant (poids de la matière sèche totale et rapport graines/matière sèche végétative) voulant mettre en évidence d'éventuelles relations entre la résistance à la sécheresse, mesurée par la diminution du rendement en graines, et la variation de l'une ou l'autre des composantes du rendement. Nous ne pouvions donc inclure I dans l'analyse.

Les corrélations entre les variables et les composantes principales apparaissent dans le tableau 4. On y voit également que les 3 premières composantes prennent en compte à elles seules 89,3 p. 100 de la variance totale. La représentation obtenue est donc très bonne.

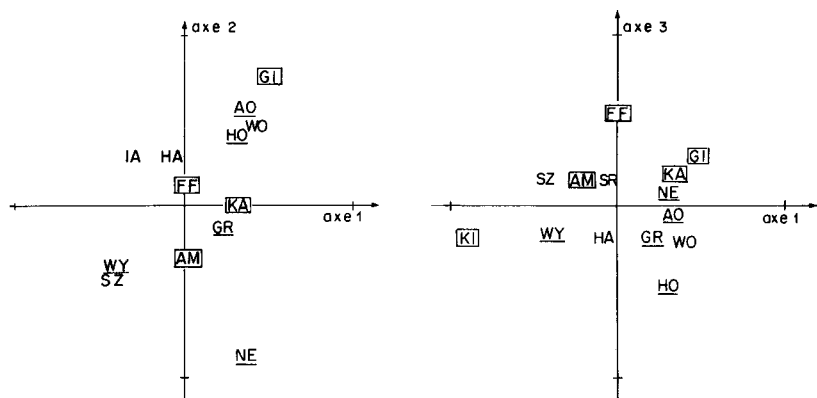


Figure 2
Analyse en composantes principales sur le feuillage — Représentation graphique des variétés.

Main components analysis on canopy — Diagram of varieties.

- variété résistante à la sécheresse
drought tolerant variety
- variété sensible à la sécheresse
drought susceptible variety

TABLEAU 4

Analyse en composantes principales sur le rendement
 Main components analysis on yield
 Corrélation entre variables et composantes principales
 Correlation between variables and main components

	Composante n° 1 Component n° 1	Composante n° 2 Component n° 2	Composante n° 3 Component n° 3	Composante n° 4 Component n° 4	Composante n° 5 Component n° 5
Variable 13 : MSV	0,3995	- 0,6588	0,4824	- 0,4056	0,0955
Variable 14 : NGR	- 0,4526	- 0,7952	0,2023	0,3353	- 0,0622
Variable 15 : NGO	- 0,9355	- 0,1738	0,2339	- 0,0305	- 0,1710
Variable 16 : NGG	0,7768	- 0,5103	- 0,1123	0,3249	0,1037
Variable 17 : PMI	0,9309	0,0516	0,1173	- 0,0007	- 0,3419
Variable 18 : NNO	0,1367	0,6519	0,6994	0,2453	0,0833
Valeurs propres de la matrice de corrélation Proper eigenvalue of the correlation matrix					
	2,73	1,78	0,84	0,44	0,18
Pourcentage de variance Variance percentage					
Simple :	45,47	29,74	14,07	7,39	2,95
Simple					
Cumulé :	45,47	75,22	89,28	96,68	99,62
Cumulated					

a) Analyse sur les variables

Les variables sont représentées dans le plan des composantes 1-2 et dans celui des composantes 1-3 à la figure 3 dont l'observation, avec celle du tableau 4, amène les remarques suivantes :

La composante 1 représente presque entièrement la diminution du nombre de gousses, du poids de 1 000 graines et du nombre de graines par gousse. Ces caractères permettent d'expliquer la plus grande part de la variance totale et discriminent au mieux les variétés. Ce sont également ceux pour lesquels la réaction à la sécheresse présente la variabilité génétique la plus grande.

