

L'adaptation génétique face aux contraintes de sécheresse

Éric Belhassen, Dominique This, Philippe Monneveux

Les processus impliqués dans l'élaboration du rendement d'une culture sont influencés par deux types de facteurs : les facteurs génétiques (intrinsèques à la plante) et les facteurs environnementaux. Les stress environnementaux abiotiques affectant une culture peuvent occasionner des pertes de rendements considérables. Ces contraintes environnementales peuvent être divisées principalement en trois groupes selon leur nature : la composition en éléments minéraux du sol, les contenus hydriques du sol et de l'air, et les chocs thermiques. Alors que les contraintes liées à la composition minérale des sols sont bien caractérisables et relativement contrôlables, il est plus difficile de classifier les stress hydriques et thermiques qui peuvent survenir de façon imprévisible. La sécheresse induit ces deux derniers types de stress qui peuvent intervenir seuls ou en interaction, de façon continue ou intermittente, précocement ou tardivement dans la saison. Ceci entraîne une multiplicité de types de sécheresses souvent inféodés à une région donnée. Il est donc essentiel de caractériser convenablement le type de contrainte environnementale (en particulier celle provoquée par la sécheresse) auquel la plante est confrontée.

E. Belhassen, D. This, P. Monneveux : Inra-Ensa, Génétique et Amélioration des Plantes, 2 place Viala, 34060 Montpellier cedex, France.

Tirés à part : E. Belhassen

Les plantes cultivées face aux contraintes environnementales abiotiques

Caractérisation des contraintes

En ce qui concerne la composition des sols, un déficit en certains éléments minéraux (N, P, K, Mo, Cu, Zn, Fe, B...) peut avoir des conséquences importantes sur le développement des plantes. Un excès de minéraux (Al, Na, Cl...) peut avoir des effets toxiques. Une classification précise des sols et des types de stress minéraux établie en fonction de la composition chimique des sols permet de prévoir les risques encourus et les actions à engager pour les éviter.

Les stress hydriques du sol doivent être décomposés en deux contraintes opposées : le déficit hydrique et l'excès d'eau entraînant l'asphyxie. Cette dernière contrainte apparaît dans les zones climatiques à pluies importantes ou sur des sols non filtrants (présence de couche d'argile). Dans les zones soumises à la sécheresse, le déficit hydrique du sol peut atteindre des niveaux très variables selon le type de précipitations et les texture et structure du sol. Les réserves en eau du sol peuvent être exploitées de façon plus ou moins complète par la plante. La quantité d'eau exploitable d'un sol (réserve utile en eau) constitue un

paramètre important pour évaluer ses potentialités.

Les stress hydriques de l'atmosphère, définis comme des réductions de l'humidité relative de l'air, entraînent des modifications du pouvoir évaporant et de la transpiration foliaire. Les réserves utiles en eau du sol vont être ainsi diminuées.

Les chocs thermiques peuvent être définis comme l'apparition de températures extrêmes à certaines périodes du développement de la plante. Chaque espèce végétale peut être caractérisée par une température optimale de croissance. Par exemple, l'activité physiologique du blé est maximale à 25 °C ; des températures de 28 à 32 °C sont considérées comme « stressantes ». Au-delà de 32 °C, on peut observer des dommages irréversibles pouvant aller jusqu'à la destruction de l'organe ou de la plante. Les températures limites (« chocs thermiques mortels ») sont, en général, inversement proportionnelles à leur durée d'action. De la même manière, des températures trop basses entraînent des ralentissements de croissance, voire une destruction des végétaux exposés. Dans tous les cas, l'effet de la température est étroitement relié à la durée d'exposition. Une unité tenant compte de cette relation et fréquemment utilisée est le degré.jour qui se calcule à partir des températures journalières minimales et maximales. Des quantités précises de degré.jours sont nécessaires pour atteindre les différents stades de maturité. Par exemple, la floraison chez le tournesol est obtenue à partir de 1 300 degrés.jours. L'intensité

d'un déficit hydrique superposé à un choc thermique peut être exprimée en utilisant un concept similaire au degré.jour : le « degré.jour de stress » [1] qui permet d'intégrer à la somme de degrés.jours l'effet du déficit hydrique.

Les mesures les plus utilisées pour quantifier la contrainte climatique sont les indices d'évapotranspiration, basés sur le fait que les quantités d'eau évaporables résultent de la transpiration du couvert végétal et de l'évaporation directe de la surface. Lorsque le couvert végétal est dense et en pleine activité, les pertes par évaporation et transpiration sont indépendantes de la nature de la plante. Elles sont essentiellement fonction du rayonnement global incident et du pouvoir évaporant de l'air. Ces pertes sont appelées évapotranspiration potentielle (ETP) et correspondent à la plus grande quantité d'eau évaporée. Lorsque les conditions sont optimales mais que la végétation ne couvre pas entièrement le sol (début de cycle par exemple), la consommation maximale d'eau est inférieure à l'ETP ; il s'agit alors de l'évapotranspiration réelle maximale (ETM) qui représente les besoins réels de la culture. L'ETM est une fonction de l'ETP et intègre les données climatiques locales ainsi qu'un coefficient cultural. Ce coefficient prend en compte le stade végétatif, la morphologie et la densité de peuplement de la culture. À titre d'exemple, les coefficients culturaux du soja et du tournesol à maturité, sont voisins de 1,3 et 1,6 respectivement, ce qui signifie que, à maturité, le tournesol couvre plus le sol que le soja de sorte que, pour une ETP donnée, l'ETM sera plus faible pour le tournesol que pour le soja (l'évaporation sera moindre dans le cas du tournesol). Si les conditions ne sont pas à l'optimum (déficit hydrique, choc thermique...), l'évapotranspiration est inférieure à l'ETM ; il s'agit alors de l'évapotranspiration réelle (ETR). Un « indice d'intensité de la sécheresse », calculé par le rapport (ETM-ETR)/ETM, est très fréquemment utilisé pour caractériser le type de sécheresse.

Les effets sur les plantes des différentes contraintes environnementales décrites ci-dessus dépendent des modalités d'action des contraintes, ainsi que des espèces végétales exposées [2, 3]. Les effets d'un stress hydrique sur la physiologie de la plante se traduisent, d'une manière générale, par des ralentissements de la dynamique cellulaire (division, allongement, translocation), par des altérations de la mécanique énergétique (baisse de photosynthèse, modification de la respiration)

et par des déséquilibres hormonaux (acide abscissique, cytokinines...). Les effets du stress pendant la germination, la croissance ou la reproduction sont souvent différents. En ce qui concerne la production des espèces cultivées, un type de sécheresse donné (défini comme une combinaison de chocs thermiques et de déficits hydriques suivant un scénario temporel particulier) peut avoir des effets sur le rendement en grain et/ou en matière sèche ainsi que sur la qualité des produits récoltés. Chez le tournesol, un déficit hydrique précoce (dès le début de l'été) entraîne, dans les régions méditerranéennes, une baisse de rendement ; un déficit hydrique tardif (apparaissant lors du remplissage des grains) entraîne une chute de la teneur en huile.

Stratégies de tolérance aux contraintes : l'exemple de la sécheresse

Parmi les différents stress environnementaux, la sécheresse est la contrainte environnementale qui cause certainement le plus de dommages dans les productions agricoles. Comme il s'agit d'un phénomène composite, la tolérance à la sécheresse est un caractère très complexe. Pour chaque type de sécheresse, plusieurs mécanismes de tolérance peuvent être mis en place. Le cas des plantes sauvages tolérantes à la sécheresse (cactacées, plantes de la résurrection) suggère que la sélection naturelle a réalisé des tris de gènes impliqués dans la régulation et/ou la mise en place de mécanismes de tolérance.

Différentes stratégies de tolérance ont été identifiées que l'on peut regrouper en trois grands types d'adaptation :

- l'échappement, qui consiste à réaliser le cycle pendant la période favorable ;
- l'évitement de la déshydratation, qui permet le maintien d'un potentiel hydrique élevé dans la plante ;
- la tolérance à la déshydratation qui consiste en un ensemble d'aptitudes à résister aux effets d'un faible potentiel hydrique (résistances mécaniques, résistances aux dégradations membranaires...).

