



**HAL**  
open science

## Etude de la réponse des plantes à la disponibilité en eau et en azote

Mylène Durand-Tardif, Maxime Szambien, Alain Gojon, Gis Biotechnologies  
Vertes (gis Bv)

### ► To cite this version:

Mylène Durand-Tardif, Maxime Szambien, Alain Gojon, Gis Biotechnologies Vertes (gis Bv). Etude de la réponse des plantes à la disponibilité en eau et en azote: Bilan des projets soutenus par le partenariat public-privé 1999 - 2020. 2020, 9782957301614. 10.15454/p1tn-y960 . hal-03351223

**HAL Id: hal-03351223**

**<https://hal.inrae.fr/hal-03351223>**

Submitted on 22 Sep 2021

**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.

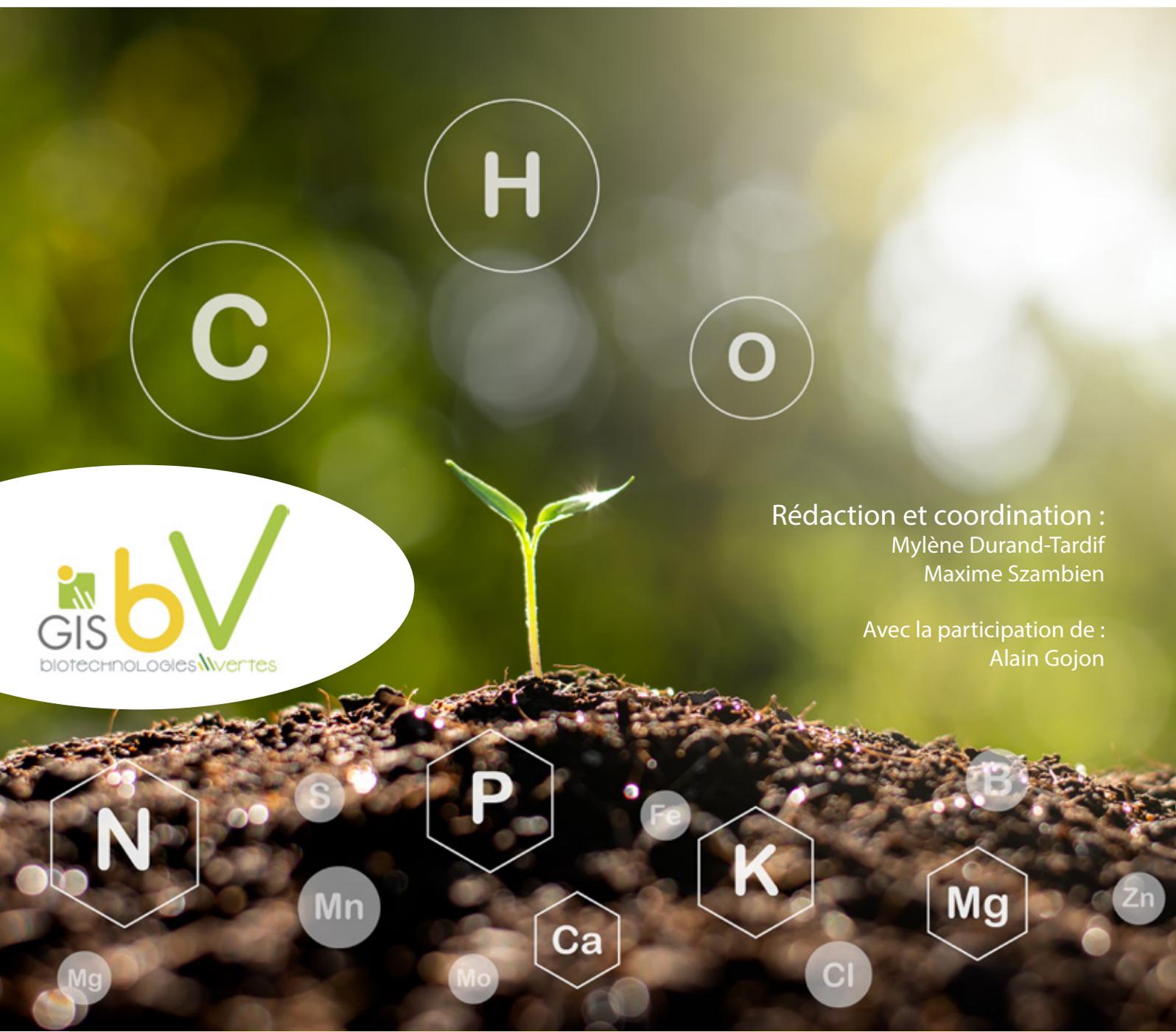


Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0  
International License



**Bilan des projets soutenus par le partenariat  
public-privé 1999 - 2020**

# ***Etude de la réponse des plantes à la disponibilité en eau et en azote***



Rédaction et coordination :  
Mylène Durand-Tardif  
Maxime Szambien

Avec la participation de :  
Alain Gojon





# SOMMAIRE

<b>LIMINAIRE</b>	<b>p.1</b>
<b>GÉNÉRALITÉS RELATIVES À LA GESTION DE L'EAU ET DE L'AZOTE CHEZ LES PLANTES</b>	<b>p.3</b>
<b>ELABORATION DES RESSOURCES ET OUTILS</b>	<b>p.4</b>
Les ressources génétiques et leur caractérisation	p.4
Les outils	p.6
Les modèles	p.7
<b>LES ANALYSES QUANTITATIVES</b>	<b>p.8</b>
L'azote	p.8
L'eau	p.9
Le sol	p.11
<b>LES MÉCANISMES BIOLOGIQUES</b>	<b>p.11</b>
Les voies de signalisation et les mécanismes de régulation	p.12
Les autres effecteurs ou fonctions physiologiques	p.13
L'avancées des connaissances pour la gestion de l'azote	p.15
<b>LES APPLICATIONS</b>	<b>p.16</b>
Le diagnostic	p.16
Les modèles prédictifs	p.17
L'amélioration des plantes	p.18
<b>CONCLUSION</b>	<b>p.19</b>
Bilan du partenariat pour l'avancée des connaissances et les impacts	p.19
<b>LISTE DES PROJETS</b>	<b>p.19</b>
Génoplante (1999–2005)	p.19
Génoplante 2010 (2005–2010)	p.20
Projets du portefeuille du GIS BV, soutenus par l'ANR (2012-2019)	p.21
Programme d'Investissement d'Avenir, labellisés par le GIS BV (2011-2020)	p.21
<b>LEXIQUE</b>	<b>p.22</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>p.23</b>







Ce dossier dresse un panorama des connaissances concernant la réponse des plantes aux disponibilités en eau et en azote, acquises dans le cadre de projets en grande partie issus de recherches menées en partenariats. La période couverte va du programme Génoplante jusqu'à nos jours. Il ne vise pas l'exhaustivité mais témoigne de l'ampleur des efforts consentis et des résultats accumulés.

De 1999 à 2005, le programme fédérateur de génomique végétale Génoplante a été institué et conduit au niveau national afin de rassembler les efforts pour une meilleure efficacité dans la connaissance de la structure et du fonctionnement des génomes. L'étude des plantes modèles permettait d'alimenter la connaissance des plantes d'intérêt pour les acteurs de la sélection et les semenciers, en mettant en œuvre des technologies et des infrastructures partagées. Le réseau Génoplante visait à associer des partenaires publics et privés. Sur l'ensemble des programmes, 6% ont été consacrés à l'étude de la réponse des plantes aux disponibilités en eau et en azote (Fig. 1).

La création de l'Agence nationale pour la recherche (ANR) en 2005 a stimulé la recherche sur contrat. De 2005 à aujourd'hui, les programmes de génomique végétale et les programmes dédiés à comprendre l'adaptation du vivant à son milieu, soutenus par l'ANR, ont pris le relais pour l'étude de la réponse des plantes à la carence en eau et en azote. En parallèle, de 2003 à 2014, les équipes

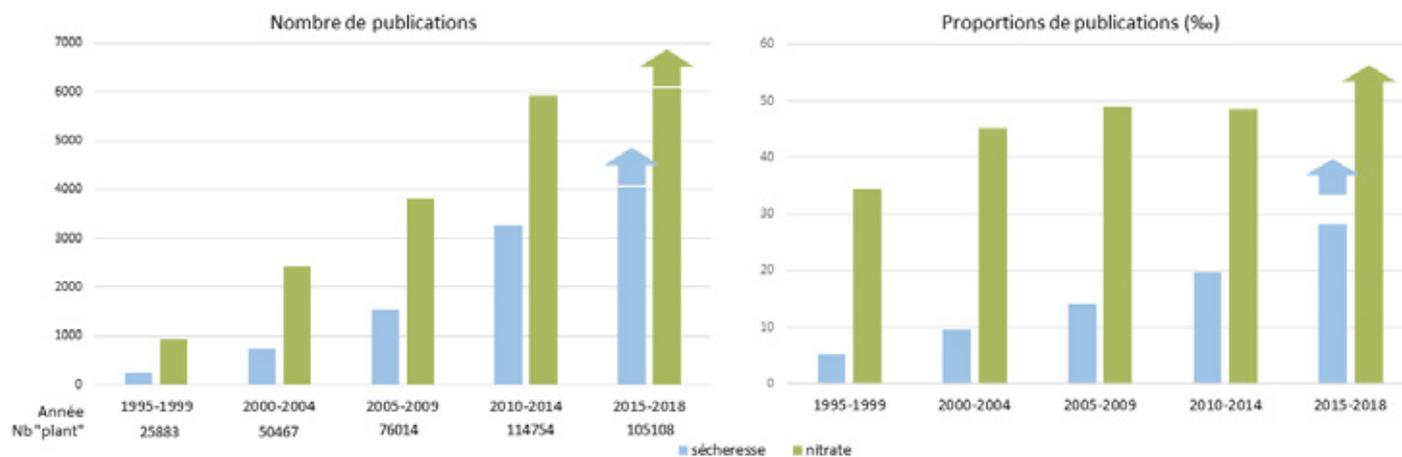
françaises ont eu l'opportunité de travailler avec des équipes européennes dans le cadre des programmes GABI -Génoplante, ERA-PG puis Plant KBBE. Les efforts français évoluent de fait dans un contexte international concurrentiel et la coopération européenne est aussi une dimension qui est prise en compte avec des programmes transnationaux.

La création du Groupement d'Intérêt Scientifique Biotechnologies Vertes (GIS BV) en 2011, dans la continuité de l'ambition portée par le programme Génoplante, poursuit la promotion du partenariat public-privé au bénéfice de l'amélioration variétale. Chaque année le GIS BV labellise sur la base du volontariat, des projets de recherche en biologie et/ou génomique végétale soutenus par l'ANR. Ce portefeuille de projets constitue un programme national de génomique végétale. Globalement, depuis 2005, 10% des projets dédiés aux végétaux labellisés par le GIS BV étudient la réponse aux déficits hydrique et azoté (Fig. 1).

A partir de 2011 et jusqu'en 2020, le Programme d'Investissement d'Avenir (PIA) structure et accompagne les projets à visée de fort impact économique, technologique et environnemental. Le PIA constitue un levier important pour le partenariat public-privé. Au sein des projets du PIA consacrés aux végétaux labellisés par le GIS BV, 21% des tâches incluent des recherches sur la réponse à la disponibilité en eau et/ou en azote (Fig. 1).



**Fig. 1 :** Frise chronologique des programmes nationaux dédiés à l'étude des végétaux et pourcentage des projets ou lots de travaux pour les PIA, étudiant la réponse à la carence en eau et/ou en azote.



**Fig. 2 :** Diagramme A/du nombre de publications sécheresse ("drought" ou "water deficit") ou azote ("nitrate" ou "nitrogen") et plante ("plant"), B/ de la proportion de publications sécheresse ("drought" ou "water deficit") ou azote ("nitrate" ou "nitrogen") parmi les publications plante ("plant"), dans le titre ou le résumé, recherchés avec l'outil PubMed.

En observant les articles scientifiques publiés avec les mots azote ou sécheresse et plante, on constate une augmentation de ceux-ci en nombre, et leur proportion augmente aussi parmi tous les articles relatifs aux plantes (Fig. 2).

Une prise de conscience plus aigüe de l'interaction entre la plante et son environnement et de l'importance de mieux la comprendre pour la maîtriser est une hypothèse pour expliquer ce diagramme. Il est aussi possible que les technologies d'investigation

incitent et permettent une telle évolution : phénotypage, traitement des données massives, accès aux séquences et structures des génomes...

Tous ces projets sont d'une importance majeure pour la convergence des aspirations de la Société pour des systèmes agricoles durables et pour la nécessaire innovation variétale afin de répondre aux contraintes du terrain. De plus, ils contribuent à l'avancées des connaissances fondamentales et appliquées.





## GÉNÉRALITÉS RELATIVES À LA GESTION DE L'EAU ET DE L'AZOTE CHEZ LES PLANTES

Comme tous les organismes vivants, les plantes ont besoin d'élaborer leur matière carbonée avec de l'azote et de l'eau qui sont donc indispensables. Le statut hydrique et le statut azoté de la plante doivent être régulés au niveau de leur acquisition, leur utilisation, leur homéostasie, leur remobilisation... Tous ces mécanismes contribuent à la croissance et au développement des plantes, et en conséquence à leur rendement en biomasse et en grain. De plus les plantes doivent nécessairement s'adapter à leur environnement abiotique puisqu'elles sont inféodées à leur milieu. La compréhension de ces mécanismes biologiques est donc essentielle si l'on veut ensuite les maîtriser au sein des systèmes agricoles, avec des variétés appropriées, résilientes aux apports hydrique et azoté.

En 1982, J. S. Boyer avait calculé que le rendement des plantes cultivées observé en conditions de production était diminué de 69 % relativement au rendement mesuré en conditions optimum, suite aux effets de l'environnement abiotique (Boyer 1982).

C'est dans les sols que les plantes trouvent l'azote et l'eau, grâce à leurs racines qui en font l'acquisition. Or le potentiel hydrique du sol est affecté par les variations de régime de précipitations. La durée et l'intensité des épisodes de sécheresse du sol sont prédites en augmentation au cours du XXI<sup>ème</sup> siècle. Cette disponibilité de l'eau dans les sols influe aussi sur la composition de la microflore qui elle-même participe aux échanges d'azote avec la plante. De plus la combinaison des stress dus au déficit hydrique et à la carence azotée amplifie leurs effets propres. Par exemple, l'assèchement du sol entraîne l'apparition de pores remplis d'air qui rendent difficile l'accès aux nutriments.

Il existe un système complexe de transport des différents composants azotés dans la plante. Les nitrates sont la principale source d'azote. Des protéines transporteurs de nitrates à faible affinité (Low-Affinity Transport System ou LATS) fonctionnent sous apport non-limitant ; il s'agit de la famille de gènes NRT1 chez *Arabidopsis*. Des transporteurs à haute affinité interviennent lorsque l'apport en nitrates est limitant (High-Affinity Transport System ou HATS), ils sont codés par les gènes NRT2. L'ammonium peut aussi constituer un apport azoté à la plante, grâce aux transporteurs AMT (Ammonium Transporter). L'azote est stocké dans la plante essentiellement sous forme de protéines.

Lorsque la sénescence est amorcée, en fin de cycle pour les plantes annuelles cultivées ou à l'automne pour les arbres sous nos latitudes, un mécanisme d'autophagie se met en place qui dégrade certains composants cellulaires. Les composés dégradés sont encapsulés dans des vésicules nommées autophagosomes, qui transmettent leur cargaison aux vacuoles lytiques où les protéases et hydrolases procèdent à la dégradation et au recyclage des molécules. L'azote ainsi remobilisé au moment du remplissage du grain contribue au rendement. L'autophagie est aussi induite lors d'une carence azotée. C'est un processus important pour la gestion de l'azote *in planta*.

En cas de limitation de l'apport en eau, les plantes peuvent adopter plusieurs stratégies selon l'espèce, l'intensité et la durée de la carence, la combinaison des carences... Un phénomène d'échappement permet aux plantes de raccourcir leur cycle de vie et d'optimiser les ressources déjà acquises pour sécuriser la production de leur descendance. L'échappement est utilisé par les espèces annuelles, surtout en situation d'installation lente du





stress. Le processus d'évitement de la déshydratation des tissus est associé à des caractères adaptatifs qui permettent de maximiser l'absorption et de minimiser les pertes en eau, par modification du système racinaire par exemple, par fermeture des stomates, enroulement des feuilles, ou par densification des trichomes... Enfin, la tolérance à la déshydratation des tissus qui autorise un faible potentiel hydrique des tissus tout en préservant les cellules, est aussi observée chez certaines plantes. La tolérance nécessite un ajustement osmotique, souvent des parois cellulaires rigides et de petites

cellules (espèces sclérophylles, par exemple). Ces stratégies ne sont pas exclusives et elles peuvent être combinées chez une même plante.

