

## 1.1.2. Perception de la sécheresse par la plante. Conséquences sur la productivité et sur la qualité des produits récoltés

François Tardieu (INRA, Montpellier), Pierre Cruiziat (INRA, Clermont-Ferrand – en retraite), Jean-Louis Durand (INRA, Lusignan), Eugène Triboï (INRA, Clermont-Ferrand), Michel Zivy (CNRS, Gif-sur-Yvette)

### 1.1.2.1. Définitions de la sécheresse pour la plante

#### 1.1.2.1.1. Sécheresses en situations artificielle et en situation agricole : des différences de niveaux, de durée et de conception

Une des difficultés pour analyser l'état des connaissances sur les réactions des plantes à la sécheresse est la grande diversité de définitions. Pour le grand public, mais aussi pour une majorité des études de biologie moléculaires, sécheresse implique symptômes sévères et mort possible de la plante. Une plante tolérante à la sécheresse est, dans cette acception, celle qui survit à ces situations de stress sévère. On se situe là à des échelles de temps de quelques jours, celles de la vitesse de dessèchement d'un pot et de la reprise éventuelle de croissance après ré-irrigation. La définition est toute autre pour un agriculteur ou un agronome, pour lequel une sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement qui serait attendu en situation favorable, ou qui peut affecter la qualité des produits récoltés. On se situe alors sur des échelles de temps longues, les quelques mois d'un cycle cultural, pendant lesquels les plantes ont eu le temps d'adapter leur structure et leur physiologie. Une plante tolérante pour un agriculteur est celle qui permet d'atteindre une production aussi élevée que possible dans un scénario donné de sécheresse. Plusieurs caractéristiques différencient ces deux acceptions de la sécheresse

*a. Les niveaux de sécheresse pertinents sont différents suivant les conceptions.* On ne voit qu'exceptionnellement des plantes mourir de sécheresse en situation agricole. L'agriculteur connaît le risque moyen dans une parcelle et un climat donnés. Il adapte donc les espèces semées à ce risque moyen. Les espèces ayant un cycle estival (tournesol, maïs) ne sont jamais semées dans une situation à risque élevé, au profit d'espèces à cycle plus précoce (colza). La survie des plantes n'est donc pas un mécanisme pertinent en situation agricole pour des plantes de grandes cultures, alors qu'elle l'est en situation naturelle et pour des espèces prairiales.

*b. Les symptômes ont un poids différent suivant la définition de la sécheresse.* Certains symptômes, comme le flétrissement, l'enroulement des feuilles ou même la mort précoce de la plante, sont en fait des adaptations de la plante (cf. plus loin). Par exemple, un raccourcissement du cycle se traduit visuellement par un symptôme spectaculaire à une date donnée : les plantes en déficit hydrique sont déjà sèches alors que celles bien irriguées sont encore vertes. Ce raccourcissement du cycle, un mécanisme adaptatif, permet à la plante de produire des graines alors qu'il reste encore de l'eau dans le sol. On ne peut donc pas qualifier a priori un symptôme comme une caractéristique défavorable d'un génotype. Tout dépend du scénario climatique (Hammer et al. 2005).

*c. Les sécheresses agricoles ne peuvent être définies que comme des scénarios climatiques.* Un même manque d'eau ou un même symptôme de sécheresse a des conséquences différentes suivant la période du cycle cultural à laquelle elle est appliquée. Elle a aussi des conséquences différentes suivant les autres conditions pédoclimatiques pendant la sécheresse : sécheresse de l'air, rayonnement solaire, état nutritionnel du sol... Alors que les sécheresses artificielles correspondent à un scénario simple avec des conséquences observables facilement, les conséquences d'une sécheresse agricole ne peuvent pas être caractérisées de façon unique et dépendent de l'ensemble du scénario climatique (Chapman et al 2003).

### **1.1.2.1.2. Sécheresse vécue par la plante : des conditions physiques ressenties par les racines et par les feuilles**

*a. L'eau traverse la plante, la sécheresse se définit donc en termes physiques par l'état hydrique du sol mais aussi celui de l'air.* La masse d'eau contenue dans une plante est faible devant le flux d'eau qui la traverse en une journée d'été. En conséquence l'état hydrique d'une plante est directement lié à la différence entre le flux d'eau entrant par les racines et celui qui s'échappe par les feuilles au même instant (voir Annexe). La transpiration est, pendant la première partie de la journée, un peu plus grande que l'absorption : les organes du végétal perdent de l'eau ; la nuit c'est l'opposé qui se produit, et les organes se réhydratent jusqu'au lever du soleil. En cas de sécheresse, la récupération nocturne est incomplète et les tissus se déshydratent un peu plus chaque jour. La sécheresse ressentie par la plante se définit donc, à chaque instant, par les conditions hydriques aux bornes de la plante, dans le sol et dans l'air (Jones 1992).

- L'état hydrique du sol est caractérisé par une variable physique, le potentiel hydrique, qui est l'énergie qu'il faut apporter à l'unité de masse d'eau du sol pour qu'elle passe à l'état d'eau libre. Cet état énergétique dépend de la teneur en eau du sol, avec des relations différentes suivant les sols. Ces relations sont bien connues pour la majorité des sols (Van Genuchten, 1980). En première approximation, on peut donc déduire la disponibilité en eau pour les plantes de la teneur en eau du sol et de la profondeur à laquelle l'eau peut être extraite (cf. section 1.1.1.). Cependant, la grande variabilité spatiale du potentiel hydrique du sol peut avoir des conséquences importantes, indépendamment de l'état de la réserve du sol, sur la signalétique du déficit hydrique (Tardieu et Davies 1993).

- La demande évaporative peut être calculée de façon standardisée à partir de données climatiques, le rayonnement solaire, le degré de saturation de l'air en vapeur d'eau (VPD) et la vitesse du vent (cf. section 1.1.1.).

*b. La circulation de l'eau dans la plante se fait sur des gradients physiques.* La plante ne dispose d'aucune pompe hydraulique. A l'échelle de la plante entière, l'eau circule dans la plante depuis le sol où elle est peu liée (potentiel hydrique proche de 0) jusqu'aux feuilles où elle est très liée (potentiel hydrique fortement négatif), où elle est transpirée (voir Annexe). Chaque organe peut être caractérisé par plusieurs grandeurs physiques, essentiellement le potentiel hydrique (énergie de liaison de l'eau) et la turgescence (pression interne des cellules). A l'échelle de chaque organe et de chaque cellule, le transfert s'opère exclusivement selon des lois physiques, mais la traversée des tissus se fait par un "modèle composite" (Steudle, 2001) comprenant soit des trajets qui contournent les cellules, indépendants des contrôles de la plante, soit en traversant les cellules, avec des contrôles possibles de la conductivité hydraulique des tissus.

### **1.1.2.1.3. La plante agit sur son propre état hydrique au travers de mécanismes adaptatifs**

Des espèces ou même des génotypes différents, soumis aux mêmes conditions de sol et de climat, ne perçoivent pas la même sécheresse. Des mécanismes entrent en jeu à des pas de temps différents, depuis quelques minutes jusqu'à quelques semaines.

*a. A l'échelle de quelques minutes, la plante peut réduire sa transpiration en fermant ses stomates* (pores microscopiques, environ 10 000 par cm<sup>2</sup> de feuille). La réduction de transpiration améliore l'état hydrique des tissus car les racines continuent à absorber l'eau alors que la transpiration est réduite (cf. supra). La signalétique du contrôle stomatique fait intervenir des messages de type chimique qui transitent entre les racines et les feuilles par la sève xylémienne, en particulier le pH de la sève (Wilkinson et Davies, 1997) et la concentration d'une hormone végétale, l'acide abscissique, synthétisée par les organes en dessèchement (Davies, 1991, Tardieu et Davies 1993). Des plantes transformées qui synthétisent plus de cette hormone gardent un état hydrique plus favorable et survivent plus longtemps au déficit hydrique (Iuchi et al., 2001 ; Borel et al., 2001). Une conséquence importante de ce mécanisme est que la plante réduit sa transpiration avant d'être en "stress" cellulaire.

Certaines espèces, en particulier le maïs ou le pommier, arrivent même à une quasi homéostasie de l'état hydrique foliaire quel que soit l'état hydrique du sol.

*b. A l'échelle de quelques minutes, la plante peut affecter la conductivité hydraulique des tissus.* Des protéines trans-membranaires, les aquaporines, peuvent moduler le trajet de l'eau au travers des membranes des cellules (Luu et Maurel, 2005). Le contrôle de l'ouverture des aquaporines n'est encore qu'imparfaitement connu, mais il est clair que le déficit hydrique, l'acide abscissique ou la nutrition azotée affectent la conductivité hydraulique des racines (Carvajal et al., 1996 ; Zhu et al., 2006). Plus la conductivité hydraulique des tissus est importante, plus faible est la différence de potentiel hydrique entre le sol et les feuilles. En particulier, des plantes transformées sur les aquaporines ont un comportement hydrique différent de celui des plantes sauvages (Martre et al., 2002).

