Améliorer la tolérance à la sécheresse du tournesol : apports de l'écophysiologie et de la génétique

Philippe Grieu, Pierre Maury, Philippe P. Debaeke, Ahmad Sarrafi

▶ **To cite this version:**

Philippe Grieu, Pierre Maury, Philippe P. Debaeke, Ahmad Sarrafi. Améliorer la tolérance à la sécheresse du tournesol : apports de l'écophysiologie et de la génétique. Innovations Agronomiques, 2020, 2, pp.37-51. 10.17180/87p6-xv87 . hal-02664532

HAL Id: hal-02664532
https://hal.inrae.fr/hal-02664532

Submitted on 31 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.

Innovations Agronomiques (2008) 2, 37-51

Améliorer la tolérance à la sécheresse du tournesol : apports de l'écophysiologie et de la génétique.

Philippe Grieu[(1)*], Pierre Maury[(1)], Philippe Debaeke[(2)], Ahmad Sarrafi[(3)]

[(1)] ENSAT INPT, UMR AGIR (Agrosystèmes et Développement Territorial), BP 32607 31326 Castanet-Tolosan Cedex

[(2)] INRA, UMR AGIR (Agrosystèmes et Développement Territorial), BP 52627, 31326 Castanet-Tolosan Cedex

[(3)] ENSAT INPT, S2P (Symbiose et Pathologie des Plantes), BP32607 31326 Castanet-Tolosan Cedex

* : Correspondant : grieu@ensat.fr

Résumé

Le tournesol est une culture d'intérêt que l'on rencontre dans des situations de sécheresse et de sols pauvres. Il est considéré adapté à la sécheresse, bien que les bases physiologiques et les efforts d'amélioration pour la tolérance à la sécheresse restent encore insuffisants. Les agronomes qui conçoivent des modèles de culture et les généticiens n'ont pas, jusqu'à présent, partagé la même vision du choix de génotype pour améliorer une production. Cependant, il est désormais reconnu que pour améliorer efficacement cette sélection, une démarche d'interdisciplinarité est nécessaire. Cet article présente quelques travaux mettant en jeu une collaboration entre modélisateurs, écophysiologistes et généticiens pour étudier les interactions génotype x environnement. Les principaux processus physiologiques et leur intégration sont décrits. La première approche présente les réponses de la plante à la sécheresse en termes de stratégies d'adaptation conditionnées par le génotype et l'environnement (y compris la conduite de culture comme par exemple l'avancée des dates de semis). La deuxième approche propose l'utilisation de modèles dynamiques comme moyen d'étude des interactions génotype x environnement. L'article présente quelques progrès significatifs d'études sur le tournesol et l'intégration des connaissances pour améliorer la sélection et la conduite de culture.

Abstract

Sunflower is a valuable crop in dry conditions already removed on poor soils without irrigation. Sunflower is considered well-adapted to drought, although systematic analyses of the physiological bases of it, and purposeful attempts to breed for greater drought tolerance are still limited. Crop modellers and geneticists have developed a vision of their roles in plant breeding from their own perspective. However, to improve breeding efficiency, interdisciplinary collaboration becomes increasingly important. Opportunities for collaboration between crop modellers, ecophysiologists and geneticists are explored in this article, to propose powerful tool to resolve genotype x environment interactions. Several views of the integration of physiological responses will be discussed. The first looks at basic responses and considers how linkages can be strengthened by genotype or management (e.g., early sowing). The second introduces simulation modelling as a way to study genotype x environment interactions. The article focuses on significant progress to the study of sunflower and to the integration of knowledge to assist plant improvement and crop management.

1. Le programme Tournesol 2010 : Quelles stratégies agronomiques et génétiques pour améliorer la productivité du tournesol en présence de contraintes hydriques ?

Ces dernières années, les débouchés de la culture de tournesol se sont diversifiés d'un point de vue industriel (lipochimie, biomatériaux) et énergétique. Ces dernières années, la production d'huiles végétales en Europe a stagné autour de 10 Mt, alors que la consommation a doublé du fait de leur conversion en diester. Ce constat peut s'expliquer par une marge brute insuffisante au regard d'autres productions et par une image de culture à bas niveaux d'intrants chimiques et minéraux qui peut décourager certains organismes d'approvisionnement. De ce fait, la culture a tendance à être restreinte aux conditions pédoclimatiques difficiles (sols peu profonds, situations non irriguées) où la réponse à l'intensification est limitée. On constate donc que le rendement de la culture, après une hausse régulière jusqu'au début des années 90, plafonne actuellement entre 20 et 25 quintaux par hectare dans les principales régions de production en France.

Le potentiel de production constaté en sélection a progressé régulièrement au rythme de 1,3 % par an (Vear *et al.,* 2003) entre 1970 et 2003. Le potentiel actuellement est estimé à 60 q/ha. Or, les surfaces nationales de culture du tournesol ont diminué de 42 % de 1990 à 2006. Le différentiel important entre rendement réel et rendement permis par le progrès génétique est surprenant et est spécifique au tournesol. Il contribue ainsi à fragiliser la place du tournesol dans l'assolement en rognant la rentabilité économique de la culture et plus généralement dans la filière.

Indépendamment du progrès génétique réalisé, la performance d'un génotype est très variable selon les conditions pédoclimatiques dans lequel il est cultivé et l'itinéraire technique auquel il est soumis : on parle ainsi d'interactions (IGEC) entre le génotype, l'environnement (sol, climat, bioagresseurs) et la conduite de culture. L'évolution du contexte de production, par le déplacement des zones de cultures et le réchauffement climatique (Ciais *et al.,* 2005), renforce l'importance à accorder à l'adaptation variétale locale plutôt que générale. Il est possible d'espérer un gain de productivité par une évaluation variétale intégrant les aspects d'adaptation spécifique d'un génotype (ou de ses caractéristiques) à un contexte de production donné. Plus concrètement, dans le contexte de sélection actuel, même en disposant d'un génotype performant, certains choix « génotype-milieu-conduite » pourraient se révéler bien plus intéressants que d'autres en termes de rendement ou de teneur en huile.