Quelle que soit la stratégie mise en œuvre, la croissance des plantes en condition de déficit hydrique est le résultat d'un compromis visant à économiser l'eau en fermant les stomates et à acquérir du carbone en gardant les stomates ouverts. Il s'agit d'un compromis entre le maintien des paramètres hydrauliques et de la photosynthèse.

## ELABORATION DES RESSOURCES ET OUTILS

La nécessité d'utiliser des ressources génétiques adaptées aux recherches à mettre en œuvre, de bénéficier d'appareils de mesures dédiés à l'observation de traits et de pratiquer des criblages d'un grand nombre d'individus au sein d'une population a largement contribué à la création ou à l'amélioration de matériel génétique, d'outils de mesure et de procédures de traitement de données. Sans les ressources génétiques, les outils et les modèles, tous élaborés pour des utilisations allant au-delà de l'étude de la réponse à l'apport hydrique et azoté, les résultats décrits dans ce dossier n'auraient pas pu être obtenus.

### LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES ET LEUR CARACTÉRISATION

L'étude de la réponse aux stress de l'environnement nécessite du matériel génétique soit « généraliste », qui peut servir à des recherches sur tous caractères, tel que des populations de mutants ou des populations d'accessions dédiées à la pratique de la génétique d'association à l'échelle du génome (GWAS), soit du matériel génétique « spécifique », tel qu'une population de lignées recombinantes entre deux parents contrastés pour



leur réponse au stress étudié. La mise en œuvre de programmes de recherche a stimulé la création de matériel génétique.

Dès la création de Génoplante, les projets **AF1999 003** et **AF1999-064**, coordonnés respectivement par C. Meyer et F. Vedele, et par A. Gojon (INRA), cherchaient à identifier des gènes intervenant dans le métabolisme azoté chez Arabidopsis. La nitrate réductase (NR) peut réduire les chlorates en chlorites qui sont toxiques pour la plante. Un criblage de mutants pour une résistance aux chlorates et des analyses différentielles d'expression de gènes en réponse à la carence en azote ont permis d'identifier des gènes candidats pour le métabolisme azoté. Pour cela les techniques cDNA-AFLP (profil de transcription basé sur l'Amplified Fragment Length Polymorphism), suivi du séquençage des bandes différentiellement exprimées, SAGE (Serial Analysis of Gene Expression) et d'hybridation à une puce représentant 8400 EST (Expressed



Sequenced Tags) d'Arabidopsis ont été mises en œuvre.

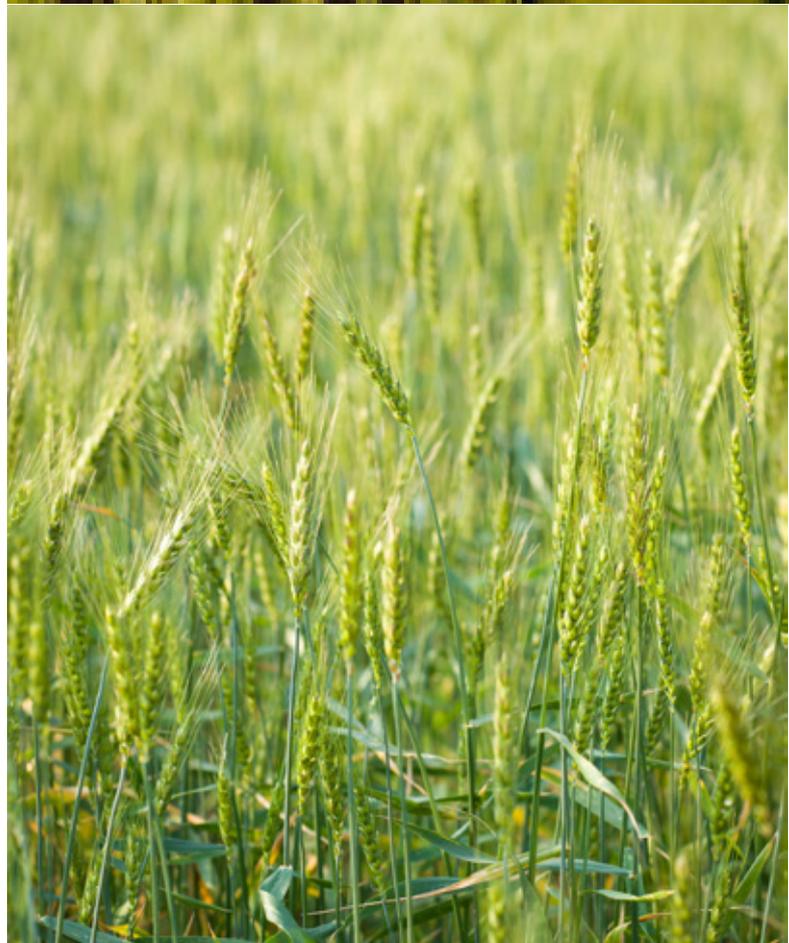
Le projet **AF2001-094** coordonné par G. Pelletier (INRA) et M. Stitt (MPIMP) était dédié à l'exploration des variations d'une large gamme de caractères chez Arabidopsis. Ce projet rassemblant douze unités de recherche en France et cinq en Allemagne a permis de phénotyper des accessions naturelles d'Arabidopsis pour autant de traits que d'équipes de recherche impliquées. Des variations ont été observées pour la réponse à la sécheresse et pour la réponse à la limitation de l'apport azoté. Ce projet devait mettre à jour les accessions les plus à même d'être croisées pour établir des populations de lignées recombinantes (RIL) à étudier.

Chez le colza, le projet **Arcole** coordonné par X. Pinochet (CETIOM) dédié à optimiser le bilan économique de la filière colza, en partie en réduisant le coût de la fertilisation azotée a aussi permis d'améliorer des cartes génétiques de populations en augmentant le nombre de marqueurs et d'établir des ponts entre deux cartes de référence (lignées Darmor et Yudal).

Chez le blé, le projet **CP1P3** coordonné par P. Jou-drier (INRA) et X. Sarda (Rhubio) a permis de créer une banque de 22 000 EST à partir de feuilles et de racines, soumises ou non à un apport en azote limité. 3 700 EST exprimées dans des racines de blé dur soumises à un stress hydrique ont permis à Génoplante de devenir membre de l'ITEC (International Triticeae EST Consortium).

Chez l'eucalyptus, c'est le projet européen **Euca-net**, coordonné par J. Grima Pettenati (CNRS) visant à étudier l'adaptation à la sécheresse qui a permis de saturer les cartes de *Eucalyptus globulus*, *E. grandis* et *E. urophylla* en marqueurs et d'aligner les cartes génétiques de ces trois espèces.

Le PIA **BREEDWHEAT** coordonné par J. Le Gouis (INRA), dédié à l'étude du blé pour promouvoir l'innovation et la compétitivité de la filière blé, a sélectionné un panel de 4 600 accessions représentant la diversité génétique mondiale, au sein duquel 450 accessions ont été choisies pour des





études d'associations. BreedWheat a aussi permis de concevoir une puce de plus de 420 000 marqueurs SNP (Single Nucleotide Polymorphism) qui a été utilisée pour génotyper près de 10 000 accessions et pour construire une carte génétique à haute densité (Rimbert et al. 2018). Une fraction de la puce, 35 000 marqueurs, a été rendue publique pour faire bénéficier largement la communauté blé des résultats acquis, au-delà de BreedWheat.

Chez le maïs le projet **ZmS1P1** coordonné par E. Huttner puis par A. Murigneux (Biogemma), a permis d'identifier des EST, dont des EST différentiellement exprimés suivant la contrainte hydrique. Le projet **ZmS1P7** piloté par P. Perez (Biogemma) avait pour tâche de fabriquer des lignées transgéniques en collaboration avec des équipes demandeuses pour appuyer l'analyse fonctionnelle de gènes candidats, en particulier des gènes répondant à la contrainte hydrique. Le projet **ZmS1P8** coordonné par J. Joets (INRA) et P. Lessard (Biogemma) « Bioinformatique maïs » a été une initiative pionnière pour toute la communauté Génoplante : collecte de données et mise en accès sur le système d'information Génoplante-Info, analyse de ces données grâce à un pipeline de clustering et annotation automatique. Un panel de 120 lignées, dont 100 lignées publiques tempérées et 20 lignées élites (Limagrain, RAGT) et un panel de 60 lignées compatible avec les capacités de phénotypage en conditions contrôlées ont été mis en place pour les projets **B06**, coordonné par F. Tardieu (INRA) et P. Lessard (Biogemma) et **Waterless** coordonné par P. Lessard (Biogemma). Ces panels ont été phénotypés dans des conditions contrôle, de déficit hydrique, en champ et sur la plateforme de phénotypage Phenodyn.

Pour le tournesol, deux banques d'ADNc ont été réalisées en conditions de stress hydriques sévères, au sein du projet **HG1** conduit par L. Gentzbittel (ENSAT). D'autre part, une banque BAC (Bacterial Artificial Chromosome) du génome du tournesol a été construite afin de cartographier des gènes causaux de Locus à effet quantitatif (QTL), en particulier de QTL de réponse à la sécheresse, au sein du programme **SunyFuel** coordonné par P. Vincourt (INRA).



Le PIA **AMAIZING** coordonné par A. Charcosset (INRA) est dédié à l'étude du maïs, notamment au renforcement de la compétitivité de la filière maïs en France. Ce projet a permis de caractériser la variabilité génétique de 67 lignées de maïs avec plus de 21 millions de variations ponctuelles et de tracer les migrations des lignées et leur adaptation à



l'environnement européen. Un panel de lignées a été déterminé pour les analyses génétiques et caractérisé avec 50 mille à un million de SNP.

Certains projets du Programme d'Investissement d'Avenir qui s'achèvent en 2020 affichent une volonté d'étudier le comportement d'espèces en réponse à l'apport hydrique ou à l'apport azoté, deux contraintes majeures de l'environnement. Préalablement à ces études, à l'instar de **AKER** pour la betterave, piloté par C. Huyghe (INRA) ou de **PeaMUST** pour le pois, coordonné par J. Burstin (INRA), des ressources génétiques doivent être collectées, élaborées et caractérisées. D'ores et déjà, dans **AKER**, le génotypage de 1 246 accessions appartenant au genre Beta section Beta avec 4 436 marqueurs a permis d'identifier des marqueurs significativement associés à la température annuelle moyenne chez *B. vulgaris* subsp. *maritima* (Andrello et al. 2016). Or la température annuelle moyenne est négativement corrélée aux précipitations ; il est donc possible que ces marqueurs reflètent une réponse adaptative. L'utilisation de ces marqueurs peut être envisagée pour le développement de variétés tolérantes à la sécheresse, sachant que la culture de la betterave est essentiellement pluviale.

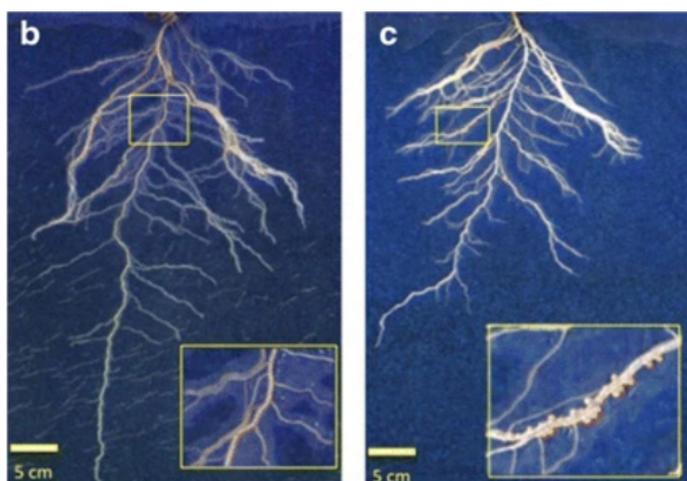
Les données massives générées par les PIA sont réservées pour les partenaires dans un premier temps, selon des règles établies dans des accords de consortium spécifiques à chaque programme. Ces données sont ensuite accessibles plus largement, à l'instar par exemple, de la publication de données de caractérisation de vingt-quatre lignées de tournesol en réponse à la sécheresse issues du PIA **SUNRISE**, coordonné par N. Langlade (Blanchet et al. 2018).

## LES OUTILS

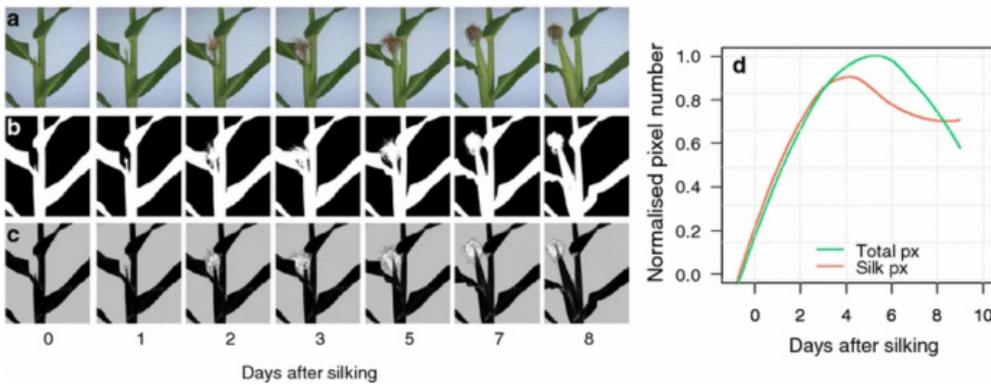
Une fois le matériel génétique disponible, il faut le caractériser. Le génotypage, la cartographie des populations issues de croisements et la mise à disposition des données sont des étapes-clés pour l'exploitation du matériel génétique. Des outils ont été développés spécifiquement ou non pour l'étude de la réponse à la disponibilité en azote ou en eau. Ils constituent un essor pour des recherches plus larges.

Le projet **Phenoble**, coordonné par K. Beauchêne (ARVALIS - Institut du Végétal) est entièrement dédié à l'amélioration des méthodes de phénotypage, chez le blé tendre, en réponse à la fertilisation azotée, en conditions agronomiques. Les évaluations d'outils de mesure du statut azoté de la plante, les traits en corrélations avec le rendement sont des résultats qui ont ensuite été repris dans le PIA BreedWheat.

Le PIA **PHENOME** coordonné par F. Tardieu (INRA), sélectionné en 2011 dans le cadre de la mise en place des infrastructures nationales en biologie et santé (INBS), a pour objectif de mettre en réseau des plates-formes de phénotypage afin de caractériser les espèces végétales en réponse aux contraintes de l'environnement. De telles infrastructures sont indispensables pour phénotyper les génotypes avec un débit suffisant pour la détection de QTL, par exemple. Le réseau **PHENOME** a permis de développer des capteurs et des instruments qui ont significativement contribué au phénotypage des espèces végétales, de rente en particulier. De même l'analyse des données massives issues des plates-formes a été travaillée et améliorée. Par exemple l'accès à l'appareil racinaire, majeur



**Fig. 3 :** Images capturées à l'aide du dispositif RhizoCab de plantes de pois du génotype Cameor cultivé 18 jours sur RhizoTubes : b, avec azote (10 meq) ou c, sans azote (d'après Jeudy et al., 2016).



**Fig. 4 :** Segmentation d'images pour le suivi de la croissance des épis et soies de maïs : a, images sur 8 jours après la floraison femelle, b) images segmentées des épis, c) images segmentées selon la couleur et la texture pour l'extraction des soies (blanc) correspondants aux soies, d) courbe de croissance normalisée des soies (rouge) et des soies, épis et spathes (vert) (d'après Brichet et al., 2017).

pour l'accès à l'eau et aux nutriments par la plante, est maintenant possible, grâce aux RhizoTubes (Jeudy et al. 2016, Fig.3). Par ailleurs, des chaînes de traitement d'images automatisé dédiées au phénotypage ont été créées. Elles permettent la mesure de la vitesse de croissance des soies du maïs, caractère important pour mesurer l'impact de la sécheresse (Brichet et al. 2017, Fig. 4) ou de la teneur en azote de plantes de betterave, par des mesures multispectrales prises depuis le sol ou depuis un drone dans le PIA **AKER** (Jay et al. 2019, Fig. 5).