*c. A l'échelle de quelques heures, la plante peut maintenir sa turgescence même si les tissus perdent de l'eau.* La turgescence, c'est-à-dire l'existence d'une pression élevée dans les cellules, est essentielle au maintien de la plante et à sa croissance (cf. Annexe). Une augmentation de la concentration en solutés de l'eau interne des cellules permet de maintenir un volume cellulaire et une pression de turgescence supérieurs à ce qu'ils seraient sans cette régulation et pour un même potentiel hydrique externe. C'est une réponse active, qui ne correspond pas à la simple concentration des molécules résultant de la perte en eau. Dans la vacuole, cet ajustement est essentiellement effectué par accumulation d'ions potassium. Ceci implique des circulations d'ions à travers les membranes de la cellule, régulés par des canaux et des transporteurs de potassium et de sodium. De fortes concentrations en ions seraient toxiques pour le cytoplasme et les organelles. L'ajustement y est donc effectué *via* l'accumulation de solutés compatibles avec la vie de la cellule, ou osmoprotectants : proline, glycine bêtaïne, polyols (mannitol, sorbitol, D-ononitol), trehalose, glucose, fructose, saccharose, fructanes (Zhang et al., 1999 ; Kishor et al., 1995 ; Hayashi et al., 1997 ; Shen et al., 1997 ; Abebe et al., 2003 ; Garg et al., 2002).

*d. A l'échelle de quelques semaines, la plante ajuste sa transpiration via des réductions de la surface foliaire, avec une variabilité génétique importante de ces réductions.* La surface foliaire est un déterminisme important de la transpiration. Une des premières réactions des plantes au déficit hydrique est de réduire la surface foliaire au travers de mécanismes présentés plus loin (§ 1.1.2.2.3.). Il existe une variabilité génétique importante des degrés de réaction de la croissance au déficit hydrique (Zhang et al., 1999 ; Reymond et al., 2003).

*e. Des différences de capacité d'enracinement induisent des différences d'état hydrique des plantes, avec une variabilité génétique importante du maintien de la croissance racinaire.* La croissance racinaire est notablement moins affectée que la croissance foliaire chez toutes les espèces connues (Saab et al., 1990). Ce maintien de croissance permet de prospecter des couches nouvelles de sol, alors même que la transpiration a été réduite par les mécanismes décrits en *a* et *c*. Comme pour la croissance foliaire, les mécanismes ne sont qu'imparfaitement connus. Il existe une variabilité génétique importante du degré de maintien de la croissance racinaire en cas de déficit hydrique (Tuberosa et al., 2002).

#### **1.1.2.1.4. Conclusion partielle**

**La sécheresse est définie par les conditions physiques imposées aux feuilles et aux racines, mais la plante maintient un certain degré d'homéostasie au travers de mécanismes adaptatifs.**

### **1.1.2.2. Conséquences de la sécheresse sur le fonctionnement des plantes**

#### **1.1.2.2.1. Photosynthèse et transpiration : un échange "eau contre carbone"**

*a. Le gaz carbonique (CO<sub>2</sub>) de la photosynthèse pénètre dans les feuilles par les stomates, qui contrôlent aussi la transpiration* (cf. § 1.1.2.1.3a). La fermeture des stomates qui permet de maintenir l'état hydrique foliaire diminue donc la photosynthèse, et donc la production des plantes. Une controverse existe depuis plusieurs années sur les parts stomatique et biochimique de la réduction de la

photosynthèse en cas de déficit hydrique. Dans une grande gamme de déficits hydriques compatibles avec l'activité agricole (cf. § 1.1.2.1.1), la part stomatique est probablement la plus importante (Cornic et al., 2002). Une conséquence est que la photosynthèse est intrinsèquement liée à la transpiration, et il n'existe aucun moyen connu de contourner cet échange "eau contre carbone". Cet échange est la principale limitation de la "tolérance à la sécheresse" : on ne pourra jamais construire des plantes qui maintiennent leur productivité sans un niveau élevé de transpiration. La diminution de la photosynthèse a des conséquences sur le métabolisme du carbone, et certaines enzymes impliquées dans la circulation des assimilats sont régulées en réponse au déficit hydrique (Zinselmeyer et al., 1999 ; Kim et al., 2000).

*b. Cependant, le rapport photosynthèse / transpiration, nommé efficacité de l'eau, varie avec les conditions environnementales et a une variabilité génétique importante.* L'efficacité de l'eau varie d'une part avec les conditions climatiques, d'autre part avec l'espèce. Farquhar et al. (1982) ont montré l'utilisation possible de la discrimination de l'isotope lourd du carbone ( $^{13}\text{C}$ ) par rapport à son isotope léger ( $^{12}\text{C}$ ) pour évaluer directement l'efficacité de l'eau qui peut alors être mesurée facilement avec un spectromètre de masse. Des mesures directes peuvent également être effectuées.

- On observe de grandes différences entre espèces pour un climat donné, avec une efficacité maximale chez certaines espèces disposant d'un métabolisme dit C4 (maïs, sorgho), et une variabilité génétique importante à l'intérieur de chaque espèce (Condon et al., 2004).

- Pour un génotype donné, l'efficacité de l'eau est d'autant plus faible que la demande climatique est plus importante, puisque la plante transpire plus (Figure 1).

*c. Une conséquence importante des réductions de photosynthèse en cas de sécheresse est la synthèse de composés toxiques oxydants dans les cellules.* Si l'énergie solaire captée par les photosystèmes de la feuille n'est plus utilisée entièrement par la photosynthèse, des formes toxiques de l'oxygène peuvent apparaître, radicaux superoxydes ( $\text{O}_2^{\cdot-}$ ), peroxyde d'hydrogène ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) et radicaux hydroxyles ( $\text{OH}^{\cdot}$ ). Ces radicaux sont les mêmes que ceux qui causent le vieillissement des cellules végétales et animales, en provoquant la peroxydation des lipides et la dénaturation des protéines et de l'ADN. Différents mécanismes permettent de contrecarrer cette accumulation de radicaux toxiques. Un premier consiste à dissiper l'énergie lumineuse sous forme de chaleur. Les caroténoïdes sont impliqués dans ce mécanisme *via* le cycle des xanthophylles (Munné-Bosch et Alegre, 2000). Un deuxième mécanisme est la détoxification, qui consiste à empêcher l'accumulation d'hydroxyles en intervenant à différentes étapes de leur formation. Les superoxyde dismutases (SOD) produisent  $\text{H}_2\text{O}_2$  à partir des superoxydes et  $\text{H}_2\text{O}_2$  peut ensuite être éliminé par des catalases ou par le cycle ascorbate-glutathione. Les catalases sont induites par  $\text{H}_2\text{O}_2$ , des ascorbates peroxydases sont induites par différents stress dont l'ABA, l'éthylène, la sécheresse (Inze et van Montagu 1995), et des SOD sont induites par la sécheresse et l'ABA (Kaminaka et al., 1999 ; Guan et Scandalios, 1998).

#### **1.1.2.2. Température d'organes et transpiration, un échange "eau contre chaleur"**

Le bilan d'énergie du couvert végétal (cf. section 1.1.1.) montre qu'une partie importante de l'énergie radiative incidente est dispersée sous forme de transpiration. Une réduction de la transpiration par fermeture stomatique se traduit donc par un échauffement de la feuille, souvent de plusieurs degrés C. Le déficit hydrique se trouve ainsi fréquemment associé au stress thermique, non seulement parce que les périodes sèches sont souvent chaudes, mais aussi à cause des réductions de transpiration (Leinonen et Jones 2004). L'échange "eau contre chaleur" est une limitation de la tolérance à la sécheresse, puisqu'une stratégie génétique consistant à réduire la transpiration par contrôle stomatique se trouve confrontée au risque de stress thermique.

#### **1.1.2.3. Limitations de la croissance des organes de la plante**

Comme présenté plus haut, la limitation de la croissance foliaire est un mécanisme adaptatif qui permet de réduire la transpiration. Il est à noter que l'échauffement des feuilles présenté ci-dessus en cas de réduction de la transpiration par le contrôle stomatique ne se produit pas en cas de réduction par

la croissance foliaire. Les réductions de croissance sont l'une des premières manifestations du déficit hydrique (Boyer, 1970 ; Saab et al., 1989). Elles se produisent soit directement au travers d'une réduction de vitesse de croissance, soit indirectement en réduisant le nombre d'organes portant des feuilles.

*a. La réduction de vitesse de croissance foliaire met en jeu plusieurs mécanismes.* La vitesse de division cellulaire décroît (Granier et al., 2000), les parois cellulaires, qui doivent se déformer pour permettre la croissance cellulaire, deviennent plus rigides (Cosgrove, 2005), la turgescence décroît (Bou chabke et al., 2006)... Chacun de ces phénomènes met en jeu plusieurs familles de gènes dont les régulations ne sont qu'imparfaitement connues. La signalétique des modifications de croissance est elle-même complexe, en particulier parce que plusieurs signalétiques se superposent et s'entrecroisent (en particulier celles de l'acide abscissique, de l'éthylène et des sucres ; Sharp, 2002 ; Leon et Sheen, 2003). Il existe cependant un consensus sur le fait que la réduction de croissance n'est pas une conséquence passive du manque d'eau dans les cellules, elle est contrôlée et programmée par la plante, avec l'intervention de gènes d'inhibition qui s'expriment avant les sècheresses "catastrophiques". Il s'ensuit qu'une plante réduisant fortement sa taille lors d'un déficit hydrique n'a pas nécessairement été stressée au niveau cellulaire : il peut s'agir de régulations précoces.

*b L'architecture de la plante est profondément modifiée.* Un déficit hydrique, même très modéré et ne présentant pas de symptômes flagrants, se traduit chez beaucoup d'espèces par une modification importante de l'architecture de la plante. Par exemple, chez des dicotylédones comme le pois ou la vigne, le nombre de ramifications et le nombre d'organes élémentaires (phytomères) de la tige sont drastiquement réduits (Lecoeur et al., 1995 ; Belaygue et al., 1996 ; Lebon et al., 2004). Il en va de même chez les graminées, où le nombre de talles est réduit en cas de déficit hydrique (Courtois et al., 2000). Les processus en jeu et les signalétiques sont ici assez mal connus mais, ici encore, il s'agit de contrôles actifs de la plante mettant en jeu des signalétiques hormonales et l'expression de gènes induits par le stress, et non la conséquence passive du stress ou d'un manque de nutriments.

