



**HAL**  
open science

## Contrôle de l'état hydrique dans la plante et réponses physiologiques de la vigne à la contrainte hydrique

Thierry T. Simonneau, Nathalie Ollat, Anne Pellegrino, Eric Lebon

### ► To cite this version:

Thierry T. Simonneau, Nathalie Ollat, Anne Pellegrino, Eric Lebon. Contrôle de l'état hydrique dans la plante et réponses physiologiques de la vigne à la contrainte hydrique. *Innovations Agronomiques*, 2014, 38, pp.13-32. hal-02629834

**HAL Id: hal-02629834**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02629834>**

Submitted on 27 May 2020

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

## Contrôle de l'état hydrique dans la plante et réponses physiologiques de la vigne à la contrainte hydrique

Simonneau T.<sup>1</sup>, Ollat N.<sup>2</sup>, Pellegrino A.<sup>3</sup>, Lebon E.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux, F-34060 Montpellier

<sup>2</sup> INRA, ISVV, UMR 1287, F-33140 Villenave d'Ornon

<sup>3</sup> Montpellier SupAgro, Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux, F-34060 Montpellier

Correspondance : simonnea@supagro.inra.fr

### Résumé

Les sécheresses de 2003 et 2011 ont marqué les esprits dans beaucoup de régions viticoles du Sud de la France avec des baisses de rendement et de qualité de la récolte. Chez la vigne soumise à un dessèchement du sol, la croissance végétative est la première fonction affectée avec, en particulier, un arrêt de croissance des rameaux secondaires. De plus, la fermeture des stomates, par lesquels l'eau s'évapore à la surface des feuilles, limite rapidement la transpiration. Ces réactions ont pour conséquence une diminution de la photosynthèse de la plante qui peut expliquer certaines pertes de rendement. Au cours des dernières années, les recherches en écophysiologie ont permis d'identifier une large diversité dans ces réponses du matériel végétal à la contrainte hydrique liée aussi bien au porte-greffe qu'au greffon. De nouvelles méthodes de mesure et de modélisation sont apparues pour classer les cépages et les porte-greffes selon leur sensibilité à la contrainte hydrique. Les premières simulations permettent de raisonner le choix du cépage, du porte-greffe ou de leur mode de conduite en fonction de scénarios climatiques probables. Les travaux en cours devraient déboucher sur une prise en compte encore plus complète des nombreuses modifications mises en place par la plante ou apportées par le viticulteur pour minimiser l'impact de la contrainte hydrique. Le prochain défi à relever sera sans doute d'intégrer les effets pluriannuels de la contrainte hydrique sur l'élaboration de la production afin de mieux comprendre les arrières-effets d'une sécheresse sur le millésime suivant ou les effets cumulés de sécheresses successives.

**Mots-clés** : sécheresse, transpiration, photosynthèse, efficacité d'utilisation de l'eau, (an)isohydrie

### Abstract: Control of plant water status and physiological responses of grapevine to drought conditions

Drought episodes in 2003 and 2011 had huge, detrimental impacts on vineyard production in South of France. In grapevine, vegetative growth is the first function to be influenced by drought with rapid cessation of growth of secondary shoot axes. Additionally, stomatal closure gradually reduces transpiration rate. These responses result in a decrease of photosynthesis rate which partly explains yield losses and quality damages. During the last years, research in ecophysiology evidenced a large diversity in responses to drought, originating from both scions and rootstocks. New methods have been developed for characterising and modelling scions and rootstocks as regard their susceptibility to drought conditions. Model predictions are becoming useful tools to select appropriate scions and rootstocks as a function of likely climate scenarios. Current work should incorporate additional plant modifications either resulting from acclimation of the plant or from management practices. Future works should address the multiyear effects of drought episodes on wine grape production in order to better account for carry-over or cumulative effects of drought on successive years.

**Keywords**: drought, transpiration, photosynthesis, water use efficiency, (an)isohydry

## Introduction

Pour tirer le maximum du potentiel œnologique d'une vigne, une contrainte hydrique modérée est souhaitable notamment à partir de la véraison (Becker et Zimmermann, 1984). Pour cette raison, les vignobles sont majoritairement installés dans des zones où le pédoclimat expose les plantes à des épisodes de sécheresse plus ou moins marquée. Or, lorsque la demande évaporative est forte (air sec, chaud et/ou agité) et se combine à un dessèchement du sol qui freine le renouvellement des réserves en eau de la plante, les tissus se déshydratent. Il arrive alors que la déshydratation atteigne des niveaux néfastes pour la production et la qualité de la vendange (Van Leeuwen et Seguin, 1994 ; Jones *et al.*, 2005 ; Deluc *et al.*, 2009). Avec les changements climatiques, on s'attend à une augmentation de ces épisodes à risque, notamment dans les régions méditerranéennes (Garcia de Cortazar, 2006 ; Brisson et Levrault, 2010). Mais dès à présent, les viticulteurs sont confrontés à des variations interannuelles du climat au moins aussi fortes que celles attendues en moyenne au cours des prochaines 50 années.

Un des enjeux majeurs pour la viticulture de demain est donc d'adapter l'utilisation du stock d'eau dans le sol par la plante et son renouvellement (lorsque l'irrigation est possible) selon un scénario idéal en fonction de l'objectif de production et du contexte climatique (Schultz et Stoll, 2010). Cela nécessite une bonne connaissance des différents leviers sur lesquels il est possible d'agir. Dans cette revue, on insiste plus particulièrement sur les adaptations physiologiques qui permettent à la plante de limiter sa déshydratation. Puis, on brosse rapidement les grandes lignes des réponses à la sécheresse qui conditionnent l'évolution du rendement et de la qualité de la production. Pour finir, on commente de manière critique les critères physiologiques disponibles pour classer les cépages et les porte-greffes ou leur mode de conduite en termes d'adaptation à la sécheresse.

## 1. Les bases de la réponse de la vigne à la sécheresse

### 1.1 Eviter les chutes de potentiel hydrique dans la plante

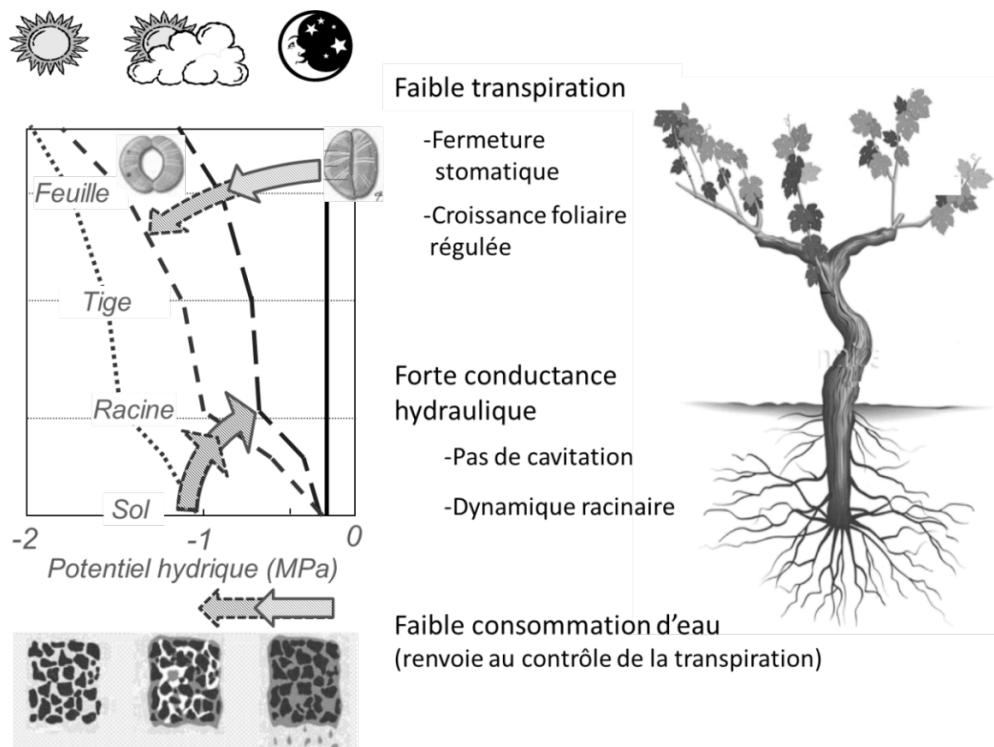
Le potentiel hydrique (potentiel thermodynamique de l'eau) est l'une des grandeurs utilisées pour mesurer la disponibilité de l'eau. Il permet l'étude des transferts d'eau entre des composantes aussi diverses que le sol, les constituants de la plante ou l'atmosphère. Par convention, le potentiel hydrique de l'eau libre (sans éléments dissous ni liaison à une matrice et considéré à une altitude de référence) est fixé à zéro, ce qui correspond à la disponibilité maximale de l'eau dans un sol gorgé ou à la capacité au champ. Lorsque le sol se dessèche, son potentiel hydrique diminue (devient de plus en plus négatif car l'eau est de plus en plus liée au sol). Et la plante subit mécaniquement une baisse de son potentiel hydrique dans le même sens qui correspond à une déshydratation partielle. Lorsque la plante transpire, la chute de potentiel hydrique dans la plante s'aggrave d'autant plus 1/ que le potentiel hydrique du sol est bas, 2/ que les conductances hydrauliques qui caractérisent les capacités de transfert d'eau à travers la plante sont faibles et 3/ que la transpiration est élevée (Figure 1). Pour éviter les baisses excessives de potentiel hydrique qui entraînent l'altération de nombreuses fonctions, les plantes ont développé diverses adaptations qui agissent sur l'un ou l'autre de ces trois aspects.

### 1.2 Eviter à tout prix la cavitation dans les vaisseaux qui conduisent l'eau

Les vaisseaux du xylème (files de cellules mortes réduites à de longs tubes) permettent l'acheminement de l'eau absorbée par les racines vers les parties aériennes soumises aux pertes transpiratoires. Lorsque le dessèchement du sol se combine avec une forte demande évaporative, la menace ultime pour la plante est le risque d'obstruction (embolie) des vaisseaux du xylème.