Considérant la maîtrise de l'apport hydrique, **PHENOME** inclut des plates-formes en conditions contrôlées, des plates formes en champs en

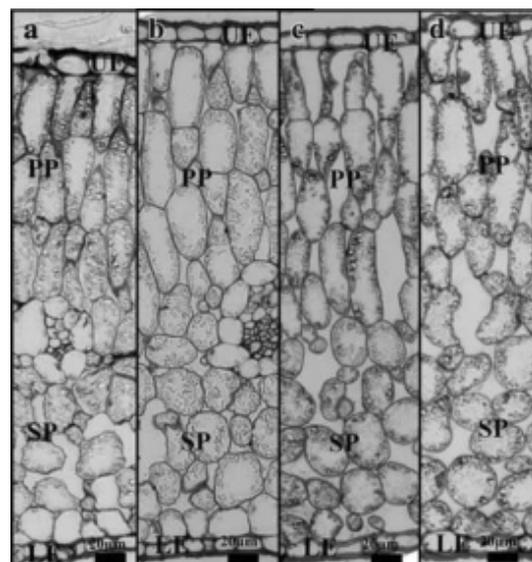
conditions semi-contrôlées avec des abris roulant pour protéger de la pluie et des plates-formes en champs équipées de capteurs environnementaux renseignant les conditions abiotiques de culture. A l'origine du projet sept plates-formes étaient associées. Depuis 2018, **PHENOME** fait partie d'un réseau européen plus large, EPPN (European Plant Phenotyping Network) qui se pérennise via l'infrastructure européenne Emphasis. Etre un élément de Emphasis nécessite un engagement des gouvernements à soutenir les infrastructures nationales. Ainsi Emphasis-France qui comprend les sept plates-formes de **PHENOME**, enrichies de deux ou trois autres, est inscrite sur la feuille de route française.



**Fig. 5 :** Images de cultures de betteraves acquises à l'aide d'un hexacoptère équipé de caméras RGB, sur trois sites présentant des différences de stades de développement des plantes, de fertilisation azotée et de propriétés des sols. Le rectangle gris est utilisé pour la calibration radiométrique et le cercle pour le géoréférencement (d'après Jay et al. 2019).

Le PIA **Biomass for the future (BFF)** coordonné par H. Höfte (INRA) a pour objectifs de développer l'utilisation de la biomasse végétale quantitativement et qualitativement pour des utilisations industrielles (produits biosourcés) ou agricoles (fourrages), en limitant les impacts des cultures dédiées sur l'environnement. BFF étudie en particulier l'effet du déficit hydrique sur les cultures de sorgho et de maïs et sur la répartition et la composition des tissus des entre-nœuds constituant le matériau à valoriser. A cette fin, un pipeline a été mis point qui automatise l'analyse de coupes d'entre-nœuds et qui infère la composition des différents tissus grâce à une coloration puis une analyse de la répartition et de l'intensité des colorations (Legland et al. 2017). Il est alors possible d'analyser des séries en nombre compatible avec une analyse génétique, combinant les génotypes, les traitements, les lieux et les années.

**SUNRISE** vise à améliorer la production d'huile chez le tournesol dans un contexte de changement climatique. Les partenaires du projet ont conçu une plateforme de phénotypage automatisée, Heliaphen, en particulier pour l'observation des réponses morphologiques et physiologiques des plantes de tournesol soumises à un faible apport hydrique durant tout son cycle de développement. Grâce à Heliaphen, le stress hydrique et la réponse de la plante sont finement caractérisés, premières étapes pour la prédiction des compor-



**Fig. 7 :** Micrographies de coupes de feuilles du génotype *Aviso de colza*, cultivé en conditions a & b, contrôle et, c & d, de déficit en azote, montrant : PP, le parenchyme palissadique, SP, le parenchyme spongieux, UE, l'épiderme adaxial et LE, l'épiderme abaxial. b & d sont des feuilles sénescentes. Les espaces intercellulaires sont plus larges dans le parenchyme des feuilles sous déficit en azote (d'après Sorin et al., 2016).

tements des hybrides en réponse à l'environnement. Un stress contrôlé et mesuré peut aussi être appliqué (Gosseau et al. 2018, Fig. 6).

**RAPSODYN** coordonné par N. Nesi (INRA) a conduit une étude qui a montré que les feuilles de colza subissent des modifications structurales associées à un fort impact de la sénescence et une faible to-



**Fig. 6 :** Plateforme Heliaphen : A, vue Générale, la plateforme s'étend sur 650 m<sup>2</sup>, elle peut accueillir 1300 plantes (13 blocs de 50 plantes sur 2 rangs), B, Robot Heliaphen pour peser, arroser et phénotyper des plantes individuellement.



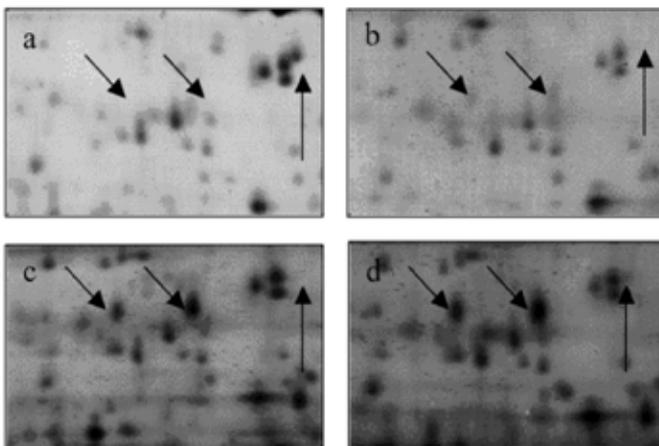
## LES ANALYSES QUANTITATIVES

L'observation de la croissance et du développement des plantes sous différents régimes azotés ou hydriques peut se faire pour chaque plante, au sein de populations dédiées à l'analyse de caractères complexes. De telles analyses sont pratiquées par des chercheurs ou des sélectionneurs. Les biotechnologies modernes d'édition des génomes néces-

sitent une bonne connaissance des gènes majeurs intervenant dans l'expression d'un caractère soit en tant qu'effecteur, soit en tant que régulateur. Les progrès pour le clonage des gènes causals des QTL, grâce aux efforts consentis ces dernières années contribueront à la synergie pour une production agricole respectueuse de l'environnement.

### L'AZOTE

Chez le blé, le projet **CP2P1** coordonné par J. Le Gouis (INRA) et T. Ronsin (Limagrain) a mis en œuvre des expérimentations au champ sous deux niveaux de fumure azotée dont un fortement limitant. L'analyse des données récoltées a permis de détecter des QTL pour le rendement en grain, ses composantes et la teneur en azote. De plus, en conditions contrôlées, des QTL ont été identifiés pour la biomasse, la teneur en métabolites et quelques activités enzymatiques. Une analyse protéomique a aussi permis de repérer des peptides différenciellement exprimés en réponse à l'apport azoté (Bahrman et al. 2004, Fig. 9).



**Fig. 9 :** Apparition et disparition de protéines observées par des taches noires, en réponse à différentes concentrations en nitrate chez le blé : a, b, c et d correspondent à 0, 2, 8, et 20 mg N/jour/plante (d'après Bahrman et al., 2004).

En 2004, le projet **B04** coordonné par F. Vedele (INRA) et C. Tatout (Biogemma) était consacré à l'étude de l'efficacité de l'utilisation de l'azote (NUE) pendant la phase végétative du développement de la plante chez *Arabidopsis*, le blé, le maïs et le colza. Le projet incluait aussi une analyse de la remobilisation de l'azote après la floraison, quand l'appareil végétatif-source dégrade ses protéines pour fournir l'appareil reproducteur-puits en azote, sous forme d'acides aminés par exemple. Une étude du transcriptome montre entre autres que chez le blé le déterminant essentiel de la remobilisation est la quantité d'azote présente dans les parties végétatives à la floraison, et ce quelle que soit la force du puits puisque ce résultat reste valide avec ablation de l'appareil reproducteur. Il a aussi été établi qu'il y a peu de similarité en réponse à la carence azotée entre *Arabidopsis* et le colza, mais une bonne corrélation à la réalimentation en azote (post-carence). Une méta-analyse de QTL a permis d'identifier chez le maïs six régions chromosomiques (métaQTL) impliquées dans la remobilisation et/ou l'absorption de l'azote et l'élaboration du rendement ou de ses composantes. Toutes les régions sauf une contiennent un gène de glutamine synthétase.

Des lignées quasi-isogéniques de différents types ont été recherchées et il s'est avéré que seules des lignées BIL (Backcross Inbred Line) conservaient les effets significatifs des QTL. Un métaQTL colocalise avec un gène codant la Glutamine Synthé-



tase1-3 (GS). Des zones de métaQTL importantes de réponse à la carence azotée ont aussi été détectées chez le blé qui ont un effet sur la précocité de floraison, l'azote total à la récolte, l'azote des pailles à la récolte, le rendement en azote du grain et le poids de 1 000 grains.

Une méta-analyse multi-espèce de QTL pour la NUE au sein du projet **ProtNBlé** a révélé un QTL majeur, conservé à des positions orthologues chez le blé, le riz, le sorgho et le maïs (Quraishi et al. 2011). Ainsi, le meilleur candidat pour ce métaQTL est une glutamate synthétase (GoGAT). Une analyse protéomique des grains en réponse à la disponibilité en azote et en soufre, soutenue par le programme **BREEDWHEAT**, a été menée chez l'épeautre, espèce proche du blé, rustique et possédant de bonnes qualités nutritionnelles. Cette étude montre que l'apport en azote et/ou en soufre après l'anthèse a un effet significatif sur les gliadines et gluténines (Bonnot et al. 2017). Or les propriétés de panification dépendent largement des gluténines et gliadines. D'autre part, de potentielles protéines régulatrices de la réponse ont été identifiées.

**RAPSODYN** coordonné par N. Nesi (INRA) dont le titre est « Optimisation de la teneur et du rendement en huile chez le colza cultivé sous contrainte azotée » affiche clairement l'objectif de mieux comprendre l'assimilation de l'azote afin d'en réduire l'apport dans les cultures. Chez le colza, il a été estimé que 50% seulement de l'apport azoté se trouve utilisé pour l'élaboration de la graine (Schjoerring et al. 1995). Plusieurs études ont été menées afin de détecter des locus qui interviendraient dans la réponse à la disponibilité en azote. Une détection de QTL a été faite avec une population en ségrégation issue du croisement entre deux lignées contrastées pour la NUE : des QTL ont été détectés pour des caractères liés au rendement, stables sur plusieurs années d'essais et pour les deux conditions d'apports azotés testés, mais aucun n'est spécifique de la réponse au traitement (Bouchet et al. 2014). La seconde étude de type GWAS qui a permis d'élargir le nombre de génomes étudiés, présente des résultats identiques qui ne mettent pas en évidence de QTL de réponse à l'apport azoté (Bouchet et al. 2016).

Ces résultats incitent à mettre au point de nouveaux indicateurs du statut nutritionnel du sol et à déterminer plus précisément les stades auxquels la plante de colza est sensible à l'apport azoté pour l'élaboration des composantes du rendement. Les locus stables au cours des années, sur divers lieux, détectés pour le rendement seront utiles à la filière colza.

Au sein de **SUNRISE**, une étude GWAS a été menée en conditions agronomiques, avec 317 lignées hybrides de tournesol, caractérisées avec plus de 65 000 SNP, afin de d'étudier le déterminisme génétique de la plasticité phénotypique en réponse à l'apport hydrique et à l'apport azoté (Mangin et al. 2017). Des indicateurs ont permis de caractériser finement les 14 environnements abiotiques testés et de détecter des QTL. Les résultats montrent que la plasticité en réponse à l'apport hydrique et à l'apport azoté sont corrélées, suggérant un mécanisme commun. De plus, il semble que les phases végétatives et de floraison soient critiques pour la sensibilité au stress hydrique, alors que la sensibilité au stress azoté s'étendrait tout au long du cycle de la plante.

## L'EAU

Le projet **ZmS2P1** coordonné par M. Zivy (INRA) et P. Vincourt (Euralis Semences) puis A. Toppan (Biogemma) était dédié à l'étude de la tolérance à la sécheresse chez le maïs. Plusieurs milliers de transcrits différentiellement exprimés en conditions irriguées et sèches ont été identifiés dans le grain, les feuilles et les racines. Des QTL et des PQL (Protein Quantity Loci) ont été détectés. Une approche nouvelle a été proposée qui combine l'analyse d'un modèle écophysologique de croissance de la feuille avec une détection de QTL en condition de déficit hydrique du sol ou de l'air (Reymond et al. 2003). Ainsi des QTL ont été détectés pour les paramètres du modèle qui ont ensuite été validés lors d'une prédiction de la croissance de lignées de la population qui n'étaient pas incluses dans l'expérimentation initiale.





Le projet **B06** soutenu en 2005, coordonné par F. Tardieu (INRA) et P. Lessard (Biogemma) a permis de détecter des QTL de réponse au déficit hydrique chez le maïs, avec un focus sur le maintien de la croissance des feuilles et des soies. Une méthode d'analyse protéomique en mélange soit de RIL portant l'allèle favorable au QTL, soit de RIL portant l'allèle défavorable a été utilisée pour identifier les protéines candidates. Certains gènes candidats couverts par les QTL sont régulés et des protéines prometteuses pour la protection contre le stress ont été identifiées. Les quantités de transcrits de trois expansines ont une distribution spatiale sur la feuille corrélée à celle de la vitesse locale de croissance. Elles pourraient être impliquées dans la régulation de la croissance. Une méta-analyse de QTL a permis d'identifier six régions chromosomiques importantes pour la croissance ou le rendement en condition de déficit hydrique. Quatre de ces métaQTL ont été confirmés au champ avec des lignées quasi isogéniques BIL.

**Waterless** coordonné par P. Lessard (Biogemma) a fait suite au projet B06 pour les études chez *Arabidopsis* et chez le maïs. Un métaQTL présentant un

effet sur le nombre de grains par épi a été confirmé en champ deux années successives. Ce métaQTL est aussi impliqué en réponse à la sécheresse sur la plateforme Phenodyn. Des QTL ont été recherchés dans une population créée grâce à une collaboration avec le CYMMIT (International Maize and Wheat Improvement Center) comprenant des lignées issues d'un croisement avec du matériel génétique tropical. Une approche protéomique entre deux mélanges de lignées portant un allèle favorable ou défavorable sous un QTL de vitesse de croissance a permis l'identification de deux formes alléliques pour une protéine candidate, confirmant la pertinence de l'approche protéomique. Une approche transcriptomique a ciblé des gènes candidats pour la validation fonctionnelle d'autres QTL.

Le projet **Dromadair** coordonné par F. Tardieu (INRA) a pris le relais pour l'étude du maintien du rendement chez le maïs, en situation de sécheresse. Il a été montré que la modification de la vitesse d'élongation de la feuille et des soies en réponse à la contrainte hydrique est très rapide et compatible avec l'hypothèse d'un signal hy-

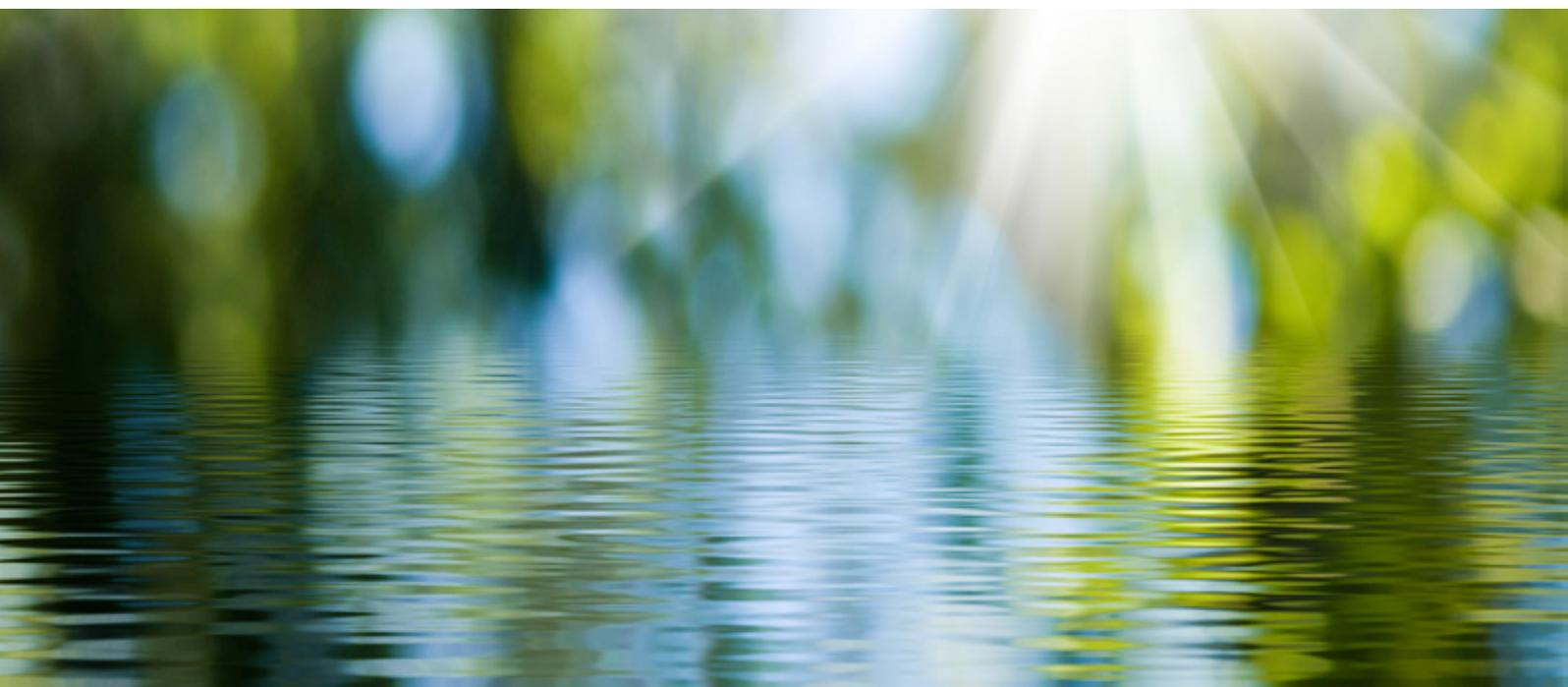


draulique (Caldeira et al. 2014; Turc et al. 2016). Une méta-analyse de QTL étendue sur plusieurs expérimentations avec plusieurs populations cartographiées a permis de mettre en évidence neuf régions majeures pour la réponse à la contrainte hydrique, validées avec des lignées introgressées (Welcker et al. 2011). Cependant, de nombreux QTL ont des effets modestes sur les caractères mesurés, témoins de la complexité de la réponse à ce stress. Une étude ciblée sur l'avortement des ovaires en situation de déficit hydrique modéré a permis de proposer que l'effet sur la croissance des soies serait à l'origine de l'avortement (Oury et al. 2016).