Plante économe en intrants et adaptée aux situations de contraintes hydriques et de fortes chaleurs, aux débouchés nationaux et internationaux garantis, le tournesol doit donc impérativement améliorer ses performances agronomiques pour rester compétitif sur les exploitations agricoles françaises. Un effort coordonné de Recherche agronomique et de Développement sur cette espèce s'est mis en place pour être en mesure de répondre au Marché (programme Tournesol 2010). Nous disposons en France du premier effort mondial en matière de sélection privée, puisque les moyens déployés autour de Toulouse par Soltis (Euralis/Limagrain), Monsanto (Dekalb) et Syngenta (NK) sont très significatifs. Ces dispositifs de recherche sont sans équivalents dans le monde. Le progrès génétique de cette espèce, confrontée à des défis de performances souvent liés à des problèmes de contraintes abiotiques (sécheresse) est donc dépendant d'un effort de recherche mené en France.

En amont de la sélection, les efforts conjugués de généticiens, de physiologistes, de pathologistes, de biologistes moléculaires et d'agronomes, doivent permettre, dans les 5 à 10 ans à venir, au tournesol de retrouver un gain de rendement significatif.

Un des volets majeurs du programme tournesol 2010 est l'amélioration de la tolérance à la sécheresse de cette espèce.

2. Sécheresse : perception et caractérisation

Il existe de nombreuses définitions du terme 'sécheresse'. Tout d'abord, elle se réfère toujours à un déficit de pluviométrie et l'on parle de sécheresse au sens météorologique. Actuellement, cette caractérisation météorologique de la sécheresse est essentiellement limitée à la durée des périodes sans pluie (nombre de jours consécutifs sans pluie). Lorsque ce déficit de pluviométrie est systématique sur une région donnée, cette région devient une zone aride. Dans ce contexte, une plante tolérante à la sécheresse est une plante qui survit à des situations de contrainte hydrique sévère. Hors de ces régions, la sécheresse peut être considérée comme un phénomène climatique aléatoire qui se caractérise davantage par une déviation par rapport à une valeur moyenne de pluviométrie. Dans ce contexte, et pour un agronome, une sécheresse se définit par tout manque d'eau qui ne permet pas aux plantes cultivées d'exprimer le rendement qui serait attendu en situation favorable, ou qui peut affecter la qualité des produits récoltés. Une plante tolérante est dans ce cas, celle qui permet d'atteindre une production aussi élevée que possible dans un scénario donné de sécheresse.

En situation agricole de grandes cultures que l'on rencontre en France, on ne voit pas les plantes cultivées mourir de sécheresse. L'étude de la survie des plantes et des mécanismes sous-jacents d'adaptation n'est pas particulièrement pertinente dans ce cas, bien qu'elle ait fait l'objet de très nombreuses recherches, notamment en termes d'apport des biotechnologies au choix ou à la création de variétés adaptées à la sécheresse. De plus, l'adaptation des espèces cultivées à la contrainte hydrique est très différente d'un contexte pédoclimatique à un autre. En effet, un même manque d'eau ou un même symptôme de sécheresse a des conséquences différentes suivant la période du cycle cultural à laquelle il est appliqué. Il a aussi des conséquences différentes suivant les autres conditions pédoclimatiques pendant la sécheresse : sécheresse de l'air, rayonnement solaire, état nutritionnel du sol. Les conséquences d'une sécheresse en situation agricole de grandes cultures dépendent de l'ensemble du scénario climatique. Les sécheresses se caractérisent donc par leur intensité, leur dynamique de mise en place (brutale ou progressive), leur durée et leur époque d'apparition par rapport au cycle cultural. Ces remarques préliminaires ont une conséquence évidente : il est très difficile expérimentalement ou bien dans des réseaux de parcelles de cerner précisément les caractéristiques de la sécheresse à laquelle l'agronome est confronté. De plus, la caractérisation des milieux et des conduites à l'aide de variables quantitatives et qualitatives est généralement insuffisante.

L'installation d'une sécheresse se manifeste par la combinaison d'une part, de la restriction de la disponibilité en eau du sol et, d'autre part, de l'augmentation de la demande évaporatoire de l'air. L'eau traverse la plante, c'est la transpiration, à cause d'une différence de potentiel hydrique (énergie qu'il faut apporter à l'unité de masse d'eau du sol pour qu'elle passe à l'état d'eau libre) entre l'air et le sol. L'intensité de la sécheresse à un moment donné peut donc être caractérisé physiquement par (i) l'état hydrique du sol et (ii) celui de l'atmosphère. L'état hydrique de l'air est aisé à déterminer. Il dépend du rayonnement solaire, du degré de saturation de l'air en vapeur d'eau (VPD) et de la vitesse du vent. Par contre, dans le sol, il existe une très grande hétérogénéité de l'état hydrique, et de surcroit, sa mesure est difficile à mettre en œuvre, particulièrement au champ. 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. La sécheresse ressentie par la plante se définit donc, à chaque instant, par les conditions hydriques aux bornes de la plante, dans le sol et dans l'air.

3. Réponses de la plante à la sécheresse : mécanismes d'adaptation

Des génotypes soumis aux mêmes contraintes hydriques ne perçoivent pas de la même façon ces contraintes. Des mécanismes très variés, résumés par Tardieu *et al.* (2007) entrent en jeu à des pas de temps différents. De plus, une importante variabilité génotypique est associée à ces mécanismes chez la plupart des espèces cultivées, en particulier chez le tournesol.

3.1 Réponses à court terme

A l'échelle de quelques minutes, la plante peut réduire sa transpiration en fermant ses stomates (pores microscopiques sur les feuilles par lesquels s'effectuent les échanges gazeux (H_2O et CO_2)). Ce degré de fermeture des stomates est déterminé par la mesure de la conductance stomatique (gs).