*c. Les croissances de plusieurs organes sont inégalement affectées.* Relativement peu d'études ont abordé les conséquences du déficit hydrique sur plusieurs organes de la plante. Un consensus existe cependant sur le fait que les racines sont les organes dont la croissance est la moins affectée, par rapport aux parties aériennes, végétatives et reproductrices (Wesgate et Boyer, 1985 ; Saab et al., 1990). La régulation des gènes affectant la croissance est assez nettement différente chez les racines et les parties aériennes (Wu et Cosgrove, 2000).

#### **1.1.2.2.4. Limitation de l'alimentation minérale par un déficit hydrique**

La sécheresse altère les besoins en azote des cultures puisque ceux-ci croissent avec la biomasse produite. La conséquence immédiate de la sécheresse est donc de réduire la demande en azote minéral du sol. Il s'ensuit qu'après des épisodes de sécheresse la quantité d'azote minéral dans le sol est relativement plus élevée et la lixiviation (entraînement de solutés vers les nappes par l'eau qui draine) peut être plus importante si le sol reste nu. Il faut ajouter à cela la mortalité des racines durant la période sèche, qui peut libérer encore davantage d'azote dans le sol. Cependant le déficit hydrique induit un déficit de nutrition azotée (Garwood et Williams, 1967 ; Van Keulen, 1981 ; Lemaire et Denoix, 1987), qui provient principalement des réductions de flux d'azote à la racine, et secondairement des réductions des capacités d'absorption par les racines et de la réduction du transport entre les parties souterraines et racinaires du fait de la chute de la transpiration. Les flux convectifs dans le sol (liés au transfert d'eau vers les racines) sont directement liés à la transpiration et faute de ce réapprovisionnement, la quantité d'azote de la rhizosphère est alors susceptible de devenir limitante. Les flux diffusifs (liés à la diffusion de solutés dans l'eau du sol) dépendent de l'humidité du sol qui détermine la porosité capable de transporter les solutés et de la densité racinaire (Van Keulen, 1981). Enfin, on ne sait pas avec certitude, à ce jour, pourquoi certaines espèces montrent des états de nutrition azotée optimale en sec (sorgho, dactyle aggloméré) alors que chez d'autres (blé, fétuque élevée...) ils se révèlent très sensibles (James et Richards, 2005 ; Bassirirad et al., 1999 ; Gonzalez Dugo, 2006) si bien que le stress azoté se combine au déficit hydrique (Sadras, 2005). Enfin, chez les légumineuses qui fixent l'azote de l'air, la haute sensibilité de la fixation symbiotique de l'azote

(Durand et al., 1987) entraîne le plus souvent des déficits de nutrition azotée du même ordre que chez les plantes alimentées essentiellement à partir de l'azote en solution dans le sol (Lemaire et al., 1989).

#### **1.1.2.5. Limitation de la croissance des organes reproducteurs, existence de "périodes critiques"**

De la même manière que pour les organes végétatifs, tant la croissance des jeunes organes reproducteurs (ovules, puis fleurs puis grains) que leur nombre, définis par des processus de ramification, sont limités en cas de déficit hydrique (Robelin, 1963 ; Fonseca et Westgate, 2005 ; Hiler et al., 1972 ; Chapman et Edmeades, 1999). Il s'ensuit une réduction du nombre de grains et donc du rendement. Plusieurs remarques sont ici nécessaires.

*a. Cette limitation du nombre de grains est un accompagnement nécessaire de la réduction de la photosynthèse.* Les plantes ont évolué en privilégiant la formation de graines viables qui permettent la perpétuation de l'espèce. Si la photosynthèse et donc la quantité d'assimilats disponibles diminue, il est nécessaire de réduire le nombre de grains pour que ceux-ci soient viables. Cependant, d'un point de vue agronomique, cette réduction de nombre de grains peut être néfaste car elle est irréversible : si les conditions hydriques redeviennent favorables, la réduction de rendement sera toujours observée. Ceci explique qu'une grande partie de l'effort génétique sur la sécheresse a porté sur le maintien du nombre de grains (Ribaut et al., 2002), bien que cette stratégie soit porteuse d'un risque de non-viabilité des graines.

*b. Une "période critique" autour de la floraison.* Le caractère irréversible pour le rendement des réductions de nombre de grains, ainsi que la fragilité de certains processus au cours de la floraison, ont pour conséquence l'existence d'une période particulièrement sensible au déficit hydrique autour de la floraison. Celle-ci a été démontrée pour plusieurs espèces (Claassen et Shaw, 1970 ; Robelin, 1963). Cependant, ces études datent pour la plupart d'une trentaine d'années, alors que le progrès génétique a largement porté sur cette période. Des études plus récentes (Bruce et al., 2002) suggèrent que les génotypes récents de certaines espèces, comme le maïs, ont une sensibilité mieux répartie au cours du cycle cultural. Il est donc possible que l'importance des sécheresses autour de la floraison, qui est probablement un des résultats scientifiques les mieux diffusés et acceptés par les agriculteurs, soit largement surestimée avec les génotypes actuels.

*c. Une très grande variabilité génétique, inter- et intra-espèce, de la sensibilité du développement reproducteur.* La sensibilité de l'appareil reproducteur est extrêmement variable suivant les espèces, certaines comme la tomate ou le tournesol pouvant maintenir un développement reproducteur chez des plantes dont l'appareil végétatif est fortement stressé, d'autres comme le maïs ayant un appareil reproducteur plus sensible. Il existe également une variabilité génétique intra-espèce importante de cette sensibilité, en particulier chez le maïs (Bruce et al., 2002).

#### **1.1.2.6. Conclusion partielle**

**La plante se trouve dans une "contradiction" entre maintien des capacités de croissance et protection contre le stress hydrique.**

Les protections contre le stress évoquées au § 1.1.2.1. ont toutes un coût en termes de productivité. Le contrôle stomatique et la réduction de surface foliaire sont nécessaires au maintien de l'état hydrique des plantes, mais elles se traduisent par une baisse de photosynthèse. L'appareil reproducteur réduit le nombre de grains pour maintenir leur viabilité, mais ceci réduit de façon irréversible le rendement. Des réductions de transpiration se paient en terme de risque de stress thermique. C'est donc en terme d'optimisation entre des processus contradictoires, et non en termes d'amélioration pure, qu'il faut poser à la fois l'amélioration génétique et la gestion de l'irrigation.

En termes génétiques, on ne peut pas favoriser à la fois la protection de la plante, qui amène à une stratégie "conservatrice" (réduction des surfaces d'échange et du nombre de grains) et le maintien du potentiel de rendement qui amène à la stratégie inverse.

En termes de gestion d'irrigation, le choix le plus défavorable est celui d'une stratégie non cohérente : (i) soit développer des besoins élevés en eau par une irrigation importante en début de cycle, qui ne pourront pas être satisfaits en fin de cycle, (ii) soit une limitation irréversible des capacités d'accumulation de biomasse par un stress précoce, suivi par des apports d'eau qui seront mal valorisés. Or les pluies sont en général imprévisibles, donc ces possibilités défavorables ne sont nullement rares. Elles se paient en termes d'efficacité de l'eau d'irrigation. Une réduction de la quantité d'eau apportée aux cultures, qui peut se traduire par une augmentation de l'efficacité de l'eau si elle est bien menée, peut au contraire la diminuer si elle n'est pas cohérente.

### **1.1.2.3. Expression des gènes**

**Il existe des mécanismes moléculaire actifs, spécifiques du déficit hydrique.**

#### **1.1.2.3.1. Les outils de la génomique révèlent une réorganisation profonde et rapide de l'expression des gènes en déficit hydrique.**

L'analyse des réponses au déficit hydrique au niveau de l'expression des gènes est analysée depuis le début des années 2000 en suivant simultanément les variations d'accumulation de milliers de transcrits de ces gènes (transcriptome). Ceci permet d'identifier des gènes qui sont induits lors d'un déficit hydrique et participent ainsi potentiellement aux réponses de la plante, et de les comparer à ceux induits lors d'autres types de stress comme les stress salin ou froid, ou à l'application d'hormones de stress sans le stress lui-même (Seki et al., 2002 ; Rabbani et al., 2003). Par exemple, l'expression des gènes est modifiée différemment par une sécheresse seule et par une sécheresse accompagnée d'un stress thermique chez *Arabidopsis thaliana* (Rizhsky et al., 2004). D'autres analyses ont étudié plus précisément la dynamique de la réponse, et les différences entre génotypes de ces dynamiques (Kawasaki et al., 2001, chez le riz). Des différences de réponses entre organes ont enfin été analysées, par exemple en montrant des différences importantes de réponse au déficit dans le placenta et l'albumen du grain de maïs (Yu et Setter, 2003).

#### **1.1.2.3.2. Il existe une signalétique mettant en jeu des "dialogues" entre gènes, et entre gènes et hormones de stress.**

L'expression des gènes est contrôlée par des facteurs de transcription, des protéines qui se fixent au promoteur (séquence d'ADN en amont de la partie transcrite) des gènes qu'ils contrôlent. Ils se fixent sur un promoteur s'ils y reconnaissent des séquences particulières appelées éléments *cis*. Des éléments *cis* et des facteurs de transcription impliqués dans la réponse à la sécheresse ont été identifiés. Certains sont impliqués dans l'induction par l'ABA (éléments ABRE, ABA Responsive Elements, et facteurs de transcription AREB, ABA Responsive Element Binding proteins, Skriver et al., 1991 ; Uno et al., 2000 ; Abe et al., 1997), d'autres dans l'induction par la sécheresse indépendamment de l'ABA (DRE, Drought Responsive Element, et facteurs de transcription DREB, DRE-Binding proteins, Yamaguchi-Shinozaki et Shinozaki, 1994 ; Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 2000).