En particulier, la cavitation a lieu lorsque l'eau des vaisseaux atteint une tension telle (c'est-à-dire un potentiel hydrique tellement négatif) qu'elle s'évapore brutalement et une poche gazeuse finit par envahir le vaisseau (Brodersen *et al.*, 2013).

L'embolie des vaisseaux provoque une baisse de la capacité de transport d'eau (la conductance hydraulique) qui amplifie dramatiquement l'effet de la contrainte sur la chute de potentiel hydrique dans les tissus (Zufferey *et al.*, 2011). Cela peut entraîner la mort des tissus voire de la plante entière par déshydratation. La taille des vaisseaux (particulièrement longs chez les lianes comme la vigne) dépend du cultivar (Chouzouri et Schultz, 2005) et les vaisseaux de grand diamètre sont favorables à un bon acheminement de l'eau. En contrepartie, les vaisseaux de grand diamètre sont plus vulnérables à la cavitation (Lovisol et Schubert, 1998). La vigne, plutôt vulnérable à la cavitation comparée à bien d'autres espèces (McElrone *et al.*, 2012), serait protégée de l'embolie grâce à un contrôle efficace des pertes en eau par les stomates (Zufferey *et al.*, 2011). Cependant, même dans les situations de contrainte hydrique modérée, des baisses de conductance hydraulique, associées à la cavitation, ont été observées au cours de la journée avec l'augmentation de la demande évaporative, notamment au niveau des pétioles et/ou de l'interface entre sol et racines. Mais les capacités de conduction seraient restaurées en fin de journée lorsque la transpiration rediminue. Le système racinaire, ses capacités d'exploration et son contact avec le sol seraient des éléments clés dans la capacité de la plante à récupérer une intégrité hydraulique satisfaisante en fin de journée dans des conditions sèches (Zufferey *et al.*, 2011). Les réserves carbonées des cellules voisines des vaisseaux du porte-greffe et du greffon, ainsi que certaines aquaporines, des protéines transmembranaires qui facilitent le transfert d'eau entre cellules, y contribueraient également (Salleo *et al.*, 2009).



**Figure 1** : Les facteurs physiologiques qui limitent la chute de potentiel hydrique dans la plante. Le diagramme de gauche illustre la chute de potentiel hydrique qui se met en place à différents niveaux en fonction du potentiel hydrique dans le sol (état de plus en plus sec vers la gauche) et de la demande évaporative dans l'atmosphère (de plus en plus forte vers la gauche). La nuit, avec des stomates fermés, les potentiels hydriques dans la plante s'équilibrent avec celui du sol (trait vertical épais). Le jour, dans un sol sec et sous une forte demande évaporative, les potentiels hydriques dans la plante deviennent très négatifs (ligne brisée pointillée). Les flèches montrent l'incidence de chaque facteur physiologique sur les potentiels hydriques en distinguant les situations favorables (flèches aux contours pleins) et défavorables (flèches aux contours pointillés).

### 1.3 Limiter la transpiration

Chez la vigne, comme chez la plupart des espèces, un des effets les plus immédiats de la contrainte hydrique est le ralentissement de la croissance (Chaves, 1991 ; Cramer *et al.*, 2007) qui intervient avant tout changement notable de photosynthèse (Pellegrino *et al.*, 2006 ; Cramer *et al.*, 2013). Ce ralentissement s'explique en premier lieu par la baisse de la turgescence dans les tissus, une des composantes du potentiel hydrique, nécessaire à l'expansion des cellules. La biosynthèse des parois cellulaires ainsi que les mécanismes de division cellulaire sont également rapidement altérés. À terme, la limitation de la vigueur conduit à une réduction des surfaces évaporantes, tout comme la sénescence des feuilles qui intervient cependant à des niveaux plus poussés de dessèchement. Les parties aériennes sont plus sensibles que les racines, ce qui permet à la plante de continuer à explorer le sol tout en limitant sa transpiration (Cramer *et al.*, 2013).

D'autre part, la photosynthèse nécessite l'ouverture des stomates, sortes de valves cellulaires qui assurent l'entrée du CO<sub>2</sub> gazeux à la surface des feuilles. Or, ces voies d'entrée provoquent inévitablement des pertes d'eau qui s'évaporent des tissus. En conditions de disponibilité en eau réduite, les plantes terrestres font alors face à un dilemme : assurer l'entrée de CO<sub>2</sub> tout en limitant les pertes d'eau. Pour résoudre ce dilemme, les stomates intègrent de multiples voies de réponse aux conditions environnementales. La contrainte hydrique conduit très généralement à la fermeture des stomates, ce qui permet une certaine économie d'eau.

La surface des feuilles est également recouverte d'une cuticule et de poils cireux de nature très variée suivant les cépages et les conditions de développement de la feuille (Boso *et al.*, 2011). Le lien entre la nature et de ces constituants et leur efficacité pour limiter les pertes en eau reste à établir.

### 1.4 Limiter la baisse de photosynthèse malgré la fermeture des stomates

La sécheresse menace la capacité de la plante à maintenir sa photosynthèse (Escalona *et al.*, 2012). D'une part, si le blocage de l'expansion foliaire est précoce, l'interception du rayonnement solaire nécessaire à la photosynthèse sera limitée. D'autre part, la fermeture des stomates freine l'entrée du CO<sub>2</sub> dans les tissus chlorophylliens et entraîne une réduction de photosynthèse à des degrés très variables selon les espèces végétales et les variétés (Tardieu et Simonneau, 1998). La production peut s'en trouver altérée d'autant plus que les situations de déficit hydrique associent souvent de fortes températures à des rayonnements solaires intenses qui exigent la mise en place de protections supplémentaires par la plante, consommatrices en produits de la photosynthèse (Chaves *et al.*, 2002).

### 1.5 Maintenir l'eau dans les cellules avec l'ajustement osmotique

L'ajustement osmotique permet le maintien de la pression de turgescence dans les cellules (et des fonctions qui en dépendent) même lorsque la tension sur l'eau augmente dans le système conducteur de la plante et l'environnement de la cellule. Cet ajustement repose sur l'accumulation active de sucres solubles et d'autres solutés de faible poids moléculaires dans les cellules vivantes. Cela entraîne la baisse du potentiel osmotique (composante du potentiel hydrique due aux liaisons entre l'eau et les molécules dissoutes) qui compense la baisse du potentiel hydrique lorsqu'elle se développe dans l'environnement de la cellule. Il en résulte le maintien de l'eau et de la turgescence (l'autre composante, hydrostatique, du potentiel hydrique) à l'intérieur de la cellule. Ce processus a été mis en évidence chez la vigne soumise à une contrainte hydrique aussi bien dans les feuilles (Düring, 1984) que dans les racines (Düring et Dry, 1995). L'ajustement osmotique représente probablement une stratégie majeure pour limiter la déshydratation des tissus et maintenir la production viticole en conditions sèches (Patakas et Noitsakis, 1999).

Les solutés intéressants pour la plante sont ceux qui peuvent assurer, en plus de leur rôle osmotique, un rôle de réserve, de protection des membranes ou des activités enzymatiques (Szabados *et al.*, 2011). Cette stratégie est cependant consommatrice en énergie et, globalement, en produits de la photosynthèse.

Les caractéristiques recherchées pour une vigne adaptée à une sécheresse modérée sont donc un bon contrôle physiologique des pertes en eau par régulation stomatique et ajustement osmotique, un maintien de la photosynthèse au profit avant tout de la production et de la croissance racinaire avec une vigueur maîtrisée de la partie aérienne. Le fort degré de couplage entre photosynthèse et transpiration rend difficile de satisfaire l'ensemble de ces objectifs simultanément. Cependant, il est possible de tirer parti des conditions où cet échange est le moins défavorable.

## 2. Le contrôle stomatique de la transpiration

### 2.1 Réponse des stomates chez la vigne en conditions de sécheresse

Les pertes d'eau par transpiration ont lieu essentiellement à travers les pores des stomates qui ponctuent l'épiderme des feuilles, uniquement sur leur face inférieure chez la vigne (espèce dite hypostomatique). Les deux cellules de garde qui bordent le pore stomatique peuvent en contrôler l'ouverture grâce aux variations de leur turgescence. Cette dernière peut varier sous l'effet de variations du potentiel hydrique foliaire provoquées par le dessèchement du sol ou de l'air (réponse hydraulique) ou avec la charge ou décharge en solutés des cellules de garde provoqués par des signaux chimiques variés qui modifient l'activité de transporteurs d'ions (réponse biochimique). Par ailleurs, la densité stomatique varie presque du simple au double au sein du genre *Vitis* (Boso *et al.*, 2011). Mais ces différences de densité stomatique n'expliquent que peu les différences de transpiration (Hopper *et al.*, 2014).

Lorsque le sol se dessèche, la fermeture des stomates est une réponse essentielle qui retarde l'épuisement de l'eau du sol et limite la baisse de potentiel hydrique et la déshydratation de la plante. Chez la vigne, la réponse stomatique est particulièrement hétérogène à la surface des feuilles. Cette caractéristique serait liée à l'anatomie hydraulique des feuilles de vigne, compartimentées en zones (patches) entre lesquelles les diffusions de vapeur d'eau et de CO<sub>2</sub> dans les espaces intercellulaires seraient difficiles (Düring, 1992), les rendant indépendantes dans leurs fonctionnements. Cette particularité pourrait être à l'origine de la forte réactivité des stomates chez la vigne car les premiers symptômes de stress dans les patches les plus déshydratés de la feuille permettraient une détection précoce de la contrainte (Düring et Loveys, 1996).