Étude de la tolérance à la sécheresse : l'approche pluridisciplinaire

Analyser la « tolérance à la sécheresse » exige de décomposer cette notion en plusieurs caractères liés à des mécanismes phy-

siologiques précis. L'état actuel des connaissances dans ce domaine ne fournit pas de critères écophysologiques infaillibles : certains travaux s'inscrivent dans le cadre de l'amélioration de la tolérance au stress hydrique tentent toutefois de définir des critères de sélection efficaces.

Les mécanismes de tolérance à la sécheresse interviennent à différents niveaux d'organisation de la plante. L'existence de gènes particuliers ou de régulations de gènes intervient dans le cadre de certaines réponses cellulaires au stress. Ces réponses vont déterminer la structure et/ou le fonctionnement d'un ou plusieurs organes, en modifiant conséquemment le comportement de la plante entière ou du peuplement végétal lui-même. Ainsi, il sera probablement indispensable de se déplacer sur cette échelle de perception pour pouvoir intégrer les différents mécanismes intervenant dans la tolérance à la sécheresse. Les différents domaines de recherche impliqués correspondent à ces niveaux d'intégration : la biologie moléculaire tente d'identifier les gènes impliqués dans la tolérance à la sécheresse ; la physiologie définit les effets des stress au niveau de la cellule, de l'organe ou de la plante entière ; la génétique étudie, au niveau des variétés et des espèces apparentées, la variabilité et la transmission des caractères intervenant dans la tolérance et les possibilités d'amélioration. Quant aux études agroclimatologiques, elles se situent aux niveaux plante et peuplement végétal.

Nous allons présenter les stratégies retenues et les résultats acquis ces dernières années en matière de tolérance à la sécheresse. Plusieurs mécanismes physiologiques potentiellement impliqués ont été décrits et les analyses de la transmission de caractères écophysologiques ou agronomiques intéressants ont permis la création de « matériels d'étude » à partir des ressources génétiques de certaines espèces. La récente implication de la biologie moléculaire a permis de mettre en évidence plusieurs gènes candidats pour une participation à la tolérance à la sécheresse.

Cet ensemble de réflexions conduit à définir des stratégies d'amélioration basées sur les étapes suivantes :

- l'identification et la hiérarchisation des caractères de tolérance ;
- la validation de ces caractères par la sélection (sélection divergente, lignées isogéniques) ;
- leur étude génétique ;
- la recherche de marqueurs moléculaires de ces caractères.

Les caractères d'adaptation aux stress : de leur identification à l'étude de leur héritabilité

Multiplicité des caractères morphophysologiques d'adaptation

La mise en œuvre des stratégies qui viennent d'être décrites suppose la description et l'étude de nombreux caractères phénologiques ou morphophysologiques d'adaptation. Les mécanismes liés à ces caractères interviennent fréquemment en interaction : l'analyse de ces interactions constitue donc un préalable indispensable à la définition des objectifs de sélection.

• **L'esquive** permet à la plante de réduire ou d'annuler les effets du stress hydrique en évitant que le stress ne se produise au cours du cycle et, en particulier, au cours d'une phase sensible ou critique. La précocité chez les céréales à paille cultivées en zone méditerranéenne (blé, orge, avoine...), la brièveté du cycle des cultures pluviales des zones tropicales sèches (mil, sorgho, arachide, niébé...) sont des mécanismes d'évitement qui ont d'ailleurs été largement exploités par les agriculteurs et les sélectionneurs. L'augmentation de la précocité n'est toutefois pas sans inconvénients [2]. De nombreux travaux ont montré l'existence d'une relation positive entre longueur du cycle et rendement potentiel : le recours à une stratégie d'évitement conduit ainsi à « sacrifier » une part de productivité, ce qui peut être inopportun lorsque le climat présente une grande variabilité. Un plus grand décalage peut constituer un avantage lors de la reprise en croissance après un stress court mais sévère : les plantes tardives, plus jeunes, présentent généralement une meilleure capacité de récupération. Par ailleurs, en cas de gels tardifs (zones continentales ou d'altitude), les génotypes tardifs ont une plus grande probabilité d'éviter cet accident.

• **L'évitement** est lié à la capacité de la plante à maintenir un potentiel hydrique élevé. Ceci peut être obtenu par une

Summary

Genetic adaptation to drought

E. Belhassen, D. This, P. Monneveux

Crop yield components are influenced by two major groups of factors: genetic and environmental. The latter are mainly related to the soil and air characteristics of water status and temperature. Various types of water deficit lead to "drought", inducing stress and a consequent reduction in yield.

A number of drought-tolerance strategies have been identified in crop plants: escape (crop cycle limited to favourable periods), avoidance of dehydration (plant maintains a high hydric potential under dry conditions), and tolerance (plant resists the effects of a low hydric potential). Due to the complexity of the mechanisms involved, breeding for drought-tolerance is a multidisciplinary process requiring physiological, genetic and molecular approaches in order to identify the transmissible characters of tolerance and validate their possible applied value.

The wide range of drought-adaptation strategies shown by higher plants can be classified according to effect. The characteristics or mechanisms used to avoid the effects of drought may be phenotypic, morphological or physiological. Avoidance consists in maintaining a sufficient water balance under drought conditions, for example, by increasing water uptake, reducing evapotranspiration, etc. Several species have developed tolerance to water deficit, sensu stricto, through mechanisms such as osmotic adjustment.

Osmotic adjustment is now seen to be a major adaptation mechanism for drought-tolerance (Table 1). It allows important physiological activities to function under dry conditions and should have little negative effect on the yield potential. To express the global behaviour of a plant genotype when exposed to drought, various "susceptibility indexes" or "drought-resistance indexes" were calculated (Table 2). The indexes should, however, be viewed with caution, since most of them penalise high-yielding varieties, while others favour low-yielding, "rustic" varieties rather than the valuable, stable-yielding varieties.

Due to the various types of stress and adaptation mechanisms involved, selecting for drought tolerance is a difficult challenge. Compared with new breeding strategies, "empirical" breeding methods proved to be relatively inefficient. Higher success rates must therefore be sought, and this is where physiological criteria and molecular biology may be used. The possibilities offered by molecular genetics, such as QTL (Quantitative Trait Loci) and candidate genes, are discussed in terms of their practical value to selection.

The search for molecular markers to trace tolerance to hydric stress in plants has recently been intensified. Stress-inducible reactions have been characterised in terms of mRNA and protein synthesis. For dehydration and hydration, the seed has turned out to be suitable model. In many cases, abscisic acid, considered a "stress hormone", has been shown to play a part. The polymorphism of molecular markers was studied, and DNA probes to trace stress-tolerance were characterised.

It is concluded that, under conditions of low environmental constraints, high-yield potential should be chosen as a criterion for variety selection, while in areas of high or erratic environmental constraints, yield variability in space and time should be considered first.

Hence, based on the analysis of interactions between genotype and environment (Fig. 1) under a wide range of situations, a global selection strategy is proposed. New tools – physiological, genetic and molecular – should therefore be divided and integrated into the search for plant tolerance to drought using a correlative method (Fig. 2).

Cahiers Agricultures 1995 ; 4 : 251-61.

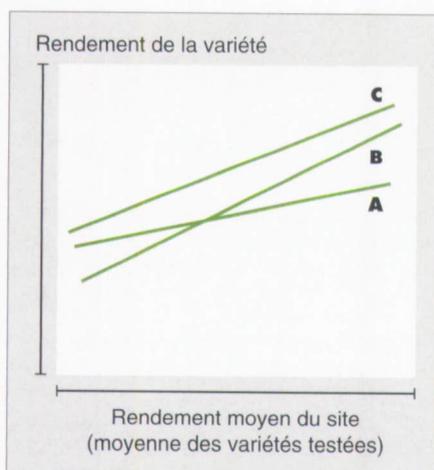


Figure 1. Analyse du comportement variétal (régression rendement de la variété/rendement moyen sur le site). **A:** « rustique », à faible productivité, mais maintenant un assez bon niveau de rendement en conditions difficiles ; **B:** variété productive, mais dont le rendement est fortement affecté en conditions difficiles ; **C:** variété à rendement stable, à large adaptation.