Les gènes régulés par de ces facteurs de transcription ont été recherchés en analysant les conséquences de leur sur-expression à l'échelle du génome (Seki et al., 2001 ; Abe et al., 2003 ; Sanchez et al., 2004).

#### **1.1.2.3.3. Le déficit hydrique affecte aussi la traduction des transcrits en protéines, ainsi que le devenir des protéines.**

Tous les ARNm ne sont pas traduits dans les mêmes proportions, et le taux de traduction est modifié au cours du déficit hydrique (Kawaguchi et al., 2004). Les quantités de protéines ne sont donc que partiellement corrélées aux quantités d'ARNm. Par ailleurs les protéines subissent ensuite des modifications (post-traductionnelles) qui ont une influence sur leur activité. L'analyse à grande échelle des quantités de protéines (protéome) permet d'accéder aux variations des quantités de protéines et à leurs modifications post-traductionnelles. Différentes analyses de la réponse à des déficits hydriques, à

un stress salin ou à l'ABA ont été effectuées dans différentes espèces (Riccardi et al., 1998 ; Costa et al., 1998 ; Hajheidari et al., 2005) parfois en analysant un compartiment subcellulaire particulier (Rey et al., 1998). Il a par exemple été montré que l'induction de protéines par le déficit hydrique dépend du stade de développement de l'organe considéré (Vincent et al., 2005) et du génotype (de Vienne et al., 1999 ; Riccardi et al., 1998 et 2004 ; Salekdeh, 2002).

#### **1.1.2.3.4. Conclusion partielle**

**Le déficit hydrique met en jeu une série de mécanismes à l'échelle de gènes et de protéines. Il existe un grand nombre de fonctions induites par le déficit hydrique, vraisemblablement impliqués dans les réponses de la plante.**

Il faut signaler que les résultats ci-dessus sont difficiles à synthétiser du fait de la très grande hétérogénéité des conditions dans lesquelles les expériences sont réalisées. Les cultures varient de la serre, voire du champ, à la boîte de Petri, le stress est parfois extrêmement brutal (assèchement de plantules sur buvard) ou plus modéré (Bray, 2002). Parfois les messagers sont extraits de la plantule entière, parfois d'un organe précis. Il faut donc se garder de trop extrapoler à partir de chacune de ces expériences. Cependant, ces expériences dans leur ensemble permettent une analyse intégrée des réponses, et certains mécanismes mis en évidence ont permis d'identifier des gènes candidats intéressants.

### **1.1.2.4. Conséquences de périodes de déficit hydrique sur la qualité des produits récoltés**

#### **1.1.2.4.1. Caractéristiques physiques**

Chez beaucoup d'espèces, notamment chez les légumes et les fruits consommés en frais, les propriétés physiques représentent un premier critère de qualité par "l'attractivité" qu'elles exercent sur le consommateur (taille, forme, couleur...). Chez les espèces à graine, les caractéristiques physiques d'un grain ont une importance moindre, mais la masse d'un grain de blé et sa dureté sont des critères importants car ils déterminent le rendement meunier et la dépense énergétique.

Si la sécheresse intervient avant la floraison, on observe une diminution du nombre d'organes, graines ou fruits, mais la masse des organes récoltés reste stable ou peut même augmenter en raison d'une augmentation de la disponibilité en assimilats pour chaque organe ("compensation"). Les conséquences sur la qualité sont donc limitées. Les conséquences sont en revanche maximales pour des sécheresses qui interviennent après la fécondation. En général, la phase de division cellulaire qui détermine le volume de l'organe, et ainsi son poids potentiel, est plus sensible que la phase ultérieure de remplissage des cellules (Gooding et al., 2003).

Hormis la taille du fruit, d'autres modifications d'ordre physiologique ou pathologiques sont causées par un déficit hydrique pendant la phase post-floraison. C'est le cas des craquelures du fruit chez la tomate ou chez le clémentinier. De même, une déficience en calcium, souvent liée au flux d'eau, produit des désordres morphologiques qui affectent la commercialisation des fruits (Kays 1999 ; Guichard et al., 2001).

#### **1.1.2.4.2. Effets de la sécheresse sur la composition primaire des graines et des fruits**

La composition primaire est représentée par les trois composants majeurs, hydrates de carbone, lipides et protéines, qui représentent la plus grande partie de la masse des organes récoltés.

*a. Chez les plantes à graines*, les teneurs en amidon, protéines et huile sont des critères majeurs de qualité. Une variation forte est enregistrée sous l'effet du climat, interannuelle ou géographique. Par exemple, dans les conditions chaudes et sèches de l'année 2003, on a enregistré une teneur supérieure en protéines chez le blé et une diminution de la teneur en huile chez le tournesol. Chez cette espèce,

41% des échantillons ont eu des teneurs en huile qui n'ont pas satisfait la norme de commercialisation (Garnon et Merrien, 2004). Ces résultats sont une conséquence de la relation négative rendement - teneur en protéines enregistrée à différents niveaux d'investigation (Triboi et al., 2002, 2003).

De même que pour les qualités physiques des organes récoltés, l'effet d'un déficit hydrique dépend fortement du stade végétatif auquel il survient. Cet effet est faible pour des déficits survenant avant la floraison (Triboi et al., 2003), et des augmentations de teneurs en protéines ou en huile peuvent même être observés. Ceci est lié à la réduction de la compétition pour les assimilats entre les organes récoltés (Triboi-Blondel et Renard, 1999). Un déficit hydrique post-floraison diminue la disponibilité en carbone pour le grain, affectant ainsi les teneurs en amidon et en huile. Au contraire, les teneurs en protéines sont souvent augmentées car les métabolismes liés aux protéines sont moins affectés que ceux liés à l'accumulation de carbone.

*b. Chez les fruits* consommés en "frais", les deux composants principaux sont les glucides solubles et les acides organiques. Le rapport sucres/acidité est un critère principal de qualité. Une sécheresse précoce pendant le développement du fruit induit une amélioration de la qualité par augmentation de la concentration en sucres et de l'intensité de la couleur rouge du fruit (Chalmers et al., 1985 ; Girona et al., 2003 ; Gelly et al., 2003). Une sécheresse plus tardive, pendant la phase de croissance rapide du fruit, diminue non seulement la taille du fruit mais aussi sa teneur en glucides (Besset et al., 2001). L'acidité est liée à deux acides organiques, malique et citrique, dont le rapport est relativement constant pendant la première partie de la croissance du fruit, et change lors de stades ultérieurs (Wu et al., 2002). Une légère sécheresse est souvent favorable à la qualité de ce point de vue, car elle augmente la concentration en acides organiques.

*c. Chez la vigne*, les composants majeurs d'une baie sont les glucides solubles, les acides organiques et les composés phénoliques issus du métabolisme secondaire. Il est admis que la quantité totale de sucres, critère principal de qualité pour la consommation en frais et pour la qualité du vin, varie négativement avec le rendement (Huglin, 1986). Cependant la relation rendement - teneur en sucres est variable selon la date d'apparition du déficit hydrique. La période précoce du développement de la baie est la plus sensible à la sécheresse en ce qui concerne la croissance de la baie, sans effet majeur sur la concentration en sucres qui s'accumulent dans un volume plus faible (Ojeda et al., 2002). Si la sécheresse est continue depuis la floraison à la maturité, le rendement baisse mais la concentration en sucre continue de baisser (Becker et Zimmerman, 1984).

L'acidité détermine certaines qualités organoleptiques ainsi que la capacité de conservation du vin (Huglin, 1986). Elle est due essentiellement à deux acides organiques, malique et tartrique. Le premier détermine l'acidité totale durant la maturation mais apporte un goût désagréable. Le second, l'acide tartrique participe à l'élaboration des propriétés organoleptiques. Contrairement à l'acide malique, la quantité d'acide tartrique reste relativement stable car il n'est pas métabolisé après sa synthèse (Ruffner et al., 1983). Peyrot des Gachons et al. (2005) ont montré qu'une sécheresse sévère réduit l'acidité titrable, en particulier la teneur en acide malique.

#### **1.1.2.4.3. Micronutriments, composants issus du métabolisme secondaire, valeur santé**

*a. Parmi les minéraux*, hormis l'azote et le soufre qui sont contenus dans les protéines, 15 autres macro- et oligo-éléments sont essentiels pour la nutrition humaine. Leur concentration dans l'organe récolté est fonction de la biodisponibilité dans le sol et du fonctionnement de la plante (Fageria et al., 2002). Le déficit hydrique modifie la biodisponibilité dans le sol par des phénomènes d'oxydoréduction, solubilisation/précipitation, et de mobilité dans le sol. Au niveau de la plante, la sécheresse modifiant la croissance et la quantité des composants majeurs, réduit la dilution par rapport à d'autres composants dont l'accumulation est moins altérée. Pour cette raison, le poids d'un grain de blé est souvent corrélé négativement avec la teneur en P, Mg, Se, Mn, Ca, K, Sr, Fe.

*b. Les composants organiques* issus du métabolisme secondaire sont très nombreux (>100 000) et ont un rôle important dans la détermination de la qualité. Les composés phénoliques sont localisés essentiellement dans la pellicule de la baie de vigne et dans la graine. Ainsi la taille de la baie,

modifiant le rapport surface/volume est un premier facteur de variation de la concentration du moût de raisin en phénols en cas de déficit hydrique (Ojeda et al., 2002). Là encore, le stade de développement pendant lequel le déficit hydrique intervient a une grande importance sur les concentrations finales en composés phénoliques (Deloire et al., 2004). Des résultats similaires montrent un effet positif d'un léger stress hydrique sur certains composés du métabolisme secondaire chez la tomate (Dumas et al., 2003) et la pêche (Monet, 1983).