Les diminutions du nombre de gousses et du poids de 1 000 graines sont fortement liées de façon négative. Il apparaît également une liaison, positive, entre la diminution du poids de 1 000 graines et celle du nombre de graines par gousse. On observe en général une corrélation négative entre ces 2 caractères : le fait que les diminutions de leur valeur, sous l'influence de la sécheresse, soient liées positivement semblent indiquer qu'elles dépendent du même phénomène physiologique. Leur opposition avec la diminution du nombre de gousses indique que ce dernier caractère est lié à un autre phénomène physiologique.

La composante 2 représente assez bien la diminution du nombre de graines, celle de la matière sèche végétative et celle du nombre de nœuds. On peut noter l'indépendance qui existe entre la diminution du nombre de graines par plante et celle du nombre de graines par gousse. La composante 3 est surtout liée aux caractéristiques de la tige : diminution du poids de la matière sèche végétative et du nombre de nœuds. Mais cette liaison est assez faible.

b) Analyse sur les variétés

Les projections des variétés sur le plan défini par les composantes 1 et 2 et celui qui est défini par les composantes 1 et 3 sont représentées par la figure 4. La dispersion dans le plan 1-2 est très grande et fait apparaître les comportements particuliers de « Nepolegajuskaia II », « Kirovograska » et « F 68-199 ». Les 2 premières variétés s'opposent quant à la diminution du nombre de gousses (faible pour la première, forte pour la seconde) et à celle du poids de 1 000 graines (forte pour la première, faible pour la seconde). « F 68-199 » a une réaction à la sécheresse moyenne pour ces caractères mais montre surtout une faible diminution du nombre de graines par plante.

Dans le plan 1-3 la dispersion des variétés est également

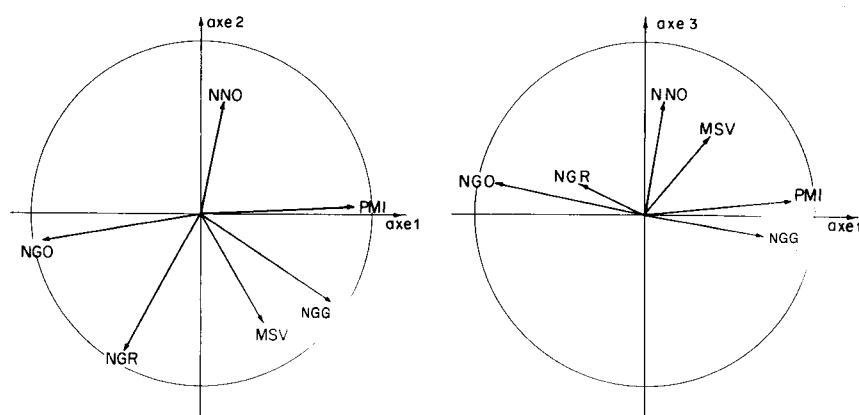


Figure 3

Analyse en composantes principales sur le rendement. Représentation graphique des variables.

Main components analysis on yield — Diagram of variables.

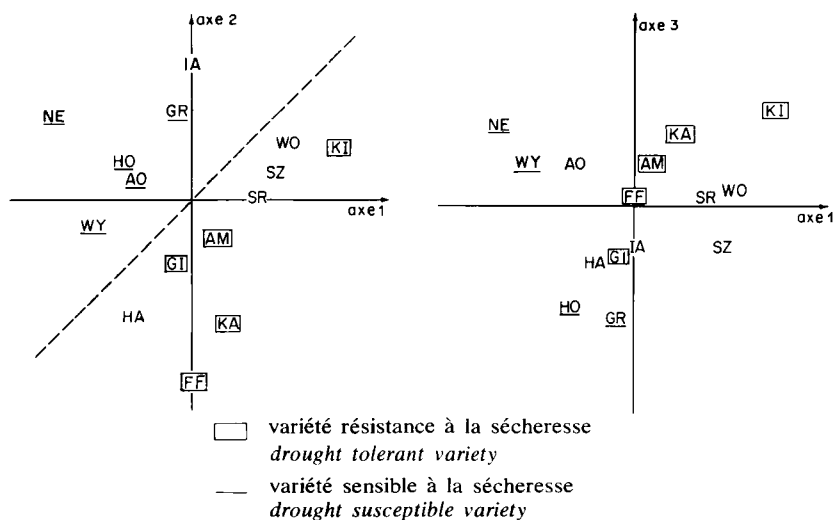


Figure 4

Analyse en composantes principales sur le rendement — Représentation graphique des variétés.
 Main components analysis on yield — Diagram of varieties.