Le projet **Mirga** coordonné par C. Salon (INRA) est dédié à l'analyse de l'appareil racinaire en réponse à un stress hydrique chez le maïs. A cette fin, l'outil de phénotypage de racines RhizoTubes élaboré par l'équipe du porteur du projet a été utilisé pour appliquer un déficit hydrique contrôlé et reproductible, tout en mesurant finement la croissance racinaire. Ces observations ont été faites sur une population MAGIC (Multi-parent Advanced Generation InterCross) de seize parents. L'avantage de ce type de population relativement à une population de lignées recombinante est qu'elle inclut et brasse la diversité de toutes les lignées ayant servies à sa construction. Des QTL de réponse au déficit hydrique ont été détectés et une étude du transcriptome racinaire a permis de révéler des gènes candidats pour le déterminisme de ces QTL. Leurs orthologues chez *Arabidopsis* et chez le riz sont en cours d'étude.

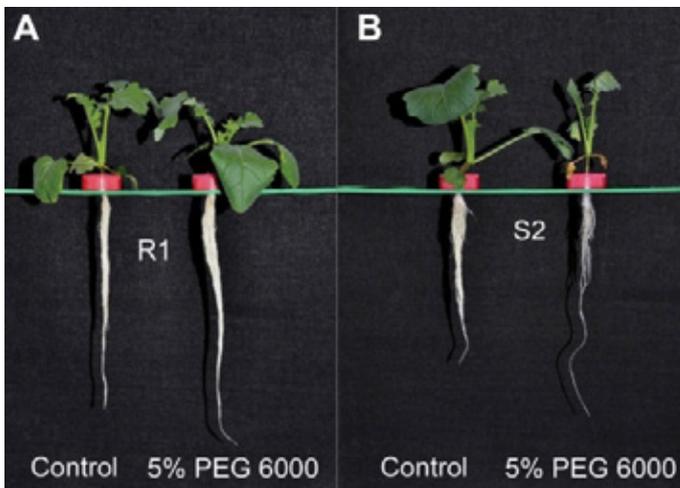
Une détection de QTL avec 244 maïs hybrides a été réalisée au sein du PIA **AMAIZING**, exploitant 29 expérimentations en champ dans des conditions contrastées pour la température et pour l'apport hydrique en Europe (Millet et al. 2016). Douze locus ont été associés au rendement sous déficit hydrique et des allèles associés à des performances égales voire détériorées en conditions favorables. Les résultats obtenus ont aussi permis de construire un modèle prédictif pour le rendement du maïs, en fonction de ses allèles et des scénarios climatiques du futur, sachant que le maïs, espèce à photosynthèse en C4, ne devrait pas être affecté par l'augmentation du CO<sup>2</sup> dans l'atmosphère. Toujours au sein d'**AMAIZING**, il a été montré avec 251 lignées hybrides phénotypées en champ et sous environnement contrôlé, que la longueur et la largeur des feuilles répond à la sécheresse de l'air ou demande évaporative, en mettant en œuvre des QTL et donc des gènes différents (Lacube et al. 2017). Ce résultat pourra permettre d'améliorer les modèles prédictifs pour la surface foliaire.

Enfin une collaboration entre des chercheurs participant à **AMAIZING** et **PHENOME** a permis de détecter des QTL de conductance stomatique en réponse à la sécheresse du sol et/ou de l'air (Prado et al. 2018). Ces QTL présentent une interaction hautement significative avec l'environnement, ce qui les rend instables. Les QTL de conductance stomatique co-localisent avec des QTL pour la transpiration et la biomasse.



Une étude ciblée relative à l'effet de la sécheresse sur la composition et la digestibilité de la biomasse dans une population de RIL chez le maïs a été conduite dans le PIA **BFF**. Des QTL ont été détectés pour des caractères agronomiques et pour la composition et dégradabilité des parois, grâce à la mise au point d'équations de prédiction utilisant des profils NIRS (Spectroscopie dans l'infrarouge proche). Il est intéressant de constater qu'une quinzaine de QTL sont spécifiques de la réponse au déficit hydrique, suggérant qu'un déterminisme génétique sous-tend la qualité de la biomasse en réponse à la sécheresse (Virlovet et al. 2019).

Concernant le colza, le projet transnational **Convigour**, coordonné par N. Nesi (INRA) pour la partie française était dédié à l'évaluation de la germination et de la vigueur germinative sur une population de 246 accessions. L'effet d'un stress osmotique *in vitro*, mimant un stress hydrique a aussi été observé. Hormis la détection de QTL pour ces caractères, des marqueurs physiologiques pour la « résistance » au stress ont été proposés (Hatzig et al. 2014; Hatzig et al. 2015, Fig. 10).



**Fig. 10 :** Morphologie de génotypes de colza résistant (R1) ou sensible (S2) à la sécheresse en condition hydroponique contrôle ou de stress osmotique mimant la sécheresse (5% PEG 6000), après 8 jours (d'après Hatzig et al. 2014).

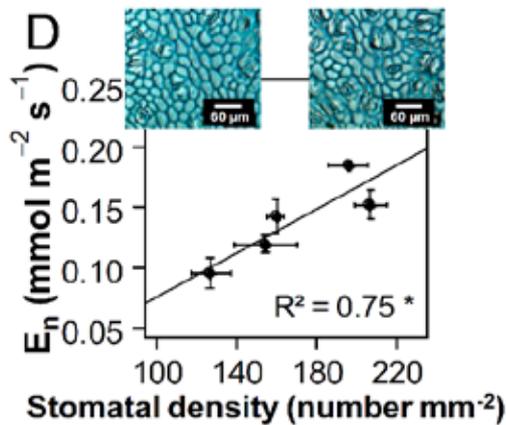
Au sein du projet **SunyFuel**, une approche transcriptomique chez le tournesol, avec une expérimentation en champ et une caractérisation précise de l'environnement abiotique a permis de mettre en évidence le rôle majeur de la signalisation de l'ABA (acide abscissique) pour le comportement en situation de sécheresse.

Le projet **AdapTom** coordonné par M. Causse (INRA) avait pour but d'étudier la tolérance au stress hydrique chez la tomate en exploitant la variabilité naturelle. Une population MAGIC a été observée. Cette étude a permis de détecter des QTL pour la croissance des plantes et la qualité du fruit (Diouf et al. 2018) dont 15 d'entre eux sont en interaction avec l'apport hydrique. Les régions du génome présentant des colocalisations de QTL seront étudiées plus en détail.

Les espèces forestières sont pérennes et à ce titre, particulièrement soumises aux contraintes abiotiques qui vont s'exercer sur leur croissance, leur développement et aussi leur productivité. **DiGenFor**, projet trilatéral sélectionné en 2005 et coordonné en France par C. Plomion (INRA), a permis d'étudier des patrons de diversité nucléotidique de huit gènes candidats potentiellement impliqués dans la résilience au stress hydrique. Les résultats obtenus chez le pin, pour des individus prélevés sur un cline dans un rayon de 200km autour de Madrid montrent une absence de différenciation au sein de ces populations. Cela serait dû à l'importance de l'hétérogénéité du microclimat au sein même des sites, qui permettrait de maintenir une variabilité génétique importante.

Le projet européen **Eucanet** coordonné par J. Grima-Pettenati (CNRS) a analysé le protéome d'eucalyptus et permis de détecter 34 protéines différemment exprimées en culture hydroponique sans ou avec PEG (polyéthylène glycol), afin de mimer un déficit hydrique (Bedon et al. 2011). Chez le peuplier, une analyse transcriptomique menée dans le projet **PopSec** coordonné par M.-B. Bogeat-Triboulot (INRA) a montré des variations dans la réponse à la sécheresse chez des génotypes contrastés. Il semblerait qu'une bonne résilience soit due à une réponse rapide et spécifique à la sécheresse plutôt qu'au développement d'une réponse générique aux stress (Cohen et al. 2010). Les aquaporines (AQP) sont des protéines membranaires capables de transporter et de réguler les mouvements de petites molécules neutres telles que des molécules d'eau. Une analyse fine de l'expression des aquaporines en réponse à la sécheresse a été faite dans **PopSec** montrant une diversité de comportement des AQP (Cohen et al. 2013).

Il est essentiel d'étudier les stratégies de réponse au déficit hydrique chez la vigne, espèce de rente pérenne. Le projet **VitSec** coordonné par F. Barrieu (INRA) a détecté cinq QTL pour l'efficacité de la transpiration nocturne, c'est-à-dire la biomasse produite par unité d'eau transpirée la nuit. En effet, le maintien du potentiel hydrique et de la croissance des végétaux nécessite une ouverture stomatique afin de bénéficier de l'apport de carbone. Or cet échange gazeux induit aussi une perte d'eau pour la plante. Coupel-Ledru et al. (2016) (Fig. 11) ont proposé de sélectionner la vigne pour une meilleure efficacité de transpiration nocturne qui permet d'économiser l'eau de nuit et de maintenir une bonne croissance le jour et montré que les transpirations diurne et nocturne peuvent être découplées.



**Fig. 11 :** Transpiration nocturne mesurée sur feuilles détachées de 5 géotypes de vigne, en corrélation avec la densité stomatique. Photos de la face abaxiale de feuilles de deux géotypes (d'après Coupel-Ledru et al., 2016).

Les projets européen **Eucanet**, puis **TreeForJoules** coordonnés par J. Grima-Pettenati (CNRS) visaient à étudier l'efficacité d'utilisation en eau (WUE) chez l'eucalyptus en mesurant la discrimination contre l'isotope lourd du carbone ( $\delta^{13}C$ ), caractères corrélés chez les espèces à photosynthèse en C3 (Bartholome et al. 2015). Huit QTL ont été détectés pour la WUE, maintenus dans plusieurs environnements, qui ne co-localisent pas avec des QTL de croissance.

Ce résultat offre une alternative à la sélection de géotypes pour une meilleure économie en eau, outre l'efficacité de transpiration nocturne.

Le projet **NoStressWall** coordonné par A. Lucau (Univ. Lille) a permis de générer des données massives de transcriptome, protéome et métabolome en réponse à un stress osmotique, mimant la sécheresse chez deux espèces d'intérêt pour l'industrie : le lin utilisé pour ses fibres textiles et les matériaux composites et *Brachypodium distachyon* utilisé comme espèce modèle pour les plantes dédiées à la production de biomasse. Un focus a été fait sur les gènes et protéines impliqués dans la synthèse des composés pariétaux.

## LE SOL

Le projet **Incite** porté par R. Barnard (INRA) visait à étudier le cycle des nutriments, plus particulièrement le cycle de l'azote, la structure et l'activité de la communauté microbienne du sol et le prélèvement d'eau par les plantes en réponse aux changements des régimes de précipitations. Les résultats obtenus montrent que le couplage entre plante et microorganismes est fortement affecté par la sécheresse dans la couche superficielle et que la ré-humidification des sols après une période de déficit hydrique affecte différemment l'abondance et l'activité des bactéries et des champignons (Engelhardt et al. 2018).





## LES MÉCANISMES BIOLOGIQUES

L'analyse fonctionnelle de gènes, souvent repérés grâce à des analyses quantitatives, permet de comprendre mieux les mécanismes biologiques mis en œuvre *in planta* pour la gestion de l'azote et de l'eau. La connaissance des mécanismes peut être le déclencheur d'une stratégie d'amélioration de cette gestion à des fins de production. Les mécanismes impliqués sont très divers : perception des fluctuations de disponibilité en azote et en eau, voies de signalisation qui assurent la transduction du signal de stress, transports d'eau et d'azote, métabolisme, mécanismes de régulation qui modulent le développement ou la physiologie de la plante pour induire les réponses adaptatives intégrées.

### LES VOIES DE SIGNALISATION ET LES MÉCANISMES DE RÉGULATION

Les ions nitrates, une fois dans la cellule, régulent la transcription de très nombreux gènes codant par exemple leurs transporteurs spécifiques ou les enzymes de leur voie d'assimilation. Chez *A. thaliana*, un mécanisme central de cette régulation est le contrôle par le nitrate du trafic intracellulaire cytoplasme-noyau du facteur de transcription NLP7 (Nodule Inception-Like Protein7). NLP7 intègre le signal apporté par le nitrate et le signal-retour systémique véhiculé dans la plante entière. Le projet **IMANA** coordonné par A. Krapp (INRA) a permis de mieux comprendre une voie de signalisation intervenant dans la réponse à la disponibilité en azote et sa connexion avec la réponse à la disponibilité en phosphate, chez *Arabidopsis*. En effet les chercheurs ont montré que la trans-zéatine, hormone végétale de la famille des cytokinines joue un rôle majeur dans le transfert du signal de la disponibilité en  $\text{NO}_3^-$  des racines

vers la partie aérienne. Cette signalisation à longue distance passerait par l'intermédiaire du métabolisme de la glutamine et/ou du glutamate dans la partie aérienne pour un retour vers les racines et une stimulation de l'absorption d'azote (Poitout et al. 2018). Par ailleurs, il a été montré que le transporteur NRT1.1 est aussi un composant de la voie de signalisation de la carence en phosphate et que cette observation s'étend chez le riz et chez le blé (Medici et al. 2019).

Dans la même dynamique, le projet **NiCe** coordonné par T. Girin (INRA) est dédié à l'étude du rôle des facteurs de transcription de la famille NLP dans la réponse précoce à la disponibilité en nitrates chez les céréales. Ce travail est réalisé en observant le phénotype et la réponse à la carence en nitrate de mutants d'orthologues de NLP7 et NLP6 d'*Arabidopsis* chez *Brachypodium* et chez l'orge. Une attention particulière est donnée à l'épissage alternatif des gènes étudiés codant des protéines tronquées, qui pourrait être une régulation spécifique aux céréales.



Les résultats du projet **AF1999-064** ont permis de mettre en évidence un autre acteur majeur de la voie de signalisation du nitrate chez *A. thaliana* : le transporteur racinaire de nitrate NRT1.1, qui agit également comme un senseur de la disponibilité externe du nitrate. L'absence de NRT1.1 entraîne une dérégulation de nombreux gènes contrôlés par le nitrate, et notamment supprime la répression du transporteur à forte affinité de nitrate NRT2.1. Ainsi NRT1.1 régule directement ou indirectement l'adaptation à un milieu pauvre en azote (Munos et al. 2004).

Le projet **Stressnet** porté par J. Jimenez-Gomez (INRA) visait à identifier et étudier des réseaux de régulation qui interviennent en réponse à un déficit hydrique, en réponse à une carence en nitrate et en réponse à la combinaison de ces deux stress chez *Arabidopsis*. Dans ce but l'automate de phénotypage Phenoscope a été utilisé pour l'application de stress contrôlés et reproductibles, ainsi qu'un matériel génétique peu étudié : des F1 issues de croisements entre accessions bien connues pour leurs séquences génomiques et leur utilisation dans différents programmes de recherche, qui permettront de détecter des QTL d'expression de gènes (eQTL) et leur variabilité. Le métabolome a aussi été analysé afin de corrélérer le profil d'expression des gènes et des phénotypes. Au sein de Stressnet, de nouveaux métabolites ont été identifiés qui reflètent la signature du génotype plutôt qu'une voie d'adaptation à un environnement abiotique particulier. Ces recherches sont toujours en cours.

