



Ecophysiologie et génétique de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol

Pierre Maury, Nicolas Langlade, Philippe Grieu, David Rengel, Ahmad Sarrafi, Philippe P. Debaeke, Patrick P. Vincourt

► To cite this version:

Pierre Maury, Nicolas Langlade, Philippe Grieu, David Rengel, Ahmad Sarrafi, et al.. Ecophysiologie et génétique de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol. *Innovations Agronomiques*, 2011, 14, pp.123-138. hal-02648681

HAL Id: hal-02648681

<https://hal.inrae.fr/hal-02648681>

Submitted on 29 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

Ecophysiologie et génétique de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol

Maury P.¹, Langlade N.², Grieu P.¹, Rengel D.², Sarrafi A.³, Debaeke P.⁴, Vincourt P.²

(1) ENSAT INPT, UMR AGIR (Agrosystèmes et agricultures, Gestion des ressources, Innovations & Ruralités), BP 32607, 31326 Castanet-Tolosan Cedex

(2) INRA, Laboratoire des Interactions Plantes-Microorganismes (LIPM), UMR441, F-31326 Castanet-Tolosan, France. CNRS, Laboratoire des Interactions Plantes-Microorganismes (LIPM), UMR2594, F-31326 Castanet-Tolosan, France

(3) ENSAT INPT, S2P (Symbiose et Pathologie des Plantes), BP 32607, 31326 Castanet-Tolosan Cedex

(4) INRA, UMR AGIR (Agrosystèmes et agricultures, Gestion des ressources, Innovations & Ruralités), BP 52627, 31326 Castanet-Tolosan Cedex

Correspondance : maury@ensat.fr

Résumé

La sécheresse est une contrainte multiforme s'exprimant à différents niveaux d'organisation de la plante via des réponses adaptatives déterminées par les caractéristiques du génotype. Le développement d'outils de modélisation du comportement des génotypes lors de scénarios climatiques variés est un outil essentiel pour prévoir les génotypes les plus adaptés à une ressource en eau de plus en plus rare. Quelles sont les connaissances écophysiologiques et génétiques à mobiliser pour développer de tels outils chez le tournesol ? Après avoir présenté les principaux processus du contrôle biologique de l'état hydrique de la plante et les déterminants moléculaires de la tolérance à la sécheresse, l'article présente les résultats les plus marquants de la littérature pour illustrer cette démarche de recherche mise en place dans le cadre du programme « Tournesol 2010 ».

Mots-clés : tournesol, *Helianthus annuus* L., adaptation à la sécheresse, déficit hydrique, analyse génétique, modélisation écophysiologique, interaction génotype x environnement

Abstract: Ecophysiology and genetic of drought resistance of sunflower

Drought is a multiform constraint expressing at different plant organisation levels via adaptive responses determined by the genotype. The development of modelling tools including genotypic response to water stress is essential to design the genotypes most adapted to drought. Which ecophysiological and genetic knowledge are needed to develop such tools for sunflower crop? After presenting key biological processes of plant water status control and molecular determinants of drought tolerance, this article presents a short review of the most important results of the literature to illustrate this research within the framework of the French program « Tournesol 2010 ».

Keywords: sunflower, *Helianthus annuus* L., drought adaptation, water deficit, genetic analysis, ecophysiological modelling, genotype x environment interaction

Introduction

Pendant la période estivale, le tournesol est soumis à une forte demande évaporative de l'atmosphère et à une faible disponibilité en eau du sol, en particulier en sol superficiel et en l'absence d'irrigation. Dans ces conditions, le bilan hydrique des plantes peut se dégrader, provoquant des situations de déficit. Différents mécanismes adaptatifs sont alors mis en jeu par la plante pour maintenir un état hydrique favorable et/ou tolérer la déshydratation. Ce contrôle biologique de l'état hydrique de la plante peut pénaliser la croissance et la photosynthèse, principales fonctions physiologiques impliquées dans l'élaboration du rendement. Au niveau agronomique, la sécheresse est définie par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement (ou la qualité des produits récoltés) qui serait attendu en situation favorable (Tardieu et al., 2006). Durant la dernière décennie, les épisodes récurrents de sécheresse, perçus comme une manifestation possible du changement climatique, ont amené à s'interroger sur de possibles voies d'adaptation pour un maintien de la production agricole avec une ressource en eau de plus en plus rare (Itier, 2008). Concernant le tournesol, un effort coordonné de Recherche agronomique et de Développement s'est mis en place dans le cadre du programme « Tournesol 2010 » pour améliorer la productivité dans des environnements contraints par la ressource en eau. La piste de l'amélioration de la tolérance à la sécheresse chez le tournesol par voie génétique a été explorée pour cette plante réputée tolérante mais confinée aux conditions pédoclimatiques difficiles. Différentes stratégies de conduites culturales ont également été envisagées pour éviter la sécheresse, ainsi que pour l'esquiver via des semis précoces (Allinne, 2009). La performance d'une variété est très variable selon les conditions pédoclimatiques dans laquelle elle est cultivée et l'itinéraire technique auquel elle est soumise. Le développement de modèles de cultures permettant de tester *in silico* différentes combinaisons variété x environnement x conduite de culture contribue à la définition d'idéotypes pour des systèmes de cultures contraints par l'eau. Un modèle de culture à paramètres variétaux a été développé pour le tournesol (Casadebaig et al., 2011). Après avoir présenté les principaux processus du contrôle biologique de l'état hydrique de la plante et les déterminants moléculaires de la tolérance à la sécheresse, l'article montre comment les analyses génétiques et écophysiologiques contribuent au développement des outils de modélisation pour « prédire le comportement d'un génotype dans différents scénarios de contrainte hydrique et de conduites culturales ». Les résultats les plus marquants seront présentés pour illustrer cette démarche de recherche finalisée.

1. La sécheresse et les réponses physiologiques des plantes pour maintenir l'état hydrique

1.1 La sécheresse et la caractérisation de l'état hydrique des plantes

La masse d'eau contenue dans une plante est faible devant le flux d'eau qui la traverse au cours d'une journée d'été. La sécheresse « vécue par la plante » se définit par les conditions physiques de l'environnement immédiat de la plante : demande évaporative de l'air au niveau des feuilles et disponibilité de l'eau dans le sol au contact des racines (Tardieu et al., 2006). En revanche, 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 (Tardieu et al., 2006). Ce flux d'eau traversant la plante est conditionné à la fois par les conditions physiques de l'environnement de la plante, mais également par le contrôle « biologique » exercé par la plante sur le flux d'eau (via la fermeture des stomates par exemple). La caractérisation de l'état hydrique des plantes fait appel à la quantité d'eau et à l'état thermodynamique de l'eau dans le système considéré (plante, organe, tissu...). La quantité d'eau est généralement exprimée en valeurs relatives, et l'état thermodynamique de l'eau est exprimé en termes de potentiel hydrique Ψ (Turner, 1981). L'eau circule dans le sens des potentiels décroissants (du potentiel hydrique le moins négatif vers le potentiel hydrique le plus négatif). La mesure de Ψ a

donc été largement utilisée pour étudier les transferts d'eau dans le système sol - plante - atmosphère (pour revue : Boyer, 1985).

Le potentiel hydrique de la plante (Ψ_f) dépend du potentiel hydrique du sol (Ψ_s) et de la transpiration (T). Le potentiel hydrique du sol peut être approximé par la teneur en eau, et plus particulièrement par la fraction d'eau transpirable (disponible pour la plante) du sol (FTSW).