très bonne. On peut remarquer l'opposition de comportement entre « Hodgson » ou « Grant » et « Kirovograska » ou « Nepolegajuskaia II ». Les deux premières montrent une diminution de leur appareil végétatif beaucoup plus grande que les secondes.

On observe dans le plan 1-2 une bonne séparation entre les variétés sensibles (soulignées) et les variétés résistantes (encadrées). Cette séparation semble se faire selon une composante (perpendiculaire au tracé en pointillé) qui serait liée positivement à la composante 1 et négativement à la composante 2. Le tableau 4 et la figure 3 nous montrent que cette composante serait fortement liée à la diminution du poids de la matière sèche végétative et surtout à celle du nombre de graines par gousse. La réaction à la sécheresse de ce dernier caractère, quantitativement assez faible, présente une variabilité génétique assez importante et semble donc être une bonne image du niveau de résistance d'une variété.

Cette analyse faite sur le feuillage et les composantes du rendement montre donc les mécanismes physiologiques dont le niveau de sensibilité à la sécheresse paraît conditionner le rendement en graines lorsque l'alimentation en eau est limitante : la croissance cellulaire au niveau des feuilles et le transfert des assimilats vers les gousses.

B. Recherche de caractères liés à la résistance à la sécheresse

La mise en évidence des phénomènes physiologiques les plus liés à la résistance à la sécheresse requiert la comparaison de plantes soumises à 2 régimes hydriques différents. Ce dispositif ne permet donc pas de faire un tri dans une disjonction et, étant très lourd, ne peut pas être utilisé facilement pour rechercher des géniteurs. Il est donc intéressant de savoir dans quelle mesure un ou plusieurs des caractères observés, dans chacun des 2 régimes hydriques, peuvent expliquer la résistance à la sécheresse.

Pour rechercher ces liaisons, nous avons fait une régression multiple pas à pas de l'indice de résistance sur les caractères observés, d'une part dans le régime « 40 », d'autre part dans le régime « 80 ».

1. Caractères mesurés dans le régime « 40 »

La matrice des coefficients de corrélation simple établis sur les composantes du rendement dans ce régime hydrique et l'indice de résistance (tabl. 5) fait apparaître une forte liaison entre ce dernier et le rendement en graines. Dans notre expérience, le niveau de résistance à la sécheresse pourrait donc être connu en grande partie par la mesure du

rendement. Mais la manière dont est construit l'indice peut expliquer pour une large part cette liaison. En outre, la mesure de ce caractère, dans une collection où les différences de production entre variétés sont beaucoup plus fortes que dans notre expérience, fournirait alors une moins bonne estimation de la résistance à la sécheresse.

Nous avons donc fait entrer dans notre régression uniquement les caractères du feuillage dont la mesure n'est pas destructive en y ajoutant la diminution, en fin de végétation (entre les 2 derniers prélèvements), du poids spécifique des feuilles et des pétioles. En effet, ce dernier paramètre peut être considéré comme représentatif du transfert d'assimilats des feuilles vers les gousses. Sa valeur dans chacun des deux régimes hydriques est présentée dans le tableau 6.