Pour le tournesol, cette régulation semble différente selon que le stade de développement se situe avant ou après l'anthèse (Connor et Hall, 1997). Avant l'anthèse, le tournesol est réputé avoir une fermeture stomatique moins sensible à la sécheresse que la plupart des autres espèces. Par contre, après l'anthèse, la fermeture stomatique est un processus clé du contrôle de l'état hydrique de la plante, et elle devient plus sensible à la contrainte hydrique. La fermeture stomatique s'accompagne d'une réduction de l'assimilation de CO_2 dans les feuilles (par diminution de diffusion) et d'une augmentation de la température des feuilles (le flux transpiratoire contribue à une dissipation de l'énergie radiative incidente) qui peut entrainer une altération des processus photochimiques de la photosynthèse, et la synthèse de composés toxiques à caractères oxydants dans les cellules (stress oxydatif). Or, chez le tournesol, le maintien d'une photosynthèse élevée est un processus majeur pour l'obtention d'un rendement élevé. Des travaux récents (Poormohamad Kiani *et al*., 2007) menés à Toulouse sur différentes populations de tournesol montrent qu'il existe une forte variabilité génotypique de la conductance stomatique, de l'assimilation nette de CO_2 et du fonctionnement photochimique de la photosynthèse. De plus, des seuils de fermeture stomatique différents selon les variétés ont été mis en évidence (Casadebaig *et al*., 2008) en fonction de la fraction d'eau transpirable (disponible pour la plante) du sol. Il y a donc une différence génétique de performance des génotypes en termes de contrôle du taux de transpiration (transpiration par unité de surface foliaire).

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, 1993) et du stade de développement (Morizet et Merrien, 1990). La régulation de la conductance stomatique dépend, à un instant donné, du potentiel hydrique foliaire et de l'humidité de l'air au champ. Les génotypes à faible conductance sont plus sensibles au déficit de vapeur de l'air et à la baisse du potentiel hydrique foliaire que les génotypes à forte conductance. Une faible conductance est généralement proposée comme un trait favorable à l'adaptation à la sécheresse (Jones, 1979). Si la fermeture des stomates n'est pas totale, en raison de la différence entre les coefficients de diffusion de l'eau et du CO_2 dans la feuille, la transpiration est plus réduite que l'assimilation nette : l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) est alors augmentée.

En revanche, une telle sensibilité des stomates à la diminution de potentiel hydrique peut augmenter la fréquence des épisodes de photoinhibition. La chaîne de transport des électrons est alors rétro-régulée afin de dissiper l'énergie lumineuse en excès. Il est admis que le photosystème II (PSII) joue un rôle central dans les processus d'utilisation et de régulation de l'énergie lumineuse (Baker, 1991). Lorsque la fixation du CO_2 ne consomme plus assez d'énergie, d'autres voies métaboliques, telles que la photorespiration, peuvent contribuer au maintien du transfert non cyclique des électrons. Lorsque cette 'voie photochimique' est saturée, la dissipation thermique, par l'intermédiaire du cycle des

xanthophylles, joue un rôle important au sein des mécanismes photoprotecteurs en limitant la destruction des PSIIs (Demmig-Adams et Adams, 1992). Cependant, une augmentation supplémentaire de l'énergie lumineuse absorbée, conduit à une inactivation des PSIIs plus ou moins réversible, liée à des modifications structurales de la protéine D1 (Critchley et Russel, 1994). Ces modifications du fonctionnement photochimique peuvent être associées à une altération de la biochimie du chloroplaste. En effet, chez le tournesol, la réduction de la concentration intercellulaire en CO_2 peut s'accompagner d'une diminution durable de l'efficience du chloroplaste à utiliser le CO_2, même si par la suite, la disponibilité de celui-ci n'est plus limitante (Wise *et al.*, 1991). Cette altération du fonctionnement chloroplastique, plus ou moins rapidement réversible, peut contribuer à réduire le bilan journalier d'assimilation nette de certains génotypes, suite à la dépression de conductance stomatique à la mi-journée ou en période de post-sécheresse.

Le fonctionnement stomatique est également étroitement lié à la conductivité hydraulique des tissus de la plante, notamment des racines. Chez le tournesol, cette conductivité est généralement considérée comme élevée en comparaison d'autres plantes de grandes cultures. Quelques travaux conduits sur le tournesol ont montré le rôle important joué par les aquaporines (protéines trans-membranaires) sur la conductivité hydraulique des racines (Ouvrard *et al*., 1996).

3.2 Réponses à moyen terme (heures, jours)

A l'échelle de quelques heures à quelques jours, la plante peut maintenir la turgescence de ses tissus. Les processus de croissance sont particulièrement sensibles à la déshydratation et la performance des plantes soumises à des contraintes hydriques dépend des capacités d'amélioration de l'acquisition de l'eau, mais également. Elle est liée à la capacité des organes à maintenir leurs fonctions physiologiques (Morgan, 1984). Le maintien de la turgescence au cours du déficit hydrique contribue à limiter les effets négatifs du stress hydrique sur la conductance stomatique et la photosynthèse (Maury *et al.*, 2000), ainsi que sur l'expansion cellulaire (Cosgrove, 1986), la croissance (Barlow, 1986), notamment celle des racines. Des travaux effectués chez le tournesol montrent que l'ajustement osmotique (c'est-à-dire la capacité à accumuler activement des solutés dans les vacuoles des cellules) contribue à la tolérance à la sécheresse (Chimenti *et al*., 2002).

La croissance foliaire est réduite en cas de déficit hydrique, avant toute réduction de la photosynthèse ou d'autres processus métaboliques (Boyer, 1970). Comme la turgescence est le moteur de la croissance, de nombreux programmes génétiques ont visé à favoriser son maintien lors d'un déficit hydrique *via* l'accumulation de solutés dans la cellule. D'autres mécanismes sont impliqués dans le maintien de la croissance comme la division cellulaire (Granier *et al.*, 2000), les caractéristiques mécaniques des parois cellulaires (Cosgrove *et al.*, 2005), le maintien d'une conductivité hydraulique élevée via des protéines membranaires, les aquaporines (Martre *et al*,. 2002) et la signalétique hormonale (Sharp, 2002).

3.3. Réponse à long terme (semaines)

A l'échelle de quelques semaines, la plante ajuste sa transpiration par une diminution des surfaces foliaires. Il s'agit d'un mécanisme adaptatif qui consiste à limiter la croissance des tissus foliaires. De la même façon, les racines sont concernées avec une conséquence majeure : le maintien de croissance permet de prospecter des couches de sol plus profondes, là où les réserves d'eau sont plus importantes.

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 (LAI) 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.