1.2 Processus permettant à la plante de maintenir l'état hydrique

1.2.1 La régulation de la conductance stomatique : réduire la transpiration par la fermeture des stomates

La régulation de la conductance stomatique reste le mécanisme majeur intervenant à court terme pour limiter les pertes d'eau: le potentiel hydrique foliaire sera maintenu d'autant plus longtemps que la fermeture des stomates est précoce. Celle-ci peut intervenir à des potentiels hydriques foliaires différents en fonction du génotype (Mojayad et Planchon, 1994) et du stade de développement (Morizet et Merrien, 1990). Si la fermeture des stomates n'est pas totale, en raison de la différence entre les coefficients de diffusion de l'eau et du CO₂ dans la feuille, la transpiration est plus réduite que l'assimilation nette : l'efficacité de l'eau est alors augmentée.

1.2.2 La réduction de la croissance foliaire et/ou l'accélération de la sénescence foliaire pour réduire les pertes d'eau

Le développement végétatif de tournesols cultivés en condition de privation d'eau est fortement perturbé. On note principalement une diminution importante de la taille et de la surface foliaire. La réduction de la surface foliaire provient d'une diminution de l'expansion foliaire et/ou d'une sénescence accélérée des feuilles. Chez le tournesol, la croissance foliaire est stoppée très rapidement par un déficit hydrique, puisqu'elle intervient à des potentiels hydriques foliaires de -0.4 MPa (Boyer, 1968). Au niveau cellulaire, deux facteurs sont déterminants sur la croissance : l'extensibilité de la paroi et la turgescence (Matthews *et al.*, 1984 ; Cosgrove 1993).

1.2.3 Le maintien de la croissance racinaire pour augmenter la quantité d'eau « transpirable » du sol

La croissance racinaire est réduite lors d'une contrainte hydrique, mais de façon moins marquée que celle des parties aériennes. L'optimisation de l'absorption d'eau est liée à un ensemble complexe de caractères morphologiques des racines (Ramanjulu *et al.*, 2002). La croissance racinaire en conditions sèches peut être maintenue par l'ajustement osmotique qui limite la baisse du potentiel de turgescence (Turner, 1986). Chez le tournesol, l'allocation privilégiée du carbone vers les racines par rapport aux autres organes végétatifs en conditions sèches pourrait compenser la baisse d'assimilation photosynthétique (Flénet, 1994). L'absorption de l'eau dépend également de la résistance de la plante au flux d'eau : ce dernier est d'autant plus élevé que la résistance de la plante est faible. Une diminution de cette résistance, principalement marquée au niveau racinaire, a été observée chez le tournesol lorsque la demande évaporative augmente (Boyer, 1971 ; Morizet et Le Blevenec, 1990). En revanche, la diminution du diamètre des racines sous l'effet de la déshydratation peut contribuer à limiter l'absorption de l'eau et des éléments minéraux (Morizet et Merrien, 1990).

1.2.4 Le maintien de la turgescence pour tolérer la déshydratation des tissus

Le maintien de la turgescence permet à la plante de maintenir ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de l'état hydrique des tissus. Au niveau cellulaire, trois processus sont impliqués dans le maintien de la turgescence aux faibles Ψ_f : l'ajustement osmotique, l'élasticité des parois cellulaires et la répartition de l'eau dans la feuille entre l'apoplaste et le symplasme. Les capacités d'ajustement osmotique sont variables chez le tournesol et dépendent du génotype (Conroy *et al.*, 1988 ; Chimenti *et al.*, 1993, 1994), des modalités d'installation du déficit hydrique (Jones et Rawson, 1979), et de l'âge de

la feuille (Jones et Turner, 1980 ; Sadras et al., 1993). Les osmolytes impliqués sont essentiellement des ions inorganiques, des sucres solubles, des acides aminés et organiques.

Une augmentation de l'élasticité des parois cellulaires et une modification de la répartition de l'eau dans la feuille entre l'apoplaste et le symplasme ont également été observées en réponse à la sécheresse chez le tournesol (Maury et al., 2000).

2. Les déterminants moléculaires de la tolérance des plantes à la déshydratation

Un grand nombre de gènes qui répondent à la sécheresse au niveau transcriptionnel ont été décrits dans la littérature (Bohnert et al., 1995 ; Ingram et Bartels 1996 ; Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki 2000 ; Seki et al., 2001, 2002 ; Watkinson et al., 2003 ; Oono et al., 2003 ; Boominathan et al., 2004 ; Harb et al., 2010). L'analyse par microarray de la régulation transcriptomique par des stress hydriques modérés et progressifs sur des plantes d'*Arabidopsis* a indiqué que globalement 1/3 des gènes sont induits ou réprimés en réponse à la déshydratation (Harb et al., 2010). Ces gènes ne sont pas régulés en même temps et au cours des mêmes phases, ils n'ont donc pas tous un rôle dans la tolérance à la déshydratation ; certains pourraient être induits en raison des dommages provoqués par le stress (Zhu, 2000). De la même manière que les fonctions des gènes impliqués dans la réponse au stress hydrique sont très variées, l'activation de ces gènes est sous le contrôle de nombreux facteurs. L'acide abscissique (ABA) intervient dans la régulation de l'expression de nombreux gènes lors d'un déficit hydrique (Yamaguchi-Shinozaki et al., 1993 ; Bray, 2002, 2004). Les gènes induits par l'ABA sont souvent des gènes codants pour des protéines de type LEA - Late-Embryogenesis-Abundant (Wang et al., 2003) mais également des gènes impliqués dans la synthèse d'osmolytes et dans la perméabilité membranaire. L'induction des gènes non gouvernés par l'ABA est modulée par des facteurs de transcription dont les séquences les plus connues sont de type DRE (Dehydration Responsive Element). Les principales fonctions des gènes différenciellement exprimés en réponse à la déshydratation sont présentées ci-dessous (d'après Ramanjulu et Bartels, 2002).

2.1 Des molécules d'ajustement osmotique pour maintenir la turgescence

L'accumulation d'osmolytes (ou molécules d'ajustement osmotique) contribue à maintenir un équilibre osmotique au niveau cellulaire dans des conditions de déshydratation (Bray et al., 2000). Plusieurs exemples montrent une modification d'expression des gènes impliqués dans les voies de biosynthèse d'osmolytes en réponse au déficit hydrique. Par exemple, l'expression du gène de la P-5-C synthase (P-5-CS) et la répression simultanée du gène de la proline déshydrogénase (ProDH) conduisent à une accumulation de proline pendant le déficit hydrique (Yoshida et al., 1997). Un transporteur (LeProT1) de la proline est également induit par le stress hydrique (Schwacke et al., 1999). Une accumulation de sucres solubles est également observée en réponse à la déshydratation chez de nombreuses espèces. Ces derniers jouent un rôle déterminant dans l'ajustement osmotique, et aussi au niveau de la stabilisation de certaines protéines (Carpenter et al., 1990). L'accumulation de saccharose pendant le stress hydrique est observée chez *Cratogeomys plantagineum* : la déshydratation induit la conversion du 2-octulose en saccharose (Bianchi et al., 1991). Cette conversion est corrélée à l'augmentation de l'expression des gènes de la saccharose synthase (SUS) et de la saccharose phosphate synthase (SPS) (Ingram et al., 1997 ; Kleines et al., 1999). Ces deux enzymes (SUS et SPS) sont considérées comme principalement impliquées dans la régulation de la synthèse du saccharose (Pelah et al., 1997 ; Dejardin et al., 1999). Le rôle de la SPS dans l'accumulation de saccharose pendant le déficit hydrique a été démontré par une stratégie « anti-sens » chez la pomme de terre : l'augmentation de la synthèse de saccharose induite par le stress hydrique a été complètement supprimée chez les plantes « antisens » et ces dernières ont montré une sensibilité plus marquée à la contrainte hydrique (Geigenberger et al., 1999). Les osmolytes contribuent à l'ajustement osmotique, mais pourraient

également être impliqués dans d'autres mécanismes associés à la tolérance au déficit hydrique, comme la détoxification des espèces réactives de l'oxygène ou « ROS ».