Le projet **Abrupt** (2005) coordonné par A. Marion-Poll (INRA) a permis d'identifier quelques éléments de la chaîne de transmission du signal ABA par une cascade de kinases/phosphatases (Ghelis et al. 2008; Vlad et al. 2009).

Au sein du projet **GEN26**, soutenu en 2005, J. Leung et son équipe ont étudié la régulation post-transcriptionnelle des gènes induits par le déficit hydrique chez *Arabidopsis*. Il a été observé qu'en réponse à l'ABA, une protéine, UBA2a (UBP1-associated protein 2a), située dans le noyau est redirigée dans des « granules » (nuclear

speckles) qui auraient pour fonction de séquestrer des ARNm. De plus UBA2a est capable de se lier à la kinase OST1 qui intervient dans la transmission précoce du signal ABA.

Certains mécanismes écophysiologiques ont pu être étudiés au sein du projet **ZmS2P1**. Ainsi il a été établi que chez le maïs, la sécheresse de l'air diminue la vitesse d'élongation des feuilles et la turgescence dans la zone d'élongation, uniquement si elle est associée à une sécheresse du sol, suggérant une composante hydraulique au signal perçu (Bouchabke et al. 2006). De même ce serait un signal hydraulique, consécutif à la variation du taux d'ABA, et non un signal chimique direct de l'ABA ou de l'éthylène qui contrôlerait l'élongation des feuilles en réponse à la sécheresse du sol (Voisin et al. 2006).

Le projet **B06** a utilisé une démarche de biologie translationnelle : les orthologues de gènes importants pour la transmission du signal et le métabolisme de l'ABA ont été recherchés chez le maïs. Parallèlement à ces travaux, les études ont été poursuivies chez *Arabidopsis*. Le gène ABA4 est impliqué dans la synthèse de néoxanthine, précurseur de l'ABA. Cinq lignées indépendantes surexprimant ABA4 ont montré une croissance et un développement identique au sauvage et une meilleure tolérance à la déshydratation. Il a aussi été mis en évidence qu'il existe des variations étonnantes pour la conductivité hydraulique racinaire (LPr) mesurée sur une douzaine d'accessions naturelles d'*Arabidopsis*, ouvrant des perspectives de recherche de locus à effet quantitatif pour ce caractère.

Chez la vigne, **VitSec** a révélé, grâce à l'étude de la descendance d'un croisement entre les cultivars Syrah et Grenache, qu'il existe des variations dans l'isohydrie, corrélées à la sensibilité à l'ABA : les génotypes isohydriques, c'est-à-dire qui maintiennent le potentiel hydrique de leurs feuilles en situation de manque d'eau, sont hyper-sensibles à l'ABA et les génotypes anisohydriques qui réduisent leur potentiel hydrique en fermant leurs stomates, sont peu ou pas sensibles à l'ABA (Coupel-Ledru et al. 2017).

La transmission du signal de stress abiotique et





biotique, mise en œuvre par une cascade d'activité kinase chez *Arabidopsis*, a été l'objet d'étude du projet **CASSIS** coordonné par M. Boudsocq (CNRS). Ce projet a contribué à une meilleure connaissance des régulations croisées très complexes entre plusieurs voies de signalisation, en particulier les voies du calcium et de l'ABA.

Le projet **Rice Rlk.O.Me** coordonné par E. Guiderdoni (CIRAD) était dédié à des analyses *in silico* et fonctionnelle de LRR-RLK (Leucine Rich Repeats Receptor-Like Kinase). L'analyse de 33 génomes de plantes séquencés a révélé l'histoire évolutive de cette famille : par exemple l'association du domaine LRR avec le domaine à activité kinase est apparue au moins quatre fois indépendamment au cours de l'évolution des eucaryotes, suggérant un avantage conféré par cette fonction (Dievart et al. 2011). Chez le riz, 128 lignées mutantes correspondant à 100 gènes codant une LRR-RLK ont été

phénotypées (Dievart et al. 2016) et ont permis de repérer 32 gènes LRR-RLK candidats pour leur rôle dans la réponse au stress.

Enfin, le projet **RiboRoot** coordonné par M. Crespi (CNRS) visait à évaluer le rôle des ARN non codant pour des protéines (npcRNA) dans la régulation de l'architecture racinaire par les stress abiotiques. Il a été montré que 22 npcRNA sur 76 chez *Arabidopsis* montrent une expression modifiée en situation de stress. Ces gènes non-codant sont donc des candidats pour l'adaptation des racines à l'environnement abiotique et biotique (Ben Amor et al. 2009).



## LES AUTRES EFFECTEURS OU FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES

Le projet **AF2001-092** sélectionné dans le cadre de la coopération franco-allemande, coordonné par F. Vedele (INRA, France) et M. Stitt (MPIMP, Allemagne) a permis d'identifier des composants de la machinerie intervenant dans la teneur en nitrate. En ce qui concerne le transport, il a été montré que le gène *NAR2.1* chez *Arabidopsis*, homologue à un gène de *Chlamydomonas reinhardtii*, algue unicellulaire photosynthétique, code une protéine partenaire de *NRT2.1*. C'est le complexe *NRT2.1-NAR2.1* qui constitue le transporteur fonctionnel à forte affinité pour le nitrate, qui est actif lorsque que la concentration en nitrate est faible dans le milieu extérieur (Orsel et al. 2006). Il était alors possible d'envisager l'ingénierie du transporteur à forte affinité en modulant ses composants. Par ailleurs, la teneur en azote *in planta* est la résultante de l'influx et de l'efflux racinaires de nitrate, comme l'ont montré Ségonzac et al. qui ont identifié un transporteur d'efflux du nitrate (*NAXT1*) chez *Arabidopsis* (Segonzac et al. 2007). Sous certaines situations de stress, l'efflux de nitrate peut devenir supérieur à l'influx, sans que l'intérêt de ce mécanisme d'excrétion d'un nutriment majeur pour la plante ne soit clair.

Le projet **B04** a montré qu'un métaQTL colocalise avec un gène codant la Glutamine Synthétase1-3 chez le maïs. Dans des lignées, *GS1-3* sur-exprimée confère un effet positif, en particulier sur le rendement, mais cet effet ne se répercute pas chez les hybrides produits **B04**. Le projet **MaizeGS and Yield**, coordonné par B. Hirel (INRA) approfondit l'étude du rôle de la Glutamine Synthétase dans l'élaboration du rendement chez le maïs, et ce en conditions d'apport pléthorique ou limité en azote. Peu de modification du protéome foliaire est observé chez les mutants *gln1-3* quelle que soit la maturité de la plante. Cependant ce protéome est très différent entre le sauvage et *gln1-3*, *gln1-4* et *gln1-3 gln1-4*, en particulier au stade végétatif correspondant au remplissage du grain (Martin et al. 2006, Fig. 12). Des clusters de gènes différentiellement exprimés ont pu être mis en évidence.



**Fig. 12** : Epis de maïs sauvage et mutants pour la glutamine synthétase1 (d'après Martin et al. 2006).

Chez le colza, les projets **Arcole**, puis **Genergy** coordonné par N. Nesi (INRA) ont permis de caractériser les différentes familles de Glutamine Synthétase et leurs spécialisations, lors de la sénescence ou d'une carence en nitrate, dans les différents organes de la plante (Orsel et al. 2014). Une signature métabolique représentative du stade de la feuille a été établie qui pourrait être utilisée comme marqueur source/puits du développement.

Le projet **AutoAdapt** coordonné par C. Masclaux-Daubresse (INRA) a montré que l'autophagie est induite dans les graines d'*Arabidopsis* lors de leur maturation. L'autophagie participe à la maturation des protéines de réserve (Di Berardino et al. 2018, Fig. 13). Grâce à une analyse du protéome de mutants d'autophagie, Autoadapt a identifié des protéases candidates spécifiques du phénomène d'autophagie. De plus, il a été possible de repérer des protéases qui, accumulées chez ces mutants, compenseraient le défaut d'autophagie pour la dégradation des protéines et le recyclage de l'azote, en particulier dans des conditions de carence en azote (Have et al. 2018).

**RAPSODYN** a déterminé que les génotypes qui maintiennent leur croissance végétative sous faible apport azoté ont une remobilisation de l'azote efficace des feuilles les plus âgées vers les feuilles les plus jeunes. Cette observation concerne la dégradation des protéines contenues dans les feuilles et l'exportation d'acides aminés (Gironde et al. 2015). Ainsi, il est possible d'envisager qu'une production

de biomasse foliaire importante, associée avec une bonne remobilisation de l'azote et une utilisation efficace des molécules azotées dans les feuilles jeunes, puisse permettre d'améliorer le rendement tout en réduisant les apports azotés.

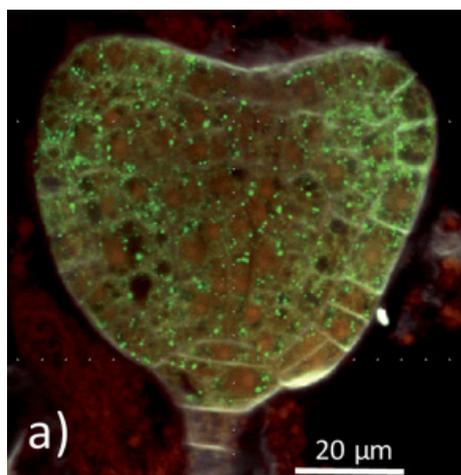
L'acide gamma-aminobutyrique (GABA) est induit par divers stress abiotiques chez les plantes, sans que la finalité de cette synthèse soit comprise. Au sein de **RAPSODYN**, il a été montré qu'un déficit hydrique modifie le profil d'expression des quatre gènes codant une GABA-transaminase, enzyme impliqué dans la première étape de la dégradation du GABA (Faes et al. 2015). Cette modification est différenciée au cours du développement et pourrait participer à l'homéostasie du glutamate.

Le projet **BiAF2001-038** coordonné par A. Lecharny (INRA) et P. Perez (Biogemma) a permis de faire valoir les homologues entre gènes inter-espèces afin de contribuer à l'analyse fonctionnelle de gènes orphelins, c'est-à-dire sans fonction connue. Ainsi des EST de blé et de maïs différenciellement exprimées dans certains organes ou dans certaines situations de stress ont été ancrées sur le génome d'*Arabidopsis* et des mutants dans ces gènes ont été observés dans huit groupes de travail, dont un consacré à la « réponse à la carence en nitrates » et un autre à la « réponse à la sécheresse ». Ce projet a essaimé : **FROG** en 2007 coordonné par M. Durand-Tardif (INRA) a poursuivi l'analyse de quatre gènes candidats issus de l'atelier sécheresse et mis en évidence l'importance de la composition du xylème, appareil conducteur de la sève brute, dans la

gestion du statut hydrique de la plante et dans la réponse au déficit hydrique (Bouchabke-Coussa et al. 2008; Lefebvre et al. 2011).

Lors du projet **SunyFuel**, la réponse à différents scénarios de sécheresse a été observée chez des génotypes de tournesol contrastés, à l'aide d'une analyse du transcriptome. Les gènes différentiellement exprimés ont permis d'associer neuf traits morpho-physiologiques à la réponse à la sécheresse (Rengel et al. 2012). De plus des gènes majeurs caractérisant les génotypes tolérants, en conditions contrôlées et en champ, ont été mis à jour. Notons par exemple, que la voie de l'éthylène, hormone végétale de sénescence, est impliquée dans la réponse à la sécheresse chez le tournesol.

Il est admis que la sécheresse modifie la transpiration foliaire et l'activité photosynthétique des plantes. Une étude a été faite au sein du PIA **SUNRISE** chez deux lignées recombinantes et deux cultivars de tournesol qui montre que durant la phase de développement végétative, la transpiration diminue avant l'activité photosynthétique (Andrianasolo et al. 2016). En phase reproductive, la sensibilité de la photosynthèse au déficit hydrique est accrue et il n'est pas observé de décalage entre les effets sur la transpiration et la photosynthèse. Ces résultats pourront alimenter le modèle SUNFLO de prédiction de comportement des génotypes de tournesol en réponse à l'apport hydrique, sachant que le tournesol est cultivé l'été. Il est donc particulièrement soumis à des périodes de sécheresse pendant la phase reproductive d'élaboration de la composition du grain.

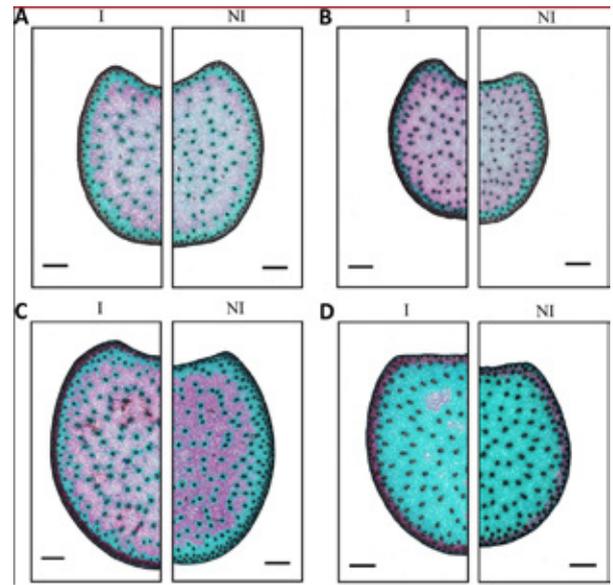


**Fig. 13** : Des marqueurs d'autophagie révélés par les points verts, sont observés sur un embryon d'*Arabidopsis* (d'après Di Berardino et al. 2018).

**BFF** a permis de préciser l'impact de l'apport hydrique sur la répartition des tissus et leur composition dans les entre-nœuds. Il a été décrit lors d'études au champ que les génotypes de sorgho les plus hauts sont aussi riches en biomasse lignocellulosique mais moins riches en sucres solubles. La sécheresse affecte la taille des plantes tout en diminuant la biomasse lignocellulosique et en augmentant le contenu en sucres solubles (Luquet et al. 2019; Perrier et al. 2017). Chez le maïs, il a été montré une corrélation négative entre dégradabilité de la biomasse et contenu en acides para-coumarique (pCA), un des acides p-hydroxycinnamiques responsables des liaisons entre polymères pariétaux chez les poacées. La sécheresse diminue la p-coumaroylation de la lignine contribuant à sa dégradabilité (El Hage et al. 2018, Fig. 14). Il existe suffisamment de variabilité chez le sorgho et chez le maïs pour sélectionner des génotypes pour la production, la digestibilité de la biomasse et pour la réponse à la sécheresse.

Les racines étant les premiers senseurs du déficit en eau ou en nutriments du sol, elles ont été l'objet d'une étude phospho-protéomique en réponse à différents stress, avec un focus sur les AQP et les CPK (Calcium-dépendant Protein Kinase), dans le projet **PhosphoStim** coordonné par C. Mauriel (CNRS). Les principaux résultats montrent que les AQP de type PIP (Plasma membrane Intrinsic Protein) et TIP (Tonoplast Intrinsic Protein), respec-

tivement adressées aux membranes plasmiques et du tonoplaste, répondent quantitativement aux variations de nutriments, alors qu'un changement de phosphorylation des PIP est corrélé à une modification de la conductivité hydraulique des racines (di Pietro et al. 2013).



**Fig. 14 :** Coupes transversales de tiges de maïs colorées pour 4 génotypes (A, B, C, et D) cultivés en conditions irriguées (I) ou non (NI). Les tissus lignifiés sont colorés de rouge à magenta (d'après El Hage et al., 2018).





## L'AVANCÉES DES CONNAISSANCES POUR LA GESTION DE L'AZOTE

**Par A. Gojon (directeur de recherche, UMR Biochimie et Physiologie Moléculaire des Plantes, CNRS-INRA, SupAgro-Université Montpellier)**

La connaissance des mécanismes fondamentaux régissant l'utilisation de l'azote par les plantes a connu une progression spectaculaire à l'échelle internationale depuis 20 ans, grâce en particulier aux travaux réalisés sur plantes modèles (*Arabidopsis thaliana* en premier lieu). Peu d'aspects de la nutrition azotée de ces plantes modèles, ou de leurs réponses aux fluctuations de la disponibilité en azote, demeurent encore totalement obscurs au niveau moléculaire.