Chez la vigne comme chez la plupart des espèces, la synthèse, le métabolisme et le transfert d'une hormone végétale, l'acide abscissique (ABA), vers les cellules de garde sont directement impliqués dans la fermeture des stomates en réponse à la contrainte hydrique (Stoll *et al.*, 2000 ; Cramer *et al.*, 2007). L'ABA peut être produit au niveau des racines et transféré aux feuilles, ce qui permet à la plante de percevoir les premiers symptômes de dessèchement du sol. Cette particularité a été exploitée avec un succès variable dans des systèmes d'irrigation alternée sur les deux côtés du rang, permettant ainsi de combiner les bénéfices d'une synthèse d'ABA par le côté racinaire non irrigué (pour fermer les stomates et limiter la consommation d'eau) et les bénéfices d'une alimentation hydrique maintenue sur l'autre côté racinaire (Sadras, 2009). Mais les feuilles ont également leur propre capacité de synthèse, déclenchée par leur baisse de potentiel hydrique et suffisante pour induire la fermeture des stomates. Un gène (*VvNCED1*) codant pour une enzyme clef de la synthèse d'ABA (la 9-cis-epoxycaroténoïde dioxygénase) semble être déterminant pour l'accumulation de l'hormone en conditions de stress hydrique (Speirs *et al.*, 2013). Les différences de pH entre tissus et des glucosidases ou glucosyl estérases modifient les concentrations d'hormone libre qui parviennent aux stomates.

D'autres enzymes, comme les ABA 8'-hydroxylases régulent la dégradation de l'ABA (Speirs *et al.*, 2013). La forte diversité allélique pour certains de ces gènes (Riahi *et al.*, 2013) pourrait donc expliquer les différences génétiques d'accumulation d'ABA en réponse au déficit hydrique. Ces différences ont été constatées aussi bien au niveau des porte-greffes (Peccoux, 2011) que des greffons (Soar *et al.*,

2004 ; Deluc *et al.*, 2009 ; Peccoux 2011), offrant au sélectionneur et au pépiniériste deux façons de moduler les réponses physiologiques relayées par l'ABA dans la plante (Soar *et al.*, 2006).

Au-delà des capacités d'accumulation et de transfert d'ABA, la sensibilité des stomates à la concentration d'ABA qui parvient aux stomates est très variable. Elle dépend de nombreux relais moléculaires au niveau des cellules de garde. En particulier, l'ABA doit avant tout se lier à un complexe récepteur (PYR/PYL/RCAR) pour activer des kinases de type SnRK2 ou dépendantes du calcium (Brandt *et al.*, 2012) en piégeant des protéines inhibitrices de type phosphatases 2C. Les kinases activées phosphorylent à leur tour plusieurs cibles et finissent par moduler l'activité des canaux ioniques des cellules de garde qui régulent la fermeture stomatique (Joshi-Saha *et al.*, 2011). De nombreux autres acteurs identifiés chez différentes espèces végétales interviennent dans ces réponses comme l'accumulation d'oxyde nitreux, les variations de concentration interne en  $Ca^{2+}$ . Enfin, l'état hydrique des tissus foliaires module également la sensibilité des stomates à l'ABA. L'ABA pourrait d'ailleurs également perturber l'approvisionnement en eau au voisinage des stomates en diminuant la conductance hydraulique dans les tissus qui entourent les veines (Pantin *et al.*, 2013 chez la plante modèle *Arabidopsis*). Ainsi, l'ABA aurait un double effet sur la fermeture stomatique qui pourrait varier suivant le cépage. Ceci pourrait expliquer la grande diversité de sensibilité stomatique à l'ABA observable entre génotypes de *Vitis* sur feuilles détachées (Hopper *et al.*, 2014). Toutefois, les différences de sensibilité stomatique à l'ABA déterminées sur feuilles détachées ne semblent pas correspondre aux différences de sensibilité au dessèchement du sol observées sur plantes entières (Hopper *et al.*, 2014). Cette discordance peut avoir plusieurs origines. D'une part, des signaux chimiques (comme l'ABA) peuvent provenir d'autres parties de la plante que la feuille détachée. D'autre part, d'autres effecteurs de la fermeture stomatique peuvent largement varier sur la plante entière avec le génotype ; c'est le cas du potentiel hydrique des feuilles, bien contrôlé lorsqu'elles sont détachées, mais qui dépend de la conductance hydraulique depuis le sol jusqu'à la feuille dans la plante entière (Coupel-Ledru *et al.*, 2014).

Les capacités d'approvisionnement en eau de la plante ont probablement également une importance clef dans la diversité observée sur le fonctionnement stomatique (Zufferey *et al.*, 2011 ; Coupel-Ledru *et al.*, 2014). En effet, même si l'ABA apparaît clairement comme un acteur majeur du contrôle stomatique sous contrainte hydrique, on sait que le potentiel hydrique des feuilles intervient également (Tardieu et Simonneau, 1998 ; Comstock, 2002). Or, la conductance hydraulique de la plante (la capacité d'approvisionnement en eau) est déterminante dans la valeur de ce potentiel hydrique. Plus la conductance hydraulique est élevée, plus le potentiel hydrique est lui-même élevé, ce qui est favorable à l'ouverture stomatique. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant d'observer des relations étroites entre la conductance hydraulique de la plante et l'ouverture stomatique aussi bien pour un génotype donné au cours d'une journée (Zufferey *et al.*, 2011) qu'entre génotypes soumis à une sécheresse (Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Ainsi des différences de conductance hydraulique mesurées entre cépages au niveau du pétiole (Schultz, 2003) ou des racines (Vandeleur *et al.*, 2009) pourraient être déterminantes dans les différences de fonctionnement stomatique.

## 2.2 Limiter les pertes d'eau l'après-midi lorsque la demande évaporative est forte

Les stomates se ferment également en l'absence de dessèchement du sol lorsque la demande évaporative est élevée (ce qui correspond à un air chaud et sec, mais aussi à des conditions ventilées). Chez la vigne, ce contrôle des flux transpiratoires par fermeture stomatique lorsque la demande évaporative est élevée est particulièrement efficace (Iacono *et al.*, 1998).

Cela conduit en général à des réponses asymétriques au cours de la journée : les stomates sont plus ouverts le matin, lorsque la demande évaporative est modérée, permettant une assimilation du carbone à moindre coût en eau comparé à l'après-midi, lorsque la demande évaporative augmente et entraîne la fermeture des stomates. Comme dans le cas d'un dessèchement du sol, la sensibilité stomatique à la demande évaporative varie entre variétés (Prieto *et al.*, 2010 ; Moutinho-Pereira *et al.*, 2007) et certains

gènes semblent associés à ces différences de sensibilité. Les cultivars à forte sensibilité stomatique face à l'élévation de la demande évaporative pourraient présenter un intérêt à condition que la photosynthèse soit suffisamment importante aux moments de la journée où la demande évaporative est la plus modérée (généralement en première partie de matinée).

### 2.3 Limiter les pertes d'eau la nuit lorsque la photosynthèse est impossible

Les périodes nocturnes sont souvent négligées lorsqu'on établit le bilan hydrique d'un vignoble. Les hypothèses sous-jacentes à cette approximation sont 1/ que la demande évaporative est réduite la nuit, 2/ que les stomates sont alors fermés et 3/ que les cuticules à la surface des feuilles sont quasi-imperméables. Pourtant, des mesures de transpiration réalisées le jour et la nuit sur sept variétés de vigne montrent que les pertes d'eau nocturnes peuvent atteindre 10 à 20 % de la quantité totale d'eau perdue au cours du cycle journalier lorsque les plantes sont bien alimentées en eau (Escalona *et al.*, 2013). La proportion d'eau perdue la nuit augmente dans les climats plus continentaux, où l'air est plus sec la nuit. On peut montrer que ces pertes d'eau nocturnes sont dues en bonne partie à une fermeture incomplète des stomates, y compris en conditions sèches, et qu'elles varient assez largement entre les variétés (Escalona *et al.*, 2013). Certaines variétés locales (comme le Manto Negra des Baléares) peuvent ainsi être particulièrement bien adaptées à la conservation de l'eau la nuit (comparé au Grenache ou au Pinot Noir).

## 3. Les porte-greffes et l'approvisionnement en eau

### 3.1 Le développement racinaire pour exploiter l'eau du sol

Un développement racinaire profond et dense permet à la plante de compenser en permanence les pertes en eau dues à la transpiration. Chez la vigne, généralement greffée, le choix d'un porte-greffe avec ces caractéristiques permet d'optimiser l'exploitation des ressources en eau du sol (Palliotti *et al.*, 2000). L'aptitude à coloniser le sol sur une très grande profondeur est une particularité fondamentale du système racinaire de la vigne. Il est difficile de mettre en évidence des effets marqués du génotype de porte-greffe sur la distribution et la structure du système racinaire, plutôt liées au sol et au mode de conduite (Smart *et al.*, 2006) ou aux interactions avec le greffon. Cependant, des différences significatives ont été observées sur la densité racinaire exprimée en terme de biomasse ou de nombre (Southey et Archer, 1988 ; Peccoux, 2011) et sur le rapport racines fines/racines totales (Van Zyl, 1988). De plus, des profils racinaires réalisés au vignoble mettent également en évidence que les porte-greffes considérés comme les plus résistants à la sécheresse ont la capacité de développer davantage de racines dans les couches profondes du sol, en comparaison avec des porte-greffes dits sensibles (Southey et Archer, 1988). Par ailleurs, un maintien des capacités de croissance racinaire pendant la saison sèche et la plasticité du système racinaire en fonction de l'état hydrique du sol sont des critères qui peuvent différencier les génotypes (Bauerle *et al.*, 2008).

### 3.2 L'adaptation du système vasculaire qui achemine l'eau vers les organes

Il existe de grandes différences entre les porte-greffes au niveau de leur anatomie vasculaire racinaire (diamètre et longueur des vaisseaux, proportion des tissus conducteurs), ce qui peut avoir des conséquences sur leur vulnérabilité à la cavitation et finalement sur leur capacité à conduire l'eau (Pongracz et Beukman, 1970 ; Alsina *et al.*, 2011 ; Peccoux, 2011). Cependant, les caractéristiques anatomiques semblent avoir moins d'incidence sur le contrôle de la transpiration que la densité et la morphologie des racines (Peccoux, 2011). Il faut noter que la conductivité hydraulique, qui caractérise la capacité d'approvisionnement en eau d'un système racinaire, ne dépend pas uniquement de la géométrie des vaisseaux. Elle est également liée au passage de l'eau au travers de cellules vivantes en dehors des vaisseaux.