La diminution du poids spécifique des feuilles est d'ailleurs le caractère qui entre le premier dans la régression, ainsi que le montre le tableau 7. Son coefficient de corrélation avec l'indice I est de 0,70. On observe que la mesure de 6 caractères seulement permet d'atteindre un coefficient de corrélation multiple de 0,96 permettant une explication de 92 p. 100 de la résistance à la sécheresse. Avec ces 6 caractères, l'équation de régression est la suivante :

$$I = -0,35 \text{ DPSF} + 15,88 \text{ PSP} - 0,67 \text{ PSF} + 1,81 \text{ LMP} - 3,82 \text{ TEP} + 3,01 \text{ TEF} + 124,6. \quad (1)$$

On observe dans cette équation l'absence de la surface moyenne des feuilles ; mais ce caractère est en fait très lié à la longueur moyenne des pétioles, ce qui explique la présence dans l'équation de régression d'un seul de ces 2 caractères. On peut remarquer également les signes opposés dont sont affectés les poids spécifiques et les teneurs en eau des feuilles et des pétioles.

Sur des plantes subissant une contrainte hydrique, la résistance à la sécheresse est donc liée à :

- une forte diminution du poids spécifique des feuilles en fin de végétation,
- des pétioles ayant un poids spécifique élevé et une teneur en eau faible,
- des feuilles ayant au contraire un poids spécifique faible et une teneur en eau élevée,
- une longueur moyenne de pétioles élevée.

Cette équation de régression multiple pourrait servir de base à l'établissement d'un index de sélection pour la résistance à la sécheresse.

2. Caractères mesurés dans le régime « 80 »

La création d'un effet de sécheresse en plein champ étant plus aléatoire que le maintien d'une bonne alimentation en

TABLEAU 5

Corrélations entre les composantes du rendement dans le régime « 40 » et l'indice I
Correlations between yield components in treatment « 40 » and index I

	PGR	MSV	$\frac{PGR}{MSV}$	MST	NGR	NGO	NGG	PMI	NNO	I
PGR	1,00									
MSV	0,35	1,00								
PGR/MSV	0,65	- 0,41	1,00							
MST	0,89	0,70	0,31	1,00						
NGR	0,68	- 0,16	0,78	0,45	1,00					
NGO	0,01	0,03	0,09	0,08	0,49	1,00				
NGG	0,52	- 0,10	0,48	0,29	0,35	- 0,52	1,00			
PMI	0,73	0,59	0,15	0,78	0,03	- 0,48	0,46	1,00		
NNO	- 0,11	0,76	- 0,70	0,19	- 0,41	0,02	- 0,32	0,24	1,00	
I	0,80	0,35	0,57	0,80	0,45	0,00	0,40	0,66	- 0,17	1,00

TABLEAU 6

Baisse du poids spécifique des feuilles (DPSF) et des pétioles (DPSP) en fin de végétation

Specific leaf weight decrease (DPSF) and specific petiole weight decrease (DPSP) at the end of the vegetation period

Variétés Varieties	DPSF = $\frac{PSF \text{ au } 5^{\circ} \text{ prélèvement}}{PSF \text{ au } 4^{\circ} \text{ prélèvement}} \times 100$		DPSP = $\frac{PSP \text{ au } 5^{\circ} \text{ prélèvement}}{PSP \text{ au } 4^{\circ} \text{ prélèvement}} \times 100$	
	« 40 »	« 80 »	« 40 »	« 80 »
Kagon (KA)	95,5	95,7	92,7	91,1
Giessen 456-64 (GI)	89,8	91,9	65,1	83,1
Amsoy 71 (AM)	92,5	114,3	75,9	114,7
F68-199 (FF)	79,8	102,1	77,6	133,3
Kirovograska (KI)	81,2	85,9	92,7	98,7
Wolfsthaler (WO)	100,3	95,4	85,6	86,3
Harman (HA)	95,5	81,5	92,7	62,6
Iasi 10 (IA)	98,2	95,4	108,2	138,6
Szurkebarat (SZ)	91,2	101,2	55,8	107,7
SRF 100 (SR)	110,3	91,7	112,5	91,2
Wysokonoska (WY)	95,1	103,7	80,0	91,1
Grant (GR)	102,1	93,0	79,7	69,4
Nepolegajuskaia II (NE)	103,1	158,0	100,0	100,0
Hodgson (HO)	93,5	100,8	83,3	81,3
A-100 (AO)	110,4	118,4	110,1	97,5