*c. Composantes toxiques.* L'effet toxique des mycotoxines, qui sont des composants du métabolisme secondaire des champignons, est connu depuis environ 50 ans. Elles sont produites principalement par l'Aspergillus, le Penicillium et le Fusarium. Chez le blé, la production de mycotoxines par le Fusarium est fonction de la température et de l'humidité de l'air principalement à la floraison (Hope et al., 2005). Des pluies fréquentes favorisent donc le développement du pathogène, mais l'effet au niveau des mycotoxines reste difficile à prédire car en conditions naturelles il n'y a pas une bonne corrélation entre l'intensité de l'attaque par Fusarium sp. et la production de mycotoxines (Grosjean et Barrier-Guillot, 2004).

#### **1.1.2.4.4. Conclusion partielle**

**L'effet du déficit hydrique sur la qualité des produits récoltés est complexe et ne peut pas être résumé par des règles générales comme "la sécheresse augmente la qualité".**

Les effets dépendent très largement du stade pendant lequel le déficit hydrique se produit. En général, la taille de l'organe et donc la quantité des composants stockés diminue avec le déficit hydrique. Ces changements diminuent aussi la dilution des composés étudiés par l'eau ou le carbone, avec des conséquences positives ou négatives selon l'utilisation du produit. La production d'assimilats carbonés étant plus touchée que celle des protéines, les teneurs en amidon ou en lipides tendent à baisser et celles en protéines tendent à augmenter avec le déficit hydrique. Les teneurs en composés secondaires varient aussi avec le déficit hydrique, d'une façon qui dépend de l'intensité du déficit et du stade auquel il est appliqué.

Les connaissances actuelles sur les variations de la composition des organes sont encore très limitées. Le développement de modèles fondés sur des lois de fonctionnement devraient permettre de mieux comprendre les interactions entre le climat et la plante qui sont difficiles à étudier expérimentalement et qui sont souvent à l'origine des résultats apparemment contradictoires (Triboi et al., 2003 ; Martre et al., 2003 ; Génard et Huguet, 1996 ; Lescourret et al., 1999).

#### **1.1.2.5. Conséquences en termes de stratégies de tolérance à la sécheresse et de tolérances relatives de différentes espèces au déficit hydrique**

##### **1.1.2.5.1. Esquive, évitement et maintien de la croissance**

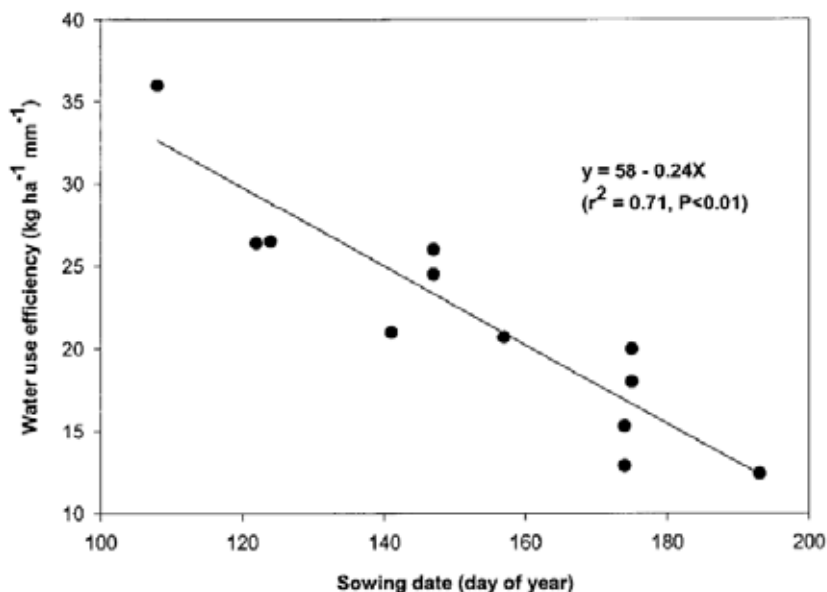
**Ces stratégies diffèrent quant à leurs conceptions, mais elles ont toutes un coût en terme de rendement final pour la plante.**

. **L'esquive** consiste à placer le cycle cultural pendant des périodes où la demande climatique est faible et/ou pluvieuses.

La stratégie d'esquive la plus efficace consiste à éviter les cultures d'été. La demande climatique estivale est environ deux fois supérieure à celle du printemps. La quantité d'eau nécessaire pour garder les stomates ouverts est donc plus grande en été. C'est ce qui explique que le blé ait une efficacité de l'eau similaire à celle du maïs bien que ce dernier ait une efficacité intrinsèque supérieure à cause de son métabolisme C4 (cf. Figure 1). Une autre stratégie efficace consiste à implanter des espèces ou génotypes à cycle cultural court, qui peuvent se développer avant les périodes les plus stressantes. Ce raccourcissement du cycle se traduit aussi par une réduction de la photosynthèse cumulée et donc du rendement potentiel.

Dans les deux cas, l'esquive ne peut se raisonner qu'à l'échelle de l'exploitation agricole et des systèmes de culture. Il est donc traité dans ce rapport dans le chapitre correspondant.

**Figure 1.** Un exemple d'évolution de l'efficacité climatique avec la période de croissance de la plante



Plus tardive est la période de croissance, plus forte est la demande climatique et plus basse est l'efficacité de l'eau (définie par la biomasse aérienne par unité de précipitation entre avril et octobre, hémisphère sud). L'efficacité intrinsèque était probablement indépendante de la période de croissance. L'esquive consiste donc à éviter les périodes à forte demande climatique.

Données issues de lignées quasi isogéniques de blé semées à différentes dates, lieux et années, Australie de l'est (Richards et al., 2002).

. **L'évitement** consiste à empêcher que la plante ne soit soumise à un stress hydrique important. (i) D'un point de vue génétique, il s'agit des limitations de la surface foliaire et de la transpiration, et d'un développement favorisé du système racinaire. D'une certaine manière, la limitation du nombre de grains peut être considérée comme un mécanisme d'évitement. Toutes ces adaptations ont un coût en terme de productivité. Elles sont détaillées dans le chapitre 2.1. (ii) D'un point de vue cultural, il s'agit d'une irrigation rationnée, qui consiste à apporter la quantité minimale d'eau pour maintenir une production acceptable. Les paragraphes précédents montrent que le timing des déficits hydriques sont cruciaux.

. **Le maintien** consiste à maintenir les fonctions de la plante malgré le déficit hydrique. Elle est de nature essentiellement génétique.

#### 1.1.2.5.2. Classification de quelques espèces quant à différents critères de tolérance au déficit hydrique

Ces critères sont de plusieurs ordres, et suivent les trois stratégies ci-dessus. Ils sont présentés pour plusieurs d'espèces au tableau 1, dont la fonction est plus de montrer les différences d'acceptations de la tolérance que de réaliser un inventaire exhaustif des espèces. Ce tableau est issu de dires d'expert, et peut donc être contesté. Ses conclusions pourraient aussi être profondément altérées à la suite de progrès génétiques.

Il est d'abord important de noter que la consommation en eau des cultures est proche entre espèces, lorsque celles-ci sont soumises à un même climat et aux périodes de leur cycle où leur feuillage est pleinement développé et non encore sénescant. Ainsi, des couverts de maïs, de tournesol, de sorgho ou de blé ont des consommations en eau similaires aux alentours de leur floraison à caractéristiques climatiques similaires (de 1 à 6 l.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>, suivant les caractéristiques météorologiques de la journée considérée). La consommation en eau des cultures dépend donc pour l'essentiel d'une part de la durée de leur cycle, d'autre part du climat moyen pendant ce cycle. Ainsi, des couverts de blé et de maïs ont des consommations en eau similaires (environ 500 l d'eau par m<sup>2</sup> et par an) : le blé a un cycle plus long que le maïs, mais celui-ci réalise son cycle pour l'essentiel en été.

- Un premier groupe d'espèces n'a pas de caractéristique particulière de tolérance au déficit hydrique, mais leur cycle cultural se déroule pour l'essentiel pendant les périodes automnale et hivernale, pendant lesquelles le risque de déficit hydrique est très faible (esquive). Il s'agit des espèces d'hiver comme le colza ou, dans une moindre mesure, le blé d'hiver. Elles ont dès lors une bonne tolérance globale et une bonne efficacité de l'eau liée au fait que la demande transpiratoire est faible pendant leur cycle végétatif.

- D'autres espèces, non particulièrement tolérantes intrinsèquement, le sont en raison d'un système racinaire pérenne et très développé, qui parvient à coloniser même des sols peu favorables (évitement). Il s'agit par exemple de la vigne et de la luzerne. Ces espèces perdent leur caractère de tolérance si elles sont placées dans un sol dont les couches profondes ne sont pas colonisables, même par leur système racinaire.

- D'autres espèces d'été ont une tolérance intrinsèque forte, tant des appareils végétatif que reproducteur, et parviennent donc à des productions acceptables en l'absence d'irrigation. Il s'agit par exemple de l'orge, du tournesol ou du sorgho. Il est à noter que ce caractère est complètement délié de l'efficacité de l'eau transpirée (cf. § 1.1.2.2.1b). Le tournesol a une conductance stomatique élevée en conditions irriguées et une faible efficacité intrinsèque de l'eau, au contraire du sorgho qui a une efficacité de l'eau élevée en raison de son métabolisme C4 et de son contrôle stomatique. Une caractéristique commune de toutes ces espèces est la forte tolérance au déficit hydrique de leur développement reproducteur.