2.2 Des protéines membranaires pour modifier la conductivité hydraulique des tissus

Les plantes équilibrent leur état hydrique en ajustant la conductivité hydraulique de leurs tissus. Les aquaporines jouent un rôle significatif dans le transport cellulaire de l'eau (Maurel et Chrispeels, 2001 ; Tyerman *et al.*, 2002). Ces protéines membranaires peuvent réguler la conductivité hydraulique et augmenter de 10 à 20 fois la perméabilité à l'eau des membranes (Maurel et Chrispeels, 2001). Smart *et al.* (2001) ont montré que la répression de gènes codant pour des aquaporines est associée à une diminution de la perméabilité à l'eau des membranes et contribuerait à la conservation cellulaire de l'eau pendant des périodes de contrainte hydrique. En revanche, d'autres travaux indiquent que des gènes codant pour des aquaporines sont exprimés pendant le stress hydrique et contribuent à une augmentation du flux de l'eau (Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 1992 ; Yamada *et al.*, 1997). Des modifications anatomiques induites par la sécheresse permettent également de limiter les pertes d'eau au niveau foliaire. Trevino et O'Connell (1998) ont rapporté l'induction par la sécheresse de trois gènes codant pour des protéines non spécifiques de transfert de lipides (nsLTPs) chez *Lycopersicon pennellii*. Les produits de ces gènes sont impliqués dans la biosynthèse de la cuticule. L'expression spécifique de ces gènes dans les cellules épidermiques en réponse au stress hydrique permettrait à la plante de réduire les pertes d'eau par une augmentation de l'épaisseur de la cuticule.

2.3 Des protéines impliquées dans la protection des structures cellulaires

Les protéines « LEA » (Late-Embryogenesis-Abundant) constituent un groupe important de protéines qui s'accumulent typiquement pendant les dernières étapes de l'embryogenèse, mais plus généralement en réponse à la déshydratation cellulaire induite par différents stress (Ramanjulu et Bartels, 2002). Ces protéines induites par l'ABA pourraient jouer un rôle en protégeant les structures cytoplasmiques lors de la déshydratation (Ramanjulu et Bartels, 2002). Les déhydrines sont une famille immunologiquement distincte de protéines, également connue sous le nom de LEA D11, un sous-groupe des protéines LEA (Dure *et al.*, 1989), et ont été décrites dans de nombreuses espèces d'angiospermes et de gymnospermes (Bray, 1997). Un ADNc de déhydrine, HaDhn1, induit par le stress hydrique, a été isolé et séquencé chez le tournesol (Ouvrard *et al.*, 1996), et l'accumulation de ces transcripts a été corrélée avec la tolérance à la sécheresse (Cellier *et al.*, 1998). Schneider *et al.* (1993) ont montré que trois gènes, exprimés préférentiellement sous contrainte hydrique chez le *C. plantagineum*, codent pour des protéines chloroplastiques ('chloroplaste-localized Dehydration stress proteins' - DSP). Les études immunologiques ont indiqué que les deux protéines, DSP22 et DSP34, sont situées dans les thylakoïdes, et que la protéine DSP21 était localisée dans le stroma. Ces protéines chloroplastiques seraient plus spécifiquement impliquées dans la protection des structures photosynthétiques en réponse à la déshydratation.

2.4 Des antioxydants pour limiter les dommages oxydatifs induits par la deshydratation

Une conséquence du stress hydrique est l'apparition d'un stress oxydatif, c'est-à-dire l'accumulation d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) créant des dommages au niveau des structures cellulaires (Smirnoff, 1993). Dans des conditions optimales, les plantes sont dotées d'enzymes et de métabolites antioxydants suffisants pour faire face aux ROS. La capacité du système antioxydant s'avère déterminante pour maintenir l'intégrité du système photosynthétique lors d'une contrainte hydrique (Reddy *et al.*, 2004). De nombreux travaux montrent que des enzymes telles que des superoxide

dismutases (SOD), des ascorbate peroxydases (APX), des catalases (CAT), des glutathion-S-transférases (GST) et des glutathion peroxydases (GPX) s'accumulent en réponse au stress hydrique.

3. Variabilité génétique des réponses physiologiques à la sécheresse

Des génotypes soumis aux mêmes contraintes hydriques ne perçoivent pas de la même façon ces contraintes selon les processus mis en jeu par la plante pour maintenir l'état hydrique. Une importante variabilité génotypique est associée à ces mécanismes chez la plupart des espèces cultivées, en particulier chez le tournesol. Par exemple, des seuils de fermeture stomatique différents selon les variétés ont été mis en évidence en réponse à une réduction de la fraction d'eau transpirable (disponible pour la plante) du sol (Casadebaig et al., 2008). Il en est de même pour la réponse d'autres processus clés impliqués dans le maintien de l'état hydrique où des différences génotypiques significatives ont été rapportées : seuils de régulation de la croissance foliaire sous contrainte hydrique (Casadebaig et al., 2008) et capacité d'ajustement osmotique (Maury et al., 2000).

L'analyse de populations de tournesol exprimant diverses sources de variabilité génétique (lignées recombinantes-RILs et des mutants) a permis d'évaluer la variabilité génétique de caractères agronomiques (phénologie, surface foliaire à la floraison, hauteur des plantes, sénescence, rendement) et de caractères associés à l'état hydrique des plantes. Ces analyses conduites dans des environnements génétiques contrôlés ont permis de préciser le déterminisme génétique de la tolérance à la sécheresse. Poormohammad Kiani et al. (2009) montrent que des zones chromosomiques (QTLs) associées à la tolérance au déficit hydrique (capacité d'ajustement osmotique (AO) et turgescence foliaire) sont co-localisées avec des QTLs de caractères impliqués dans l'élaboration du rendement (surface foliaire, biomasse de la plante, poids du capitule). Ceci indique une base génétique commune pour la tolérance à la sécheresse et des caractères associés au rendement. Ebrahimi et al. (2008, 2009) ont également identifié des QTLs pour des paramètres de qualité de la graine de tournesol en conditions de déficit hydrique. A des fins d'application, l'ensemble des marqueurs SSR identifiés pourrait être testé plus précisément pour envisager une utilisation dans des programmes de sélection assistée par marqueurs (SAM) pour l'amélioration de la tolérance du tournesol à la sécheresse. Une autre méthode d'identification de QTL, basée sur la génétique d'association, consiste à rechercher des corrélations entre des marqueurs moléculaires et le caractère d'intérêt dans une large collection de génotypes représentant au mieux la diversité existant dans l'espèce. Chez le tournesol, cette méthode a été mise en oeuvre dans le cadre d'un projet d'amélioration du rendement et de la qualité des graines en conditions de stress hydrique (projet ANR 2008-2011, SUNYFUEL).