Figure 1. Analysis of varietal behaviour (regression line of variety yield/mean yield per plot). **A:** « rustic » low-yield variety, maintaining good levels of yield under unfavourable conditions ; **B:** productive variety, whose yield is strongly affected by unfavourable conditions ; **C:** stable-yield variety, with broad adaptation.

réduction de la transpiration, qui est souvent associée à une réduction de la productivité [4] : la limitation de la transpiration est en effet en grande partie obtenue par une fermeture des stomates, qui limite l'assimilation du CO₂ et la photosynthèse. D'autres mécanismes, moins « contre-productifs », peuvent toutefois également entrer en jeu : maintien d'une teneur élevée en CO₂ dans la chambre sous-stomatique [5], ou recyclage du CO₂ issu de la respiration [6]. Depuis quelques années, il a été montré chez de nombreuses espèces que la fermeture des stomates et l'élongation de la feuille sont sensibles à des messages émis par les racines et transmis aux feuilles *via* le xylème, messages « informant » ces dernières de la réduction des disponibilités en eau au niveau du sol [7]. L'acide abscissique (ABA) apparaît, suite à des travaux récents, comme une composante majeure mais non exclusive de cette signalétique [8].

En cas de stress hydrique, la transpiration épidermique joue un rôle important ; elle peut être définie comme la somme des transpirations s'effectuant par la cuticule et par les stomates incomplètement fermés. La conductivité

hydraulique de la cuticule est liée à la présence de cires présentes au sein de la matrice cuticulaire et sur la cuticule. Les dépôts de cires épicuticulaires présentent différentes formes et structures, liées à leur composition [9].

La transpiration peut enfin être affectée par le phénomène d'enroulement foliaire [10], considéré comme un indicateur de perte de turgescence en même temps qu'un caractère d'évitement de la déshydratation.

Le maintien du potentiel hydrique foliaire est également lié à une optimisation de l'absorption de l'eau par les racines liée à un ensemble complexe de caractères morphologiques racinaires : profondeur, masse et volume, ramification. L'importance relative de chacun de ces caractères, qui conditionne l'« architecture racinaire » du végétal, doit être considérée en fonction du type de sécheresse [11].

• **La tolérance**, dans le cas d'un abaissement du potentiel hydrique, s'exprime par un maintien de la turgescence, rendu possible grâce au phénomène d'ajustement osmotique ; cette capacité d'ajustement osmotique d'un végétal est liée à sa capacité à accumuler, au niveau symplasmique et de manière active, certains solutés [2]. L'ajustement osmotique permet une protection des membranes et des systèmes enzymatiques [12], en particulier au niveau des organes jeunes [13]. Les solutés, dont l'accumulation permet la diminution du potentiel osmotique et qui contribueraient ainsi à l'ajustement osmotique, sont :

- les ions inorganiques, tels que le potassium qui contribue à 40 % environ de l'osmolarité [14] ; le nitrate pourrait également jouer, chez certaines espèces, un rôle important : sa teneur augmente considérablement, en cas de stress hydrique, dans les feuilles immatures de tournesol [15] ;
- les sucres solubles auraient un rôle majeur dans l'ajustement osmotique ; leur participation à l'abaissement du potentiel osmotique a été mise en évidence chez le sorgho [15] et le blé [16] ;
- les acides aminés : la teneur en acides aminés libres augmente significativement en situation de déficit hydrique chez le sorgho et le tournesol ; chez cette dernière espèce, cela explique 18 % de la baisse du potentiel osmotique [15]. Parmi ces acides aminés, la proline semble jouer un rôle particulièrement important : son accumulation en cas de stress hydrique est spectaculaire ; on lui attribue un rôle d'osmoticum au niveau du cytosol et au niveau de la vacuole, mais aussi un rôle

dans la protection des membranes et des systèmes enzymatiques et dans la régulation du pH [17] ;

– les acides organiques : l'acide malique est quantitativement important chez la plupart des espèces cultivées [18] ; il contribuerait (pour une assez faible part toutefois) à l'abaissement du potentiel osmotique chez le sorgho [19].

L'ajustement osmotique apparaît aujourd'hui comme un mécanisme majeur d'adaptation à la sécheresse ; l'intérêt croissant qui lui est porté est lié à différents facteurs (tableau 1) [10, 20-24] : l'ajustement osmotique permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques (photosynthèse, transpiration, croissance...) ; il peut intervenir à tous les stades du développement et son caractère inductible suggère qu'il n'a pas (ou peu) d'incidence sur le rendement potentiel.

• **La résistance à la déshydratation** est liée à une réduction de l'activité chimique de l'eau, à une réduction de l'hydratation des macromolécules et à une altération des membranes cellulaires. Malgré l'insuffisance de la connaissance des effets de la déshydratation à l'échelle cellulaire, plusieurs tests ont été mis au point qui permettent d'évaluer empiriquement l'impact physiologique de la perte d'eau ; parmi ces tests, on peut citer par exemple le test de Jordan et Sullivan [25], consistant en une mesure conductimétrique de l'efflux d'ions consécutif à la perte d'intégrité des membranes. Les mesures d'émission de fluorescence des chlorophylles ont été, au départ, présentées comme une méthode d'appréciation globale des effets non stomatiques de la déshydratation sur les membranes chloroplastiques ; la réalité est sans doute plus complexe, ces mesures intégrant également les effets stomatiques de la déshydratation [26]. De nombreuses substances à rôle osmorégulateur ont également un rôle de protection au niveau des membranes.

L'identification et la hiérarchisation des caractères phénologiques et morphologiques de tolérance

Face à la multiplicité des caractères d'adaptation, il convient d'effectuer parmi eux un tri. Le choix des caractères

Tableau 1

Intérêt des mesures de capacité d'ajustement osmotique en tant que critère d'évaluation de la tolérance au stress hydrique

Type d'adaptation	- inductible
Facteur d'induction	- teneur en eau du sol
Rôle	- maintien de la turgescence - maintien de la croissance [20] - retardement de l'enroulement et de la sénescence foliaires [10] - régulation stomatique [21]
Facilité de mesure	- mesures conjointes de potentiels hydrique, osmotique et de turgescence, et de teneur relative en eau - dosages d'osmolytes (difficiles à relier aux capacités d'ajustement)
Relations avec le comportement agronomique	- relations entre capacité d'ajustement et rendement en grains sous stress [22, 23]
Variabilité génétique	- élevée [23, 24]
Déterminisme génétique	- caractère monogénique récessif [23]

Value of osmotic adjustment measurements as criterion of water stress tolerance

à sélectionner est important : il peut être effectué en recherchant, dans le cadre d'essais réalisés dans différentes conditions environnementales, les relations existant entre le rendement ou certains indices exprimant la tolérance du génotype ainsi que l'expression de certains caractères morphophysiologiques ou phénologiques ; cette approche, décrite en détail par Acevedo [27], a été reprise par de nombreux sélectionneurs et a permis d'identifier les principaux caractères associés à différents types de sécheresses. Elle présente toutefois de sérieuses limitations :

- plusieurs « indices de tolérance », ou « indices de sensibilité », ont été proposés, faisant tous intervenir le rendement sous stress et le rendement potentiel (tableau 2) [22, 28-30]. Or, le fait de prendre en compte l'un quelconque de ces indices comme base de calcul des corrélations conduit à des interprétations très diverses : le mode de calcul de la plupart de ces indices « pénalisant » très fortement les génotypes à rendement potentiel élevé, des valeurs très élevées caractérisent plutôt des génotypes rustiques à faible productivité que des génotypes à rendement stable et élevé. Par ailleurs, certains modèles font intervenir la précocité, faisant ainsi abstraction de

la capacité d'évitement ; une manière de contourner cette difficulté consiste à mettre en rapport ces indices et la productivité : les variétés à indice de tolérance élevé (rendement stable) et à rendement potentiel élevé sont les plus intéressantes ;

- seuls les caractères facilement mesurables au champ (caractères phénologiques, composantes du rendement, caractères morphologiques et certains caractères physiologiques) peuvent entrer dans ce type d'analyse ;

- comme dans le cas des études d'interactions génotype/milieu, ces analyses doivent prendre en compte plusieurs lieux et plusieurs années pour intégrer au mieux la variabilité environnementale (spatiale et interannuelle), ce qui induit des dispositifs expérimentaux relativement lourds.