### 3.3 Les aquaporines facilitent le passage de l'eau entre cellules

Ce transfert d'eau extra-vasculaire est contrôlé en bonne partie par des protéines « canaux à eau », localisés dans les membranes des cellules, où elles facilitent le passage de l'eau à travers les bicouches lipidiques quasi infranchissables par l'eau sans cela. Il s'agit des aquaporines, une famille de protéines dont l'importance commence à être bien établie chez la vigne comme chez la plupart des espèces. Ainsi, les gènes codant pour ces protéines s'expriment plus fortement dans les pointes racinaires que dans les zones subérifiées plus âgées où la conductivité hydraulique est plus faible (Gambetta *et al.*, 2013).

Entre génotypes de porte-greffes, il existe également des différences dans l'expression des gènes codant pour les aquaporines, ou dans la part du flux hydrique contrôlé par ces protéines (Lovisolo *et al.*, 2008 ; Gambetta *et al.*, 2012). Ces différences pourraient se retrouver dans la capacité des combinaisons porte-greffes/greffon à tolérer les épisodes de sécheresse (Fouquet, 2005 ; Gambetta *et al.*, 2012). Ainsi, les variations d'expression de l'aquaporine VvPIP1 ;1 observées dans des racines de plants de vigne au cours d'un dessèchement du sol puis d'une ré-humectation (Vandeleur *et al.*, 2009) suggèrent un rôle important de ce membre de la famille pour expliquer les différences entre deux cépages de réputations contrastées quant à leur usage de l'eau (Grenache, réputé économe en eau, et Chardonnay, réputé consommateur en eau). En effet, chez le Chardonnay, et contrairement au Grenache, l'expression de VvPIP1 ;1 semble liée aux variations journalières de capacité de transport d'eau par les racines qui s'ajustent ainsi à chaque instant aux besoins créés par la transpiration.

Les porte-greffes représentent une solution d'adaptation intéressante car compatible avec la réglementation en viticulture. Ils peuvent contribuer à réguler la consommation d'eau à travers leur propre dynamique de croissance racinaire et de régulation des capacités de transport d'eau (Carbonneau, 1985 ; Bauerle *et al.*, 2008 ; Alsina *et al.*, 2011 ; Peccoux, 2011) et/ou à travers leur effet sur le fonctionnement stomatique du greffon (Lovisolo *et al.*, 2010 ; Marguerit *et al.*, 2012).

De plus, en situation de contrainte hydrique, ils influencent la phénologie, la croissance, le rendement et la qualité des fruits (Tandonnet *et al.*, 2010). Dans les travaux conduits à l'INRA notamment, ils sont donc de plus en plus souvent associés au greffon pour la recherche d'un matériel végétal adapté aux conditions sèches.

## 4. Les conséquences de la sécheresse sur la photosynthèse et la croissance

### 4.1 La sécheresse perturbe la croissance avant la photosynthèse

Certains auteurs attribuent l'essentiel des pertes de rendement en conditions sèches à la seule baisse de photosynthèse (Moutinho-Pereira *et al.*, 2004). Cependant, ce lien de cause à effet reste difficile à établir. Par exemple, la croissance des rameaux (notamment secondaires) est rapidement affectée pour des niveaux de déficit hydrique très modérés alors que la photosynthèse n'est encore que peu ou pas modifiée (Lebon *et al.*, 2006) et que les produits de photosynthèse tendent à s'accumuler (Cramer *et al.*, 2013) même si certaines études font exception (par ex. Rogiers *et al.* (2011) chez le Sémillon).

Avec la contrainte hydrique, au-delà de la baisse de turgescence, la modification de l'activité d'un grand nombre de protéines aboutit au ralentissement des divisions cellulaires ou de l'expansion des parois qui entourent les cellules végétales.

### 4.2 L'augmentation des résistances à la diffusion du CO<sub>2</sub> dans la feuille ralentit la photosynthèse avant toute altération de l'appareil photosynthétique

L'appareil photosynthétique est relativement tolérant au déficit hydrique dans une large gamme de conditions rencontrées en situations cultivées (Flexas *et al.*, 1998 ; Escalona *et al.*, 1999). La structure des chloroplastes, les réactions photochimiques et les phosphorylations oxydatives semblent peu affectées par une baisse modérée du potentiel hydrique (Chaves, 1991). Seule une déshydratation

sévère et brutale des cellules du mésophylle, ou modérée mais prolongée, peut altérer le métabolisme photosynthétique au niveau de la régénération du RuBP qui fixe le carbone atmosphérique ou de l'activité de la Rubisco qui catalyse cette fixation (Medrano *et al.*, 2002).

Si la photosynthèse est ralentie avec l'apparition d'un déficit hydrique, c'est donc largement dû à la fermeture stomatique et à l'augmentation de la résistance à la diffusion du CO<sub>2</sub> dans le mésophylle foliaire où se déroule la photosynthèse (Flexas *et al.*, 2009). Mais, en climat méditerranéen en particulier, le déficit hydrique est fréquemment associé à des journées chaudes et très ensoleillées. L'ensemble de ces conditions peut altérer la photosynthèse par photoinhibition (Osório *et al.*, 1995) en causant des dégâts plus ou moins irréversibles du photosystème II au vignoble. En conditions de sécheresse, ces dégâts s'aggravent sous fort flux lumineux ou encore avec de faibles températures nocturnes (Bertamini *et al.*, 2004). Dans ces conditions, l'O<sub>2</sub> peut devenir l'accepteur des électrons produits par les photosystèmes en générant des espèces réactives de l'oxygène (ROS) extrêmement toxiques pour les cellules (Bertamini *et al.*, 2007). Certaines feuilles jaunissent et nécrosent à la suite d'épisodes où de fortes quantités de ROS sont produites (Moutinho-Pereira *et al.*, 2003). Ces effets peuvent être atténués par les mécanismes qui limitent l'échauffement des feuilles comme leur inclinaison vers la verticale grâce à des structures cellulaires spécialisées (pulvinus). L'angle entre le limbe et le pétiole peut passer de 53° à 80° chez certains cépages (Smart, 1974) sous l'effet d'un stress hydrique. D'autres mécanismes plus fins peuvent protéger les feuilles contre les forts rayonnements. Ainsi, la conversion de certains pigments caroténoïdes (cycle des xanthophylles) ou l'inactivation des photosystèmes II eux-mêmes permettent de dissiper l'excès d'énergie lumineuse sous forme de chaleur. Si, malgré tout, les cellules produisent des ROS, plusieurs mécanismes enzymatiques (comme la super oxyde dismutase) ou non enzymatiques (comme le cycle de l'ascorbate/gluthation) permettent leur évacuation (Cramer *et al.*, 2013).

Les effets d'une contrainte hydrique ont été bien résumés en distinguant trois niveaux de fermeture stomatiques pour caractériser l'intensité de la contrainte (Tableau 1). Au-delà des effets sur la photosynthèse (brute), la contrainte hydrique peut conduire à des pertes de carbone par photorespiration. Sans parler à nouveau des stomates, le bilan carboné sous contrainte hydrique pourrait donc être amélioré s'il était possible 1/ de limiter le frein à la diffusion du CO<sub>2</sub> dans le mésophylle, 2/ d'améliorer les capacités photosynthétiques (biochimiques) ou 3/ de limiter les pertes par photorespiration (Flexas *et al.*, 2010).

**Tableau 1** : Effets globaux de la contrainte hydrique sur les flux d'eau (estimés par la conductance stomatique), de carbone et l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE). D'après Lovisolo *et al.* (2010).

Contrainte hydrique	Conductance stomatique (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Photosynthèse nette	Capacités photosynthétiques	Photorespiration	WUE
Légère	150 < 500	Légèrement réduite. Limitation de la diffusion du CO <sub>2</sub> (stomates et mésophylle).	Maintenues	Légèrement accrue (La RubisCO fixe davantage d'O <sub>2</sub> )	Suboptimale
Intermédiaire	50 < 150	Fortement réduite. Limitation de la diffusion du CO <sub>2</sub> , et (parfois) limitation photochimique.	Baisse d'activités enzymatiques et du flux d'électrons produits par les photosystèmes, (réversible).	Bilan similaire à celui des plantes irriguées	Optimale
Sévère	< 50	Quasiment nulle. Limitations biochimiques.	Forte baisse du flux d'électrons produits par les photosystèmes	Réduite (mais moins que la Photosynthèse)	Minimale

### 4.3 La baisse de photosynthèse affecte la production à long terme

Lorsque le déficit hydrique entraîne une baisse du potentiel hydrique de base en dessous de -0,8 MPa à la véraison, les effets sur le rendement deviennent sévères avec une baisse du nombre de grappes, de leur poids moyen, du poids moyen d'une baie (plutôt que du nombre de baies ou du taux de nouaison). C'est ce qui est mis en évidence dans plusieurs études comme ce travail récent conduit au Sud de l'Australie (Kidman *et al.*, 2014) où l'influence du porte-greffe sur la réponse de la Syrah est également examinée. Seule, la greffe sur Ramsey (comparé à 110R, 1103P, 99R, Schwarzmann, et 140Ru) permet de maintenir le rendement en conditions sèches. La Syrah franc de pied est peu impactée par la restriction en eau la première année, mais l'est beaucoup plus les années suivantes. Le lien entre ces effets sous contrainte forte et la réduction de photosynthèse reste cependant à établir. Il faut signaler que, même si la baisse de photosynthèse en conditions sèches n'affecte pas immédiatement le rendement, elle peut avoir des répercussions sur la production de l'année suivante (Guilpart *et al.*, 2014). En effet, la formation des inflorescences qui donneront les grappes s'étale sur 2 années consécutives chez la vigne et un bilan carboné déficitaire l'année N peut pénaliser le nombre d'inflorescences par rameau, leur floribondité, la fécondation ou la nouaison l'année N+1. Pour limiter l'impact d'un épisode sec l'année N, il est donc intéressant de favoriser le maintien de la photosynthèse après la récolte de façon à favoriser la reprise du cycle de production au printemps suivant avec des réserves carbonées à un niveau satisfaisant.