Il est suggéré que la variabilité génétique de la tolérance à la sécheresse est principalement liée à l'expression différentielle des gènes répondant à la sécheresse (Krishnan et al., 1989 ; Joshi et al., 1997). L'analyse de l'expression de gènes candidats chez des génotypes de tournesol ayant un comportement contrasté en situation de contrainte hydrique a permis d'évaluer plus précisément le rôle des changements de l'expression des gènes sur la régulation de l'état hydrique des plantes et du fonctionnement photosynthétique chez le tournesol (Poormohammad Kiani et al., 2007a ; Kiani et al., 2008). Le niveau d'expression d'un gène de la famille des aquaporines est corrélé avec la teneur en eau relative des feuilles (Poormohammad Kiani et al., 2007a). Pour les processus photochimiques, ce sont principalement les niveaux d'expression des gènes codant pour la superoxyde dismutase, la catalase et la peroxidase qui différencient les génotypes soumis à la sécheresse (Poormohammad Kiani, 2007). Les techniques de « puces à ADN » permettent d'étudier simultanément la quasi-totalité des transcrits d'un tissu d'un individu à un instant donné. Chez le tournesol, une quantification des variations du niveau d'expression des gènes induites en conditions de contrainte hydrique a été conduite pour deux génotypes, ayant des comportements contrastés en conditions sèches (Roche et al., 2007). Cette étude a été développée à l'aide d'une puce à ADN (constituée de 800 produits PCR de séquences de tournesol impliquées dans différentes voies du métabolisme de base et dans la transduction du signal) réalisée par la Génopôle Midi-Pyrénées. La majorité des transcrits

différentiellement exprimés en conditions de contrainte hydrique présente des profils d'expression opposés chez le génotype tolérant par rapport au génotype sensible.

Ce résultat suggère que la différence génotypique entre tolérant et sensible est associée à une modification qualitative et non quantitative de l'expression des gènes. Une analyse d'expression sur un nombre plus élevé de gènes, et pour différents scénarios de sécheresse a été conduite dans le cadre du projet ANR SUNYFUEL (2008-2011) afin d'effectuer une analyse plus exhaustive des gènes impliqués dans la tolérance du tournesol à la sécheresse (les résultats sont en cours de publication).

4. Conséquences du contrôle biologique de l'état hydrique de la plante sur les processus clés de l'élaboration du rendement

4.1 La réduction de la transpiration par la fermeture des stomates s'accompagne d'une limitation stomatique de la photosynthèse

L'activité physiologique de la feuille, et plus particulièrement la photosynthèse, est fortement affectée lors d'un déficit hydrique. La réduction de la photosynthèse, liée à la diminution du potentiel hydrique foliaire, est supposée dépendre à la fois i) de la fermeture des stomates, avec pour conséquence une diminution de la conductance à la diffusion du CO₂, ii) d'une limitation biochimique du chloroplaste pour fixer le CO₂ (Graam et Boyer, 1990), probablement associée à la régénération limitante du RuBP (Gimenez *et al.*, 1992). La conductance stomatique diminue lors de l'abaissement du potentiel hydrique foliaire et, chez le tournesol, devient négligeable à des potentiels proches de -2 MPa (Mojayad et Planchon, 1994). Le contrôle de la régulation stomatique fait intervenir la turgescence cellulaire mais également des messagers racinaires, comme l'ABA (Zhang et Davies 1989 ; Davis *et al.*, 1994). L'altération de l'état hydrique de la feuille peut conduire à augmenter la sensibilité des stomates à l'ABA (Tardieu *et al.*, 1993). En revanche, une telle sensibilité des stomates à la diminution du potentiel hydrique foliaire peut augmenter la fréquence des épisodes de photoinhibition. En effet, chez le tournesol, la réduction de la concentration intercellulaire en CO₂ peut s'accompagner d'une diminution durable de l'efficacité du chloroplaste à utiliser le CO₂, même si par la suite, la disponibilité de celui-ci n'est plus limitante (Wise *et al.*, 1991) ou en période de post-sécheresse (Maury *et al.*, 1996). Lors d'une contrainte hydrique, la réduction de la conductance stomatique, associée à une limitation interne à la fixation du CO₂, induit une altération de l'efficacité biologique et limite le potentiel de production de biomasse. L'effet dépressif de la sécheresse sur le rendement est atténué si les capacités de transfert des métabolites des organes végétatifs vers les graines sont améliorées. En effet, le déficit hydrique peut stimuler le transfert des assimilats vers le capitule, qu'ils soient néoformés (Piquemal *et al.*, 1990) ou stockés dans les organes végétatifs (Hall *et al.*, 1990). Cette nutrition privilégiée du capitule permet alors de maintenir, voire d'augmenter, l'indice de récolte en conditions sèches (Flénet, 1994).

4.2 La réduction de la croissance foliaire et/ou l'accélération de la sénescence foliaire peuvent limiter l'interception du rayonnement et le potentiel photosynthétique de la plante

Lors de sécheresses précoces, la réduction de la surface foliaire est associée à une diminution de l'expansion foliaire plus qu'à une sénescence accélérée des feuilles. Cependant, chez le tournesol, cette diminution de la surface assimilatrice peut s'accompagner d'une baisse de rendement si l'indice foliaire chute en-dessous de 2.5 à la floraison (Merrien et Grandin, 1990). Le rendement, corrélé à la durée de vie de la surface foliaire après floraison, est fortement affecté lorsque la sénescence est accélérée par des déficits hydriques tardifs.

4.3 La turgescence contribue à maintenir les fonctions physiologiques impliquées dans l'élaboration du rendement

Le maintien de la turgescence est une stratégie qui permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique.

Le maintien de la turgescence lors du déficit hydrique chez le tournesol permet de retarder la fermeture des stomates (Mojayad et Planchon, 1994), les variations de volume chloroplastique (Gupta et Berkowitz, 1987) et le flétrissement foliaire (Jones et Turner, 1980). Cette aptitude confère à la plante une meilleure tolérance au déficit hydrique interne (Hsiao et al., 1976 ; Ludlow et al., 1983). Le maintien du fonctionnement physiologique permet également à la plante de préserver la croissance des racines et ainsi d'augmenter potentiellement la quantité d'eau transpirable du sol (Chimenti et al., 2002). L'impact de ce contrôle biologique de l'état hydrique sur le rendement est dépendant du coût énergétique de ces adaptations. Le coût énergétique de l'ajustement osmotique pour maintenir la turgescence est plus faible chez le tournesol, que chez d'autres espèces comme le blé (Munns et Weir, 1981), étant donné que la contribution des ions inorganiques est plus importante (Jones et al., 1980).