La validation des caractères morphophysiologiques de tolérance au déficit hydrique

Les paramètres morphophysiologiques retenus ne peuvent, en toute rigueur, être utilisés en sélection qu'après que leur rôle effectif dans la tolérance a été

vérifié et que leur héritabilité est suffisante pour donner prise à la sélection. La validation du rôle de ces caractères peut être effectuée soit en créant des lignées isogéniques, soit en appliquant un schéma de sélection divergente. La création de lignées isogéniques n'est en fait, en l'état actuel des recherches, réalisable que pour des caractères morphologiques à déterminisme génétique simple : des lignées isogéniques pour la glaucescence [31] ont permis de décrire le rôle de ce caractère dans l'utilisation de l'eau par la plante. Dans le cas de caractères physiologiques (à déterminisme génétique plus complexe), il est plus réaliste d'envisager la création de lignées issues de sélection divergente. Des exemples de schéma de sélection divergente [32, Al Hakimi (communication personnelle)] constituent également un exemple de sélection divergente pour divers caractères morphophysiologiques (volume racinaire, maintien de la teneur relative en eau, rapport isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) conduite sur des populations issues de croisements interspécifiques.

L'étude génétique des caractères morphophysiologiques de tolérance au déficit hydrique

L'étude génétique des caractères de tolérance au déficit hydrique implique d'étudier ces caractères, par exemple sur des populations ségrégantes F2, F3, et éventuellement BC1 (issues d'un rétrocroisement ou *back-cross*). La principale difficulté, sur le plan expérimental, réside alors dans le fait que les mesures physiologiques souvent lourdes doivent être conduites sur un grand nombre d'individus hétérozygotes différents, ce qui interdit par ailleurs toute répétition de ces mesures. Il n'est dès lors pas étonnant que les études de transmission ou d'héritabilité des caractères physiologiques soient peu nombreuses.

Une variabilité génétique importante a pu toutefois être mise en évidence en ce qui concerne l'évitement de la déshydratation. Chez le sorgho, par exemple, on a noté [2] des potentiels hydriques foliaires, dans les conditions du champ, compris entre -1,34 et -1,83 MPa.

La conductance stomatique présente une grande variabilité génétique [33]. Chez le coton, des effets additifs et de dominance

ont été mis en évidence et l'héritabilité a été évaluée à 0,25 [34]. La capacité d'accumulation d'ABA (qui conditionne la fermeture des stomates) présente des variations génétiques importantes [35], mais dépend également de l'âge de la plante, et du potentiel hydrique foliaire [36, 37].

Chez le sorgho [38], la présence de cires épicuticulaires est contrôlée par un seul gène dominant Bm : des travaux plus récents [39] indiquent que l'absence de cires est conditionnée par deux locus (Bm1 et Bm2), le caractère de dispersion des cires (*sparse-bloom*) étant contrôlé par des allèles récessifs correspondant à trois locus au moins (h1, h2 et h3). Les deux caractères ségrègent de manière indépendante et aux différentes combinaisons correspondent divers types et quantités de cires. La glaucescence est contrôlée, chez le blé, par une série de gènes (w1, W1, W1', W2a, W2b, W2') correspondant aux génomes B et D [40].

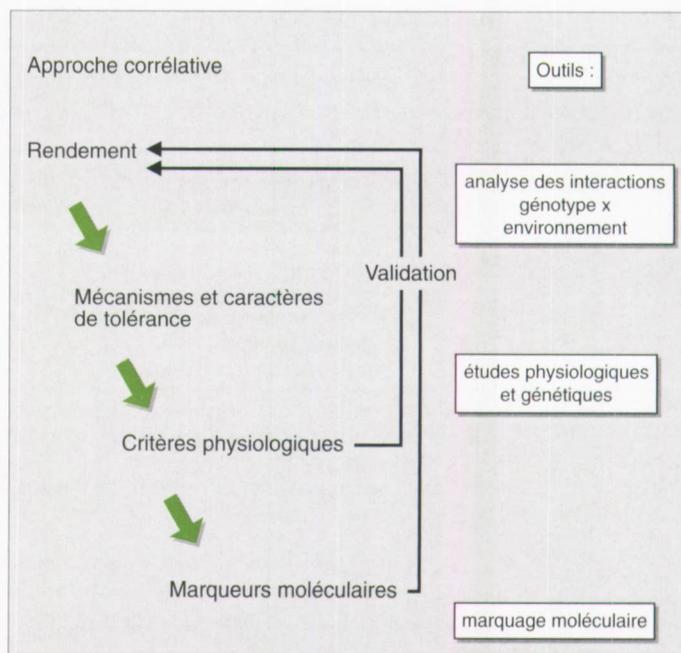
Une variabilité génétique très importante a pu être notée pour la plupart des caractères racinaires. En revanche, les études d'héritabilité sont plutôt rares. Chez le riz [41], l'héritabilité de la profondeur racinaire, du nombre de racines et du rapport de masse racines/parties aériennes est faible. La longueur et le nombre des racines étaient contrôlés par des allèles dominants chez l'un des parents, le rapport racines/parties aériennes étant, quant à lui, contrôlé par des allèles dominants ou récessifs, selon les parents ; des effets additifs et de dominance ont été notés par ces auteurs pour tous ces caractères, dont l'héritabilité est d'un niveau moyen. Les travaux conduits ultérieurement [42] ont confirmé l'existence de ces effets d'additivité et de dominance ; ces auteurs ont également mis en évidence l'existence de relations étroites entre caractères racinaires. Le nombre de racines séminales apparaît fortement héritable [43].

Une variabilité génétique importante de la capacité d'ajustement osmotique a été mise en évidence chez le blé [23], l'orge [24] et le tournesol [44]. Les études génétiques de la descendance d'un croisement entre génotypes à capacités d'ajustement contrastées [45] suggère un déterminisme simple (deux allèles d'un même locus, « forte capacité d'ajustement », de nature récessive).

L'étude de ces caractères physiologiques a apporté de précieuses informations sur le fonctionnement de la plante face au stress. Cependant, leur mesure est souvent fastidieuse et peut difficilement être

Figure 2. Approche corrélative, validations des critères et des marqueurs, et intégration des outils physiologiques, génétiques et moléculaires : une stratégie globale d'amélioration génétique de la tolérance aux stress abiotiques des plantes cultivées.

Figure 2. Correlative method - validation of criteria and markers, and integration of physiological, genetic and molecular tools - a holistic breeding strategy for crop tolerance to abiotic stress.



envisagée dans le cas d'effectifs importants (populations ségrégeantes, ressources génétiques...). La recherche d'outils et d'approches permettant la prise en compte de la variabilité génétique a été entreprise et les techniques de marquage moléculaire sont, dès lors, devenues des outils potentiels de nombreux programmes de recherche.

L'utilisation des marqueurs moléculaires pour l'amélioration de la tolérance au déficit hydrique

Le développement des techniques de biologie moléculaire a ouvert une nouvelle voie pour l'étude des réactions de la plante face à un stress, au niveau des régions chromosomiques impliquées et de la modulation de l'expression du génome. En tentant de dégager, parmi ces réactions, celles susceptibles de conférer une tolérance au stress, il devient même envisageable, par l'ingénierie génétique, de transférer les parties du génome intéressantes et de surexprimer (ou, au contraire, de bloquer) des gènes dans des plantes d'intérêt agronomique. Encore faut-il,

dans une première étape, identifier les gènes potentiellement impliqués dans les mécanismes de tolérance (gènes candidats qu'il peut être intéressant de transférer) et définir un contexte génétique adéquat.

Recherche de marqueurs inductibles de réponse au stress

Il est possible d'analyser les modifications du génome se produisant au cours du stress, et ce au niveau de la transcription (lecture de la partie codante du gène et synthèse d'ARN messenger), de la traduction du messenger en protéines et des modifications post-traductionnelles des protéines. Les techniques d'électrophorèse et d'hybridation moléculaire permettent de séparer et repérer des protéines et ARNm nouvellement apparus ou disparus dans une plante.

Plusieurs stratégies ont fourni des informations importantes sur l'induction des produits d'expression lors d'un stress hydrique.

La première approche consiste à induire un stress sur une plante entière ou une plantule, puis à suivre les modifications au niveau des protéines ou des ARN messagers au cours du stress. On peut ensuite remonter aux gènes correspondants en utilisant les protéines ou ARNm spécifiques du stress pour fabriquer des sondes destinées à cribler des banques de gènes. Ces banques géno-

miques représentent l'ADN d'une plante, fragmenté et isolé par morceaux dans ce que l'on appelle des vecteurs de clonage, qui permettent l'amplification de ces fragments par une bactérie ou un virus.