La dynamique soutenue des programmes de génomique végétale depuis 1999 a permis aux équipes françaises impliquées de jouer un rôle significatif dans quatre domaines importants, sous-jacents à des traits agronomiques-clés :

-/La caractérisation fonctionnelle des systèmes de transport membranaires des composés azotés. Ceci a notamment permis une identification quasi-exhaustive des transporteurs responsables de l'acquisition racinaire de nitrate, où les équipes françaises ont joué un rôle de tout premier plan. Ces travaux ont aussi révélé l'existence d'une panoplie très importante de transporteurs assurant l'allocation des métabolites azotés entre les différents organes.

-/La mise en évidence des mécanismes moléculaires associés à la remobilisation de l'azote entre parties végétatives et organes reproducteurs (autophagie, enzymes de l'assimilation de l'ammonium, protéases). Ces mécanismes perdent progressivement leur statut de « boîtes noires », ce qui ouvre maintenant de nombreuses perspectives d'application grâce à l'identification de gènes candidats.

-/L'élucidation des voies de signalisation et des mécanismes de régulation gouvernant la réponse des plantes à l'azote. Des avancées majeures ont été réalisées (identification d'un senseur de nitrate

et de facteurs de transcription-clés), qui ont eu un retentissement international important.

-/L'identification de mécanismes assurant la coordination entre la physiologie de la nutrition azotée et le développement des organes. Cela est particulièrement vrai en ce qui concerne la réponse de l'architecture du système racinaire à l'azote, dont il est clair maintenant qu'elle implique des voies de signalisation contrôlant également le transport et le métabolisme de l'azote.

Ainsi, le bilan des investissements consentis sur espèces modèles par les programmes de génomique végétale apparaît particulièrement positif sur le plan de l'acquisition de connaissances. La communauté scientifique française qui a bénéficié de ces investissements a pu maintenir son positionnement dans un contexte international très compétitif, ce qui lui a également permis de rester très attractive vis-à-vis de collaborations européennes.

Ce bilan est également riche en possibilités d'applications. En effet, qu'il s'agisse de transporteurs ou de senseurs d'azote, de régulateurs-clés ou d'enzymes du métabolisme, il apparaît qu'une conservation fonctionnelle existe, au moins partiellement, entre espèces modèles et espèces cultivées. De plus, la littérature internationale commence à fournir des exemples d'études démontrant l'intérêt agronomique potentiel des gènes et mécanismes identifiés. L'exploitation de la variabilité naturelle de ces gènes ou leur manipulation par voie biotechnologique a ainsi pu conduire à une amélioration significative de l'efficacité de l'utilisation de l'azote par les cultures.

De nombreux défis restent à relever pour l'avenir. En ce qui concerne l'acquisition de connaissances, plusieurs orientations nouvelles doivent être soutenues. Il s'agit notamment de mettre en œuvre





les méthodes permettant d'appréhender toute la complexité de l'action des très nombreux gènes et mécanismes identifiés (modélisation des réseaux de gènes, biologie des systèmes, etc.). Ceci permettra également de traiter la question des réponses aux combinaisons de contraintes abiotiques, puisqu'il apparaît de plus en plus évident qu'une partie au moins de ces gènes et mécanismes intervient par exemple dans les interactions azote-eau et azote-phosphore. Un autre axe important sera de comprendre le rôle exact de régulateurs-clés, agissant à un niveau très intégré, et pilotant de manière coordonnée les réponses de

développement, de croissance et de nutrition. Le lien avec les signalisations hormonales apparaît ici être au cœur de la question. Enfin, comprendre les interactions entre les mécanismes de réponse à l'azote et ceux de l'environnement biotique des plantes devient également une priorité.

Qu'il s'agisse de santé des plantes (impact de l'azote sur les maladies), ou de développement de l'agro-écologie (impact des interactions bénéfiques plante-plante ou plante-microorganismes sur la nutrition azotée des plantes), le déficit de connaissances reste important.

## LES APPLICATIONS

Les avancées techniques en phénotypage, parallèlement à la mise en place de modèles, sont précieuses pour la conduite des cultures. ARVALIS – Institut du Végétal développe des Outils d'Aide à la Décision (OAD) afin de mieux piloter l'apport azoté : par exemple, pour une culture de colza, en fonction du climat de l'hiver, de la parcelle et de la variété, des conseils sont donnés pour la dose totale d'azote à apporter et son fractionnement. Il est possible d'envisager une amélioration progressive de ces outils et de les élargir à d'autres espèces et de nombreuses variétés.

Les avancées en techniques de séquençage, parallèlement avec les données plus étendues de phénotypage, autorisent des progrès vers la prédiction de performances pour des variétés ou lignées en allégeant l'évaluation au champ. Ce type de sélection, dite sélection génomique (SG), déjà utilisée en sélection animale permet de tenir compte de tous les locus d'un génome, à effet fort et à effet faible, qui auront été évalués au sein d'une population d'entraînement. Des modèles prédictifs de la valeur génétique d'individus non phénotypés sont élaborés grâce à la connaissance du marquage à haute densité et du phénotypage de la population d'entraînement.

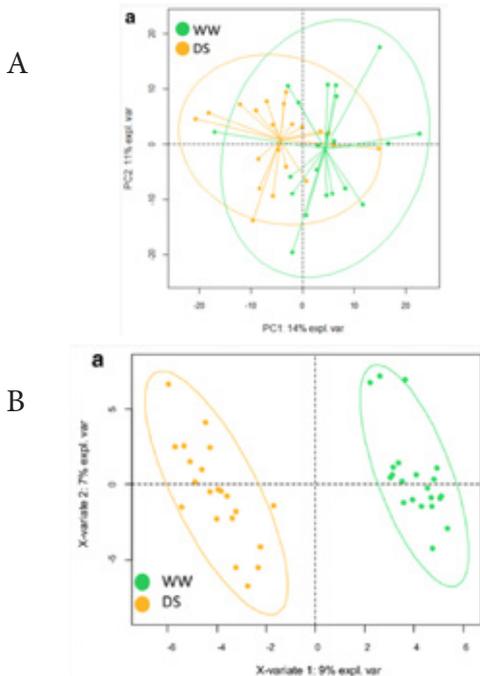
### LE DIAGNOSTIC

Le modèle SiriusQuality mis en place au cours du projet **ProtNBlé** a autorisé de nombreuses simulations, qui complétées par des expérimentations, ont permis d'émettre des recommandations de dates de semis et de fertilisation azotée, pour des rendements optimum grains et en concentration en protéines du grain chez le blé dur (Ferrise et al. 2010).

Le projet **Convigour**, grâce à l'application d'un stress osmotique *in vitro* a permis d'identifier une différence précoce et claire entre des génotypes sensibles et « résistants » à la sécheresse, corrélée au rendement en champ en condition de déficit hydrique : la sensibilité correspond à l'accumulation de sucres simples tels que glucose, fructose, sucrose et myo-inositol. Ces marqueurs pourraient être utilisés en sélection (Hatzig et al. 2014).

Une étude du profil métabolique chez le tournesol a été conduite dans **SUNRISE** avec huit lignées, en conditions irriguée ou de déficit hydrique. Ainsi Fernandez et al. ont pu proposer, parmi 588 métabolites, une liste courte, signature de la sécheresse,





**Fig. 15** : Analyse en Composantes Principales avec 588 métabolites dans des feuilles de 8 lignées de tournesol cultivées sur la plateforme de phénotypage Heliaphen en condition irriguée (WW) ou de déficit hydrique (DW) : A, 588 métabolites mesurés, B, 50 métabolites discriminants identifiés parmi les 588 (d'après Fernandez et al., 2019).

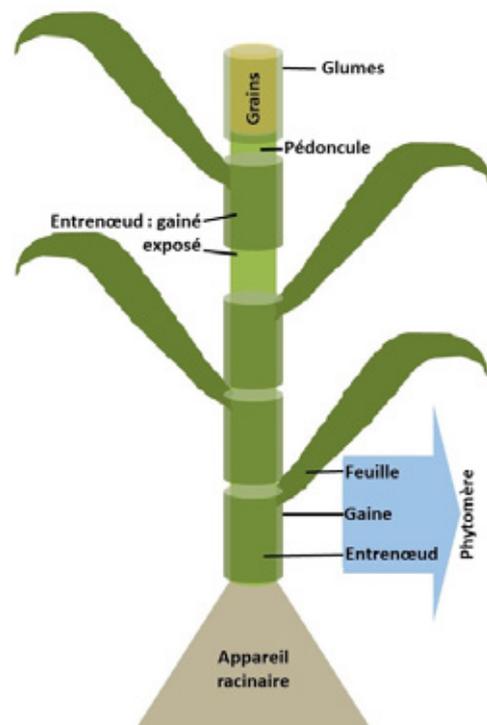
composée d'acides aminés, glycine-bétaine et myo-inositol. Les auteurs proposent de compléter leurs études avec d'autres scénarios de stress pour mettre au point un diagnostic de bonne efficacité de prédiction et de coût réduit (Fernandez et al. 2019, Fig. 15).

## LES MODÈLES PRÉDICTIFS

Au sein de **BREEDWHEAT**, un modèle prédictif du comportement des variétés de blé, pour la sélection génomique a été amélioré. Ce modèle appelé FR-gBLUP tient compte des interactions génotype\*environnement (G\*E), en particulier pour l'effet de la sécheresse sur le rendement car la variance de G\*E est forte (Ly et al. 2018). Ce résultat montre que la sélection pour l'adaptation à l'environnement est possible, grâce à l'identification de nombreux marqueurs génétiques et à la mise en œuvre de modèles *ad hoc*.

Par ailleurs, dans **CN-Wheat** un modèle structurel et fonctionnel pour les métabolismes du carbone et de

l'azote dans la partie aérienne du plant de blé après l'anthèse a été construit et évalué, en réponse à trois niveaux de fertilisation azotée (Barillot et al. 2016a, b, Fig. 16). Ainsi, il a pu être déterminé qu'en condition d'azote pléthorique, la quantité d'azote incorporée dans le grain était corrélée à la disponibilité en carbone dédiée à l'activité du système racinaire. Une alternative à la sélection génomique a été proposée au sein de **BREEDWHEAT** : la sélection phénotypique est fondée sur la caractérisation de génotypes par profils NIRS sur différents organes. Bien que cette méthode de prédiction soit moins précise que celle utilisant des marqueurs génomiques à haute densité, elle permet néanmoins de trier les génotypes aisément et de manière peu coûteuse. La méthode a été validée pour des prédictions de date de floraison et de rendement, en situation irriguée et sous déficit hydrique chez le blé, mais aussi chez le peuplier pour différents caractères, sur divers lieux (Rincenc et al. 2018). Cette méthode est donc prometteuse pour des espèces dites orphelines, pour lesquelles l'effort de recherche est encore faible.



**Fig. 16** : schéma fonctionnel d'un plant de blé pour établir le modèle CN-Wheat (d'après Barillot et al., 2016).

**PHENOME** génère une grande quantité de données de phénotypage dans une large gamme d'environnement : ce programme contribue largement à l'élaboration de modèles pour comprendre le comportement des plantes relativement aux divers paramètres de l'environnement. Ces modèles une fois élaborés peuvent être testés puis utilisés pour prédire le comportement d'une plante en fonction du milieu abiotique (Tardieu et al. 2017).

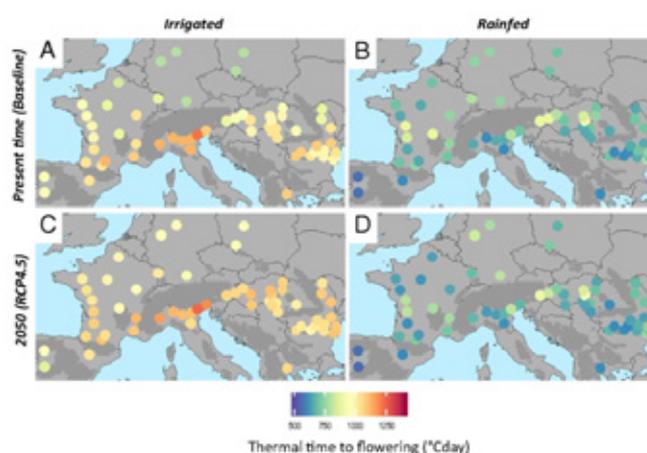
La mise en commun des efforts consentis par **PHENOME** et **AMAIZING** a permis une bonne estimation du rendement en grains chez le maïs cultivés dans des environnements différents : 12 sites en Europe d'Aquitaine en Roumanie et un site au Chili, irrigués ou non. Cela a été possible grâce à de nombreux marqueurs moléculaires, et aussi une amélioration de la caractérisation de l'environnement (envirotypage) (Millet et al. 2019).

## L'AMÉLIORATION DES PLANTES

La phase1 de Génoplante a permis de construire des lignées de maïs qui surexprimaient des gènes en vue de les rendre plus résilientes à la sécheresse. Le maïs est particulièrement sensible au déficit hydrique pendant sa phase reproductive. Chez les plantes au métabolisme en C4, la PEPC (phosphoenolpyruvate carboxylase) fixe directement le carbone atmosphérique de l'air dans les cellules du mésophylle, or cette enzyme est légèrement surexprimée en situation de déficit hydrique. Les chercheurs ont donc émis l'hypothèse qu'une surexpression de la PEPC permettrait une meilleure incorporation du carbone et une diminution de la photorespiration, en particulier si l'eau est limitante. En effet sous déficit hydrique modéré, la fixation du carbone, le poids sec, le poids frais, la surface foliaire et la densité stomatique se sont trouvées améliorées par la surexpression de la PEPC. La WUE est aussi grandement améliorée, ce qui peut être expliqué par l'incorporation accrue de carbone, sous faible conductance stomatique (Jeanneau et al. 2002a; Jeanneau et al. 2002b).

Une étude menée au sein de **PHENOME** et **AMAIZING**, combinant expérimentations et prédictions de l'adaptation des pratiques agronomiques des

cultivateurs au climat et à l'environnement en 2050, a montré que le rendement du maïs pourrait augmenter malgré l'évolution du climat : cela si les agriculteurs adaptaient la date du semis pour une durée des cultures optimale, comme ils l'ont déjà fait par le passé. Le changement de la pratique agronomique tire parti de la variabilité des géotypes pour le temps de floraison (Parent et al. 2018, Fig. 17).



**Fig. 17** : Cartes des intervalles de temps thermique optimaux entre semis et floraison pour un rendement maximisé, A & B, en période contemporaine (1975-2010) et C & D, en 2050 selon le scénario climatique RCP4.5 établi par le GIEC, A & C, en cultures irriguées, ou B & D, en cultures pluviales (sous l'hypothèse d'une augmentation de l'efficacité de la transpiration corrélée à la concentration de CO<sub>2</sub> (d'après Parent et al. 2018).

Une étude similaire menée au sein du projet **AKER** prédit que des semis plus précoces et une bonne implantation des plantules permettront de compenser les risques dus à la sécheresse estivale (Lamichhane et al. 2019). Une étude économique a été conduite par **RAPSODYN** sur l'intérêt pour la filière française de variétés plus efficaces en azote. Il a été montré qu'une telle amélioration permettrait d'améliorer la marge des agriculteurs, en diminuant les dépenses en fertilisation et/ou en augmentant le rendement. De plus le bilan des émissions en gaz à effet de serre serait avantageux et donc pourrait être bénéfique pour l'image du biodiesel.



## CONCLUSION

L'amorce du partenariat public-privé grâce au GIS Génoplante, amplifié au sein du PIA 1 accompagné par le GIS Biotechnologies Vertes a permis de créer et de consolider une communauté robuste de chercheurs et de sélectionneurs en France, envoyée à l'étranger. C'est un atout primordial pour la recherche et pour l'innovation.

Si les impacts en termes de produits sur le marché sont encore peu visibles, car le développement d'une variété nouvelle dure a *minima* une dizaine d'année, ils sont pourtant déjà réels (ex. les OAD). Les variétés améliorées résilientes à l'apport en azote et en eau suivront, accompagnées par des systèmes de culture innovants grâce aux avancées en collaboration avec les agronomes. L'ensemble permettra de pratiquer des agricultures durables. La caractérisation du matériel génétique, ressources, lignées, variétés, la mise

au point de méthodes de sélection utilisant les informations génomiques à haute densité et les données de phénotypage précises, ajoutées à la caractérisation des environnements permettra de mettre en accès des variétés résilientes à l'environnement. Ces améliorations ne pourront s'opérer qu'en intensifiant la transdisciplinarité avec les agronomes et les spécialistes de biocontrôle et de biostimulation.

Il convient de noter aussi la création de ressources biologiques et d'outils pour le phénotypage et le traitement des données, qui ont significativement contribué à l'avancée des connaissances. Un autre défi pour la prochaine décennie est de rendre les données acquises en masse : faciles à trouver, accessibles, interopérables et réutilisables, selon le principe FAIR (Findable, Accessible, Interoperable, Reusable).