L'optimisation de l'absorption d'eau est liée à un ensemble complexe de caractères morphologiques des racines : masse et volume, ramification, profondeur (Ramanjulu et Bartels, 2002). De nombreuses plantes adaptées aux zones arides ne contrôlent que très peu leurs pertes en eau par transpiration, mais possèdent un enracinement très profond capable d'extraire l'eau du sol. La croissance racinaire en conditions sèches peut être maintenue par l'ajustement osmotique qui limite la baisse du potentiel de turgescence (Turner, 1986). Cependant, deux types de raisons limitent beaucoup l'utilisation des critères racinaires par les sélectionneurs (Turner *et al*., 2001) : l'impraticabilité du criblage au champ pour cette caractéristique sur une grande échelle et la difficulté de corréler des observations au champ à celles qui sont faites en pots. L'absence d'une compréhension précise du rôle exact des racines en conditions de ressources hydriques limitées est un autre facteur limitant à la mise en place d'un système de criblage économe et efficace (Passioura, 1994).

4. Stratégies d'adaptation à la sécheresse chez le tournesol.

Les différents mécanismes adaptatifs combinés entre eux peuvent conférer aux génotypes et variétés étudiés des comportements différents en situation de contraintes hydriques. Ces différents comportements sont habituellement décrits par 2 voire 3 stratégies d'adaptation à la sécheresse (Jones, 1992).

4.1 Eviter la sécheresse

La première façon d'éviter la sécheresse est l'esquive. L'esquive permet à la plante de réduire ou d'annuler les effets de la contrainte hydrique par une bonne adaptation de son cycle de culture à la longueur de la saison des pluies. Le développement rapide avec une floraison précoce permet à la plante d'éviter les périodes sèches. Cette stratégie appliquée aux espèces cultivées a amené à décaler la date de semis et/ou à sélectionner des variétés plus précoces permettant d'éviter les déficits hydriques de fin de cycle.

La deuxième façon d'éviter la sécheresse est la capacité de la plante à maintenir un état hydrique satisfaisant. La stratégie de l'évitement est principalement liée, d'une part, à la réduction de la transpiration et, d'autre part, à une optimisation de l'absorption d'eau par les racines. La diminution de la transpiration est principalement liée à la fermeture des stomates. Il s'ensuit une chute de l'assimilation de CO_2 donc une baisse de production de biomasse. Elle peut être due également à une diminution des surfaces évaporantes. Parmi les mécanismes permettant de réduire la transpiration, la réduction de la surface foliaire et la diminution de la conductance stomatique (gs) jouent un rôle déterminant.

4.2 Tolérer la sécheresse

La tolérance est la stratégie qui permet à la plante d'assurer ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique. Le maintien de la turgescence lors d'un déficit hydrique permet de retarder la fermeture des stomates (Mojayad et Planchon, 1994), de maintenir le volume chloroplastique (Gupta et Berkowitz, 1987) et de réduire le flétrissement foliaire (Jones et Turner, 1980). Cette aptitude confère à la plante une meilleure tolérance au déficit hydrique interne (Ludlow *et al.*, 1983).

Cette tolérance au déficit hydrique interne permet un fonctionnement prolongé de la photosynthèse. Les produits carbonés peuvent alors être utilisés autant pour l'ajustement osmotique que la croissance racinaire. Une autre conséquence du maintien du métabolisme carboné sera une diminution de la fréquence des épisodes de photoinhibition. Les processus de régulation d'un excès d'énergie photochimique au niveau chloroplastique s'avèrent contrastés selon les génotypes (Maury *et al.*, 1996).

Les capacités d'ajustement osmotique sont variables chez le tournesol et dépendent du génotype (Maury *et al.*, 2000 ; Chimenti *et al*., 2002), 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 ; Chimenti *et al*. 2002). Les solutés impliqués sont essentiellement des ions inorganiques, des sucres solubles, des acides aminés et organiques. Le coût énergétique d'un tel ajustement 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.

La tolérance à la sécheresse est le résultat de mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires complexes. L'expression de différents gènes et l'accumulation de divers osmolytes (l'ajustement osmotique) couplés à un système antioxydant efficace sont souvent les principaux mécanismes de tolérance au déficit hydrique. Plusieurs de ces mécanismes ont été caractérisés chez différentes plantes (Ramanjulu et Bartels, 2002).

5. Analyse génétique de la tolérance du tournesol à la sécheresse

La sélection classique, qui consiste à effectuer des croisements puis à sélectionner des génotypes favorables parmi les descendants au cours des générations suivantes, a permis d'augmenter le rendement en conditions non limitantes en eau. Le progrès génétique est estimé à 1,3 q/ha/an pour le tournesol au cours de ces 30 dernières années (Vear *et al.,* 2003). Des résultats obtenus chez différentes espèces (comme le maïs et le blé) montrent que ces méthodes traditionnelles de sélection ont apporté un progrès non seulement en conditions non limitantes en eau, mais aussi en conditions de déficit hydrique. Cette stratégie d'amélioration peut encore s'appuyer sur un réservoir de variabilité naturelle assez peu utilisée pour la plupart des plantes cultivées (Tardieu *et al*., 2007). Chez le tournesol, des travaux ont été développés pour sélectionner des pools génétiques tolérants à la sécheresse, avec un fort ajustement osmotique (Chimenti *et al.*, 2004 ; Chimenti et Hall, 1994) ou une forte efficience d'utilisation de l'eau (Lambrides *et al.*, 2004).

Le développement des techniques de biologie moléculaire fournit de nouveaux outils pour l'analyse génétique et pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse via la sélection assistée par marqueurs.

Une démarche consiste à rechercher des zones du génome contrôlant des caractères quantitatifs (QTL pour Quantitative Trait Loci) associées à des marqueurs (polymorphes) sans *a priori* sur le rôle de ces zones. Il s'agit d'une mise en relation statistique entre les valeurs moyennes d'un caractère et les formes alléliques d'un marqueur.

La méthode la plus courante consiste à analyser une population (de 100 à 200 génotypes) de lignées fixées (lignées recombinantes) obtenues par autofécondations successives d'individus F2 issus du croisement de deux parents contrastés. La population ainsi obtenue est génotypée grâce à l'établissement d'une carte génétique relativement dense. Chez le tournesol, la première carte génétique a été établie en se basant sur des marqueurs RFLP (Gentzbittel *et al.*, 1995). Par la suite, une carte génétique de référence a été construite à l'aide de 459 SSRs pour le tournesol (Tang *et al*., 2002). Récemment, Poormohammad Kiani *et al.* (2007) ont établi une nouvelle carte génétique de référence pour le tournesol basée sur 191 SSRs et 304 AFLPs. Poormohammad Kiani (2007) montre

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, et poids du capitule). Un QTL majeur identifié pour l'AO est également détecté pour le rendement par plante, la surface foliaire et le poids du capitule. Ceci indique une base génétique commune pour la tolérance à la sécheresse et des caractères associés au rendement. Un QTL majeur pour l'AO sur le groupe de liaison 5 est co-localisé avec les QTLs contrôlant plusieurs caractères de l'état hydrique des plantes. Une cartographie fine de ce QTL permettrait d'envisager le clonage positionnel afin d'identifier la fonction du ou des gènes impliqués. Ebrahimi *et al* (2008) 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 sera mise œuvre dans le cadre d'un projet d'amélioration du rendement et de la qualité des graines en conditions de stress hydrique (projet ANR 2007-2010, SUNYFUEL).