5. Modélisation des effets de la sécheresse sur la production de biomasse et le rendement du tournesol

5.1 Le modèle de culture « SUNFLO » : représentation dynamique de l'interaction génotype x environnement x conduite culturale

Le formalisme de Monteith (1977), formalisme largement utilisé dans les modèles de culture, offre un cadre conceptuel pour modéliser les effets de la sécheresse sur la production de biomasse. Ce formalisme repose sur une approche énergétique de la production de biomasse par le peuplement végétal. La production de biomasse est fonction de la fraction du rayonnement incident intercepté par le couvert végétal (efficacité d'interception du rayonnement, notée ϵ_i , dépendante de la surface foliaire) et de l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse (ou efficacité biologique notée ϵ_b représentant la photosynthèse). L'intégration au cours du temps (sur le cycle cultural avec un pas de temps journalier) permet d'obtenir une représentation dynamique de l'évolution de la production de biomasse, dont une partie (c'est-à-dire avec une certaine efficacité, notée IR pour indice de récolte) sera allouée aux organes récoltés. Ce formalisme a été appliqué au tournesol (Lecoeur et al., 2011), et complété dans le cadre de la thèse de Casadebaig (2008) pour 1) prendre en compte des environnements contraints par la disponibilité en eau en s'appuyant sur une « caractérisation dynamique du milieu » (par intégration dans le modèle d'un module bilan hydrique permettant d'estimer par exemple l'évolution de la fraction d'eau transpirable au niveau du sol) et 2) représenter « la réponse d'une variété à la contrainte hydrique » par intégration dans le modèle de processus (ou fonctions biologiques) reposant sur des paramètres génotypiques (par exemple : un seuil de fermeture stomatique variétal en réponse à une diminution de l'eau disponible dans le sol, des paramètres variétaux d'architecture foliaire...). Le modèle « SUNFLO V1 » (Casadebaig et al., 2011) permet de simuler de manière dynamique un phénotype (expression d'un génotype dans un environnement donné), pour à la fois prédire la réponse d'une variété à un scénario de sécheresse donné (milieu et conduite) et pour proposer des types variétaux (idéotypes). En effet, la simulation offre la possibilité de tester le poids d'un paramètre génotypique du modèle sur une variable de sortie par une « analyse de sensibilité », et ainsi de déterminer les critères variétaux d'intérêt pour un type de milieu (sol – climat) et de conduite culturale. Le modèle offre plus généralement un cadre d'analyse pour décrire les principales fonctions impliquées dans la réponse d'un génotype à son environnement (Figure 1).

5.2 Les paramètres biologiques du modèle de culture « SUNFLO »

De manière générale, les processus analysés reposent sur deux types de paramètres biologiques : « génotypique » et « non génotypique ». La nature « génotypique » ou « non génotypique » d'un paramètre a été établie en considérant les points suivants :

- L'existence d'une variabilité observée dans des collections de génotypes exprimant le progrès génétique
- Le caractère aisément mesurable parmi une collection de génotypes
- La sensibilité du modèle à la variation du paramètre

5.2.1 Les paramètres biologiques « génotypiques »

L'analyse d'un processus peut conduire à identifier des paramètres comme étant 'génotypiques', c'est-à-dire un paramètre pour lequel les génotypes de la population étudiée présentent des valeurs différentes. Des paramètres génotypiques ont par exemple été identifiés pour l'architecture de la plante chez le tournesol (Casadebaig, 2008), pour la régulation de l'état hydrique - capacité d'ajustement osmotique- de la plante (Poormohammad Kiani et al., 2007b). L'analyse génétique peut permettre de valider les caractéristiques génétiques d'un paramètre biologique par l'identification de zones du génome ou QTLs (Quantitative Trait Locus) impliquées dans la variation du paramètre. L'identification de QTLs pour le paramètre étudié peut également être utile pour aider à la sélection de génotypes à fortes ou faibles valeurs pour le paramètre considéré. Une analyse de génétique quantitative permet également de préciser le niveau d'héritabilité du paramètre d'intérêt. L'analyse génétique conduit au développement d'outils spécifiques pour la sélection de génotypes (QTLs), mais contribue également à valider les outils de modélisation (au niveau des paramètres) proposés pour l'évaluation des variétés. L'analyse génétique de paramètres génotypiques du modèle « SUNFLO » est actuellement en cours dans le cadre de la thèse de E. Cadic sous la direction de P. Vincourt.

5.2.2 Les paramètres biologiques « non génotypiques »

Des paramètres biologiques du modèle « SUNFLO » sont actuellement supposés non 'génotypiques', par exemple la vitesse de croissance des racines.. Il pourrait être utile d'évaluer différentes populations de tournesol (explorer une large variabilité génotypique) pour confirmer l'absence d'une variabilité génotypique pour le paramètre étudié, ou au contraire pour identifier des génotypes d'intérêt à fortes ou faibles valeurs pour le paramètre.

5.3 L'estimation des paramètres biologiques du modèle de culture «SUNFLO»

L'estimation des paramètres, et en particulier les paramètres biologiques « génotypiques », a pour objectif de renseigner le modèle « SUNFLO », mais aussi d'évaluer la gamme de variation du paramètre génotypique *in situ* pour valider les simulations visant à déterminer le poids d'un paramètre génotypique sur une variable de sortie du modèle. De plus, un paramètre génotypique « fortement » variable entre les variétés ou génotypes peut se révéler d'un intérêt majeur, par opposition à un paramètre faiblement variable. Un frein à l'utilisation du modèle pourrait être le « coût » du paramétrage variétal (environ 15 paramètres génotypiques sont à évaluer pour une variété). Certains paramètres peuvent être estimés directement au champ, d'autres nécessitent des conditions plus contrôlées et des méthodologies plus « lourdes » (comme pour le paramètre « seuil de fermeture des stomates »). Il s'avère nécessaire de développer des techniques permettant d'estimer le paramètre à partir d'indicateurs (variables dont la mesure est « simple et rapide » et qui traduisent un fonctionnement biologique particulier) afin que le phénotypage soit « applicable » à un grand nombre de génotypes (c'est-à-dire compatible dans le cadre de la sélection de génotypes ou de l'évaluation de variétés). Une thèse a été initiée en 2011 (A.L. Adiredjo) sous la direction de P. Grieu pour estimer le paramètre « seuil de fermeture des stomates » à partir de différents indicateurs physiologiques, comme la

discrimination isotopique du ^{13}C . L'estimation des paramètres biologiques « génotypiques » est étroitement associée avec le développement de méthodologies de phénotypage à différentes échelles (plante et peuplement).

5.4 La caractérisation de stratégies d'adaptation à la sécheresse génotype - dépendant

Un génotype peut être caractérisé par les valeurs de ses différents paramètres génétiques (une valeur de seuil de fermeture stomatique, une capacité d'ajustement osmotique donnée...). Est-ce que les différents paramètres génétiques identifiés sont indépendants ? Ou au contraire, existe-t-il des liens entre ces paramètres génétiques ? Il s'avère donc utile d'analyser les liens entre ces paramètres pour identifier des stratégies d'adaptation des génotypes (interactions entre processus).

Par exemple, un génotype présentant une forte capacité d'ajustement osmotique (maintien prolongé de la turgescence foliaire au cours de la déshydratation) pourrait présenter un retard de fermeture stomatique lors de la diminution de la teneur en eau du sol, un maintien de l'assimilation du CO_2 et de la croissance foliaire et racinaire (la turgescence étant nécessaire à l'élongation cellulaire) et ainsi révéler une stratégie de tolérance « intrinsèque » au déficit hydrique. L'analyse génétique peut permettre de confirmer à l'échelle du génome une corrélation entre deux paramètres génétiques, en identifiant par exemple une même zone chromosomique intervenant sur les deux caractères (co-localisation de QTLs). Les outils d'analyse de l'expression des gènes peuvent aider à préciser les mécanismes à la base des stratégies d'adaptation des génotypes à la sécheresse.