## LISTE DES PROJETS

### GÉNOPLANTE (1999–2005)

**AF1999-003** Coordinateurs C. Meyer et F. Vedele (INRA) : Identification de nouveaux gènes du métabolisme azoté chez *Arabidopsis thaliana*. Caractérisation et évaluation de leurs potentialités agronomiques

**AF1999-064** Coordinateur A. Gojon (INRA) : Exploration des reprogrammations génétiques chez *Arabidopsis*. Approche comparative SAGE/Filtres ADN des réponses aux stress abiotiques (nutritionnels et UV) et du programme développemental de la graine

**AF2001-092** Coordinatrice F. Vedele (INRA, France) et coordinateur M. Stitt (MPIMP, Allemagne) : Functional genomics of nitrogen utilisation and nitrogen signalling

**AF2001-094** Coordinateurs G. Pelletier (INRA) et M. Stitt (MPIMP) : Exploration de la variabilité naturelle d'*Arabidopsis*

**B04** Coordinateurs F. Vedele (INRA) et C. Tatout (Biogemma) : Amélioration de l'efficacité de l'utilisation de l'azote de la plante modèle aux plantes cultivées

**B06** Coordinateurs F. Tardieu (INRA) et P. Lessard (Biogemma) : Tolérance au déficit hydrique

**BiAF 2001-038** Coordinateurs A. Lecharny (INRA) et P. Perez (Biogemma) : Gènes orphelins de fonction et plantes d'intérêt économique

**CP2P1** Coordinateurs J. Le Gouis (INRA) et T. Ronsin (Limagrain) : Etude du déterminisme génétique de la tolérance à une déficience en azote du blé tendre en combinant des approches QTL, gènes candidats et protéome

**HG1** Coordinateur L. Gentzbittel (ENSAT) : Génomique fonctionnelle de trois cibles clés chez le tournesol : résistance aux maladies, tolérance à la sécheresse et productivité

**CP1P3** Coordinateurs par P. Joudrier (INRA) et X. Sarda (Rhobio) : Obtention d'EST de blé

**Waterless** Coordinateur P. Lessard (Biogemma) : Towards drought tolerance of maize yield: Genetics and genomics of growth maintenance

**ZmS1P1** Coordinateurs E. Huttner puis A. Murigneux (Biogemma) : Séquençage d'EST et Transcript Imaging

**ZmS1P7** Coordinateur P. Perez (Biogemma) : Transformation génétique pour la génomique fonctionnelle chez le maïs.





**ZmS1P8** Coordinateurs J. Joets (INRA) et P. Lessard (Biogemma) : Bioinformatique maïs

**ZmS2P1** Coordinateurs M. Zivy (INRA) et P. Vincourt (Euralis Semences), puis A. Toppan (Biogemma) : Tolérance à la sécheresse chez le maïs

## GÉNOPLANTE 2010 (2005–2010)

**Abrupt** Coordinatrice A. Marion-Poll (INRA) : The role of abscisic acid and reversible protein phosphorylation in drought adaptive responses

**Arcole** Coordinateur X. Pinochet (CETIOM) : Efficiency of oilseed rape nitrogen nutrition during spring: identification of breeding targets

**Convigour** Coordinatrice N. Nesi (INRA) : Controlling variation in germination and seed vigour in oilseed rape for optimal yield stability

**Digenfor** Coordinateur C. Plomion (INRA) : Naturally occurring nucleotide diversity in candidate genes for forest tree adaptation: magnitude, distribution and association with quantitative trait variation

**Dromadair** Coordinateur F. Tardieu (INRA) : DROught adapted MAize : ear Development and leaf ARea

**Eucanet** Coordinatrice J. Grima Pettenati (CNRS) : Eucalypt genomics research network for improved wood properties and adaptation to drought

**FROG** Coordinatrice M. Durand-Tardif (INRA) : Stabilizing yield under abiotic constraints: Functional characterisation of Orphan genes in *A. thaliana* and application to rice

**GEN26** Coordinateur J. Leung (CNRS) : Les mécanismes d'action de l'acide abscissique en réponse à la sécheresse : la régulation post-transcriptionnelle de l'expression de gènes

**Genergy** Coordinatrice N. Nesi (INRA) : Improvement of the oil yield of the rapeseed crop in the context of bio fuel production

**MaizeGS and Yield** Coordinateur B. Hirel (INRA) : Functional validation of the role of the glutamine synthetase during grain filling in maize by an integrated approach combining molecular physiology, proteomic and a transcriptome approaches

**Phenoble** Coordinatrice K. Beauchêne (ARVALIS Institut du Végétal) : Development and utilization of new generation phenotyping tools to analyse genetic determinants of nitrogen fertilisers use efficiency in bread wheat

**PhosphoStim** Coordinateur C. Maurel : Phosphorylation responses of the Arabidopsis root to biotic, abiotic and nutritional stimuli

**PopSec** Coordinatrice M.-B. Bogeat-Triboulot (INRA) : Molecular bases of acclimation and adaptation to water deficit in poplar





**ProtNBlé** Coordinateur S. Lafarge (Biogemma) : Genetic analysis under N limiting conditions of the stability of yield and grain protein content of durum and bread wheat

**RiboRoot** Coordinateur M. Crespi (CNRS) : Involvement of non coding RNAs in the adaptation of root architecture to abiotic stress

**Rlk.O.Me** Coordinateur E. Guiderdoni (CIRAD) : The Rice LRR-RLK PHENOME : their role in stress response and developmental processes through systematic K.O. analysis

**SunyFuel** Coordinateur P. Vincourt (INRA) : Improving sunflower yield and quality for biofuel production by genomics and genetics

**TreeForJoules** Coordinatrice J. Grima-Pettenati (CNRS) : Improving eucalypt and poplar wood properties for bioenergy

**VitSec** Coordinateur F. Barrieu (INRA) : Molecular bases of grapevine adaptation to water deficit

## PROJETS LABELLISÉS PAR LE GIS BV, SOUTENUS PAR L'ANR (2012-2019)

**Adaptom** Coordinatrice M. Causse (INRA) : Diversité et bases génétiques, génomiques et (éco)physiologiques de l'adaptation de la tomate à une limitation en eau et à d'autres stress environnementaux

**AutoAdapt** Coordinatrice C. Masclaux-Daubresse (INRA) : Rôle de l'AUTOphagie dans l'ADAPTation des plantes aux limitations en nitrate ou sulfate dans leur environnement

**Cassis** Coordinatrice M. Boudsocq (CNRS) : Calcium-dependent signalling in plant adaptation to environmental stresses

**IMANA** Coordinatrice A. Krapp (INRA) : Identification de régulations moléculaires majeures impliquées dans l'adaptation des plantes à la disponibilité en azote

**Incite** Coordinateur R. Barnard (INRA) : Réponse intégrée des interactions entre plante, microorganismes du sol et cycle de l'azote aux régimes de précipitation

**Mirga** Coordinateur C. Salon (INRA) : Architecture et croissance du système racinaire du maïs

**NiCe** Coordinateur T. Girin (INRA) : Dissection moléculaire de la réponse au Nitrate chez les Céréales

**NoStressWall** Coordinatrice A. Lucau (Univ. Lille) : NOuvelles informations sur l'effet d'un STRESS hydrique sur la PAROI cellulaire

**Stressnet** Coordinateur J. Jimenez-Gomez (INRA) : Next generation genetics to identify regulatory networks involved in responses to single stresses and their combination in Arabidopsis





## PROGRAMME INVESTISSEMENT D'AVENIR, PROJETS LABELLISÉS PAR LE GIS BV (2011-2020)

**AKER** Coordinateur C. Huyghe (INRA) : Innover pour une filière française durable : Réinvestir la diversité allélique de la betterave par le développement de nouveaux outils -omics et de nouvelles stratégies de sélection

**AMAIZING** Coordinateur A. Charcosset (INRA) : Développer de nouvelles variétés de maïs pour une agriculture durable : une approche intégrée de la génomique à la sélection

**BFF** Coordinateur H. Höfte (INRA) : Biomasse pour le futur

**BREEDWHEAT** Coordinateur J. Le Gouis (INRA) : Développer de nouvelles variétés de blé pour une agriculture durable : une approche intégrée de la génomique à la sélection

**PeaMUST** Coordinatrice J. Burstin (INRA) : Adaptation Multi-STress et Régulations biologiques pour l'amélioration du rendement et de la stabilité du pois protéagineux

**PHENOME** Coordinateur F. Tardieu (INRA) : Réseau français de phénomique végétale

**RAPSODYN** Coordinatrice N. Nesi (INRA) : Optimisation de la teneur et du rendement en huile chez le colza cultivé sous contrainte azotée : accélération de la sélection de variétés adaptées grâce à des approches de génétique et de génomique

**SUNRISE** Coordinateur N. Langlade (INRA) : Ressources génétiques de Tournesol pour l'amélioration de la stabilité de production d'huile sous contrainte hydrique





- ABA** : Acide Abscissique  
**AF** : Analyse Fonctionnelle  
**AFLP** : Amplified Fragment Length Polymorphism  
**AMT** : Ammonium Transporter  
**ANR** : Agence Nationale de la Recherche  
**AQP** : Aquaporine  
**ARNm** : Acide Ribonucléique messenger  
**BFF** : Biomass For the Future  
**Bi** : Bioinformatique  
**BIL** : Backcross Inbred Line  
**cDNA** : ADN complémentaire  
**CETIOM** : Centre Technique Interprofessionnel des Oléagineux Métropolitains  
**Ci** : Cibles  
**CNRS** : Centre National de la Recherche Scientifique  
**CO<sub>2</sub>** : Dioxyde de Carbone  
**CPK** : Calcium-dependant Protein Kinase  
**CYMMIT** : International Maize and Wheat Improvement Center  
**C<sub>3</sub>** : Fixation du carbone en une molécule à trois C  
**C<sub>4</sub>** : Fixation du carbone en une molécule à quatre C  
**eQTL** : QTL d'expression de gènes  
**ENSAT** : Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse  
**EPPN** : European Plant Phenotyping Network  
**ERA-PG** : European Research Area network for coordinating action in plant sciences-Plant Genomics  
**EST** : Expressed Sequenced Tag  
**GABA** : acide -aminobutyrique  
**GABI** : Genomanalyse im biologischen System Pflanze  
**GIS BV** : Groupement d'Intérêt Scientifique Biotechnologies Vertes  
**GoGAT** : Glutamate synthétase  
**GOP** : Colza  
**GS** : Glutamine Synthétase  
**GWAS** : Genome-Wide Association Study  
**G\*E** : Interaction Génotype-Environnement  
**HG** : Tournesol  
**INBS** : Infrastructures Nationales en Biologie et Santé  
**INRA** : Institut National de la Recherche Agronomique  
**ITEC** : International Triticeae EST Consortium  
**KBBE** : Knowledge Based Bio-Economy  
**LPr** : Conductivité Hydraulique Racinaire  
**LRR-RLK** : Leucine Rich Repeats Receptor-Like Kinase  
**LTP** : Lipid Transfer Protein  
**MAGIC** : Multi-parent Advanced Generation InterCross  
**MPIMP** : Max-Planck-Institut für Molekulare Pflanzenphysiologie  
**NIRS** : Near InfraRed Spectroscopy  
**NLP** : Nodule Inception-Like Protein  
**NO** : Nouveaux Outils  
**NR** : Nitrate Réductase  
**NRT** : Transporteur de nitrate  
**NUE** : Nitrogen Use Efficiency - Efficacité d'utilisation de l'azote  
**OAD** : Outil d'aide à la décision.  
**Os** : Riz  
**OST** : Open Stomata  
**p-CA** : acide para-coumarique  
**Pea** : Pois  
**PEG** : polyéthylène glycol  
**PEPC** : Phosphoenolpyruvate carboxylase  
**PIA** : Programme d'Investissement d'Avenir  
**PIP** : Plasma membrane Intrinsic Protein  
**PLANT-KBBE** : PLant Alliance for Novel Technologies - towards implementing the Knowledge-Based Bio-Economy in Europe  
**QTL** : Quantitative Trait Locus  
**RIL** : Recombinant Inbred Line  
**SAGE** : Serial Analysis of Gene Expression  
**SNF** : Sucrose Non-Fermenting  
**SNP** : Single Nucleotide Polymorphism  
**SnRK** : SNF Related Kinase  
**UBA** : U-rich Binding Protein1-Associated Protein  
**WUE** : Water Use Efficiency - Efficacité d'utilisation en eau  
**Zm** : Maïs





## BIBLIOGRAPHIE

Andrello M, Henry K, Devaux P, Desprez B, Manel S (2016) **Taxonomic, spatial and adaptive genetic variation of Beta section Beta**. Theor Appl Genet 129 (2):257-271. doi: 10.1007/s00122-015-2625-7

Andrianasolo FN, Casadebaig P, Langlade N, Debaeke P, Maury P (2016) **Effects of plant growth stage and leaf aging on the response of transpiration and photosynthesis to water deficit in sunflower**. Functional Plant Biology 43 (8):797-805. doi:https://doi.org/10.1071/FP15235

Andrianasolo FN, Champolivier L, Maury P, Debaeke P (2017) **Analysis of source and sink dynamics involved in oil and protein accumulation in sunflower achenes using a bi-linear model**. Field Crops Research 201:200-209. doi:https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.10.020

Bahrman N, Le Gouis J, Negroni L, Amilhat L, Leroy P, Laine AL, Jaminon O (2004) **Differential protein expression assessed by two-dimensional gel electrophoresis for two wheat varieties grown at four nitrogen levels**. Proteomics 4 (3):709-719. doi:10.1002/pmic.200300571

Barillot R, Chambon C, Andrieu B (2016a) **CN-Wheat, a functional-structural model of carbon and nitrogen metabolism in wheat culms after anthesis. I. Model description**. Annals of botany. doi:10.1093/aob/mcw143

Barillot R, Chambon C, Andrieu B (2016b) **CN-Wheat, a functional-structural model of carbon and nitrogen metabolism in wheat culms after anthesis. II. Model evaluation**. Annals of botany. doi:10.1093/aob/mcw144

Bartholome J, Mabilia A, Savelli B, Bert D, Brendel O, Plomion C, Gion JM (2015) **Genetic architecture of carbon isotope composition and growth in Eucalyptus across multiple environments**. The New phytologist 206 (4):1437-1449. doi:10.1111/nph.13301

Bedon F, Majada J, Feito I, Chaumeil P, Dupuy JW, Lomenech AM, Barre A, Gion JM, Plomion C (2011) **Interaction between environmental factors affects the accumulation of root proteins in hydroponically grown Eucalyptus globulus (Labill.)**. Plant physiology and biochemistry : PPB 49 (1):69-76. doi:10.1016/j.plaphy.2010.09.020

Ben Amor B, Wirth S, Merchan F, Laporte P, d'Aubenton-Carafa Y, Hirsch J, Maizel A, Mallory A, Lucas A, Deragon JM, Vaucheret H, Thermes C, Crespi M (2009) **Novel long non-protein coding RNAs involved in Arabidopsis differentiation and stress responses**. Genome research 19 (1):57-69. doi:10.1101/gr.080275.108

Bertheloot J, Cournede PH, Andrieu B (2011a) **NEMA, a functional-structural model of nitrogen economy within wheat culms after flowering. I. Model description**. Annals of botany 108 (6):1085-1096.





doi:10.1093/aob/mcr119

Bertheloot J, Martre P, Andrieu B (2008) **Dynamics of light and nitrogen distribution during grain filling within wheat canopy.** *Plant physiology* 148 (3):1707-1720. doi:10.1104/pp.108.124156

Bertheloot J, Wu Q, Cournede PH, Andrieu B (2011b) **NEMA, a functional-structural model of nitrogen economy within wheat culms after flowering. II. Evaluation and sensitivity analysis.** *Annals of botany* 108 (6):1097-1109. doi:10.1093/aob/mcr125

Blanchet N, Casadebaig P, Debaeke P, Durufle H, Gody L, Gosseau F, Langlade NB, Maury P (2018) **Data describing the eco-physiological responses of twenty-four sunflower genotypes to water deficit.** *Data Brief* 21:1296-1301. doi:10.1016/j.dib.2018.10.045

Bonnot T, Bancel E, Alvarez D, Davanture M, Boudet J, Pailloux M, Zivy M, Ravel C, Martre P (2017) **Grain subproteome responses to nitrogen and sulfur supply in diploid wheat *Triticum monococcum* ssp. *monococcum*.** *The Plant journal* 91 (5):894-910. doi:10.1111/tpj.13615

Bouchabke-Coussa O, Quashie ML, Seoane-Redondo J, Fortabat MN, Gery C, Yu A, Linderme D, Trouverie J, Granier F, Teoule E, Durand-Tardif M (2008) **ESKIMO1 is a key gene involved in water economy as well as cold acclimation and salt tolerance.** *BMC plant biology* 8:125. doi:10.1186/1471-2229-8-125