TABLEAU 7

Résultats de la régression multiple pas à pas de l'indice I sur les caractéristiques du feuillage, dans le régime « 40 »

Results of the stepwise multiple regression analysis of index I and canopy parameters, in water treatment « 40 »

Nombre de pas Number of steps	Variables entrées Entered variables	Corrélation Correlation		Valeur de F F value
		R	R ²	
1	DPSF	0,70	0,49	12,81
2	PSP	0,83	0,69	7,31
3	PSF	0,86	0,74	2,08
4	LMP	0,88	0,77	1,44
5	TEP	0,91	0,83	3,57
6	TEF	0,96	0,92	9,55
7	DPSP	0,97	0,94	2,70
8	NF	0,97	0,94	0,41
9	NNO	0,98	0,96	0,58
10	SMF	0,98	0,96	0,15

eau, il est intéressant de chercher à relier l'indice I à des caractères mesurés en l'absence de contrainte hydrique. Nous avons utilisé dans ce cas aussi bien des caractéristiques du feuillage que des composantes du rendement. La matrice des corrélations simples entre ces caractères est présentée dans le tableau 8 et les résultats de la régression multiple dans le tableau 9. Comme on pouvait le supposer, il est plus difficile d'apprécier la résistance à la sécheresse sur des plantes bien alimentées en eau. Néanmoins, les 6 premières variables entrées dans la régression permettent d'expliquer 80 p. 100 de la résistance à la sécheresse. Mais, l'étude faite sur les résidus montre que leur valeur n'est pas indépendante de celle de l'indice. L'équation de régression obtenue (2) est donc moins fiable que l'équation (1) pour laquelle la valeur des résidus en fonction de I est aléatoire.

$$I = -1,79 \text{ TEP} + 26,03 \text{ PSP} + 3,47 \text{ TEF} - 0,21 \text{ DPSF} - 0,19 \text{ SMF} + 0,08 \text{ DPSP} - 30,1 \quad (2)$$

On peut remarquer que ces variables sont proches de celles qui entrent dans l'équation (1). On retrouve les teneurs en eau des feuilles et des pétioles, les caractéristi-

TABLEAU 8
 Corrélations simples entre les caractères mesurés à « 80 » et l'indice de résistance à la sécheresse
 Correlations between parameters measured in the water treatment « 80 » and the drought tolerance index

Variables Variables	PSF	NF	SMF	PSP	TEF	TEP	PGR	MSV	NGO	NGG	PMI	NNO	DPSF	DPSF	I
PSF	1,00														
NF	- 0,63	1,00													
SMF	0,34	- 0,67	1,00												
PSP	0,50	- 0,68	0,79	1,00											
TEF	- 0,42	0,11	0,08	- 0,09	1,00										
TEP	- 0,01	- 0,12	0,17	- 0,13	0,31	1,00									
PGR	0,22	- 0,25	0,39	0,22	- 0,12	0,20	1,00								
MSV	0,04	0,00	0,33	0,33	- 0,22	- 0,42	0,21	1,00							
NGO	- 0,36	0,71	- 0,35	- 0,34	- 0,05	- 0,34	0,24	0,12	1,00						
NGG	0,62	- 0,89	0,71	0,61	0,01	0,42	0,28	- 0,10	- 0,77	1,00					
PMI	0,11	- 0,48	0,16	0,16	0,01	0,17	0,24	0,09	- 0,62	0,42	1,00				
NNO	- 0,07	0,24	0,16	0,14	0,12	- 0,33	- 0,06	0,77	0,23	- 0,25	- 0,23	1,00			
DPSF	- 0,49	0,39	- 0,46	- 0,59	0,40	- 0,04	- 0,42	0,00	0,02	- 0,45	0,09	0,34	1,00		
DPSF	- 0,02	0,40	- 0,25	- 0,25	- 0,29	- 0,52	- 0,36	0,41	0,26	- 0,41	- 0,41	0,42	0,25	1,00	
I	0,12	- 0,09	0,16	0,49	0,09	- 0,55	0,06	0,23	0,22	- 0,06	- 0,09	0,02	- 0,38	0,14	1,00