- Enfin d'autres espèces d'été ont une tolérance intrinsèque faible, et ne peuvent être cultivées que soit en sol profond pour celles qui ont un système racinaire bien développé, soit avec de l'irrigation. Il s'agit par exemple du pois et du maïs. Ce dernier mérite quelques remarques particulières. C'est l'espèce ayant l'efficacité de l'eau la plus élevée, en raison de son système photosynthétique C4 et de ses capacités de croissance élevées ; il a des mécanismes de régulation particulièrement efficaces en ce qui concerne son système végétatif (croissance racinaire rapide et contrôle stomatique élaboré), mais son système reproducteur est particulièrement fragile ce qui nécessite son irrigation. C'est ce paradoxe qui justifie le fait que de nombreuses recherches sur la tolérance au déficit hydrique sont menées sur cette espèce.

**Tableau 1. Critères de tolérance à la sécheresse de plusieurs espèces**

Espèce	Risque climatique, esquive / évitement			Efficacité de l'eau		Tolérance		Global
	Cycle cultural	Système racinaire	Degré de esquive / évitement	Efficacité climatique	Efficacité intrinsèque	Robustesse système végétatif	Robustesse système reproducteur	
Colza	automne-printemps	profond	++++	+++	+	+	+	++++
Luzerne	pérenne	très profond	+++	++	+	+	+	++++
Vigne	pérenne	très profond	++++	+	++	+	+	++++
Blé	hiver-printemps	profond	+++	+++	+	++	++	+++
Tournesol	printemps-été	profond	+	+	-	++	+++	++
Orge	printemps-été	moyen	++	+	+	++	+++	+++
Sorgho	été	moyen	+	-	+++	++	+++	+++
Pois	printemps-été	faible	-	+	+	+	+	-
Maïs	été	moyen	+	-	+++	++	-	-

## Références bibliographiques

- Abe H., Urao T., Ito T., Seki M., Shinozaki K. & Yamaguchi-Shinozaki K. (2003). Arabidopsis AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. *Plant Cell* 15, 63-78.
- Abe H., Yamaguchi-Shinozaki K., Urao T., Iwasaki T., Hosokawa D. & Shinozaki K. (1997). Role of arabidopsis MYC and MYB homologs in drought- and abscisic acid-regulated gene expression. *Plant Cell* 9, 1859-68.
- Abebe T., Guenzi A.C., Martin B., Cushman J.C. (2003). Tolerance of mannitol-accumulating transgenic wheat to water stress and salinity. *Plant Physiology*, 131, 1748-55
- Bassiri Rad H., Tremmel D.C., Virginia R.A., Reynolds J.F., de Soyza A.G., Brunell M.H. (1999). Short-term patterns in water and nitrogen acquisition by two desert shrubs following a simulated summer rain. *Plant Ecology*, 145: 27-36
- Bélaygue C., Wery J., Cowan A.A., Tardieu F. (1996) How do Leaf Expansion, Rate of Leaf Appearance and Stolon Branching Contribute to Plant Leaf Area Establishment under Water Deficit in White Clover (*Trifolium repens* L.). *Crop Science*, 36, 1240-1246
- Besset J.K., Génard M., Girard T., Serra V., Bussi C. (2001). Effect of water stress applied during the final stage of rapid growth on peach tree (cv. Big-Top). *Scientia Horticulturae*, 91, 289-303
- Borel C., Frey A., Marion-Poll A., Tardieu F., Simonneau T. (2001) Does engineering ABA synthesis in *N. plumbaginifolia* modify stomatal response to drought ? *Plant, Cell and Environment*, 24, 477-489
- Bouchabke O., Tardieu F., Simonneau T. (2006) Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand in well-watered but not in water saturated soil. *Plant, Cell and Environment*, 29, 1138-1148
- Boyer J.S. (1970) Leaf enlargement and metabolic rates in corn, bean and sunflower at various leaf water potential. *Plant Physiology* 46, 233-235
- Bray E.A. (2002). Genes commonly regulated by water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2331-2341
- Bruce W.B., Edmeades G.O., Barker T.C. (2002). Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 53, 13-25
- Carvajal M., Cooke D.T., Clarkson D.T. (1996). Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function. *Planta*, 199, 372-381
- Chalmers D.J., Mitchell P.D., Jerie P.H. (1985). The relation between irrigation, growth and productivity of peach tree. *Acta Horticulturae*, 173, 283-288
- Chapman S.C., Cooper M., Podlich D., Hammer G.L. (2003). Evaluating plant breeding strategies by simulating gene action and dryland environment effects. *Agronomy Journal*, 95, 99-113
- Chapman S.C., Edmeades G.O. (1999). Selection improves drought tolerance in tropical maize populations. II. Direct and correlated changes among secondary traits. *Crop Science*, 39 1315-1324.
- Claassen M.M., Shaw R.H. (1970). Water deficit effects on corn. II. Grain components. *Agronomy Journal*, 62, 652-655
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar G.D. (2004). Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2447-2460
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar G.D. (2004). Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2447-60
- Cornic G., Fresneau C. (2002). Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany*, 89, n°sp., 887-894
- Cosgrove D.J. (2005). Growth of the cell wall. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 6, 850-861
- Costa P., Bahrman N., Frigerio J.M., Kremer A., Plomion C. (1998). Water-deficit-responsive proteins in maritime pine. *Plant Molecular Biology*, 38, 587-96
- Courtois B., McLaren G., Sinha P.K., Prasad K., Yadav R. & Shen L. (2000). Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice. *Molecular Breeding*, 6, 55-66
- Davies W.J., Zhang J. (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 42, 55-76
- de Vienne D., Leonardi A., Damerval C., Zivy M. (1999). Genetics of proteome variation for QTL characterization : application to drought-stress responses in maize. *Journal of Experimental Botany*, 50: 303-309
- Deloire A., Carbonneau A., Wang Z.P., Ojeda H. (2004). Vine and water a short review. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 38 (1), 1-13
- Dumas Y., Dadomo M., Di Lucca G., Grolier P. (2003). Effects of environmental factors and agricultural techniques on antioxidant content of tomatoes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 83, 369-382
- Durand J.L., Sheehy J.E., Minchin F. (1987). Nitrogenase activity, photosynthesis and nodule water potential of soybean plants experiencing water deprivation. *Journal of Experimental Botany*, 38, 311-321

- Fageria N.K., Baligar V.C., Clark R.B. (2002). Micronutriments in crop production. *Advances in Agronomy*, 77, 185-267
- Farquhar G.D., O'Leary M.H., Berry J.A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121-137.
- Fonseca A.E., Westgate M.E. (2005). Relationship between desiccation and viability of maize pollen. *Field Crops Research*, 94, 114-125
- Garg A.K., Kim J.K., Owens T.G., Ranwala A.P., Choi Y.D., Kochian L.V., Wu R.J. (2002). Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 15898-903
- Garnon V., Merrien A. (2004). Pénurie d'huile dans les graines de tournesol en 2003. *Oléoscope*, 76, 4-5
- Garwood E.A., Williams T.E. (1967). Growth, water use and nutrient uptake from the subsoil by grass swards. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 69: 125-130
- Gelly M., Recasens I., Mata M., Arbones A., Rufat J., Girona J., Marsal J. (2003). Effects of water deficit during stage II of peach fruit development and postharvest on fruit quality and ethylene production. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 78, 3, 324-330
- Génard M., Huguet J.G. (1996). Modelling the response of peach fruit growth to water stress. *Tree Physiology*, 16, 407-415
- Génard M., Lescouret F. (2004). Modelling fruit quality : ecophysiological, agronomic and ecological perspectives. In : Dris R and Jain SM (eds)., *Production practices and quality assessment of food crops, Vol 1, "Preharvest practice"*, Kluwer Academic Publisher, Netherlands, 47-82
- Girona J., Mata M., Arbones A., Alegre S., Rufat J., Marsal J. (2003). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 128, 3, 432-440
- Gonzalez D. (2006). Effet du déficit hydrique sur l'état de nutrition azotée chez les graminées fourragères. Thèse de doctorat. Université de Poitiers. 164 p. + annexes
- Gooding M.J., Ellist R.H., Shewry P.R., Schofield J.D. (2003). Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. *Journal of Cereal Science*, 37, 295-309
- Granier C., Inzé D., Tardieu F. (2000) Spatial distribution cell division rate can be deduced from that of P34<sup>cdc2</sup> kinase activity in maize leaves grown in contrasting conditions of temperature and water status. *Plant Physiology*, 124, 1393-1402
- Grosjean F., Barrier-Guillot B. (2004). Facteurs de variation et évaluation de la teneur en mycotoxines des céréales françaises. In : "Action transversale Mycotoxines", Séminaire bilan Toulouse 25-26 oct, INRA, 32-35
- Guan, L. & Scandalios, J. G. (1998). Two structurally similar maize cytosolic superoxide dismutase genes, Sod4 and Sod4A, respond differentially to abscisic acid and high osmoticum. *Plant Physiol* 117, 217-24.
- Guichard S., Bertin N., Leonardi C., Gary C. (2001). Tomato fruit quality in relation to water and carbon fluxes. *Agronomie*, 21, 385-392
- Hajheidari M., Abdollahian-Noghabi M., Askari H., Heidari M., Sadeghian S.Y., Ober E.S. & Hosseini Salekdeh G. (2005). Proteome analysis of sugar beet leaves under drought stress. *Proteomics*, 5, 950-60
- Hammer G., Chapman S., van Oosterom E., Podlich D. (2005). Trait physiology and crop modelling as a framework to link phenotypic complexity to underlying genetic systems. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56, 947-960
- Hayashi H., Alia Mustardy L., Deshniem P., Ida M., Murata N. (1997). Transformation of Arabidopsis thaliana with the codA gene for choline oxidase; accumulation of glycinebetaine and enhanced tolerance to salt and cold stress. *Plant Journal*, 12, 133-42
- Hiler E.A., Van Bavel C.H.M., Hossain M.M., Jordan W.R. (1972). Sensivity of southern peas to plant water deficit at three growth stages. *Agronomy Journal*, 64, 60-64
- Hope R., Aldred D., Magan N. (2005). Comparison of environmental profiles for growth and deoxynivalenol production by Fusarium culmorum and F graminearum on wheat grain. *Letter in Applied Microbiology*, 40, 295-300
- Huglin P. (1986). *Biologie et écologie de la vigne*. INRA (ed), Payot Lausanne, Technique & Documentation, Paris, 125-151
- Iuchi S., Kobayashi M., Taji T., Naramoto M., Seki M., Kato T., Tabata S., Kakubari Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. (2001) Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in Arabidopsis. *Plant Journal*, 27, 325-33
- James J.J., Richard J.H. (2005). Plant N capture from pulses: effects of pulse size, growth rate, and other soil resources. *Oecologia*, 145: 113-122
- Jones HG (1992) Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Kaminaka H., Morita S., Tokumoto M., Masumura T., Tanaka K. (1999). Differential gene expressions of rice superoxide dismutase isoforms to oxidative and environmental stresses. *Free Radical Research*, 31 Suppl, S219-25