## 5. La recherche de critères simples pour caractériser la performance des couples cépages X porte-greffes sous contrainte hydrique

### 5.1 Les indicateurs biochimiques ou moléculaires

Avec les progrès réalisés en séquençage et en biochimie analytique, il devient tentant de rechercher un indicateur biochimique ou moléculaire avec un rôle clef lié à un (ou plusieurs) des mécanismes de réponse à la sécheresse cités précédemment.

#### 5.1.1 L'ABA et les régulateurs de synthèse ou de sensibilité à l'hormone

L'ABA joue un rôle central dans un grand nombre de réponses physiologiques (fermeture stomatique mais aussi maintien de la croissance racinaire et inhibition de la croissance aérienne, synthèse de protéines de protection cellulaire, induction de la maturation (Lund *et al.*, 2008)) à travers notamment la répression de la plupart des facteurs de transcription de type WRKY (Guo *et al.*, 2014). Malgré cela, aucune relation claire n'a pu être établie à ce jour entre le comportement des génotypes sous contrainte hydrique (greffons ou porte-greffes) et leur capacité à accumuler ou répondre à l'ABA (Peccoux, 2011). Le rôle de l'ABA dans la régulation du fonctionnement stomatique ou du développement est probablement masqué, en particulier par d'autres hormones comme les gibbérellines (Williams et Ayars, 2005), les auxines, les cytokinines et l'éthylène (Marchadier et Hetherington, 2014) voire l'acide salicylique ou les brassinostéroïdes.

#### 5.1.2 Les acteurs de la détoxification cellulaire

L'accumulation d'espèces réactives de l'oxygène (ou de l'azote) est pratiquement inévitable en conditions de sécheresse et s'amplifie avec la chaleur. Elles endommagent les membranes, l'ADN et les acides aminés. Mais les cellules végétales sont équipées de nombreux mécanismes de protection qui évitent leur accumulation. Les ROS activent des protéines kinases et des protéines phosphatases qui activent à leur tour des molécules anti-oxydantes ou impliquées dans la protection des membranes contre la peroxydation des lipides. Là encore, il n'existe pas d'argument permettant de retenir cette seule capacité des plantes à limiter les dégâts cellulaires comme critère unique de tolérance.

### 5.1.3 Les acteurs de l'ajustement osmotique

Chez la vigne bien irriguée, le potentiel osmotique dans les cellules foliaires est très largement dû à la présence des sucres solubles (70 % environ) devant les ions inorganiques (25 %) et loin devant les acides aminés. En situation de contrainte hydrique sévère (baisse du potentiel hydrique de base jusqu'à -1,2 MPa), le contenu en sucres solubles peut légèrement baisser alors que celui des ions inorganiques est plus que doublé (notamment grâce aux ions  $K^+$ ,  $NO_3^-$ ,  $SO_4^{2-}$  et  $Cl^-$ ) ce qui en fait les contributeurs majeurs du potentiel osmotique et de son ajustement (Patakas *et al.*, 2002). L'ajustement osmotique dépend donc d'abord d'une bonne alimentation minérale et ensuite de la capacité de la plante à limiter la baisse de teneur en sucres solubles (saccharose, glucose et fructose). Les différences de tolérance à la sécheresse entre cépages ne peuvent donc pas être expliquées simplement par des différences de capacités d'accumulation en certains éléments comme les sucres (Rogiers *et al.*, 2011).

Il apparaît difficile de hiérarchiser les déterminants élémentaires de la tolérance à la contrainte hydrique au regard de leur impact respectif sur la production, et encore plus difficile de définir leur combinaison idéale. On préfère donc souvent rechercher des critères plus intégrés, plus proches des effets finalement recherchés sur le maintien de la croissance, de la photosynthèse ou de la production.

### 5.2 Le classement des variétés en types isohydrique ou anisohydrique

En réponse à un dessèchement du sol, toutes les plantes subissent comme attendu une forte baisse de leur potentiel hydrique au niveau des feuilles. Cette baisse est encore plus marquée à midi, sous forte demande évaporative. Mais on a observé de forts contrastes entre espèces dans leur capacité à limiter cette baisse supplémentaire de potentiel hydrique (Tardieu et Simonneau, 1998). Chez les espèces dites anisohydriques, la baisse de potentiel hydrique à midi est très marquée jour après jour avec le dessèchement du sol alors que la baisse semble contrôlée chez d'autres espèces (espèces dites isohydriques). Cette distinction est parfois appliquée aux réponses observées face à la seule augmentation de la demande évaporative, y compris en l'absence de dessèchement du sol (Rogiers *et al.*, 2011). Les espèces les plus isohydriques seraient alors celles capables de limiter la chute de potentiel hydrique imposée en cours de journée par l'augmentation de la demande évaporative. La vigne présente globalement un comportement proche du type isohydrique mais on peut trouver cependant des cépages à tendance anisohydrique (Prieto *et al.*, 2010).

On attribue classiquement le comportement isohydrique à une fermeture stomatique qui empêche l'augmentation de transpiration face à la demande évaporative et permet d'atténuer la chute de potentiel hydrique dans la plante dès les premiers signes de dessèchement du sol. Le comportement anisohydrique correspondrait, quant à lui, à un maintien de l'ouverture stomatique favorable à la photosynthèse en conditions de dessèchement du sol (Lovisolo *et al.*, 2010). Pour cette raison, les cépages anisohydriques sont généralement plus vigoureux en conditions de déficit hydrique (Sade *et al.*, 2009 ; Almeida-Rodriguez *et al.*, 2010 ; Pou *et al.*, 2012), tout au moins tant que le dessèchement du sol n'entraîne pas de baisse trop sévère du potentiel hydrique dans la plante.

Les cépages de type anisohydrique auraient également une plus forte résistance à la cavitation que le type isohydrique (Schultz, 2003 ; Alsina *et al.*, 2007) et pourraient ainsi récupérer plus facilement de cavitations partielles en fin de journée et mieux tolérer les épisodes de sécheresse modérée.

Au-delà d'un certain seuil de dessèchement du sol, le comportement anisohydrique peut perdre son avantage car la déshydratation plus poussée chez les variétés anisohydriques entraîne des dégâts irréversibles ainsi que cela a été montré pour le Chardonnay ou la Syrah (Alsina *et al.*, 2007) comparés à des cépages plus isohydriques. Au contraire, un cépage isohydrique comme le Cabernet-Sauvignon pourrait alors présenter une photosynthèse réduite mais préservée contre certains dommages comme la photoinhibition (Hochberg *et al.*, 2013). Compte-tenu de ces particularités, de la diversité des scénarios de dessèchement et de leur caractère imprévisible (durée, intensité combinée à la demande évaporative), il est difficile de déterminer le seuil de dessèchement du sol au-delà duquel les plantes

anisohydriques perdraient leur avantage agronomique. La capacité variable des cultivars à récupérer après une période de dessèchement ajoute une complexité supplémentaire (Santesteban *et al.*, 2009 ; Pou *et al.*, 2012).

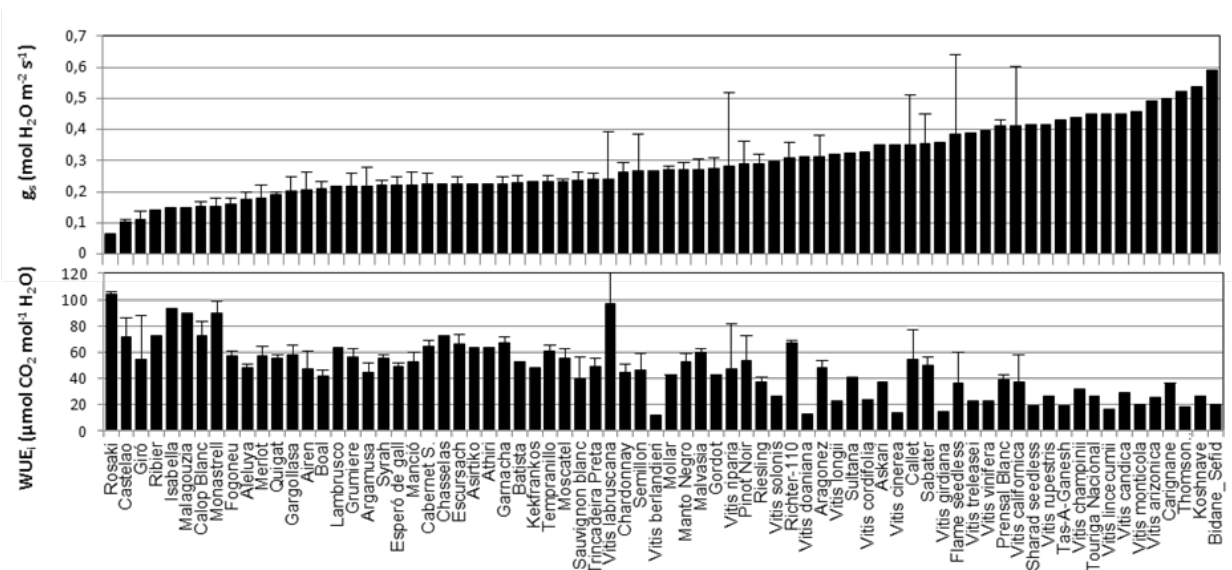
Enfin, des études plus récentes remettent en cause le lien entre comportement (an)isohydrique et réponse stomatique à la contrainte hydrique (Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Les différences entre comportements isohydriques ou anisohydriques pourraient aussi bien tenir dans la réponse de la conductance hydraulique de la plante à la sécheresse. Dans ce cas, les plantes anisohydriques ne se distingueraient pas nécessairement par un meilleur maintien de la photosynthèse, ni par une consommation d'eau plus dispendieuse. De plus, certains travaux ont remis en cause la stabilité du type de comportement (an)isohydrique pour un génotype donné (Lovisolo *et al.*, 2010). Une plante pourrait passer d'un comportement à l'autre durant la saison en fonction de son développement ou du dessèchement du sol (Poni *et al.*, 1993 ; Chaves *et al.*, 2010). Le niveau d'expression de certaines formes d'aquaporines en réponse au stress contrôlerait l'évolution du type de comportement (an)isohydrique (Vandeleur *et al.*, 2009 ; Sade *et al.*, 2012). Finalement, il est difficile de donner un avantage absolu à l'un ou l'autre des comportements iso- ou anisohydrique sans tenir compte du détail du scénario climatique (Sade *et al.*, 2012).