Une démarche complémentaire vise à évaluer le rôle de gènes 'identifiés' dans la variabilité du caractère étudié. 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). Un grand nombre de gènes qui répondent à la sécheresse au niveau transcriptionel ont été décrits dans la littérature (Ingram et Bartels, 1996 ; Shinozaki et Yamaguchi-Shinozaki, 2000 ; Seki *et al*., 2001, 2002 ; Watkinson *et al*., 2003 ; Oono *et al*., 2003 ; Bray, 2002,2004). Chez le tournesol, nous nous sommes intéressés à l'expression de gènes impliqués, d'une part dans la tolérance à la contrainte hydrique, et d'autre part dans les processus limitant les dommages oxydatifs, pour quatre génotypes ayant un comportement contrasté en situations de contrainte hydrique. L'expression des gènes étudiés a été mise en relation avec les caractères physiologiques relatifs à l'état hydrique des plantes, la photosynthèse et la photochimie (processus impliqués dans l'assimilation du carbone pour la croissance). Parmi les principaux résultats, on note une différence notable de l'expression des gènes impliqués dans l'état hydrique selon les génotypes, plus particulièrement de l'aquaporine (Poormohammad Kiani *et al*., 2007). L'expression d'un gène de la famille des aquaporines est corrélée à l'état hydrique de plante (teneur en eau relative des feuilles). Pour les processus photochimiques, ce sont principalement les niveaux d'expression des gènes codant pour la superoxide dismutase, la catalase et la peroxidase qui différencient les génotypes soumis à la sécheresse (Poormohammad Kiani *et al*., soumis à Plant Science).

Les techniques de « puces à ADN » permettent d'étudier simultanément la quasi totalité des transcits 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 l'un sensible et l'autre tolérant à la sécheresse (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 sera développée dans le cadre du projet ANR 2007-2010 (SUNYFUEL) afin d'effectuer une analyse plus exhaustive des gènes impliqués dans la tolérance du tournesol à la sécheresse.

6. Applications. Perspectives

Une diversification de l'offre (sélectionneurs) et de la demande variétale (agriculteurs, organismes d'approvisionnement et de collecte, transformateurs) soit dans le sens de tolérance aux facteurs limitants (abiotiques, biotiques), soit dans celui de diverses qualités technologiques renforce le besoin d'une activité d'évaluation variétale multi-environnements et multi-objectifs. Au démarrage d'un programme d'amélioration génétique se pose la question des critères (traits morphologiques, physiologiques, etc…) à privilégier dans le processus de sélection en vue d'une adaptation aux environnements. Le développement de modèles dynamiques pour évaluer un choix conduite x variété nécessite (i) de choisir la base de modélisation répondant le mieux aux objectifs fixés et (ii) d'identifier les paramètres génotypiques du modèle (Casadebaig, 2008).

Dans le cadre du programme Tournesol 2010, différentes actions sur l'amélioration de la tolérance du tournesol à la sécheresse se sont développés à Toulouse ces dernières années.

6.1 Adapter le choix variétal à la disponibilité en eau : modèle de simulation

Parmi les trois éléments caractérisant un choix variété-milieu-conduite, la variété apparaît comme le facteur le plus facilement contrôlable par l'exploitant. Or, dans les modèles de culture actuels, la représentation de ce qui fait la spécificité d'une variété a tendance à être en retrait par rapport à celle de l'environnement (facteurs limitants et réponse de la plante). La représentation de la variabilité génétique au travers du paramétrage des modèles de culture constitue aujourd'hui un front de recherche en modélisation agronomique (Jeuffroy *et al.,* 2006). Un travail mené à Toulouse ces dernières années a consisté à prendre en compte la composante génotypique dans un modèle de culture initialement développé par Debaeke *et al*. (2004), et à analyser la capacité de ce modèle à rendre compte et à prévoir les interactions génotype-environnement-conduite de culture (IGEC) dans un but opérationnel.

Les avancées récentes en biotechnologies végétales ont conduit à créer de gigantesques bases de données sur la génomique d'espèces modèles (*Arabidopsis thaliana*). Cependant, le lien fonctionnel entre l'information génétique (par exemple une combinaison d'allèles) et l'expression phénotypique de la plante *in situ* reste encore actuellement extrêmement ténu. Une démarche plus réaliste et plus pragmatique pour combler le fossé entre les approches moléculaires et le phénotype de la plante est d'utiliser l'outil de modélisation biophysique pour formaliser le déterminisme génétique d'un phénotype.

La production du tournesol peut être appréhendée comme un système biophysique captant des ressources et les transformant en biomasse. Cette biomasse est ensuite allouée aux différents organes. En utilisant le modèle de Monteith (1977), cette chaîne de processus est représentée par trois termes et leur intégration temporelle comme suit :

$$RDT = IR \int_{j=levée}^{récolte} \varepsilon b_j \quad \varepsilon i_j \quad PAR_j \quad dt$$

PAR est le rayonnement incident reçu par les plantes (Rayonnement Photosynthétiquement Actif Incident ($MJ.m^{-2}.j^{-1}$)) ; εi est l'efficience d'interception (proportion du rayonnement incident intercepté par les feuilles) ; εb est l'efficience biologique de conversion du rayonnement (rapport qui détermine la conversion du rayonnement intercepté en biomasse ($g.MJ^{-1}$)) ; IR est l'Indice de Récolte ; RDT est le rendement en graines ($g.m^{-2}$).