- Kawaguchi R., Girke T., Bray E.A., Bailey-Serres J. (2004). Differential mRNA translation contributes to gene regulation under non-stress and dehydration stress conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 38, 823-39
- Kawasaki S., Borchert C., Deyholos M., Wang H., Brazille S., Kawai K., Galbraith D., Bohnert H.J. (2001). Gene expression profiles during the initial phase of salt stress in rice. *Plant Cell*, 13, 889-905
- Kays S.J. (1999). Preharvest factors affecting appearance. *Postharvest Biology and Technology*, 15, 233-247
- Kim J.Y., Mahe A., Brangeon J., Prioul, J.L. (2000). A maize vacuolar invertase, IVR2, is induced by water stress. Organ/tissue specificity and diurnal modulation of expression. *Plant Physiology*, 124, 71-84
- Kishor P.B.K., Hong Z., Miao C.H., Hu C.A.A., Verma D.P.S. (1995). Overexpression of A1-Pyrroline-5-Carboxylate Synthetase Increases Proline Production and Confers Osmotolerance in Transgenic Plants *Plant Physiology* 108: 1387-1 394
- Inze D., van Montagu M. (1995). Oxidative stress in plants. *Curr Opin Biotechnology* 6:153-158.
- Lebon E., Pellegrino A., Tardieu F., Lecoecur J. (2004) Shoot development in grapevine is affected by the modular branching pattern of the stem and intra and inter-shoot trophic competition. *Annals of Botany*, 93, 263-274
- Lecoecur J., Wery J., Turc O., Tardieu F. (1995). Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. *Journal of Experimental Botany*, 46 1093-1101
- Leinonen I., Jones H.G. (2004). Combining thermal and visible imagery for estimating canopy temperature and identifying plant stress. *J. Exp. Bot.*, 55, 1423 - 1431.
- Lemaire G., Denoix A. (1987). Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II. Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. *Agronomie*, 7(6) : 381-389
- Lemaire G., Durand J.L., Lila M. (1989). Effet de la sécheresse sur la valeur énergétique et azotée de la luzerne. *Agronomie*, 9(9), 841-848
- Leon P., Sheen J. (2003) Sugar and hormone connections. *Trends in Plant Science* , 8, 110-116
- Lescourret F., Blecher N., Habib R., Chadoeuf J., Agostini D., Pailly O., Vaissière B., Poggi I. (1999). Development of a simulation model for studying kiwi fruit orchard management. *Agricultural Systems*, 59, 215-239
- Martre P., Morillon R., Barrieu F., North G.B., Nobel P., Chrispeels M.J. (2002). Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiology*, 130, 2101-2110
- Martre P., Porter J.R., Jamiesson P., Triboi E. (2003). Modeling Grain Nitrogen Accumulation and Protein Composition to Understand the Sink/Source Regulations of Nitrogen Remobilization for Wheat. *Plant Physiology*, 133, 1959-1967
- Monet R. (1983). Le pêcher. Génétique et physiologie. INRA (ed), Masson, 86-96
- Munné-Bosch S and Alegre L (2000). The significance of beta-carotene, alpha-tocopherol and the xanthophyll cycle in droughted *Melissa officinalis* plants. *Aust J Plant Physiol* 27: 139-146.
- Luu D.T., Maurel C. (2005). Aquaporins in challenging environment : molecular gears for adjusting plant water status. *Plant Cell and Environment*, 28, 85-96
- Ojeda H., Kraeva E., Deloire A., Carbonneau A., Andary C. (2002). Influence of pre and post-veraison water deficits on synthesis and concentration of skins phenolic compounds during the berry growth of Shiraz grapes (*Vitis vinifera* L.). *American Journal of Enology and Viticulture*, 53 (4): 261-267.
- Peyrot des Gachons C., Van Leeuwen C.V., Tominaga T., Soyer JP., Gaudillère JP, Dubourdiou D. (2005). Influence of water and nitrogen deficit on fruit ripening and aroma potential of *Vitis vinifera* L cv Sauvignon blanc in field conditions. *Journal of the Science Food and Agriculture*, 85, 73-85
- Rey P., Pruvot G., Becuwe N., Eymery F., Rumeau D., Peltier G. (1998). A novel thioredoxin-like protein located in the chloroplast is induced by water deficit in *Solanum tuberosum* L. plants. *Plant Journal*, 13, 97-107
- Reymond M., Muller B., Leonardi A., Charcosset A., Tardieu F. (2003). Combining quantitative trait loci analysis and an ecophysiological model to analyse the genetic variability of the responses of leaf growth to temperature and water deficit. *Plant Physiology*, 131, 664-675
- Rabbani M.A., Maruyama K., Abe H., Khan M.A., Katsura K., Ito Y., Yoshiwara K., Seki M., Shinozaki K. & Yamaguchi-Shinozaki K. (2003). Monitoring expression profiles of rice genes under cold, drought, and high-salinity stresses and abscisic acid application using cDNA microarray and RNA gel-blot analyses. *Plant Physiol* 133, 1755-67.
- Ribaut J.M., Jiang C., Gonzalez de Leon D., Edmeades G.O., Hoisington, D.A. (1997). Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 887-896
- Ribaut J.M., Hoisington D.A., Deutsch J.A., Jiang C., Gonzalez-de-Leon D. (1996). Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics*, 92, 905-914

- Ribaut J.M., Banziger M., Hoisington D. (2002) Genetic dissection and plant improvement under abiotic stress conditions: drought tolerance in maize as an example. JIRCAS Working Report (2002) 85-92.
- Riccardi F., Gazeau P., Jacquemot M.P., Vincent D., Zivy M. (2004). Deciphering genetic variations of proteome responses to water deficit in maize leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, 42, 1003-11
- Riccardi F., Gazeau P., de Vienne D., Zivy M. (1998). Protein changes in response to progressive water deficit in maize: quantitative variation and polypeptide identification. *Plant Physiology*, 117, 1253-1263
- Rizhsky L., Liang H., Shuman J., Shulaev V., Davletova S. & Mittler R. (2004). When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiol* **134**, 1683-96.
- Robelin M. (1963). Contribution à l'étude du comportement du maïs-grain vis-à-vis de la sécheresse. Journées internationales de l'irrigation, AGPM Ed, 69-76
- Ruffner H.P., Brem S., Malpiero U. (1983). The physiology of acid metabolism in grape berry ripening. *Acta Horticulturae*, 139, 123-127
- Saab I.N., Sharp R.E. (1989) Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil : inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance. *Planta*: 466-474.
- Saab I.N., Sharp R.E., Pritchard J. (1990) Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiology* , 93, 1329-1336
- Sadras V.O. (2005). A quantitative top-down view of interactions between stresses: theory and analysis of nitrogen-water co-limitation in Mediterranean agro-ecosystems. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56: 1151-1157
- Salekdeh G.H., Siopongco J., Wade L.J., Ghareyazie B., Bennett J. (2002). A proteomic approach to analyzing drought- and salt-responsiveness in rice. *Field Crops Research*, 76, 199-219
- Sanchez J.P., Duque P., Chua N.H. (2004). ABA activates ADPR cyclase and cADPR induces a subset of ABA-responsive genes in Arabidopsis. *Plant Journal*, 38, 381-95
- Seki M., Narusaka M., Abe H., Kasuga M., Yamaguchi-Shinozaki K., Carninci P., Hayashizaki Y., Shinozaki K. (2001). Monitoring the expression pattern of 1300 Arabidopsis genes under drought and cold stresses by using a full-length cDNA microarray. *Plant Cell*, 13, 61-72
- Seki M., Narusaka M., Ishida J., Nanjo T., Fujita M., Oono Y., Kamiya A., Nakajima M., Enju A., Sakurai T., Satou M., Akiyama K., Taji T., Yamaguchi-Shinozaki K., Carninci P., Kawai J., Hayashizaki Y., Shinozaki K. (2002). Monitoring the expression profiles of 7000 Arabidopsis genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *Plant Journal*, 31, 279-92
- Sharp R.E. (2002). Interaction with ethylene : changing views on the role of abscisic acid in root and shoot growth responses to water stress. *Plant Cell and Environment*, 25, 211-222
- Shen B., Jensen R.G., Bohnert H.J. (1997). Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants by targeting mannitol biosynthesis to chloroplasts. *Plant Physiology*, 113, 1177-83
- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. (2000). Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology*, 3, 217-23
- Skriver K., Olsen F.L., Rogers J.C., Mundy J. (1991). Cis-acting DNA elements responsive to gibberellin and its antagonist abscisic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 88, 7266-70
- Steudle E. (2001). The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 52, 847-875
- Tardieu F. (2003). Virtual Plants: modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends in Plant Science*, 8, 9-14
- Tardieu F., Davies W.J. (1993) Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*, 16, 341-349.
- Triboi E., Martre P., Triboi A.M. (2003). Environmentally-induced changes of proteins composition for developing grain of wheat are related to changes in total protein content. *Journal of Experimental Botany*, 84, 388, 1731-1742
- Triboi E., Triboi-Blondel A.M. (2002). Productivity and grain or seed composition : a new approach to an old problem – invited paper. *European Journal of Agronomy*, 16, 163-186
- Triboi-Blondel A.M., Renard M. (1999). Effects of temperature and water stress on fatty acid composition of rapeseed oil. 10<sup>th</sup> International Rapeseed Congress, 26-29/09 1999, Canberra, Australia, 4p.
- Triboi-Blondel A.M., Triboi E. (2000). A modelling approach to integrate the effects of post-anthesis temperature and water stress on grain growth and composition of wheat, rapeseed and sunflower. Proc ESA, 3<sup>rd</sup> International Crop Science Congress, 17-22/08 2000, Hamburg (Germany)
- Tuberosa R., Salvi S., Sanguineti M.C., Landi P., Maccaferri M., Conti S. (2002). Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Annals of Botany*, 89 n° spec., 941-63
- Uno Y., Furihata T., Abe H., Yoshida R., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. (2000). Arabidopsis basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 97, 11632-7