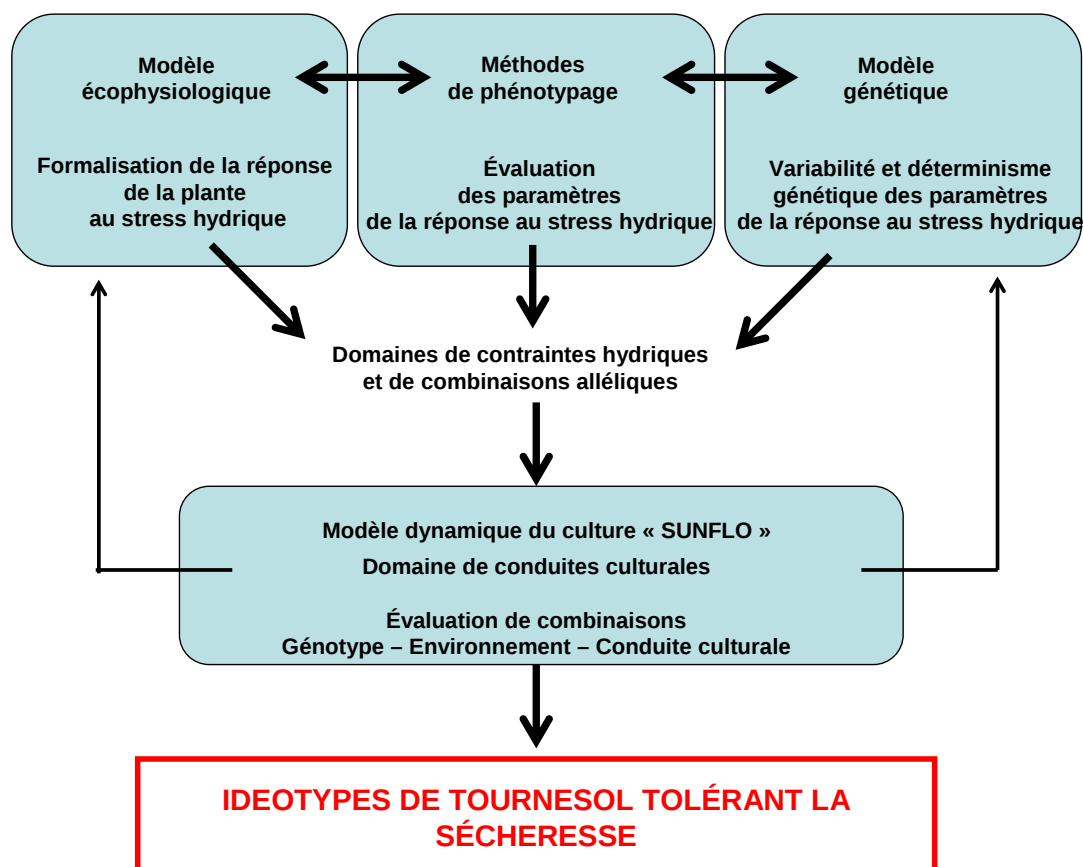


Figure 1 : Cadre d'analyse de la tolérance du tournesol à la sécheresse pour aider à la définition d'idéotypes innovants.

Conclusions et perspectives

L'analyse des différences d'expression phénotypique d'une large gamme de types variétaux pour des caractères relatifs à l'élaboration du rendement sous contrainte hydrique a permis d'identifier les processus clés sur lesquels portent les différences variétales et de mieux comprendre comment ces processus interagissent avec l'environnement pour conduire à une stratégie d'adaptation particulière du génotype à la sécheresse. L'analyse de l'expression des gènes devrait permettre d'aboutir à une compréhension plus précise des réponses physiologiques du tournesol soumis à la sécheresse. La modélisation de ces différences fonctionnelles entre génotypes intégrée dans le modèle de culture « SUNFLO » offre la possibilité 1) d'aider au diagnostic *a posteriori* d'un essai ou d'un réseau d'essais pour l'évaluation de génotypes (via la caractérisation de la contrainte hydrique - période, durée et intensité – réellement « perçue » par le génotype) (cf thèse d'E. Cadic, en cours) et de 2) simuler différents scénarios de sécheresses (combinaisons génotype x milieu x conduite culturale) pour aider à la définition d'idéotypes.

La sélection pour la tolérance au déficit hydrique s'avère complexe (Rauf, 2008) ; en effet, la tolérance à la sécheresse ne peut se définir par des critères universels, car un caractère donné peut avoir des effets positifs dans un scénario de sécheresse et néfastes dans un autre (Tardieu et Zivy, 2006). À terme, la combinaison de la génétique quantitative (QTL) et d'un modèle de culture à paramètres génotypiques devrait permettre de prévoir quels allèles seraient favorables pour des scénarios de sécheresse variés (Reymond *et al.*, 2003 ; Hammer *et al.*, 2005 ; Tardieu et Zivy 2006). L'analyse génétique contribue à définir un domaine des combinaisons alléliques possibles pour la conception d'un idéotype dans un domaine de contraintes hydriques déterminé via le modèle de culture.

Références bibliographiques

- Allinne C., 2009. Modélisation écophysologique et analyse génétique pour la recherche de génotypes de tournesol adaptés aux basses températures associées aux semis précoces. Thèse de doctorat, INP Toulouse, France, 159 p.
- Bianchi G., Gamba A., Murelli C., Salamini F., Bartels D., 1991. Novel carbohydrate metabolism in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Journal* 1, 355–359.
- Bohnert H.J., Nelson D.E., Jensen R.G., 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell* 7, 1099–1111.
- Boominathan P., Shukla R., Kumar A., Manna D., Negi D., Verma P.K., Debasis C., 2004. Long term transcript accumulation during the development of dehydration adaptation in *Cicer arietinum*. *Plant Physiology* 135, 1608–1620.
- Boyer J.S., 1968. Relationships of water potential to growth of leaves. *Plant Physiology* 43, 1056–1062.
- Boyer J.S., 1971. Resistances to water transport in soybean, bean and sunflower. *Crop Science* 11, 403–407.
- Boyer J.S., 1985. Water transport. *Annual Review of Plant Physiology* 36, 473–516.
- Bray E.A., 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2, 48–54.
- Bray E.A., 2002. Classification of genes differentially expressed during water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*: an analysis using microarray and differential expression data. *Annals of Botany* 89 Spec No, 803–811.
- Bray E.A., 2004. Genes commonly regulated by water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* 55, 2331–2341.