La phénologie détermine la durée de l'intégration des efficiences d'interception et biologique. Chez le tournesol, les étapes clé de l'ontogenèse de la plante sont l'apparition du bouton étoilé, la floraison, le début du remplissage des graines et la maturité physiologique (Connor et Hall, 1997). Ces étapes déterminent les phases de l'élaboration des composantes du rendement : nombre de graines, poids d'une graine et teneur en huile. Elles délimitent des périodes du cycle en termes de physiologie de la plante pour l'organogenèse, la morphogenèse, l'activité photosynthétique, l'hydrolyse protéique et la lipidogenèse.

L'efficience d'interception chez le tournesol est déterminée par la surface foliaire de la plante et la densité de peuplement dont le produit correspond au LAI (indice foliaire (m^2 feuilles / m^2 sol)) ainsi qu'un coefficient d'extinction k qui intègre la géométrie des organes et leur disposition spatiale (architecture). La surface foliaire résulte des processus d'organogenèse et de morphogenèse, abondamment étudiés (Dosio *et al.*, 2003).

L'efficience biologique est une variable très intégrative mais dont les variations sont principalement déterminées par le niveau de l'activité photosynthétique. L'explicitation de sa variabilité phénotypique en liaison avec la photosynthèse nécessite une analyse des déterminants biochimiques de l'activité photosynthétique proposée par Farquhar *et al.* (1980).

Enfin, la répartition de la biomasse entre les organes est un déterminant majeur de la physiologie de la plante (Yan *et al.*, 2004). La phase de développement et de maturation des graines influence considérablement la physiologie de la plante. L'explicitation des compétitions internes pour les ressources à l'échelle des organes apparaît comme une voie pour améliorer notre compréhension de la variabilité génotypique de l'indice de récolte de la biomasse et de l'azote (Lecoeur et Sinclair, 2001).

Le modèle biophysique permet de rendre compte de la variabilité phénotypique de la productivité sous contrainte hydrique, d'un panel de génotypes de tournesol représentant le progrès génétique de ces 30 dernières années. La première étape a été l'identification des caractéristiques à acquérir pour décrire les performances de ces génotypes. Ces caractéristiques recouvrent les quatre grands volets décrits ci-dessus : phénologie, efficience d'interception de la lumière, efficience biologique et répartition de la biomasse. Puis, il a fallu rendre compte de l'interaction entre ces caractéristiques et les mécanismes d'adaptation à la sécheresse. Pour être éligibles, les caractéristiques choisies doivent, à la fois, être fonctionnellement reliées à l'approche énergétique de la production de biomasse, mais aussi avoir un sens physiologique.

La deuxième étape, en cours, est l'analyse de leur déterminisme génétique. Cette démarche inclut l'évaluation des méthodologies d'estimation des paramètres décrivant ces caractéristiques pour un nombre important de génotypes. Il convient de vérifier que le paramètre génotypique est bien lié au génome du génotype (analyse QTL). Outre un progrès pour le phénotypage de la productivité et la modélisation de l'expression phénotypique de sa variabilité génétique, cette démarche d'évaluation *a priori* et *in silico* des performances d'un génotype pourrait accompagner les programmes de création variétale.

6.2 Avancer les dates de semis pour esquiver la sécheresse estivale

Différentes stratégies agronomiques et génétiques ont été envisagées dans le projet « Tournesol 2010 » pour améliorer la productivité, un programme a notamment été développé afin d'évaluer les possibilités d'une anticipation des dates de semis dans le but d'accroître le rendement et d'esquiver la contrainte hydrique. En effet, un semis anticipé d'environ un à deux mois (semis en Février-Mars au lieu d'Avril-Mai tel qu'il est actuellement pratiqué en France), permettrait *i)* d'augmenter la durée potentielle du cycle végétatif soit l'accumulation de biomasse, et *ii)* d'éviter les périodes de déficits hydriques sévères lors de la floraison, étape essentielle dans l'élaboration du rendement.

La stratégie d'avancement de la date de semis du tournesol a été déjà envisagée dans beaucoup de pays méditerranéens mais également en Argentine et en Australie. Ces travaux montrent tous que l'avancement de la date de semis est une stratégie pertinente pour augmenter le rendement. En région méditerranéenne (Espagne Centre et Sud, Italie du Sud, Portugal, Maroc), plusieurs études ont été menées dans les années 80-90, pour évaluer les potentialités des semis d'automne (e.g. Gimeno *et al*., 1989 ; Boujghagh, 1990, 1993 ; Anastasi *et al*., 2000 ; Barros *et al*., 2004). Le gain de rendement est de 5 à 12 q/ha selon les conditions. En Espagne, où le semis d'automne a été testé chez les agriculteurs, le rendement augmente d'environ 20%. Le rendement huilier est également amélioré. Le gain de rendement est lié à l'augmentation effective de la durée de cycle et à une esquive des contraintes hydriques et thermiques de fin de cycle. Le comportement hydrique du tournesol est nettement amélioré pour 4 raisons (Orgaz *et al*., 1990) : a) une augmentation de l'évapotranspiration totale, liée à un cycle plus long, une plus forte pluviométrie cumulée et à un enracinement plus efficace ; b) une augmentation du rapport transpiration/évaporation liée à une meilleure couverture du sol pendant les périodes de forte disponibilité en eau ; c) une augmentation de l'efficience de transpiration liée à la plus faible demande évaporative (VPD) ; d) une augmentation de l'indice de récolte, due à l'esquive du déficit hydrique pendant la période post-floraison.

D'autres travaux ont étudié l'intérêt d'une anticipation de 1 à 2 mois par rapport aux pratiques actuelles. Il en résulte également une augmentation du rendement mais une baisse du rapport oléique/linoléique (Flagella *et al*., 2002), en raison des conditions thermiques. Ainsi, en Espagne, ce sont les semis de mi-février qui constituent la règle avec des décalages vers le printemps lors d'années pluvieuses.

Cependant, l'obstacle principal à une avancée significative de la date de semis sous nos climats concerne la tolérance au froid et au gel dans les premières phases de développement des plantes.

L'objectif scientifique de ce travail mené actuellement à Toulouse est de caractériser (analyser et modéliser) la croissance et le développement de génotypes de tournesol soumis à des contraintes de basses températures en début de cycle. Les objectifs finalisés de ce travail sont 1) de contribuer au développement de modèles fonctionnels pour l'analyse des interactions génotype x environnement x conduite technique afin de permettre un choix variétal adapté à une situation climatique et à un itinéraire technique et 2) de proposer des outils, indicateurs morpho-physiologiques et marqueurs moléculaires, pour la sélection de génotypes d'intérêt.