Plusieurs gènes ont été identifiés grâce au suivi de l'expression génique au cours du développement et, notamment, lors de la formation de la graine ou lors de sa germination. Au cours de ces phénomènes, se produit « naturellement » une déshydratation ou une réhydratation importantes auxquelles les angiospermes se trouvent de fait adaptés.

Connaissant les voies métaboliques impliquées dans la réponse au stress, on peut tenter de cloner les gènes correspondant aux enzymes clés de ces réactions et analyser leur modulation d'expression au cours du stress ou modifier leur niveau d'expression et suivre la réaction de la plante.

L'étude des mutants pour ces voies métaboliques ou la transmission du message hormonal de stress peut donner des informations supplémentaires sur les régions du génome impliquées.

Des résultats originaux ont été obtenus jusqu'à présent par ces différentes approches. On a ainsi pu mettre en évidence toute une panoplie de gènes régulés au cours du stress hydrique, selon une séquence précise d'événements. De la séquence des gènes, on a pu déduire la séquence des protéines correspondantes et, dans certains cas, des fonctions ont été suggérées par homologie avec des séquences connues.

De bonnes revues de l'ensemble de ces gènes ont été présentées [46-49]. Les gènes impliqués peuvent être regroupés en petites familles multigéniques possédant des caractéristiques structurales communes. Bon nombre d'entre eux (gènes « RAB » entre autres) sont inducibles par une hormone végétale, l'acide abscissique, souvent considérée comme « messenger » du stress. Parmi les gènes exprimés en fin d'embryogenèse (dits gènes LEA), certains pourraient coder pour des protéines jouant un rôle par leur liaison avec l'eau, leur pouvoir osmoprotecteur, comme canaux ioniques, ou encore comme protéines régulatrices. Certains gènes sont spécifiquement exprimés dans la graine, mais d'autres s'expriment également dans les parties végétatives au cours d'une déshydratation poussée. Les niveaux de régulation de ces gènes sont donc très divers, tant d'un point de vue spatial que de celui du développement. Par ailleurs,

Tableau 2

Présentation de différents modes de calcul des « indices de sensibilité à la sécheresse »

Indice de sensibilité à la sécheresse « *Drought Susceptibility Index* » de Fischer et Maureer [28] ;

$$S = Y_d/Y_p$$

Y_d = rendement en grains en conditions de sécheresse ;

Y_p = rendement en conditions « optimales » (irriguées).

Indices de stabilité :

– régression rendement variétal/rendement du site ;

– rendement moyen de la variété sur l'ensemble des sites ;

– carré moyen de la déviation S_d^2 ;

– coefficient de détermination r^2 [22].

Indice de résistance à la sécheresse « *Drought Resistance Index* » de Bidinger *et al.* [29] :

$$I = (Y_a - Y_s)/SE_s$$

Y_a = rendement en conditions de stress ;

Y_s est obtenu par ajustement, en utilisant l'équation $Y_s = a + b_1(Y_c) + b_2(b_1) + b_3(b_1^2)$,

avec Y_c = rendement en conditions irriguées,

et b_1 = nombre de jours entre semis et floraison.

Indice de sensibilité à la sécheresse « *Drought Susceptibility Index* » de Acevedo [30] :

$$S = (1 - Y_d/Y_p)/D$$

Y_d = rendement en conditions de sécheresse ;

Y_p = rendement en conditions favorables (irriguées) ;

D = « intensité de la sécheresse » = $1 - Y_{dm}/Y_{pm}$;

Y_{dm} = moyenne de rendement de l'essai, en conditions de sécheresse ;

Y_{pm} = moyenne de rendement de l'essai, en conditions favorables (irriguées).

Various calculations used for drought susceptibility indexes

l'ajustement osmotique, défini comme la capacité des plantes à accumuler activement des solutés pour maintenir la turgescence, apparaît chez de nombreuses espèces comme un mécanisme clé dans la tolérance à la déshydratation. Or de nombreux gènes impliqués dans l'ajustement osmotique (synthèse des osmolytes, pompes ioniques ou aqueuses...) voient leur expression être modulée au cours du stress. Finalement, le rôle de ces gènes « candidats » dans la réponse au stress peut se situer au niveau des différentes voies métaboliques, de la régulation de l'expression du génome ou de la création et de la reconnaissance du signal de stress.

Deux objectifs se dessinent à partir de ces travaux :

– ces gènes peuvent être utilisés pour transformer des plantes et étudier ainsi

leur rôle dans les plantes transgéniques obtenues [50, 51] ;

– l'étude des séquences régulatrices présentes en amont de ces gènes et des éléments régulateurs agissant en « trans » (c'est-à-dire codés en un autre endroit du génome) permet d'aborder le problème de la régulation génique. Des séquences consensus de réponse à l'acide abscissique ont été déjà déterminées [52]. D'autres gènes, en revanche, ne présentent pas ces séquences tout en restant inducibles par le stress hydrique. Des messagers hormonaux tels que l'acide jasmonique peuvent enfin intervenir dans le cas de stress plus poussés [53, 54].

L'approche moléculaire pose elle-même des problèmes :

– tous ces gènes induits par le stress ont-ils vraiment un rôle dans l'acquisition de

la tolérance au stress, ou bien ne font-ils que marquer le stress subi par les plantes ? – comment les relier aux critères physiologiques précédemment définis et les utiliser dans un schéma de sélection ?

– la transformation d'une plante par un petit nombre de gènes dans n'importe quel fond génétique est-elle suffisante pour conférer à la plante une meilleure tolérance au stress ?

Ces problèmes ne pourront sans doute être résolus que par un retour à la physiologie de la plante et une analyse génétique poussée.

Parallèlement à l'approche analytique, une autre stratégie consiste à rechercher un maximum de marqueurs moléculaires du stress, qu'ils interviennent directement par une structure codante particulière (gène « cible ») ou qu'ils n'agissent que par liaison génétique à un gène « cible ». Ces marqueurs serviront alors à repérer, sur un génome donné, les zones chromosomiques clés dans l'acquisition de la tolérance au stress hydrique, régions dont on pourra suivre l'évolution au cours de programmes de sélection. L'idée principale est de localiser et « étiqueter », au niveau du génome des plantes les plus tolérantes, les gènes ou séquences impliqués dans cette tolérance, afin de pouvoir suivre aisément leur devenir au cours de programmes de sélection.

Étude du polymorphisme de marqueurs moléculaires et relation avec la tolérance au stress

Il est possible d'analyser directement des différences existant au niveau du génome végétal par différentes techniques de marquage moléculaire [55]. On peut tenter de les relier à des différences de comportement face au stress hydrique. Il s'agit donc de rechercher des relations entre le marqueur et le comportement en conditions limitatives.

Ainsi, un polymorphisme de type RFLP (*restriction fragment length polymorphism*) peut être recherché entre un grand nombre de génotypes à comportement contrasté face au stress hydrique. On peut rechercher des corrélations entre le polymorphisme observé et une différence de comportement vis-à-vis du stress [56]. S'il existe une corrélation statistique forte entre la présence d'allèles donnés au

locus de certains marqueurs et un caractère de tolérance, ces marqueurs pourront être utilisés dans une seconde étape de recherche de liaison génétique sur des populations en ségrégation pour confirmer leur validité en tant que marqueur du stress.

On peut utiliser, comme sonde, des séquences ADNc ou génomiques correspondant à des gènes impliqués dans la réponse au stress hydrique [57]. Les allèles statistiquement corrélés à un caractère de tolérance pourraient éventuellement correspondre à une séquence codant pour un gène plus exprimé ou plus efficace dans la réponse au stress.

Recherche de QTL « sécheresse » : la génétique moléculaire du stress

Le terme QTL (*quantitative trait loci*) désigne les locus déterminant un caractère quantitatif généralement de type multigénique. La recherche de QTL vise à localiser des zones du génome (trouver les locus) impliquées dans la variation de ce caractère [58].