### 5.3 L'efficacité d'utilisation de l'eau

L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE en anglais) définit la quantité de matière sèche produite par quantité d'eau évapotranspirée. La WUE apparaît donc comme un critère clef pour évaluer l'adaptation à la sécheresse d'une culture, qu'elle soit pluviale ou irriguée (Tomàs *et al.*, 2012). Ce critère est d'autant plus attirant qu'on dispose de techniques efficaces pour l'approcher avec la mesure de la discrimination isotopique du Carbone dans les feuilles ou les moûts (Gaudillère *et al.*, 2002 ; Gomez-Alonso *et al.*, 2009 ; Santesteban *et al.*, 2012). Mais les marges de manœuvre pour améliorer la WUE semblent étroites. En effet, l'assimilation du carbone et la transpiration sont fortement couplées, que ce soit au niveau stomatique qui règle l'échange de CO<sub>2</sub> contre la vapeur d'eau ou au niveau du couvert qui règle l'échange entre rayonnement intercepté (directement lié à la photosynthèse) et transpiration.

Malgré cela, des études ont montré qu'il existait une variabilité génétique assez large entre cépages pour la WUE (Gibberd *et al.*, 2001 ; Bota *et al.*, 2001 ; Gaudillère *et al.*, 2002 ; Chaves *et al.*, 2010), que ce soit en situation de bonne alimentation en eau (Figure 2) ou en situation sèche. Elle est voisine de 2 à 4 g de matière sèche par litre d'eau chez la vigne bien alimentée en eau, mais peut atteindre des valeurs plus élevées chez certains cépages (6 g/L pour le Grenache) ou au contraire devenir nulle ou négative (du fait de la respiration) en cas de sécheresse marquée (Tomàs *et al.*, 2014).

Les causes physiologiques de cette variabilité commencent à être élucidées, ouvrant la voie à la sélection raisonnée de cépages avec une forte WUE. Plusieurs des mécanismes dont dépend la WUE pourraient être optimisés par sélection génétique mais aussi par les pratiques culturales (Flexas *et al.*, 2010). Ainsi, diminuer la résistance mésophyllienne qui freine l'entrée du CO<sub>2</sub> dans les tissus chlorophylliens permettrait d'améliorer la photosynthèse sans surcoût de consommation d'eau. Sélectionner un métabolisme respiratoire plus lent permettrait de limiter les pertes de carbone assimilé par la plante. Limiter les pertes en eau sans altérer la photosynthèse pourrait être réalisé en sélectionnant des cultivars avec une bonne fermeture stomatique lorsque la photosynthèse est impossible (la nuit, par une fermeture stomatique efficace) ou inhibée le jour (à midi sous fort rayonnement et forte température).



**Figure 2 :** Valeurs moyennes (et écart-types) pour la conductance stomatique maximale ( $g_s$ ) et l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau ( $WUE_i$ ) chez différents cultivars de vigne irrigués.  $WUE_i$ , rapport entre photosynthèse et conductance stomatique, permet d'évaluer la capacité de la plante à valoriser l'eau du sol pour réaliser la photosynthèse, indépendamment des conditions atmosphériques. Résultats de divers travaux compilés par Tomas *et al.* (2014). Les cépages avec la plus forte conductance stomatique présentent globalement la  $WUE_i$  la plus faible. Il apparaît donc difficile de sélectionner des cépages qui ne présentent pas de limitation stomatique pour la photosynthèse avec une forte  $WUE_i$ . Mais certains cépages s'écartent de la tendance générale.

Les comparaisons entre cépages ont cependant été établies le plus souvent en pot en l'absence de fruits et de nombreux éléments manquent pour étendre ces résultats à des vignobles en production. Bien souvent, les comparaisons de  $WUE$  entre cépages ont été réalisées pour des niveaux contrôlés de contrainte hydrique alors que la  $WUE$  a une importance sur toute la gamme de disponibilité hydrique dans le sol. En situations de bonne alimentation hydrique, où la production est généralement non limitante, on recherchera plutôt à maximiser la  $WUE$  en réduisant la consommation de l'eau ce qui prolongera la durée de fonctionnement optimal de la plante. Tandis qu'en conditions sèches, les deux termes de la  $WUE$  (maintien de la production et économie de l'eau) pourront avoir de l'importance. Certains cépages seraient caractérisés par une augmentation de l'efficacité de l'eau en situations sèches, alors que d'autres ne subiraient pas de modifications. Les méthodes modernes de phénotypage permettent ces caractérisations à des débits de plus en plus élevés (Marguerit *et al.*, 2012 ; Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Il faut noter également que les résultats diffèrent si on évalue la  $WUE$  sous faible ou forte demande évaporative, à l'échelle de la feuille ou de la plante entière (Medrano *et al.*, 2012 ; Prieto *et al.*, 2012).

En particulier, pour une même  $WUE$  à l'échelle d'une feuille dans des conditions données, il est possible de modifier assez largement la  $WUE$  à l'échelle de la plante selon son mode de conduite (Prieto *et al.*, 2013). En effet, les feuilles positionnées au cœur du couvert ont une transpiration réduite car leurs stomates sont partiellement fermés et leur température est plus faible, mais dans le même temps, leur photosynthèse est encore plus réduite du fait du faible rayonnement reçu. Il en résulte une baisse de  $WUE$  d'autant plus marquée à l'échelle de la plante que la proportion de feuilles ombrées est élevée. Des approches de modélisation et des systèmes de mesure des échanges d'eau et de  $\text{CO}_2$  sur plante entière ont été développés pour comparer la  $WUE$  pour différentes architectures du couvert (Prieto *et al.*, 2013). Ils permettent de raisonner le choix d'un système en fonction du risque de sécheresse. Enfin, il faut noter que l'augmentation de la concentration en  $\text{CO}_2$  dans l'air va faciliter la

photosynthèse et entraîner une légère fermeture stomatique, ce qui se traduira par une augmentation globale de WUE, mais les spécificités entre cépages restent à établir.

## 6. Perspectives et pistes à creuser

Cette revue souligne une connaissance de plus en plus fine des cibles physiologiques sur lesquelles il serait utile d'agir pour maintenir un bilan de carbone favorable au maintien de la production et à l'économie d'eau dans les vignobles soumis à une sécheresse. La manipulation de ces cibles par les pratiques culturales ou la sélection reste cependant délicate. Pour quantifier et comparer les effets complexes de techniques de culture comme la taille et le mode de conduite, le recours aux simulations est d'une aide précieuse et les efforts de modélisation méritent d'être poursuivis. Les ressources génétiques, quant à elles, doivent être réévaluées avec les méthodes modernes de phénotypage qui permettent de soumettre les plantes à des niveaux de contrainte hydrique parfaitement contrôlés et d'accélérer la caractérisation de leurs réponses.

Par ailleurs, s'il devient possible de raisonner à chaque instant l'impact de la contrainte hydrique sur de nombreux processus comme la photosynthèse ou le bilan de carbone, il reste délicat de relier ces connaissances à l'élaboration du rendement et de la qualité de la vendange autrement que par des relations qui restent relativement empiriques et coûteuses à établir. De plus, les interactions avec d'autres contraintes climatiques associées à la sécheresse dans les vignobles, comme l'élévation des températures et les pics de rayonnement, sont encore mal connues. La combinaison de ces différentes contraintes peut changer la façon de raisonner le choix des cépages et des porte-greffes et leur mode de conduite. Par exemple, viser la réduction de la transpiration, c'est accroître la température des feuilles et augmenter les risques d'échaudage fréquemment observés lorsque la température à l'ombre dépasse 35 °C. Malgré tout, les multiples effets environnementaux et génétiques jusqu'aux modes de conduite de la culture, commencent à être rassemblés dans des approches de modélisation prédictive que l'on peut combiner à des scénarios climatiques variés.

On dispose aujourd'hui de modèles pour la transpiration, la photosynthèse (Prieto *et al.*, 2012), la phénologie (García de Cortázar-Atauri *et al.*, 2009), le développement du couvert (Louarn *et al.*, 2008 ; Pallas *et al.*, 2011), et des moyens de les paramétrer pour différents cépages et différentes conditions de culture. Le couplage de ces modèles entre eux d'une part, avec les modèles de croissance et d'élaboration de la qualité des baies (Dai *et al.*, 2009, 2010) d'autre part, ainsi que la prise en compte des effets combinés du porte-greffe et du greffon constituent certainement les prochains défis à relever.

A terme, on peut espérer mieux définir le scénario hydrique idéal en fonction de l'objectif de production et de la connaissance du génotype et du climat. Les connaissances sur ce plan sont relativement frustrées (Pellegrino, 2006) et le raisonnement est souvent limité aux impacts sur l'année en cours. Or, il est clair que les choix de cépages et porte-greffes et de leurs modes de conduite sont à raisonner sur plusieurs années (Duchêne *et al.*, 2003). Avec une modélisation prédictive étendue au fonctionnement hivernal et à la reprise de végétation, il deviendrait possible d'exploiter les possibilités de compensation entre les deux années climatiques sur lesquelles s'étale l'élaboration de la production, ou au contraire d'évaluer les risques d'effets cumulatifs selon le scénario climatique.

## Références bibliographiques

- Almeida-Rodriguez A.M., Cooke J.E.K., Yeh F., Zwiazek J.J., 2010. Functional characterization of drought-responsive aquaporins in *Populus balsamifera* and *Populus simonii* × *balsamifera* clones with different drought resistance strategies. *Physiologia Plantarum* 140, 321–33.
- Alsina M.M., De Herralde F., Aranda X., Save R., Biel C., 2007 Water relations and vulnerability to embolism are not related: Experiments with eight grapevine cultivars. *Vitis* 46, 1–6.