Deux approches sont développées dans ce travail. La première consiste à obtenir une représentation fonctionnelle de la croissance et du développement du tournesol en étudiant la phase semis-levée (durée, acquisition de l'autotrophie, température seuil de croissance, tolérance au gel), la mise en place de la surface foliaire qui conditionne l'interception du rayonnement par le couvert et l'utilisation du rayonnement intercepté pour produire de la biomasse. La deuxième approche, menée en parallèle, étudie quelques caractères ou traits morpho-physiologiques étroitement liés aux processus impliqués dans la tolérance au froid et au gel. La littérature scientifique propose de nombreuses méthodes ou tests simples que nous avons adaptés à notre matériel végétal. Par exemple, la fuite d'ions à travers les membranes plasmiques provoquée par un choc thermique et mesurée par conductimétrie, le fonctionnement photochimique de la photosynthèse affecté par les basses températures et accessible par la mesure de la fluorescence de la chlorophylle a. Mais aussi des indicateurs comme par exemple, la position et la taille de la plus grande feuille développée qui rend compte du développement foliaire à un stade donné.

Nous disposons pour ce travail d'une large gamme de génotypes constituée de différentes populations de tournesol afin d'étudier la variabilité génétique des réponses physiologiques aux basses températures. Ainsi, nous nous intéresserons à une population de variétés cultivées qui représentent les 30 dernières années d'amélioration génétique (progrès génétique) et d'écotypes sauvages choisis en fonction de leurs origines géographiques variées (régions plus ou moins froides des USA). De plus, nous intégrons à notre étude une population de lignées recombinantes (RILs) (Flores Berrios *et al*.

2000), afin de mettre en évidence les zones du génome impliquées (QTLs) dans les processus de tolérance au froid chez le tournesol.

6.3 Rechercher des génotypes d'intérêt en combinant les approches moléculaires, génétiques, physiologiques et agronomiques.

La modélisation des interactions Génotype x Environnement, à partir de l'analyse du fonctionnement de plante sous contrainte hydrique, permet de développer des modèles de cultures à paramètres variétaux (une variété est représentée par un ensemble de paramètres). Des méthodes de phénotypage « simplifiées » à l'échelle de la plante ou du couvert végétal sont développées pour estimer ces paramètres sur un grand nombre de génotypes. Ainsi, différentes populations de génotypes sont étudiées dans le cadre d'analyses génétiques pour évaluer l'héritabilité des paramètres et pour rechercher des marqueurs moléculaires afin d'aider à la sélection de génotypes innovants. Le modèle de culture ainsi paramétré offre la possibilité de tester *in silico* différentes combinaisons variété x environnement afin d'évaluer les poids des différents paramètres variétaux sur des variables de sorties du modèle (rendement, qualité…) pour aider à la définition d'idéotypes et au choix variétal dans des systèmes de cultures contraints par l'eau. Cette démarche, associant l'agronomie, la génétique et l'écophysiologie est mise en œuvre à Toulouse sur le modèle « tournesol x sécheresse », et s'appuie sur différents projets menés en étroite collaboration avec les acteurs de la filière.

Références bibliographiques

Anastasi U., Cammarata M., Abbate V., 2000. Yield potential and oil quality of sunflower (oleic and standard) grown between autumn and summer. Italian Journal of Agronomy 4, 23-36.

Baker N.R., 1991. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. Physiology Plantarum 81, 563–570.

Barlow E.W.R., 1986. Water relations of expanding leaves. Aus J Plant Physiol 13, 45-58.

Barros J.F.C., de Carvalho M., Basch G., 2004. Response of sunflower (*Helianthus annuus* L.) to sowing date and plant density under Mediterranean conditions. European. Journal of Agronomy 37, 749-757.

Boujghagh M., 1990. Effets des semis d'hiver sur deux génotypes de tournesol dans la région du Saïss-Fès. Helia 13, 107-119.

Boujghagh M., 1993. Comportement de dix génotypes de tournesol en semis d'hiver dans trois sites pédoclimatiques marocains. Helia 16, 31-44.

Boyer J.S., 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, bean and sunflower at various leaf water potential. Plant Physiology 46, 233-235.

Bray E.A., 2002. 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.

Casadebaig P., 2008. Analyse et modélisation des interactions génotype - environnement – conduite de culture : application au tournesol. Thèse de doctorat, INP Toulouse.

Casadebaig P., Debaeke P., Lecoeur J., 2008. Threshold for leaf expansion and transpiration response to soil water déficit in a range of sunflower genotypes. European Journal of Agronomy, sous presse.

Chimenti C.A., Pearson J., Hal A.J., 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. Field Crops Research 75, 235–246.

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., Giuliano J., Hall A., 2004. Osmotic adjustment, its effects on yield maintenance under drought in sunflower. In: Proc. XVI International Sunflower Conference, Fargo, USA, 1, 261-266.

Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A. et al, 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature 437(7058), 529-533.

Connor D.J., Hall A.J., 1997. Sunflower physiology. In ASA, CSSA, SSSA (éds) Sunflower Technology and Production. Agronomy Monograph 35, ASA, CSSA, SSSA , Madison, WI, USA pp. 113-182.

Cosgrove D.J., 1986. Biophysical control of plant cell growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 37, 377-405.

Cosgrove D.J., 2005. Growth of the cell wall. Nature Reviews. Molecular Cell Biology 6, 850-861.

Critchley C., Russel A.W., 1994. Photoinhibition of photosynthesis *in vivo*: The role of protein turnover in photosystem II. Physiologia Plantarum 92, 188–196.

Debaeke P., Triboi A.M., Vear F., Lecoeur J., 2004. Crop physiological determinants of yield in old and modern sunflower hybrids. In 16th International Sunflower Conference, 29 août au 2 septembre, Fargo, ND, USA. 6 p.

Demmig-Adams B., Adams III W.W., 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 43, 599–626.

Dosio G., Rey H., Lecoeur J., Izquierdo N., Aguirrezabal L., Tardieu F., Turc O., 2003. A whole-plant analysis of the dynamics of expansion of individual leaves of two sunflower hybrids. Journal of Experimental Botany 54, 2541-2552.

Ebrahimi A., Maury P., Poormohammad Kiani S., Berger M., Grieu P., Sarrafi A, 2008. Effects of water stress on sunflower seed quality in Recombinant Inbred Lines (Genome, sous presse).

Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO2 assimilation in leaves of C3 species. Planta 149, 78-90.

Flagella Z., Rotunno T., Tarantino E., Di Caterina R., De Caro A., 2002. Changes in seed yield and oil fatty acid composition of high oleic sunflower hybrids in relation to the sowing date and the water regime. Eur. J. Agron. 17, 221-230.

Gentzbittel L., Vear F., Zhang Y.-X., Bervillé A., Nicolas P., 1995. Development of a consensus linkage RFLP map of cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor Appl Genet 90, 1079–1086.

Gimeno V., Fernandez Martinez J.M., Fereres E., 1989. Winter planting as a means of drought escape in sunflower. Field Crops Research 22, 307-316.

Granier C., Inzé D., Tardieu F., 2000. Spatial distribution cell division rate can be deduced from that of P34cdc2 kinase activity in maize leaves grown in contrasting conditions of temperature and water status. Plant Physiology 124, 1393-1402.

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.

Ingram J., Bartels D., 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. Ann. Rev. Plant Physio. Plant Mol. Biol. 47, 377–403

Jeuffroy M.H., Barbottin A., Jones J., Lecoeur J., 2006. Estimating genotypes parameters for crop models. dans INRA (éds) Working with dynamic crop models, John Wiley & Sons, New York, NY, USA. Section 5, 281-307.

Jones H.G., 1992. Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University press, Cambrigde, UK. 428 p.

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., Turner N.C., 1980. Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. Aust. J. Plant Physiol. 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. Theor. Appl. Genet. 95, 834-841.

Krishnan M., Nguyen H.T., Burke J.J., 1989. Heat shock protein synthesis and thermotolerance in wheat. Plant Physiology 90, 140-145.

Lambrides C.J., Chapman S.C., Shorter R, 2004. Genetic Variation for Carbon Isotope Discrimination in Sunflower: Association with Transpiration Efficiency and Evidence for Cytoplasmic Inheritance, Crop Sci. 44, 1642–1653.

Lecoeur J., Sinclair T.R., 2001. Analysis of nitrogen partitioning in field pea plants resulting in linear increase in nitrogen harvest index. Field Crops Research 71, 151-158.

Ludlow M.M,, Chu A.C.P., Clements R.J., Kerslake R.G., 1983. Adaptation of species of Centrosema to water stress. Aust. J. Plant Physiol. 10, 119–130.

Martre P., Morillon R., Barrieu F., Gretchen B.N., Park S.N., Maarten J.C., 2002. Plasma membrane aquaporin play a significant role during recovery from water deficit. Plant Physiology 130, 2101-2110.

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 Le tournesol et l'eau (eds. R. Blanchet & A. Merrien), pp. 75–90. Cetiom Pub., Paris.

Mojayad F., 1993. Adaptation à la sécheresse, photosynthèse et photoinhibition chez le tournesol (*Helianthus annuus* L.). PhD Thesis. Institut National Polytechnique, Toulouse, France, 97p.

Mojayad F., Planchon C., 1994. Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficit as the expression of heterosis in sunflower. Crop Sci. 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.

Morgan J.M., 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 35, 299-319.

Morizet J., Merrien A., 1990. Principaux traits du comportement hydrique du tournesol. In *Le tournesol et l'eau* (eds. R. Blanchet & A. Merrien), pp.7–21. Cetiom Pub., Paris.

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- lengh cDNA microarray. Plant Journal 34, 868-887

Orgaz F., Gimenez C., Fereres E., 1990. Efficiency of water use in winter plantings of sunflower in a Mediterranean climate, Proc.1st ESA Cong., Paris, Session 1-01

Ouvrard O., Cellier F., Ferrare K., Tousch 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 Mol. Biol. 31, 819–829.

Passioura J.B., 1994. The yield of crops in relation to drought. In: Physiology and Determination of Crop Yield, Boote KJ et al. (Ed). Crop Science Society of America. Madison WI, pp. 343-359.

Poormohammad Kiani S., Grieu P., Maury P., Hewezi T., Gentzbittel L., Sarrafi A., 2007. 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, 2007. Analyse génétique des réponses physiologiques du tournesol (*Helianthus annuus* L.) soumis à la sécheresse, Ph D Thesis, INP Toulouse, 213p

Poormohammad Kiani S., Maury P., Sarrafi A., Grieu P., 2008. Chlorophyll fluorescence variation and differential expression of antioxidant genes under well-watered and water-stressed conditions in recombinant inbred lines of sunflower (*Helianthus annuus* L.) (Plant Science, Revised manuscript)

Poormohammad Kiani S., Talia P., Maury P., Grieu P., Heinz R., Perrault A., Nishinakamasu V., Hopp E., Gentzbittel L., Paniego N., Sarrafi A., 2007. Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. Plant Science 172, 773-787.

Ramanjulu S., Bartels D., 2002. Drought and dessication-induced modulation of gene expression in plants. Plant Cell and Environment 25, 141-151

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.

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., Nakajama 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.

Sharp R.E, 2002. Interaction with ethylene: changing views on the role of abscisic acid in root and shoot growth responses to water stress. Plant Cell and Environment 25, 211-222.

Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., 2000. Molecular responses to dehydration and low temperature: Differences and cross-talk between two stress signaling pathways. Curr. Opin. Plant Biol. 3, 217–223.

Tang S., Yu J.K., Slabaugh M.B., Shintani D.K., Knapp S.J., 2002. Simple sequence repeat map of the sunflower genome. Theor. Appl. Genet. 105, 1124–1136.

Tardieu F., Cruiziat P., Durand J.L., Triboï E. Zivy M., 2007. ESCo « sécheresse et agriculture » p 242–257.

Turner N.C., 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. Aust. J. Plant Physiol. 13, 175–190.

Turner N.C., Wright G.C., Siddique K.H.M., 2001. Adaptation of grain legume to water-limited environments. Advances in Agronomy 71, 193-231.

Vear F., Bony H., Joubert G., Tourvieille de Labrouhe D., Pauchet I., Pinochet X., 2003. The results of 30 years of sunflower breeding for France. Oléagineux, Corps gras, Lipides 10, 66-73.

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.

Yan H.P., Kang M.Z., Reffye P., Dingkun M., 2004. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. Annals of Botany 93, 591-602.