Schématiquement, on mesure la valeur du caractère analysé (morphologique, agronomique ou physiologique) sur une descendance en ségrégation sur laquelle aura préalablement été établie une carte génétique sommaire. Les descendance en ségrégation analysables sont des plantes issues du croisement contrôlé de type rétro-croisement, F2 (autofécondation d'un hybride entre deux variétés), lignées recombinantes ou HD (haploïdes doublés issus de la production d'haploïdes à partir d'un hybride entre deux variétés). Ces populations permettent de suivre la coségrégation de marqueurs et/ou de caractères agronomiques intéressants.

Toutes les méthodes de recherche de QTL sont basées sur des études de liaison génétique entre les QTL et des marqueurs moléculaires. S'il existe des QTL, chacun sera entouré par des marqueurs qui n'en sont pas trop distants. On pourra donc exploiter les fréquences de recombinaison entre les QTL et leurs marqueurs les bordant dans une population en ségrégation. Des logiciels très performants de type Mapmaker-QTL permettent de

résoudre ces équations pour tous les couples de marqueurs adjacents, localisant ainsi les différents QTL sur le génome.

En recherchant des QTL, on peut trouver plusieurs régions encadrées par des marqueurs moléculaires, dont la variation allélique est liée à la valeur phénotypique, notamment sur la tomate pour la quantité de sucres solubles, la masse et le pH des fruits [59], ce qui est cohérent avec l'idée d'un caractère plurigénique. Par ailleurs, plusieurs QTL, correspondant à différents paramètres physiologiques de mesure de tolérance au stress, sont susceptibles de se trouver au même locus sur un chromosome donné ; cette région présenterait alors un grand intérêt pour une sélection multicaractère.

Si, dans ces mêmes régions chromosomiques, il est possible de localiser un certain nombre de gènes candidats (les gènes répondant au stress), cela renforcerait leur caractère de gènes cibles et confirmerait également la validité des QTL. Si, en revanche, il n'est pas possible de localiser des gènes candidats connus au niveau de certains QTL, on envisagera de repérer de nouveaux gènes candidats ou séquences régulatrices dans ces régions du génome.

L'approche QTL est donc une stratégie possible pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse. Des QTL liés à la tolérance au froid sont déjà connus chez l'orge [60]. Des QTL liés à la production d'acide abscissique ont été mis en évidence sur le blé tendre et le maïs [61] et de nombreux travaux sont en cours concernant la recherche de QTL liés à d'autres critères physiologiques de la tolérance aux stress.

Il faut néanmoins définir les limites de cette méthode : l'existence d'interactions QTL/environnement et l'extrapolation des QTL à d'autres génotypes restreignent leur utilisation. Par ailleurs, cette méthode est dépendante de la définition des critères de tolérance à mesurer, ainsi que de leur signification véritable dans « la » tolérance ou les différents types de tolérance possible : le choix des critères physiologiques de mesure de la tolérance au stress conditionne en effet la pertinence de la technique QTL. L'objectif général de toutes les approches basées sur la recherche de QTL vise, à terme, à mettre en place des programmes de « sélection assistée par marqueurs » (SAM) de variétés tolérantes aux stress.

Quelles approches retenir ?

La productivité comme objectif, ou plutôt la stabilité ?

Dans les zones écologiquement favorables ou à faibles contraintes environnementales, le choix du rendement potentiel (ou aptitude génétique au rendement) comme objectif de sélection s'avère relativement justifié dans la mesure où les conditions de milieu (sol, climat, techniques culturales) permettent l'expression de cette aptitude génétique [62]. Dans les régions à contraintes environnementales fortes et erratiques, la productivité ne peut être retenue comme objectif de sélection, des niveaux de rendement proches du rendement potentiel ayant de très faibles probabilités d'être atteints. La définition des objectifs passe dans ces zones par une analyse de variabilité des rendements intégrant l'analyse de la variabilité environnementale spatiale et interannuelle (en d'autres termes par une analyse des interactions génotype/milieu) ; dans le cas contraire, la tentation est grande pour le sélectionneur de choisir un génotype sur la base de son comportement dans une gamme étroite d'environnements, ce qui peut conduire à un certain nombre de surprises quant au comportement ultérieur du génotype, par exemple lorsque celui-ci sera multiplié et diffusé dans des environnements variés.

Le rendement, un critère de sélection pertinent ?

De nombreux travaux [63, 64] aboutissent à la conclusion que la sélection pour le rendement (et ses composantes) est peu efficace en conditions environnementales défavorables, la variance génétique et l'héritabilité de ce caractère étant, dans ces conditions, peu élevées. La possibilité, pour obtenir des génotypes tolérants au stress, d'effectuer la sélection en conditions favorables, ou défavorables, a été discutée [65] ; la distinction entre « milieux favorables » et « milieux défavorables » implique une caractérisation précise de ces milieux, une quantification des stress subis et des pressions de sélection appliquées ; de plus, la capacité d'un génotype à produi-

re une quantité élevée de grains dans un milieu caractérisé par des contraintes données peut dépendre de caractères aussi différents que :

- des adaptations spécifiques liées à une grande rusticité (production de biomasse végétative importante, faible indice de récolte) qui interviendront surtout dans des milieux à très fortes contraintes ;
- des adaptations « inductibles », à faible coût énergétique cumulé, compatibles avec une productivité élevée (comme cela semble être le cas pour l'ajustement osmotique par exemple) ;
- des « adaptations » recouvrant en fait des « effets résiduels » de potentiels élevés de rendement, qui s'expriment surtout dans des milieux favorables ou à contraintes modérées.

Il convient bien entendu d'éviter que les milieux (sol, climat, techniques) dans lesquels est pratiquée la sélection présentent une trop grande disparité avec les milieux où les futures variétés devront être cultivées.

L'incapacité du rendement à être utilisé comme seul critère de sélection en conditions environnementales difficiles conduit à définir et à mettre en œuvre une véritable « stratégie de sélection » permettant une identification, une description et une validation des caractères de tolérance, une étude génétique de ces caractères et la recherche de marqueurs moléculaires leur étant associées.

Stratégie globale de sélection : l'analyse des interactions génotype/milieu

Dès 1974, Reitz [66] regroupe les variétés d'espèces cultivées en trois catégories (figure 1) :

- les variétés maintenant des rendements élevés dans une large gamme d'environnements ;
 - les variétés assurant une production relativement élevée de grains dans les environnements à fortes contraintes (souvent qualifiées de rustiques) ;
 - les variétés ne donnant de bons rendements qu'en conditions très favorables (notion de variété à haute productivité).
- Différents modèles ont été proposés pour analyser les interactions génotype/milieu. Ils reposent tous sur un suivi du comportement, dans une large gamme de situations différentes, d'un même groupe de variétés ; la stabilité du rendement

d'une variété est évaluée dans la plupart de ces modèles :

- à partir des valeurs du coefficient de régression, du rendement moyen obtenu en prenant en compte l'ensemble des « situations » et du carré moyen de la déviation Sd^2 [67] ;
- à partir du coefficient de détermination r^2 [68].

Ces modèles linéaires d'analyse ont fait l'objet de nombreuses critiques. On leur reproche, en particulier [31] :

- de confondre les effets principaux et les effets d'interaction ;
- de ne pas prendre en compte la non-linéarité évidente des réponses des génotypes aux variations des conditions environnementales.

Des modèles multivariés ont été plus récemment proposés [69] ; le programme AMMI (*additive main effects and multiplicative interactions*) est un exemple d'application de ces modèles pour l'analyse du comportement : il a été appliqué à l'analyse de la stabilité du rendement du blé dur dans le Bassin méditerranéen [31]. En tout état de cause, les modèles d'étude d'interactions génotype/milieu (tant linéaires que multivariés) doivent être considérés :

- comme des modèles purement descriptifs du comportement ; ils relèvent d'une approche biométrique, qui ne cherche ni à définir ni à expliquer le rôle des facteurs de l'environnement ou le fonctionnement biologique de la plante ;
- comme fortement dépendants de l'échantillon génétique testé, c'est-à-dire de la nature des génotypes inclus dans les essais [70].

Les revues bibliographiques [71-74] mettent bien en évidence les limitations de ces modèles en même temps que leur intérêt en vue d'une description succincte des comportements variétaux.