- Alsina M.M., Smart D.R., Bauerle T.L., de Herralde F., Biel C., Stockert C., Negron C., Save R., 2011. Seasonal changes of whole root system conductance by a drought-tolerant grape root system. *Journal of Experimental Botany* 62, 99-109.
- Bauerle T.L., Smart D.R., Bauerle W.T., Stockert C., Eissenstat D.M., 2008. Root foraging in response to heterogeneous soil moisture in two grapevines that differ in potential growth rate. *The New Phytologist* 179, 857-866.
- Becker N., Zimmermann H., 1984. Influence de divers apports d'eau sur des vignes en pots, sur la maturation des sarments, le développement des baies et la qualité du vin. *Bulletin de l'O.I.V.* 64/1/642, 584-596.
- Bertamini M., Muthuchelian K., Nedunchezian N., 2004. Photoinhibition of Photosynthesis in Sun and Shade Grown Leaves of Grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Photosynthetica* 42, 7-14.
- Bertamini M., Zulini L., Zorer R., Muthuchelian K., Nedunchezian N., 2007. Photoinhibition of photosynthesis in water deficit leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) plants. *Photosynthetica* 45, 426-432.
- Boso S., Gago P., Alonso-Villaverde V., Santiago J.L., Mendez J., Pazos I., Martínez M.C., 2011. Variability at the electron microscopic level in leaves of members of the genus *Vitis*. *Scientia Horticulturae* 128, 228-238.
- Bota B.J., Flexas J., Medrano H. 2001. Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology* 138, 353-361.
- Brandt B., Brodsky D.E., Xue S., Negi J., Iba K., Kangasjarvi J., Ghassemian M., Stephan A.B., Hu H., Schroeder J.I., 2012. Reconstitution of abscisic acid activation of SLAC1 anion channel by CPK6 and OST1 kinases and branched ABI1 PP2C phosphatase action. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109, 10593-10598.
- Brisson N., Levraut F., 2010. *Le livre vert du projet Climator*. Editions Ademe, Angers.
- Brodersen C., Lee E., Choat B., Shackel K., McElrone A., Matthews A. 2013. In vivo visualizations of drought-induced embolism spread in *Vitis vinifera*. *Plant Physiology* 161, 1820-1829.
- Carbonneau A., 1985. The early selection of grapevine rootstocks for resistance to drought conditions. *American Journal of Enology and Viticulture* 36, 195-198.
- Chaves M.M., Zarrouk O., Francisco R., Costa J.M., Santos T., Regalado A.P., Rodrigues M.L., Lopes C.M., 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany* 105, 661-676.
- Chaves M.M., 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42, 1-16.
- Chaves M.M., Pereira J.S., Maroco J., Rodrigues M.L., Ricardo C.P.P., Osorio M.L., Carvalho I., Faria T., Pinheiro C., 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth*. *Annals of Botany* 89, 907-916.
- Chouzouri A., Schultz H.R., 2005. Hydraulic anatomy, cavitation susceptibility and gas exchange of several grapevine cultivars of different geographic origin. *Acta Horticulturae* 689, 325-332.○
- Comstock J.P., 2002. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 53, 195-200.
- Coupel-Ledru A., Lebon E., Christophe A., Doligez A., Cabrera-Bosquet L., Péchier P., Hamard P., This P., Simonneau T., 2014. Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs Grenache X Syrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. *Journal of Experimental Botany*, sous presse.
- Cramer G.R., Ergül A., Gimplet J., Tillett R.L., Tattersall E.R., Bohlman M.C., *et al.*, 2007. Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Functional & Integrative Genomics* 7, 111-34.
- Cramer G.R., Van Sluyter S.C., Hopper D.W., Pascovici D., Keighley T., Haynes P., 2013. Proteomic analysis indicates massive changes in metabolism prior to the inhibition of growth and photosynthesis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) in response to water deficit. *BMC Plant Biology* 13, 49.



- Dai Z.W., Vivin P., Barrieu F., Ollat N., Delrot S., 2010. Physiological and modelling approaches to understand water and carbon fluxes during grape berry growth and quality development: a review. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 70–85.
- Dai Z.W., Vivin P., Robert T., Milin S., Li S.H., Génard M., 2009. Model-based analysis of sugar accumulation in response to source-sink ratio and water supply in grape (*Vitis vinifera*) berries. *Functional Plant Biology* 36, 527–540.
- Deluc L.G., Quilici D.R., Descendit A., Grimplet J., Wheatley M.D., Schlauch K.A., Merillon J.M., Cushman J.C., Cramer G.R., 2009. Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics* 10, 212.
- Duchêne E., Jaegli N., Salber R., Gaudillere, J.P., 2003. Effects of ripening conditions on the following season's growth and yield components for pinot noir and Gewurztraminer grapevines (*Vitis vinifera* L.) in a controlled environment. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 37, 39–49.
- Düring H., Dry P.R., 1995. Osmoregulation in water-stressed roots - Responses of leaf conductance and photosynthesis. *Vitis*, 34, 15-17.
- Düring H., 1984. Evidence for osmotic adjustment to drought in grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* 23,1-10.
- Düring H., 1992. Low air humidity causes non uniform stomatal closure in heterobaric leaves of *Vitis* species. *Vitis* 31, 1-7.
- Düring H., Loveys B.R., 1996. Stomatal patchiness of field-grown Sultana leaves: Diurnal changes and light effects. *Vitis* 35, 7-10.
- Escalona J.M., Fuentes S., Tomás M., Martorell S., Flexas J., Medrano H., 2013. Responses of leaf night transpiration to drought stress in *Vitis vinifera* L. *Agricultural Water Management* 118, 50-58.
- Escalona J.M., Tomás M., Martorell S., Medrano H., Ribas-Carbo M., Flexas J., 2012. Carbon balance in grapevines under different soil water supply: importance of whole plant respiration. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 18, 308-318.
- Escalona J.M., Flexas J., Medrano H., 1999. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology* 26, 421-433.
- Flexas J., Galmés J., Gallé A., Gulias J., Pou A., Ribas-Carbo M., Tomàs M., Medrano H., 2010. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 106-121.
- Flexas J., Barón M., Bota J., Ducruet J.-M., Gallé A., Galmés J., ... Medrano H., 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. Berlandieri* x *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany* 60, 2361–77.
- Flexas J., Escalona J.M., Medrano H., 1998. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 893-900.
- Fouquet R., 2005. Les aquaporines de la vigne : identification, études d'expression en conditions de contraintes abiotiques et approches de caractérisation fonctionnelle. Université de Bordeaux 1.
- Gambetta G.A., Manuck C. M., Drucker S.T., Shaghasi T., Fort K., Matthews M.A., Walker M.A., 2012. The relationship between root hydraulics and scion vigour across *Vitis* rootstocks: what role do root aquaporins play? *Journal of Experimental Botany* 63, 6445–6455.
- Gambetta G., Fei J., Rost T.L., Knipfer T., Matthews M., Shackel K., et al., 2013. Water uptake along the length of grapevine fine roots: developmental anatomy, tissue-specific aquaporin expression, and pathways of water transport. *Plant Physiology* 163, 1254-65.
- Garcia de Cortazar I., 2006. Adaptation du modèle STICS à la vigne (*Vitis vinifera* L.). Utilisation dans le cadre d'une étude du changement climatique à l'échelle de la France. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier.
- García de Cortázar-Atauri I., Brisson N., Gaudillere J.P., 2009. Performance of several models for predicting budburst date of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *International Journal of Biometeorology* 4,317–326.

- Gaudillère J.-P., Van Leeuwen C., Ollat N., 2002. Carbon isotope composition of sugars in grapevine, an integrated indicator of vineyard water status. *Journal Experimental of Botany* 53, 757-763.
- Gibberd M.R., Walker H.J., Blackmore D.H., Condon A.G., 2001. Transpiration efficiency and carbon-isotope discrimination of grapevines grown under well-watered conditions on either glasshouse or vineyard. *Australian Journal of Grape and Wine research* 7, 110-117.
- Gómez-Alonso S., García-Romero E., 2009. Effect of irrigation and variety on oxygen ( $\delta^{18}O$ ) and carbon ( $\delta^{13}C$ ) stable isotope composition of grapes cultivated in a warm climate. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 283-289.
- Guilpart N., Metay A., Gary C., 2014. Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year. *European Journal of Agronomy* 54, 9-20.
- Guo C., Guo R., Xu X., Gao M., Li X., Song J., et al., 2014. Evolution and expression analysis of the grape (*Vitis vinifera* L.) *WRKY* gene family. *Journal of Experimental Botany* 65, 1513-28.
- Hochberg U., Degu A., Fait A., Rachmilevitch S., 2013. Near isohydric grapevine cultivar displays higher photosynthetic efficiency and photorespiration rates under drought stress as compared with near anisohydric grapevine cultivar. *Physiologia Plantarum* 147, 443-52.
- Hopper D.W., Ghan R., Cramer G.R., 2014. A rapid dehydration leaf assay reveals stomatal response differences in grapevine genotypes. *Horticulture Research* 2, doi:10.1038/hortres.2014.2
- Iacono F., Buccella A., Peterlunger E., 1998. Water stress and rootstock influence on leaf gas exchange of grafted and ungrafted grapevines. *Scientia Horticulturae* 75, 27-39.
- Jones G., White M., Cooper M., Storchmann K., 2005. Climate change and global wine quality. *Climate Change* 73, 319-343.
- Joshi-Saha A., Valon C., Leung J., 2011. Abscisic acid signal off the STARTing block. *Molecular Plant* 4, 562-580.
- Kidman C.M., Olarte Mantilla S., Dry P.R., McCarthy M.G., Collins C., 2014. Effect of water stress on the reproductive performance of Shiraz (*Vitis vinifera* L.) grafted to rootstocks. *American Journal of Enology and Viticulture* 65, 96-108.
- Lebon E., Pellegrino A., Louarn G., Lecoœur J., 2006. Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Annals of Botany* 98, 175-85.
- Louarn G., Lecoœur J., Lebon E., 2008. A three-dimensional statistical reconstruction model of grapevine (*Vitis vinifera*) simulating canopy structure variability within and between cultivar/training system pairs. *Annals of Botany* 101, 1167-84.
- Lovisolo C., Schubert A., 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany* 49, 693-700.
- Lovisolo C., Perrone I., Carra A., Ferrandino A., Flexas J., Medrano H., Schubert A., 2010. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis spp.*) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology* 37, 98-116.
- Lovisolo C., Tramontini S., Flexas J., Schubert A., 2008. Mercurial inhibition of root hydraulic conductance in *Vitis spp.* rootstocks under water stress. *Environmental and Experimental Botany* 63, 178-182.
- Lund S.T., Peng F.Y., Nayar T., Reid K.E., Schlosser J., 2008. Gene expression analyses in individual grape (*Vitis vinifera* L.) berries during ripening initiation reveal that pigmentation intensity is a valid indicator of developmental staging within the cluster. *Plant Molecular Biology* 68, 301-315.
- Marchadier E., Hetherington A.M.; 2014. Involvement of two-component signalling systems in the regulation of stomatal aperture by light in *Arabidopsis thaliana*. *The New Phytologist*, doi:10.1111/nph.12813.
- Marguerit E., Brendel O., Lebon E., Van Leeuwen C., Ollat N., 2012. Rootstock control of scion transpiration and its acclimation to water deficit are controlled by different genes. *The New Phytologist* 194, 416-29.