- Van Genuchten M.T. (1980). A closed form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal*, 4 : 892-898
- Van Keulen H. (1981). Modelling the interaction of water and nitrogen. *Plant and Soil*, 58: 205-229
- Vincent D., Lapierre C., Pollet B., Cornic G., Negroni L., Zivy M. (2005). Water deficits affect caffeate O-methyltransferase, lignification, and related enzymes in maize leaves. A proteomic investigation. *Plant Physiology*, 137, 949-60
- Westgate M.E., Boyer J.S. (1985). Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta*, 164, 540-549
- Wilkinson S., Davies W.J. (1997). Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by epidermal symplast. *Plant Physiology*, 113, 559-573
- Wu Y., Cosgrove D.J. (2000). Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1543-1553
- Wu B.H., Génard M., Lescourret F., Gomez L., Li S.H. (2002). Influence of assimilate and water supply on seasonal variation of acids in peach (cv Suncrest). *Journal of the Science of Food and agriculture*, 82,1829-2002
- Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. (1994). A novel cis-acting element in an Arabidopsis gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress. *Plant Cell*, 6, 251-64
- Yu L.X., Setter T.L. (2003). Comparative transcriptional profiling of placenta and endosperm in developing maize kernels in response to water deficit. *Plant Physiology*, 131, 568-82
- Zhang J., Nguyen H.T., Blum A. (1999). Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, 50, 291-302
- Zinselmeier C., Jeong B.R., Boyer J.S. (1999). Starch and the control of kernel number in maize at low water potentials. *Plant Physiology*, 121, 25-36
- Zhu C., Schraut D., Hartung W., Schaffner A.R. (2005). Differential responses of maize MIP genes to salt stress and ABA. *Journal of Experimental Botany*, 56, 2971-2981

## Annexe. Etat hydrique des plantes et du sol

L'état hydrique des plantes et des sols peut être défini par leur teneur en eau ou "humidité" ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) ou par l'état énergétique de l'eau (eau plus ou moins retenue par le matériau où elle est adsorbée, par analogie avec la pression à apporter à une éponge pour en extraire l'eau. Des éponges faites avec des matériaux différents peuvent avoir des humidités différentes pour une même pression de la main). L'état énergétique est défini par le potentiel hydrique, énergie qu'il faut apporter à l'unité de volume d'eau pour l'amener à l'état libre ("goutte d'eau qui s'échappe de l'éponge"). Il est exprimé en unités de pression, en général MPa. Il est négatif puisque l'énergie est apportée au système.

L'eau s'écoule depuis les potentiels les plus élevés ("humides", proches de zéro) vers les potentiels les plus faibles (secs, plus négatifs), de la même manière qu'une rivière coule des altitudes élevées aux altitudes faibles.

Le potentiel hydrique des plantes a plusieurs composantes, essentiellement :

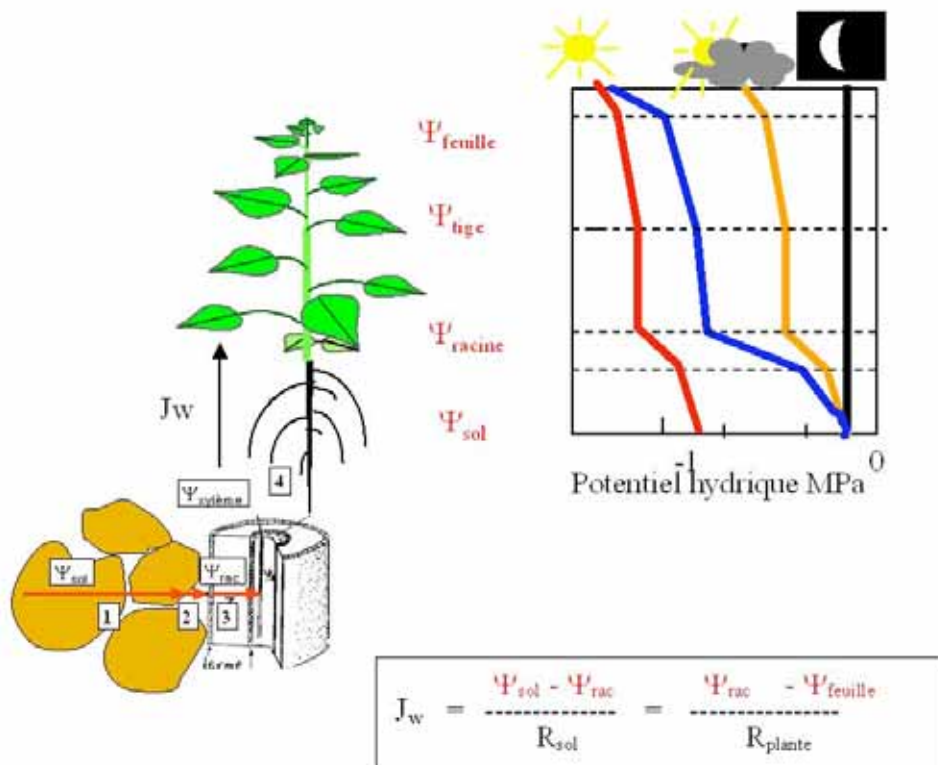
- la composante hydrostatique  $\Psi_p$ , pression exercée sur l'eau, négative si l'eau est sous tension comme dans une paille, et positive si l'eau est sous pression comme dans une seringue. L'eau des cellules doit être sous pression pour un bon fonctionnement de la plante, en générale de 0,4 à 1 MPa. C'est la turgescence ;
- la composante osmotique ( $\Psi_{\text{osm}}$ ) liée à la concentration en solutés. Elle est d'autant plus négative que la concentration en solutés s'élève.

Dans une plante, ces deux composantes représentent la quasi totalité du potentiel hydrique total d'un organe. On a donc :

$$\Psi_{\text{tot}} = \Psi_p + \Psi_{\text{osm}} \quad (1)$$

Si la cellule perd de l'eau ( $\Psi_{\text{tot}}$  diminue), chez la majorité des espèces la cellule accumule en même temps des solutés ( $\Psi_{\text{osm}}$  diminue), si bien que la turgescence peut être maintenue constante. C'est l'ajustement osmotique, caractère d'adaptation au déficit hydrique des plantes.

**Figure A.1.** Ecoulement de l'eau, état hydrique du sol et de la plante et demande évaporative



L'eau est transpirée par la feuille, d'autant plus que la demande climatique est élevée (courbes noire, nuit, orange, journée nuageuse, et bleue, journée ensoleillée et sèche). L'eau "coule" depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique,  $\Psi_{\text{sol}}$ ) vers les feuilles où elle est plus retenue (faible potentiel hydrique  $\Psi_{\text{feuille}}$ ). Ce mouvement peut être décrit par une équation de transfert où le flux ( $J_w$ ) est d'autant plus fort que la différence de potentiel hydrique ( $\Psi_{\text{sol}} - \Psi_{\text{feuille}}$ ) est grande, et que la résistance au transfert ( $R$ ) est faible. La principale résistance au transfert de l'eau se trouve dans les stomates, qui chez une plante bien irriguée sont d'autant plus ouverts que la plante reçoit plus de lumière. L'état hydrique de la feuille est plus défavorable ( $\Psi_{\text{sol}}$  plus faible) lorsque la transpiration est élevée que lorsqu'elle est faible.

Chez une plante en déficit hydrique (courbe rouge dans la figure,  $\Psi_{\text{sol}} = -0,9$  MPa au lieu de 0,05 MPa chez les plantes irriguées), les stomates sont aussi partiellement fermés. Ceci diminue le flux d'eau  $J_w$ , et donc la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines. Les feuilles peuvent ainsi garder un potentiel hydrique acceptable bien que le sol soit sec. Cette fermeture stomatique est donc un processus adaptatif nécessaire à la survie de la plante. Elle a l'inconvénient de ralentir la photosynthèse et de causer l'échauffement de la feuille (cf., section 1.1.2.2., échanges "eau contre carbone" et "eau contre chaleur").