Une intégration des approches physiologiques, génétiques et moléculaires

Ce qui précède montre que des approches plus explicatives des mécanismes de tolérance à la sécheresse (à terme plus efficaces en matière d'amélioration génétique) passent par une intégration croissante à la sélection d'outils physiologiques, génétiques et moléculaires dans le processus de sélection. La démarche retenue dans ce cas est de type « corrélative » (figure 2) :

des relations sont en effet recherchées entre le rendement (ou ses paramètres de stabilité), les mécanismes morpho-physiologiques de tolérance, les critères d'évaluation de ces mécanismes (facilement mesurables et applicables en sélection) et des marqueurs moléculaires de ces critères. Compte tenu des limitations objectives propres à la démarche corrélatrice, des procédures de validation s'imposent : l'analyse des effets sur les caractères agronomiques et le rendement, ainsi que des sélections divergentes (voire assistées par marqueurs) pratiquées, permet de conforter le choix des critères et des marqueurs et de préciser le rôle des caractères correspondants. De telles méthodes n'excluent pas les approches conventionnelles plus empiriques qu'elles complètent, en leur conférant une base plus rationnelle.

Conclusion

La tolérance à la sécheresse est un phénomène complexe, faisant intervenir, face à la pression erratique des contraintes environnementales, de nombreux mécanismes interagissant entre eux et possédant un déterminisme génétique complexe. Face à cette réalité, l'amélioration génétique de la tolérance à la sécheresse ne peut se contenter ni d'une amélioration empirique (qui a d'ores et déjà montré ses limites), ni d'une introduction « à l'aveugle » de caractères de tolérance chez des génotypes productifs. La stratégie à mettre en œuvre dans une telle situation nous semble devoir prendre en compte plusieurs niveaux d'intégration, en définissant pour chacun d'eux un objectif spécifique : la description du comportement global dans des milieux donnés, la caractérisation physiologique, l'analyse génétique des caractères et la recherche de marqueurs pour ces caractères. Ces étapes apparaissent ainsi comme autant de maillons dans une chaîne faisant intervenir des connaissances et compétences en matière de physiologie, de génétique et de biologie moléculaire. La mise en place de programmes basés sur de telles stratégies requiert donc la constitution d'équipes pluridisciplinaires et la mise en place de larges collaborations ■

Références

1. Idso SB, Jackson RD, Pinter PJ, Reginato RJ, Hatfield JL. Normalizing the stress degree day parameter for environmental variability. *Agric Meteorol* 1981 ; 24 : 45-55.
2. Blum A. *Plant breeding for stress environments*. Boca Raton : CRC Press eds, 1988 ; 223 p.
3. Ludlow MM, Muchow RC. A critical evaluation of traits for improving crop yield in water-limited environments. *Adv Agron* 1990 ; 43 : 107-53.
4. Levitt J. *Responses of plants to environmental stress*. New York : Academic Press, 1982 ; 607 p.
5. Ludlow MM. Adaptive significance of stomatal response to water stress. In : Turner NC, Kramer PJ, eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York, 1980 : 123-8.
6. Osmond CB, Winter K, Powels SB. Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants. In : Turner NC, Kramer PJ, eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York, 1980 : 139-45.
7. Gowing DJG, Davies WJ, Jones HG. A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple *Malus domestica* Borkh. *J Exp Bot*, 1990 ; 41 : 1535-40.
8. Sarda X, Vansuyt G, Tusch D, Casse-Delbart F, Lamaze T. Les signaux racinaires de la régulation stomatique. In : *Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale*. Colloque Inra-Ensa-Agropolis. Montpellier : Inra éd. n° 64, 1993 : 75-9.
9. Arous JL, Alegre L, Ali Dib T, Benlaribi M, Monneveux P. Epidermal and stomatal conductance in seedlings of durum wheat landraces and varieties. In : *Physiology-breeding of winter cereals for stressed mediterranean environments*. Montpellier : Inra éd., Colloque n° 55, 1991 : 225-42.
10. Hsiao TC, Bradford KJ. Physiological consequences of cellular water deficits. In : Taylor HM, Jordan WM, Sinclair TR, eds. *Limitations to efficient water use in crop production*. Madison, 1984 : 227-31.
11. Ali Dib T, Monneveux P. Adaptation à la sécheresse et notion d'idéotype chez le blé dur. I. Caractères morphologiques d'enracinement. *Agronomie* 1992 ; 12 : 371-9.
12. Santarius KA. The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost, desiccation and heat resistance. *Planta* 1973 ; 113 : 23-46.
13. Morgan JM. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol* 1984 ; 35 : 299-319.
14. Gaudillière JP, Barcelo MO. Effets des facteurs hydriques et osmotiques sur la croissance des talles de blé. *Agronomie* 1990 ; 10 : 423-32.
15. Jones MM, Osmond CB, Turner NC. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. *Aust J Plant Physiol* 1980 ; 7 : 193-205.
16. Johnson RC, Nguyen HT, Croy LI. Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sci* 1984 ; 24 : 957-62.
17. Venekamp JH, Lampe JEM, Koot JTM. Organic acids as sources for drought-induced

- proline synthesis in field bean plants, *Vicia faba* L. *J Plant Physiol* 1989 ; 133 : 654-9.
18. Clark RB. Organic acids from leaves of several crop plants by gas chromatography. *Crop Sci* 1969 ; 9 : 341-3.
19. Newton RJ, Bhaskaran S, Puryear JD, Smith RH. Physiological changes in cultured sorghum cells in response to induced water stress. II. Solubles carbohydrates and organic acids. *Plant Physiol* 1986 ; 81 : 626-9.
20. Boyer JS. Water transport. *Ann Rev Plant Physiol* 1985 ; 36 : 413-513.
21. Ludlow MM, Fischer MJ, Wilson JR. Stomatal adjustment to water deficits in three tropical grasses and tropical legumes grown in controlled conditions and in the field. *Aust J Plant Physiol* 1985 ; 12 : 131-9.
22. Blum A, Mayer J, Gozlan G. Associations between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant Cell Environ* 1983 ; 6 : 219-25.
23. Morgan JM, Hare RA, Fletcher RJ. Genetic variation in osmoregulation in bread and durum wheats and its relationship to grain yields in a range of field environments. *Aust J Agric Res* 1986 ; 37 : 449-57.
24. Blum A. Osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Crop Sci* 1989 ; 29 : 230-3.
25. Jordan WR, Sullivan CY. Reaction and resistance of grain sorghum to heat and drought. In : House LR, Mughogho LK, Peacock JM, eds. *Sorghum in the Eighties*. Patenchem : Icrisat 1982 ; 131-7.
26. Havaux M. La fluorescence de la chlorophylle *in vivo* : quelques concepts appliqués à l'étude de la résistance de la photosynthèse aux contraintes de l'environnement. In : *Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale*. Colloque Inra-Ensa-Agropolis, Montpellier : Inra éd. n° 64, 1993 : 19-30.
27. Acevedo E. Assessing crop and plant attributes for cereal improvement in water-limited mediterranean environments. In : John Wiley, ed. *Drought tolerance in winter cereals* 1987 : 303-20.
28. Fischer RA, Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars. Grain yield responses. *Aust J Agric Res* 1978 ; 29 : 897-903.
29. Bidingier FR, Mahalakshmi V, Talukdar BS, Alagarswamy G. Improvement of drought tolerance in millet. In : *Drought resistance in crop plants with emphasis on rice*. Los Banos : IRRI, 1987 : 357-65.
30. Acevedo E. Improvement of winter cereals in Mediterranean environments. Use of yield, morphological and physiological traits. In : *Physiology-breeding of winter cereals for stressed mediterranean environments*. Inra-Icarda, colloque Inra n° 64, 1991 : 273-306.
31. Nachit M, Nachit G, Keteta H, Gauch HG, Zobel RW. Use of AMMI and linear regression models to analyze genotype-environment interaction in durum wheat. *Theor Appl Genet* 1992 ; 83 : 597-601.
32. Acevedo E, Ceccarelli S. Role of physiologist-breeder in a breeding program for drought tolerance conditions. In : Baker FWG, ed. *Drought resistance in cereals*. CAB International 1989 : 117-39.
33. Fischer RA, Sanchez M. Drought resistance in spring wheat cultivars. II. Effects on plant water relations. *Aust J Agric Res* 1979 ; 30 : 801-5.