- McElrone A.J., Brodersen C.R., Alsina M., Drayton W.M., Matthews M.A., Shackel K.A. *et al.*, 2012. Centrifuge technique consistently overestimates vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevines as confirmed with high-resolution computed tomography. *New Phytologist* 196, 661-665.
- Medrano H., Pou A., Tomás M., Martorell S., Gulias J., Flexas J., Escalona J.M., 2012. Average daily light interception determines leaf water use efficiency among different canopy locations in grapevine. *Agricultural Water Management* 114, 4–10.
- Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J., 2002. Regulation of photosynthesis of C-3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89, 895-905.
- Moutinho-Pereira J., Magalhães J.M., Correia C., Torres-Peireira J.M., 2003. Effects of NW-SE row orientation on grapevine physiology under Mediterranean field conditions. *Agricultura Mediterranea* 133, 218–225.
- Moutinho-Pereira J., Magalhães N., Gonçalves B., Bacelar E., Brito M., Correia C., 2007. Gas exchange and water relations of three *Vitis vinifera* L. cultivars growing under Mediterranean climate. *Photosynthetica* 45, 202–207.
- Moutinho-Pereira J.M., Correia C.M., Goncalves B.M., Bacelar E.A., Torres-Pereira J.M., 2004. Leaf gas exchange and water relations of grapevines grown in three different conditions. *Photosynthetica* 42, 81-86
- Osório M.L., Osório J., Pereira J.S., Chaves M.M., 1995. Responses of photosynthesis to water stress under field conditions in grapevines are dependent on irradiance and temperature. In: *Photosynthesis: from light to biosphere*, Mathis P (eds), pp. 669-672, Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Pallas B., Loi C., Christophe A., Cournède P.H., Lecocour J., 2011. Comparison of three approaches to model grapevine organogenesis in conditions of fluctuating temperature, solar radiation and soil water content. *Annals of Botany* 107, 729-45.
- Palliotti A., Cartechini A., Ferranti F., 2000. Morpho-anatomical and physiological characteristics of primary and lateral shoot leaves of Cabernet Franc and Trebbiano Toscano grapevines under two irradiance regimes. *American Journal of Enology and Viticulture* 51, 122-130.
- Pantin F., Renaud J., Barbier F., Vavasseur A., Le Thiec D., Rose C., ... Simonneau T., 2013. Developmental Priming of Stomatal Sensitivity to Abscisic Acid by Leaf Microclimate. *Current Biology* 23, 1805-1811.
- Patakas A., Noitsakis B., 1999. Mechanisms involved in diurnal changes of osmotic potential in grapevines under drought conditions. *Journal of Plant Physiology* 154, 767-774.
- Patakas A., Nikolaou N., Zioziou E., Radoglou K., Noitsakis B., 2002. The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science* 163, 361-367.
- Peccoux A., 2011. Molecular and physiological characterization of grapevine rootstock adaptation to drought. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux.
- Pellegrino A., Gozé E., Lebon E., Wéry J., 2006. A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy* 25, 49-59.
- Pongracz D.P., Beukman E.F., 1970. Comparative root anatomy of *Vitis* rootstocks. *Agroplanta* 2, 83-94.
- Poni S., Lakso A.N., Turner J.R., Melious R.E., 1993. The effects of pre- and post- veraison water stress on growth and physiology of potted Pinot Noir grapevines at varying crop levels. *Vitis* 32, 207-214.
- Pou A., Medrano H., Tomás M., Martorell S., Ribas-Carbó M., Flexas J., 2012. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. *Plant and Soil* 359, 335–349.
- Prieto J.A., Lebon E., Ojeda H. 2010. Stomatal behavior of different grapevine cultivars in response to soil water status and air water vapor pressure deficit. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 44, 9-20.

- Prieto J.A., Louarn G., Perez Peña J., Ojeda H., Simonneau T., Lebon E., 2012. A leaf gas exchange model that accounts for intra-canopy variability by considering leaf nitrogen content and local acclimation to radiation in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Cell and Environment* 35, 1313–28.
- Prieto J.A., Louarn G., Perez-Peña J., Ojeda H., Simonneau T., Lebon, E., 2013. Impact of training system on gas exchanges and water use efficiency: a 3D-modelling study with topvine. *Journal of Viticulture and Enology* 28 (In 18th International Symposium GiESCO Porto, Portugal.), 563–567.
- Riahi L., Zoghalmi N., Dereeper A., Laucou V., Mliki A., This P., 2013. Single nucleotide polymorphism and haplotype diversity of the gene *NAC4* in grapevine. *Industrial Crops and Products* 43, 718–724.
- Rogiers S.Y., Holzzapfel B.P., Smith J.P., 2011. Sugar accumulation in roots of two grape varieties with contrasting response to water stress. *Annals of Applied Biology* 159, 399–413.
- Sade N., Vinocur B.J., Diber A., Shatil A., Ronen G., Nissan H., *et al.*, 2009. Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin *SITIP2;2* a key to isohydric to anisohydric conversion? *The New Phytologist* 181, 651-661.
- Sade N., Gebremedhin A., Moshelion M., 2012. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior* 7, 767-70.
- Sadras V.O., 2009. Does partial root-zone drying improve irrigation water productivity in the field? A meta-analysis. *Irrigation Science* 27, 183-190.
- Salleo S., Trifilo P., Esposito S., Nardini A., Lo Gullo M.A., 2009. Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? *Functional Plant Biology* 36, 815-825.
- Santesteban L. G., Miranda C., Royo J.B., 2009. Effect of water deficit and rewatering on leaf gas exchange and transpiration decline of excised leaves of four grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* 121, 434-439.
- Santesteban L. G., Miranda C., Urretavizcaya I., Royo J. B., 2012. Carbon isotope ratio of whole berries as an estimator of plant water status in grapevine (*Vitis vinifera* L.) cv. “Tempranillo.” *Scientia Horticulturae* 146, 7-13.
- Schultz H.R., Stoll M., 2010. Some critical issues in environmental physiology of grapevines; future challenges and current limitations. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16: 4-24.
- Schultz H.R., 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment* 26, 1393-1405.
- Smart D., Schwass E., Lakso A., Morano L., 2006. Grapevine rooting patterns: A comprehensive analysis and a review. *American Journal of Enology and Viticulture* 57, 89-104.
- Smart R.E., 1974. Photosynthesis by grapevines canopies. *Journal of Applied Ecology* 11, 997-1006.
- Soar C.J., Dry P.R., Loveys B.R., 2006. Scion photosynthesis and leaf gas exchange in *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz: mediation of rootstock effects via xylem sap ABA. *Australian Journal of Agricultural Research* 12, 82-96.
- Soar C.J., Speirs J., Maffei S.M., Loveys B.R., 2004. Gradients in stomatal conductance, xylem sap ABA and bulk leaf ABA along canes of *Vitis vinifera* cv. Shiraz: molecular and physiological studies investigating their source. *Functional Plant Biology* 31, 659-669.
- Southey J.M., Archer E., 1988. The effect of rootstock cultivar on grapevine root distribution and density. In: Van Zyl JL, (Comp.) Eds. *The grapevine root and its environment*. Pretoria.
- Speirs J., Binney A., Collins M., Edwards E., Loveys B., 2013. Expression of ABA synthesis and metabolism genes under different irrigation strategies and atmospheric VPDs is associated with stomatal conductance in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon). *Journal of Experimental Botany* 64, 1907-16.
- Stoll M., Loveys B., Dry P., 2000. Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 51, 1627–34.

Szabados L., Kovacs H., Zilberstein A., Bouchereau A., 2011. Plants in Extreme Environments: Importance of Protective Compounds in Stress Tolerance. *Advances in Botanical Research* 57,105-150.

Tandonnet J.-P., Cookson S.J., Vivin P., Ollat N., 2010. Scion genotype controls biomass allocation and root development in grafted grapevine. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 290-300.

Tardieu F., Simonneau T., 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49, 419-432.

Tomás M., Medrano H., Escalona J. M., Martorell S., Pou A., Ribas-Carbó M., Flexas J., 2014. Variability of water use efficiency in grapevines. *Environmental and Experimental Botany* 103, 148-157.

Tomás M., Medrano H., Pou A., Escalona J.M., Martorell S., Ribas-Carbo M., Flexas J., 2012. Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: effects of water stress at the leaf and whole-plant level. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 18, 164-172.

Van Zyl J.L., 1988. The grapevine root and its environment. Department of Agriculture and Water Supply, Pretoria.

Vandeleur R.K., Mayo G., Sheldon M.C., Gilliam M., Kaiser B.N., Tyerman S.D., 2009. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiology* 149, 445-60.

Williams L.E., Ayars J.E., 2005. Water use of Thompson Seedless grapevines as affected by the application of gibberellic acid (GA3) and trunk girdling - practices to increase berry size. *Agricultural and Forest Meteorology* 129, 85-94.

Zufferey V., Cochard H., Ameglio T., Spring J.-L., Viret O., 2011. Diurnal cycles of embolism formation and repair in petioles of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Chasselas). *Journal of Experimental Botany* 62, 3885-3894.