TABLEAU 9

Résultats de la régression multiple pas à pas de l'indice I sur les caractères mesurés dans le régime « 80 »
Results of the stepwise multiple regression analysis of index I and parameters measured in the water treatment « 80 »

Nombre de pas Number of steps	Variables entrées Entered variables	Corrélation Correlation		Valeur de F F value
		R	R ²	
1	TEP	0,55	0,30	5,61
2	PSP	0,69	0,48	4,09
3	TEF	0,75	0,56	2,25
4	D PSF	0,85	0,72	5,18
5	SMF	0,87	0,76	1,23
6	D PSP	0,89	0,79	1,26
7	NNO	0,90	0,81	1,15
8	MSV	0,93	0,86	2,41
9	NGO	0,96	0,92	3,04
10	PSF	0,96	0,92	0,48
11	PGR	0,96	0,92	0,07
12	NGG	0,97	0,94	0,35

ques de croissance cellulaire (SMF au lieu de LMP) et de translocation (poids spécifiques et diminution des poids spécifiques en fin de végétation). Les composantes du rendement n'entrent qu'en dernier dans cette régression multiple sur les caractères mesurés dans le régime « 80 » (tabl. 9). La résistance à la sécheresse pourrait donc être appréciée sur les caractères du feuillage quel que soit le niveau d'alimentation en eau des plantes. Cependant, cette appréciation est bien meilleure en présence d'une contrainte hydrique.

Il est intéressant également de remarquer que l'on retrouve dans les équations (1) et (2) à peu près les mêmes signes pour les grands types de variables : les teneurs en eau, les poids spécifiques et leur diminution en fin de végétation. Seule la surface moyenne d'une feuille (SMF) est affectée d'un signe « moins » dans l'équation (2) alors que la longueur moyenne d'un pétiole (LMP), autre variable liée également aux phénomènes de croissance cellulaire, est affectée d'un signe « plus » dans l'équation (1).

DISCUSSION ET CONCLUSION

La validité du dispositif expérimental et celle de l'indice de résistance à la sécheresse ont été discutées précédemment (VIDAL *et al.*, 1981).

L'analyse en composantes principales fait apparaître un lien entre la diminution du nombre de graines par gousse, celle du poids de 1 000 graines et la résistance à la sécheresse. Or les études menées par la Station d'Agronomie de Toulouse (1978) montrent que ces caractères sont liés, entre autres, à des phénomènes trophiques. Il semble donc y avoir un lien entre résistance à la sécheresse et bonne circulation

des métabolites. SILVIUS *et al.* (1977) observent également qu'un déficit hydrique perturbe le transport des assimilats. Travaillant avec du gaz carbonique marqué ils notent, par rapport à un témoin bien arrosé, une diminution de la quantité de métabolites au niveau des nodules et des gousses et une augmentation au niveau de la feuille. Dans le même temps, les échanges gazeux de la plante diminuent. D'autres études confirment l'influence défavorable, sur la photosynthèse, d'une accumulation de métabolite (NAFZIGER & KOLLER, 1976 ; HANSON & YEH, 1979).

Il semble donc que les caractères morphologiques du feuillage qui entrent dans les équations (1) et (2) jouent un rôle dans la circulation des assimilats. EGLI *et al.* (1976) ont d'ailleurs montré qu'une accumulation des métabolites dans les feuilles (provoquée dans leur expérience par une réduction du nombre de gousses) se traduit par une augmentation du poids spécifique. On peut interpréter les variations de poids spécifique observées dans notre expérience comme des variations des quantités d'assimilats présents. Les facteurs de résistance à la sécheresse apparaissant dans l'équation (1) — poids spécifique des limbes faible montrant une forte diminution en fin de végétation — semblent donc bien correspondre au phénomène de transfert des métabolites.