34. Roarke B, Quisenberry JE. Environmental and genetic components of stomatal behavior in two genotypes of upland cotton. *Plant Physiol* 1977 ; 59 : 354-8.
35. Quarrie SA, Jones HG. Genotypic variation in leaf-water potential, stomatal conductance and abscisic acid concentration in spring wheat subjected to artificial drought stress. *Ann Bot* 1979 ; 44 : 323-7.
36. Davies WJ, Tardieu F, Trejo CL. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil ? *Plant Physiol* 1994 ; 104 : 195-202.
37. Else MA, Davies WJ, Whitford PN, Hall KC, Jackson MB. Concentrations of abscisic acid and other solutes in xylem sap from root systems of tomato and castor-oil plants are distorted by wounding and variable sap flow rates. *J Experim Botany* 1994 ; 45 : 317-23.
38. Ayyangar GNR, Ponnaiya BWX. The occurrence and inheritance of a bloomless sorghum. *Curr Sci* 1941 ; 10 : 408-11.
39. Peterson GC, Kritika S, Weibel DE. Inheritance of bloomless and some sparsebloom mutants in sorghum. *Crop Sci* 1982 ; 22 : 63.
40. McIntosh RA. A catalogue of gene symbols for wheat. *Proc 6th Int Wheat Genet Symp* 1983 : 1197-9.
41. Armenta-Soto J, Chang TT, Loresto GC, O'Toole JC. Genetic analysis of root characters in rice. *Sabao J* 1983 ; 15 : 103-8.
42. Ekayanake IJ, O'Toole JC, Garrity DP, Masajo TM. Inheritance of root characters and their relation to drought resistance in rice. *Crop Sci* 1985 ; 25 : 927-33.
43. Derera NF, Marshall DR, Balaam LN. Genetic variability in root development in relation to drought tolerance in spring wheats. *Exp Agric* 1969, 5 : 327-37.
44. Chimenti CA, Hall AJ. Genetic variation and changes with ontogeny of osmotic adjustment in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica* 1993 ; 71 : 201-10.
45. Morgan JM. Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. *Aust J Agric Res* 1983 ; 34 : 607-14.
46. Ledoigt G, Coudret A. Stress hydrique : étude des mécanismes moléculaires et des modifications de l'expression du génome. *Bull Soc Bot Fr* 1992 ; 139 : 175-90.
47. Delseny M, Gaubier P, Hull G, Saez-Vasquez J, Gallois P, Raynal M. Nuclear genes expressed during seed desiccation : relationship with response to stress. In : Basra AS, ed. *Stress induced gene expression in plants*. Reading : Harwood Academic Publish, 1994 : 25-9.
48. Bray EA. Molecular responses to water deficit. *Plant Physiol* 1993 ; 103 : 1035-40.
49. Bartels D, Nelson D. Approaches to improve stress tolerance using molecular genetics. *Plant Cell Environ* 1994 ; 17 : 659-67.
50. Tarczynski MC, Jensen RG, Bohnert HJ. Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol. *Science* 1993 ; 259 : 508-10.
51. Rathinasubapathi B, McCue KF, Gage DA, Hanson AD. Metabolic engineering of glycine betaine synthesis : plant betaine aldehyde dehydrogenases lacking typical transit peptides are targeted to tobacco chloroplasts where they confer betaine aldehyde resistance. *Planta* 1994 ; 193 : 155-62.
52. Mundy J, Shinozaki K, Chua N. Nuclear proteins bind conserved elements in the abscisic acid responsive promoter of rice rab gene. *Proc Natl Acad Sci USA* 1990 ; 87 : 1406-10.
53. Bell E, Mullet JE. Lipoxygenase gene expression is modulated in plants by water deficit, wounding and methyl jasmonate. *Molecular Genet Genetics* 1991 ; 230 : 456-62.
54. Staswick PE, Su WP, Howell SH. Methyl jasmonate inhibition of root growth and induction of a leaf protein are decreased in an *Arabidopsis thaliana* mutant. *Proc Natl Acad Sci USA* 1992 ; 89 : 6837-40.
55. This D, This P. Les principaux types de marqueurs moléculaires applicables à la sélection pour la tolérance à la sécheresse. Avantages et limites. In : *Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale*. Colloque Inra-Ensa-Agropolis. Montpellier : Inra éd. n° 64, 1993 : 405-22.
56. Nachit M, Baum M, Autrique E, Sorrells M, Ali Dib T, Monneveux P. Association of morphophysiological traits with RFLP markers in durum wheat. In : *Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale*. Colloque Inra-Ensa-Agropolis. Montpellier : Inra éd. n° 64, 1993 : 429-33.
57. Weng J, Nguyen HT. Differences in the heat-shock response between thermotolerant and thermosusceptible cultivars of hexaploid wheat. *Theor Appl Genet* 1992 ; 84 : 941-6.
58. Lefort-Buson M., Rodolphe F., Charcosset A. De nouvelles perspectives pour l'analyse génétique des caractères quantitatifs. À la recherche des locus importants. *Biofutur* 1990 ; 91 : 30-7.
59. Paterson AH, Lander ES, Hewitt JD, Peterson S, Lincoln SE, Tanksley SD. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 1988 ; 335 : 721-6.
60. Hayes PM, Blake TK, Chen THH. Quantitative trait loci on barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 7 associated with components of winterhardiness. *Genome* 1993 ; 36 : 66-71.
61. Quarrie SA. Understanding plant responses to stress and breeding for improved stress resistance - the generation gap. In : *Plant responses to cellular dehydration during environmental stress*. American society of plant physiologists, 1993 : 1-22.
62. Monneveux P. Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales ? In : Demarly Y, Chabbi N, eds. *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. Paris : John Libbey Eurotext/Aupef-Uref, 1991 : 165-86.
63. Frey KJ. Adaptation reaction of oat strains selected under stress and non-stress environmental conditions. *Crop Sci* 1964 ; 4 : 55-61.
64. Daday HF, Biner E, Grassia A, Peak JW. The effect of environment on heritability and predicted selection response in *Medicago sativa*. *Heredity* 1973 ; 31 : 293.
65. Ceccarelli S. Wide adaptation : how wide ? *Euphytica* 1989 ; 40 : 197-205.
66. Reitz LP. Breeding for more efficient water-use - is it real or a mirage. *Agric Meteorol* 1974 ; 14 : 3-7.
67. Finlay KW, Wilkinson GN. The analysis of adaptation in a plant breeding program. *Aust J Agric Res* 1963 ; 14 : 742-6.
68. Pedersen AR, Everson EH, Grafius JE. The gene pool concept as a basis for cultivar selection and recommendation. *Crop Sci* 1978 ; 18 : 883-6.
69. Zobel RW, Wright MJ, Gauch HG. Statistical analysis of a yield trial. *Agron J* 1988 ; 80 : 388-93.
70. Brennan PS, Byth DE. Genotype/environmental interactions for wheat yields and selection for widely adapted wheat genotypes. *Aust J Agric Res* 1979 ; 30 : 221-7.
71. Hardwick RC, Wood JT. Regression methods for studying genotype-environment interactions. *Heredity* 1972 ; 28 : 209-22.
72. Freeman GH. Statistical methods for the analysis of genotype x environments interactions. *Heredity* 1973 ; 31 : 339-45.
73. Hewstone C. El analisis de grupos de experimentos y de las relaciones del genotipo y el medio ambiente sobre el rendimiento de variedades comerciales de trigo. In : *Analisis del rendimiento de variedades comerciales de trigo y de algunos factores del medio ambiente que lo afectan en el sur de Chile*. Temuco : Publication INIA n° 11, 1979 : 3-19.
74. Fox PN, Rosielle AA. Reference sets of genotypes and selection for yield in unpredictable environments. *Crop Sci* 1982 ; 22 : 1171-6.

Résumé

Les mécanismes qui interviennent dans l'adaptation des plantes cultivées à la sécheresse sont nombreux : les caractères phénologiques, morphologiques et physiologiques auxquels ils sont liés sont décrits et classés tandis que certaines interactions entre ces mécanismes sont relevées. Après présentation des mécanismes d'adaptation aux milieux à fortes contraintes environnementales, une analyse critique des stratégies d'amélioration pour la tolérance est proposée, portant sur des études conduites à différents niveaux (génome, plante, peuplement) et utilisant divers outils physiologiques, génétiques et moléculaires.