- Bray E.A., Bailey-Serres J., Weretilnyk E. 2000. Responses to abiotic stresses. In : B.B. Buchnau, W. Gruissem, R.L. Jones (Eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, p. 1158-1203.
- Carpenter J.F., Crowe L.M., Arakawa T., 1990. Comparison of solute-induced protein stabilization in aqueous solution and in the frozen and dried states. *Journal of Dairy Science* 73, 3627-3636
- Casadebaig P., 2008. Analyse et modélisation des interactions génotype - environnement – conduite de culture : application au tournesol. Thèse de doctorat, INP Toulouse, France, 195 p.
- Casadebaig P., Debaeke P., Lecoeur J., 2008. Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *European Journal of Agronomy* 28, 646-654.
- Casadebaig P., Guillioni L., Lecoeur J., Christophe A., Champolivier L., Debaeke P., 2011. SUNFLO, a model to simulate genotype-specific performance of the sunflower crop in contrasting environments. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 163-178.
- Cellier F., Conejero G., Breittler J.C., Casse F., 1998. Molecular and physiological responses to water deficit in drought-tolerant and drought-sensitive lines of sunflower Accumulation of dehydrin transcripts correlates with tolerance. *Plant Physiology* 116, 319-328.
- Chimenti C.A., Hall A.J., 1993. Genetic variation and changes with ontogeny of osmotic adjustment in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica* 71, 201-210.
- Chimenti C.A., Hall A.J., 1994. Responses to water stress of apoplastic water fraction and bulk modulus of elasticity in sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes of contrasting capacity for osmotic adjustment. *Plant and Soil*, 166, 101-107.
- Chimenti C.A., Pearson J., Hal A.J., 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crops Research* 75, 235-246.
- Conroy J.P., Virgona J.M., Smillie R.M., Barlow E.W., 1988. Influence of drought acclimation and CO₂ enrichment on osmotic adjustment and chlorophyll a fluorescence of sunflower during drought. *Plant Physiology* 86, 1108-1115.
- Cosgrove D.J., 1993. Water uptake by growing cells: An assessment of the controlling roles of wall relaxation, solute uptake, and hydraulic conductance. *International Journal of Plant Sciences* 154, 10-20.
- Davis W.J., Tardieu F., Trejo C.L., 1994. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiology* 104, 309-314.
- Dejardin A., Sokolov L.N., Kleczkowski L.A., 1999. Sugar/osmoticum levels modulate differential abscisic acid-independent expression of two stress-responsive sucrose synthase genes in *Arabidopsis*. *Biochemical Journal* 344, 503-509.
- Dure L., Crouch M., Harada J., Ho T-H.D., Mundy J., Quatrano R., Thomas T., Sung Z.R., 1989. Common amino acid sequence domains among the LEA proteins of higher plants. *Plant Molecular Biology* 12, 475-486.
- Ebrahimi A., Maury P., Berger M., Calmon A., Grieu P., Sarrafi A., 2009. QTL mapping of protein content and seed characteristics under water-stress conditions in sunflower. *Genome* 52, 419-430.
- Ebrahimi A., Maury P., Berger M., Grieu P., Sarrafi A., 2008. QTL mapping of seed-quality traits in sunflower recombinant inbred lines under different water regimes. *Genome* 51, 599-615.
- Flénet F., 1994. Adaptation du tournesol à la sécheresse: Influence de l'intensité et du stade d'application de la contrainte hydrique. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 109 p.
- Geigenberger P., Reimholz R., Deiting U., Sonnewald U., Stitt M., 1999. Decreased expression of sucrose phosphate synthase strongly inhibits the water stress-induced synthesis of sucrose in growing potato tubers. *Plant Journal* 19, 119-129.
- Gimenez C., Mitchell V.J., Lawlor D.W., 1992. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology* 98, 516-524.

- Graam T., Boyer J.S., 1990. Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta* 181, 378-384.
- Gupta S.A., Berkowitz G.A., 1987. Osmotic adjustment, symplast volume, and nonstomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. *Plant Physiology* 87, 1040-1047.
- Hall A.J., Whitfield D.H., Connor D.J., 1990. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain filling in irrigated and water-stressed sunflower crops. II. Estimates from a carbon budget. *Field Crops Research* 24, 273-294.
- 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.
- Harb A., Krishnan A., Ambavaram M.M.R., Pereira, A., 2010. Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology* 154, 1254 -1271.
- Hsiao T.C., Acevedo R., Fereres E., Henderson D.W., 1976. Stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 273, 479-500.
- Ingram J., Bartels D., 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47, 377-403.
- Ingram J., Chandler J., Gallagher L., Salamini F., Bartels D., 1997. Analysis of cDNA clones encoding sucrose-phosphate synthase in relation to sugar interconversions associated with dehydration in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* Hochst. *Plant Physiology* 115, 113-121.
- Itier B., 2008. Agriculture et sécheresse : le contexte et les enjeux. *Innovations Agronomiques* 2, 1-8.
- Jones M.M., Rawson H.M., 1979 Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiologia Plantarum* 45, 103-111.
- Jones M.M., Osmond C.B., Turner N.C., 1980. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* 7, 193-205.
- Jones M.M., Turner N.C., 1980. Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* 7, 181-192.
- Joshi C.P., Kluveva N.Y., Morrow K.J., Nguyen H.T., 1997. Expression of a unique plastid localized heat shock protein is genetically linked to acquired thermotolerance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 95, 834-841.
- Kiani S.P., Maury P., Grieu P., Sarrafi A., 2008. QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Plant Science* 175, 565-573.
- Kleines M., Elster R.C., Rodrigo M.J., Blervacq A.S., Salamini F., Bartels D., 1999. Isolation and expression analysis of two stress-responsive sucrose synthase genes from the *Craterostigma plantagineum* (Hochst.). *Planta* 209, 13-24.
- Krishnan M., Nguyen H.T., Burke J.J., 1989. Heat shock protein synthesis and thermotolerance in wheat. *Plant Physiology* 90, 140-145.
- Lecoeur J., Poiré-Lassus R., Christophe A., Pallas B., Casadebaig P., Debaeke P., Vear F., Guillioni L., 2011. Quantifying physiological determinants of genetic variation for yield potential in sunflower. SUNFLO: A model-based analysis. *Functional Plant Biology* 38, 246-259.
- Ludlow M.M., Chu A.C.P., Clements R.J., Kerslake R.G., 1983. Adaptation of species of *Centrosema* to water stress. *Australian Journal of Plant Physiology* 10, 119-130.
- Matthews M.A., van Volkenburgh E., Boyer J.S., 1984. Acclimation of leaf growth to low water potentials in sunflower. *Plant, Cell and Environment* 7, 199-206.
- Maurel C., Chrispeels M.J., 2001. Aquaporins: a molecular entry into plant water relations. *Plant Physiology* 125, 135-138.