Mais cette bonne circulation des produits de la photosynthèse est-elle une cause ou une conséquence de la résistance à la sécheresse ? En effet, on pourrait penser qu'elle est due à un « effet de puits » important, les variétés résistantes étant celles qui produisent le plus dans le régime « 40 ». Cela est cependant improbable car on observe (tabl. 5) qu'il n'y a pas de relations entre l'indice I et le nombre de gousses par plante (importance de l'effet de « puits »). La supériorité de rendement des variétés résistantes, au moins dans le cas de notre expérience, est due à un poids de 1 000 graines et à un nombre de graines par gousse plus élevés. La bonne circulation des métabolites apparaît donc plutôt comme une conséquence de la résistance à la sécheresse.

L'autre caractère, dont la relation avec la résistance à une contrainte hydrique a été mise en évidence dans cette expérience, est la surface moyenne des limbes ou la longueur moyenne des pétioles. Ceci rejoint les observations de BUNCE (1978) et de SIVAKUMAR & SHAW (1978) quant à l'influence d'un déficit hydrique sur la croissance cellulaire au niveau des feuilles.

Nos conclusions s'accordent donc à ce que l'on sait par ailleurs de la physiologie du soja. Mais leur utilisation dans un test simple, non destructif, utilisable dans la sélection pour la résistance à la sécheresse demande au préalable une vérification sur un plus grand nombre de variétés.

Reçu le 14 mai 1980.
Accepté le 14 janvier 1981.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement R. ECOCHARD et M. ROBELIN qui ont accepté d'être les lecteurs de cet article et nous ont apporté leurs critiques constructives.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blanchet R., Gelfi N., 1978. Relations entre développement foliaire, transpiration et production chez le soja (cv « Amsoy 71 » et « Hodgson »). *Ann. agron.*, 29 (3), 223-242.
Blanchet R., Gelfi N., Bosc M., 1977. Relations entre consommation d'eau et production chez divers types variétaux de soja (*Glycine max* (L.) Merr.). *Ann. agron.*, 28 (3), 261-275.

- Bunce J. A., 1978. Effects of water stress on leaf expansion, net photosynthesis and vegetative growth of soybeans and cotton. *Can. J. Bot.*, 56 (13), 1492-1498.
Egli D. B., Gosset D. R., Leggett J. E., 1976. Effect of leaf and pod removal on the distribution of ¹⁴C labelled assimilate in soybeans. *Crop Sci.*, t. 16, 6, 791-794.

Hanson W. D., Yeh R. Y., 1979. Genotypic differences for reduction in carbon exchange rates as associated with assimilate accumulation in soybean leaves. *Crop Sci.*, **19** (1), 54-58.

Mederski H. J., Jeffers D. L., 1973. Yield response of soybean varieties grown at two soil moisture stress levels. *Agron. J.*, **65** (3), 410-412.

Nafziger E. D., Koller H. R., 1976. Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean. *Plant Physiol.*, **57**, 560-563.

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 box procedure. *Crop Sci.*, **19** (5), 719-722.

Silvius J. E., Johnson R. R., Peters D. B., 1977. Effect of water stress on carbon assimilation and distribution in soybean plants at different stages of development. *Crop Sci.*, **17** (5), 713-716.

Sivakumar M. V. K., Shaw R. H., 1978. Relative evaluation of water stress indicators for soybeans. *Agron. J.*, **70** (4), 619-623.

Station d'Agronomie, Toulouse, 1978. Le Soja, fonctionnement et maîtrise de la culture. Compte rendu des travaux réalisés, 133 p.

Vidal A., Arnaudo D., Arnoux M., 1981. La résistance à la sécheresse du soja. I. Influence d'un déficit hydrique sur la croissance et la production. *Agronomie*, **1**, 4.