- Maury P., Berger M., Mojayad F., Planchon C., 2000. Leaf water characteristics and drought acclimation in sunflower genotypes. *Plant and Soil* 223, 153-160.
- Maury P., Mojayad F., Berger M., Planchon C., 1996. Photosynthesis response to drought acclimation in two sunflower genotypes. *Physiologia Plantarum* 98, 57-66.
- Merrien A., Grandin L., 1990. Comportement hydrique du tournesol: Synthèse des essais 'irrigation' 1983-88. In : R. Blanchet, A. Merrien (Eds.), *Le tournesol et l'eau*, Cetiom Publications, Paris, p. 75-90.
- Mojayad F., Planchon C., 1994. Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficit as the expression of heterosis in sunflower. *Crop Science* 34, 103-107.
- Monteith J., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 281, 277-294.
- Morizet J., Le Blevenec L., 1990. Flux de sève et de solutés obtenus par exsudation forcée sur un système racinaire de tournesol. *Plant Physiology and Biochemistry* 28, 87-94.
- Morizet J., Merrien A., 1990. Principaux traits du comportement hydrique du tournesol. In : R. Blanchet, A. Merrien (Eds.), *Le tournesol et l'eau*. Cetiom Publications, Paris p. 7-21.
- Munns R., Weir R., 1981. Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Australian Journal of Plant Physiology* 8, 93-105.
- Oono Y., Seki M., Nnjo T., Narusaka M., Fujita M., Satoh R., Satou M., Sakurai T., Ishida J., Akiyama K., Lida K., Maruyama K., Satoh S., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., 2003. Monitoring expression profile of Arabidopsis gene expression during rehydration process after dehydration using ca 7000 full-length cDNA microarray. *Plant Journal* 34, 868-887.
- Ouvrard O., Cellier F., Ferrare K., Tusch D., Lamaze T., Dupuis J.-M., Casse-Delbart F., 1996. Identification and expression of water stress- and abscisic acid-regulated genes in a drought-tolerant sunflower genotype. *Plant Molecular Biology* 31, 819-829.
- Pelah D., Wang W., Altman A., Shoseyov O., Bartels D., 1997. Differential accumulation of water-stress related proteins, sucrose synthase and soluble sugars in *Populus* species that differ in their water stress response. *Physiologia Plantarum* 99, 153-159.
- Piquemal M., Cavalié G., Poeydomenge O., Botella-Brandibas A., 1990. Activité métabolique et translocation chez le tournesol soumis à un stress hydrique. In : R. Blanchet, A. Merrien (Eds.), *Le tournesol et l'eau*. Cetiom Publications, Paris, p. 32-44.
- Poormohammad Kiani S., 2007. Analyse génétique des réponses physiologiques du tournesol (*Helianthus annuus* L.) soumis à la sécheresse, Thèse de doctorat, INP Toulouse, France, 213 p.
- Poormohammad Kiani S., Grieu P., Maury P., Hewezi T., Gentzbittel L., Sarrafi A., 2007a. Genetic variability for physiological traits under drought conditions and differential expression of water stress-associated genes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 114, 193-207.
- Poormohammad Kiani S., Talia P., Maury P., Grieu P., Heinz R., Perrault A., Nishinakamasu V., Hopp E., Gentzbittel L., Paniago N., Sarrafi A., 2007b. Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. *Plant Science* 172, 773-787.
- Poormohammad Kiani S., Maury P., Nouri L., Ykhlef N., Grieu P., Sarrafi A., 2009. QTL analysis of yield-related traits in sunflower under different water treatments. *Plant Breeding* 128, 363-373.
- Ramanjulu S., Bartels D., 2002. Drought and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell and Environment* 25, 141-151.
- Rauf S., 2008. Breeding sunflower (*Helianthus annuus* L.) for drought tolerance. *Communications in Biometry and Crop Science* 3, 29-44.
- Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M., 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161, 1189-1202.

- 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.
- Roche J., Hewezi T., Bouniols A., Gentzbittel L., 2007. Transcriptional profiles of primary metabolism and signal transduction-related genes in response to water stress in field-grown sunflower genotypes using a thematic cDNA microarray. *Planta* 226, 601-617.
- Sadras V.O., Villalobos F.J., Fereres E., Wolfe D.W., 1993. Leaf responses to soil water deficits: Comparative sensitivity of leaf expansion rate and leaf conductance in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant and Soil* 153, 189-194.
- Schneider K., Wells B., Schmelzer E., Salamini F., Bartels D., 1993. Desiccation leads to the rapid accumulation of both cytosolic and chloroplastic proteins in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* Hochst. *Planta* 189, 120-131.
- Schwacke R., Grallath S., Breitzkreuz K.E., Stransky E., Stransky H., Frommer W.B., Rentsch D., 1999. LeProT1, a transporter for proline, glycine betaine and γ -amino butyric acid in tomato pollen. *Plant Cell* 11, 377-391.
- 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 using full-length cDNA microarray. *Plant Cell* 13, 61-72.
- Seki M., Narusaka M., Ishida J., Nanjo T., Fujita M., Oono Y., Kamya A., Nakajima M., Enju A., Sakurai T., Satou K., Akyama K., Taji T., Yamahuchi-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, 279-292.
- 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, 217-223.
- Smart L.B., Moskal W.A., Cameron K.D., Bennett A.B., 2001. MIP Genes are down-regulated under drought stress in *Nicotiana glauca*. *Plant Cell Physiology* 42, 686-693.
- Smirnoff N., 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* 125, 27-58.
- Tardieu F., Cruiziat P., Durand J.L., Triboï E., Zivy M. 2006. Perception de la sécheresse par la plante, conséquences sur la productivité et sur la qualité des produits récoltés. In : J.-P. Amigues, P. Debaeke, B. Itier, G. Lemaire, B. Seguin, F. Tardieu, A. Thomas (Eds.), *Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau*. Expertise collective scientifique, rapport, INRA, France, p. 49-67.
- Tardieu F., Zhang J., Gowing D.J.G., 1993. A model of stomatal control by both ABA concentration in the xylem sap and leaf water status. Test of the model and of alternative mechanisms for droughted and ABA-fed field-grown maize. *Plant Cell and Environment* 16, 413-420.
- Tardieu F., Zivy M., 2006. Amélioration génétique de la tolérance des cultures à la sécheresse. In : J.-P. Amigues, P. Debaeke, B. Itier, G. Lemaire, B. Seguin, F. Tardieu, A. Thomas (Eds.), *Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau*. Expertise collective scientifique, rapport, INRA, France, p. 242-257.
- Trevino M.B., O'Connell A.M., 1998. Three drought-responsive members of the nonspecific lipid-transfer protein gene family in *Lycopersicon pennellii* show different developmental patterns of expression. *Plant Physiology* 116, 1461-1468.
- Turner N.C., 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil* 58, 339-366.
- Turner N.C., 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13, 175-190.
- Tyerman S.D., Niemietz C.M., Bramley H., 2002. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant Cell and Environment* 25, 173-194.
- Wang W.X., Vinocur B., Altman A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218, 1-14.

- Watkinson J.I., Sioson A.A., Vasquez-Robinet C., Shukla M., Kuma D., Ellis M., Heath L.S., Ramakrishnan N., Chevone B., Watson L.T., Van Zyl L., Egertsdotter U., Sederoff R.R., Grene R., 2003. Photosynthetic acclimation is reflected in specific patterns of gene expression in drought-stressed loblolly pine. *Plant Physiology* 133, 1702-1716.
- Wise R.R., Sparrow D.H., Ortiz-Lopez A., Ort D.R., 1991. Biochemical regulation during the mid-day decline of photosynthesis in field-grown sunflower. *Plant Science* 74, 45-52.
- Yamada S., Komori T., Myers P.N., Kuwata S., Kubo T., Imaseki H., 1997. Expression of plasma membrane water channel genes under water stress in *Nicotiana excelsior*. *Plant Cell Physiology* 38, 1226-1231.
- Yamaguchi-Shinozaki K., Koizumi M., Urao S., Shinozaki K., 1992. Molecular cloning of 9 cDNA that are responsive to dessication in *Arabidopsis thaliana* Sequence analysis of one cDNA that encodes a putative transmembrane channel protein. *Plant Cell Physiology* 33, 217-224.
- Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., 1993. The plant hormone abscisic acid mediates the drought-induced expression but not the seed-specific expression of rd22, a gene responsive to dehydration stress in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular and General Genetics* 238, 17-25.
- Yoshida Y., Kiyosue T., Nakashima K., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiology* 38, 1095-1102.
- Zhang J., Davies W.J., 1989. Absciscic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant Cell and Environment* 12, 73-82.
- Zhu J.K., 2000. Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 124, 941-948.