Bouchabke O, Tardieu F, Simonneau T (2006) **Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand under moderate irrigation but not in water-saturated soil.** *Plant, cell & environment* 29 (6):1138-1148. doi:10.1111/j.1365-3040.2005.01494.x

Bouchet AS, Laperche A, Bissuel-Belaygue C, Baron C, Morice J, Rousseau-Gueutin M, Dheu JE, George P, Pinochet X, Foubert T, Maes O, Dugue D, Guinot F, Nesi N (2016) **Genetic basis of nitrogen use efficiency and yield stability across environments in winter rapeseed.** *BMC Genet* 17 (1):131. doi:10.1186/s12863-016-0432-z

Bouchet AS, Nesi N, Bissuel C, Bregeon M, Laripe A, Navier H, Ribière N, Orsel M, Grezes-Besset B, Renard M, Laperche A (2014) **Genetic control of yield and yield components in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) grown under nitrogen limitation.** *Euphytica* 199:183-205. doi:10.1007/s10681-014-1130-4

Boyer JS (1982) **Plant Productivity and Environment.** *Science* 218 (4571):443-448. doi:10.1126/science.218.4571.443

Brichet N, Fournier C, Turc O, Strauss O, Artzet S, Pradal C, Welcker C, Tardieu F, Cabrera-Bosquet L (2017) **A robot-assisted imaging pipeline for tracking the growths of maize ear and silks in a high-throughput phenotyping platform.** *Plant Methods* 13:96. doi:10.1186/s13007-017-0246-7

Caldeira CF, Bosio M, Parent B, Jeanguenin L, Chaumont F, Tardieu F (2014) **A hydraulic model is compatible with rapid changes in leaf elongation under fluctuating evaporative demand and soil water status.** *Plant physiology* 164 (4):1718-1730. doi:10.1104/pp.113.228379

Cohen D, Bogeat-Triboulot MB, Tisserant E, Balzergue S, Martin-Magniette ML, Lelandais G, Ningre N,





Renou JP, Tamby JP, Le Thiec D, Hummel I (2010) **Comparative transcriptomics of drought responses in Populus: a meta-analysis of genome-wide expression profiling in mature leaves and root apices across two genotypes.** BMC genomics 11:630. doi:10.1186/1471-2164-11-630

Cohen D, Bogeat-Triboulot MB, Vialet-Chabrand S, Merret R, Courty PE, Moretti S, Bizet F, Guilliot A, Hummel I (2013) **Developmental and environmental regulation of Aquaporin gene expression across Populus species: divergence or redundancy?** PloS one 8 (2):e55506. doi:10.1371/journal.pone.0055506

Constantinescu D, Memmah MM, Vercambre G, Genard M, Baldazzi V, Causse M, Albert E, Brunel B, Valsecia P, Bertin N (2016) **Model-Assisted Estimation of the Genetic Variability in Physiological Parameters Related to Tomato Fruit Growth under Contrasted Water Conditions.** Frontiers in plant science 7:1841. doi:10.3389/fpls.2016.01841

Coupel-Ledru A, Lebon E, Christophe A, Gallo A, Gago P, Pantin F, Doligez A, Simonneau T (2016) **Reduced nighttime transpiration is a relevant breeding target for high water-use efficiency in grapevine.** Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 113 (32):8963-8968. doi:10.1073/pnas.1600826113

Coupel-Ledru A, Tyerman SD, Masclef D, Lebon E, Christophe A, Edwards EJ, Simonneau T (2017) **Abscisic Acid Down-Regulates Hydraulic Conductance of Grapevine Leaves in Isohydic Genotypes Only.** Plant physiology 175 (3):1121-1134. doi:10.1104/pp.17.00698

Di Berardino J, Marmagne A, Berger A, Yoshimoto K, Cueff G, Chardon F, Masclaux-Daubresse C, Reisdorf-Cren M (2018) **Autophagy controls resource allocation and protein storage accumulation in Arabidopsis seeds.** Journal of experimental botany 69 (6):1403-1414. doi:10.1093/jxb/ery012

di Pietro M, Vialaret J, Li GW, Hem S, Prado K, Rossignol M, Maurel C, Santoni V (2013) **Coordinated post-translational responses of aquaporins to abiotic and nutritional stimuli in Arabidopsis roots.** Molecular & cellular proteomics : MCP 12 (12):3886-3897. doi:10.1074/mcp.M113.028241

Dievart A, Gilbert N, Droc G, Attard A, Gourgues M, Guiderdoni E, Perin C (2011) **Leucine-rich repeat receptor kinases are sporadically distributed in eukaryotic genomes.** BMC evolutionary biology 11:367. doi:10.1186/1471-2148-11-367

Dievart A, Perin C, Hirsch J, Bettembourg M, Lanau N, Artus F, Bureau C, Noel N, Droc G, Peyramard M, Pereira S, Courtois B, Morel JB, Guiderdoni E (2016) **The phenome analysis of mutant alleles in Leucine-Rich Repeat Receptor-Like Kinase genes in rice reveals new potential targets for stress tolerant cereals.** Plant science 242:240-249. doi:10.1016/j.plantsci.2015.06.019

Diouf IA, Derivot L, Bitton F, Pascual L, Causse M (2018) **Water Deficit and Salinity Stress Reveal Many Specific QTL for Plant Growth and Fruit Quality Traits in Tomato.** Frontiers in plant science 9:279. doi:10.3389/fpls.2018.00279

El Hage F, Legland D, Borrega N, Jacquemot MP, Griveau Y, Coursol S, Mechin V, Reymond M (2018) **Tissue Lignification, Cell Wall p-Coumaroylation and Degradability of Maize Stems Depend on Water Status.** J Agric Food Chem 66 (19):4800-4808. doi:10.1021/acs.jafc.7b05755





Engelhardt IC, Welty A, Blazewicz SJ, Bru D, Rouard N, Breuil MC, Gessler A, Galiano L, Miranda JC, Spor A, Barnard RL (2018) **Depth matters: effects of precipitation regime on soil microbial activity upon rewetting of a plant-soil system.** The ISME journal 12 (4):1061-1071. doi:10.1038/s41396-018-0079-z

Faes P, Niogret MF, Montes E, Le Cahérec F, Bouchereau A, Deleu C (2015) **Transcriptional profiling of genes encoding GABA-transaminases in Brassica napus reveals their regulation by water deficit.** Environmental and Experimental Botany 116:20-31. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.03.005

Fernandez O, Urrutia M, Berton T, Bernillon S, Deborde C, Jacob D, Maucourt M, Maury P, Durufle H, Gibon Y, Langlade NB, Moing A (2019) **Metabolomic characterization of sunflower leaf allows discriminating genotype groups or stress levels with a minimal set of metabolic markers.** Metabolomics 15 (4):56. doi:10.1007/s11306-019-1515-4

Ferrise R, Triossi A, Stratonovitch P, Bindi M, Martre P (2010) **Sowing date and nitrogen fertilisation effects on dry matter and nitrogen dynamics for durum wheat: An experimental and simulation study.** Field Crops Research 117:245-257. doi:doi:10.1016/j.fcr.2010.03.010

Ghelis T, Bolbach G, Clodic G, Habricot Y, Miginiac E, Sotta B, Jeannette E (2008) **Protein tyrosine kinases and protein tyrosine phosphatases are involved in abscisic acid-dependent processes in Arabidopsis seeds and suspension cells.** Plant physiology 148 (3):1668-1680. doi:10.1104/pp.108.124594

Gironde A, Poret M, Etienne P, Trouverie J, Bouchereau A, Le Caherec F, Leport L, Niogret MF, Avice JC (2015) **A Comparative Study of Proteolytic Mechanisms during Leaf Senescence of Four Genotypes of Winter Oilseed Rape Highlighted Relevant Physiological and Molecular Traits for NRE Improvement.** Plants (Basel) 5 (1). doi:10.3390/plants5010001

Gosseau F, Blanchet N, Vares D, Burger P, Campergue D, Colombet C, Gody L, Lievin JF, Mangin B, Tison G, Vincourt P, Casadebaig P, Langlade N (2018) **Heliaphen, an Outdoor High-Throughput Phenotyping Platform for Genetic Studies and Crop Modeling.** Frontiers in plant science 9:1908. doi:10.3389/fpls.2018.01908

Hatzig S, Zaharia LI, Abrams S, Hohmann M, Legoahec L, Bouchereau A, Nesi N, Snowdon RJ (2014) **Early osmotic adjustment responses in drought-resistant and drought-sensitive oilseed rape.** Journal of integrative plant biology 56 (8):797-809. doi:10.1111/jipb.12199

Hatzig SV, Frisch M, Breuer F, Nesi N, Ducournau S, Wagner MH, Leckband G, Abbadi A, Snowdon RJ (2015) **Genome-wide association mapping unravels the genetic control of seed germination and vigor in Brassica napus.** Frontiers in plant science 6:221. doi:10.3389/fpls.2015.00221

Have M, Balliau T, Cottyn-Boitte B, Derond E, Cueff G, Soulay F, Lornac A, Reichman P, Dissmeyer N, Avice JC, Gallois P, Rajjou L, Zivy M, Masclaux-Daubresse C (2018) **Increases in activity of proteasome and papain-like cysteine protease in Arabidopsis autophagy mutants: back-up compensatory effect or cell-death promoting effect?** Journal of experimental botany 69 (6):1369-1385. doi:10.1093/jxb/erx482

Jay S, Baret F, Dutartre D, Malatesta G, Héno S, Comar A, Weiss M, Maupas F (2019) **Exploiting the centimeter resolution of UAV multispectral imagery to improve remote-sensing estimates of canopy**





**structure and biochemistry in sugar beet crops.** Remote Sensing Environment 231. doi:<https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.09.011>

Jeanneau M, Gerentes D, Foueillassar X, Zivy M, Vidal J, Toppan A, Perez P (2002a) **Improvement of drought tolerance in maize: towards the functional validation of the Zm-Asr1 gene and increase of water use efficiency by over-expressing C4-PEPC.** Biochimie 84 (11):1127-1135. doi:10.1016/s0300-9084(02)00024-x

Jeanneau M, Vidal J, Gousset-Dupont A, Lebouteiller B, Hodges M, Gerentes D, Perez P (2002b) **Manipulating PEPC levels in plants.** Journal of experimental botany 53 (376):1837-1845. doi:10.1093/jxb/erf061

Jeudy C, Adrian M, Baussard C, Bernard C, Bernaud E, Bourion V, Busset H, Cabrera-Bosquet L, Cointault F, Han S, Lamboeuf M, Moreau D, Pivato B, Prudent M, Trouvelot S, Truong HN, Vernoud V, Voisin AS, Wipf D, Salon C (2016) **RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation.** Plant Methods 12:31. doi:10.1186/s13007-016-0131-9

Lacube S, Fournier C, Palaffre C, Millet EJ, Tardieu F, Parent B (2017) **Distinct controls of leaf widening and elongation by light and evaporative demand in maize.** Plant, cell & environment 40 (9):2017-2028. doi:10.1111/pce.13005

Lamichhane JR, Constantin J, Aubertot J-N, Dürr C (2019) **Will climate change affect sugar beet establishment of the 21st century? Insights from a simulation study using a crop emergence model.** Field Crops Research 238:64-73. doi:<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.04.022>

Lefebvre V, Fortabat MN, Ducamp A, North HM, Maia-Grondard A, Trouverie J, Boursiac Y, Mouille G, Durand-Tardif M (2011) **ESKIMO1 disruption in Arabidopsis alters vascular tissue and impairs water transport.** PloS one 6 (2):e16645. doi:10.1371/journal.pone.0016645

Legland D, El-Hage F, Mechin V, Reymond M (2017) **Histological quantification of maize stem sections from FASGA-stained images.** Plant Methods 13:84. doi:10.1186/s13007-017-0225-z

Luquet D, Perrier L, Clément Vidal A, Jaffuel S, Verdeil J-L, Roques S, Soutiras A, Baptiste C, Fabre D, Bastianelli D, Bonnal L, Sartre P, Rouan L, Pot D (2019) **Genotypic covariations of traits underlying sorghum stem biomass production and quality and their regulations by water availability: Insight from studies at organ and tissue levels .**GCB Bioenergy 11:444-462. doi:<https://doi.org/10.1111/gcbb.12571>

Ly D, Huet S, Gauffreteau A, Rincant R, Touzy G, Mini A, Jannink J-L, Cormier F, Paux E, Lafarge S, Le Gouis J, Charmet G (2018) **Whole-genome prediction of reaction norms to environmental stress in bread wheat ( Triticum aestivum L.) by genomic random regression.** Field Crops Research 216:32-41. doi:10.1016/j.fcr.2017.08.020

Mangin B, Casadebaig P, Cadic E, Blanchet N, Boniface MC, Carrere S, Gouzy J, Legrand L, Mayjonade B, Pouilly N, Andre T, Coque M, Piquemal J, Laporte M, Vincourt P, Munos S, Langlade NB (2017) **Genetic control of plasticity of oil yield for combined abiotic stresses using a joint approach of crop modeling and genome-wide association.** Plant, cell & environment 40 (10):2276-2291. doi:10.1111/pce.12961





Martin A, Lee J, Kichey T, Gerentes D, Zivy M, Tatout C, Dubois F, Balliau T, Valot B, Davanture M, Terce-Laforge T, Quillere I, Coque M, Gallais A, Gonzalez-Moro MB, Bethencourt L, Habash DZ, Lea PJ, Charcosset A, Perez P, Murigneux A, Sakakibara H, Edwards KJ, Hirel B (2006) **Two cytosolic glutamine synthetase isoforms of maize are specifically involved in the control of grain production.** *The Plant cell* 18 (11):3252-3274. doi:10.1105/tpc.106.042689

Medici A, Szponarski W, Dangeville P, Safi A, Dissanayake IM, Saenchai C, Emanuel A, Rubio V, Lacombe B, Ruffel S, Tanurdzic M, Rouached H, Krouk G (2019) **Identification of Molecular Integrators Shows that Nitrogen Actively Controls the Phosphate Starvation Response in Plants.** *The Plant cell* 31 (5):1171-1184. doi:10.1105/tpc.18.00656

Millet EJ, Kruijjer W, Coupel-Ledru A, Alvarez Prado S, Cabrera-Bosquet L, Lacube S, Charcosset A, Welcker C, van Eeuwijk F, Tardieu F (2019) **Genomic prediction of maize yield across European environmental conditions.** *Nat Genet.* doi:10.1038/s41588-019-0414-y

Millet EJ, Welcker C, Kruijjer W, Negro S, Coupel-Ledru A, Nicolas SD, Laborde J, Bauland C, Praud S, Ranc N, Presterl T, Tuberosa R, Bedo Z, Draye X, Usadel B, Charcosset A, Van Eeuwijk F, Tardieu F (2016) **Genome-Wide Analysis of Yield in Europe: Allelic Effects Vary with Drought and Heat Scenarios.** *Plant physiology* 172 (2):749-764. doi:10.1007/s11306-016-1099-1

Munos S, Cazettes C, Fizames C, Gaymard F, Tillard P, Lepetit M, Lejay L, Gojon A (2004) **Transcript profiling in the chl1-5 mutant of Arabidopsis reveals a role of the nitrate transporter NRT1.1 in the regulation of another nitrate transporter, NRT2.1.** *The Plant cell* 16 (9):2433-2447. doi:10.1105/tpc.104.024380

Orsel M, Chopin F, Leleu O, Smith SJ, Krapp A, Daniel-Vedele F, Miller AJ (2006) **Characterization of a two-component high-affinity nitrate uptake system in Arabidopsis. Physiology and protein-protein interaction.** *Plant physiology* 142 (3):1304-1317. doi:10.1104/pp.106.085209

Orsel M, Moison M, Clouet V, Thomas J, Leprince F, Canoy AS, Just J, Chalhoub B, Masclaux-Daubresse C (2014) **Sixteen cytosolic glutamine synthetase genes identified in the Brassica napus L. genome are differentially regulated depending on nitrogen regimes and leaf senescence.** *Journal of experimental botany* 65 (14):3927-3947. doi:10.1093/jxb/eru041

Oury V, Caldeira CF, Prodhomme D, Pichon JP, Gibon Y, Tardieu F, Turc O (2016) **Is Change in Ovary Carbon Status a Cause or a Consequence of Maize Ovary Abortion in Water Deficit during Flowering?** *Plant physiology* 171 (2):997-1008. doi:10.1104/pp.15.01130

Parent B, Leclere M, Lacube S, Semenov MA, Welcker C, Martre P, Tardieu F (2018) **Maize yields over Europe may increase in spite of climate change, with an appropriate use of the genetic variability of flowering time.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115 (42):10642-10647. doi:10.1073/pnas.1720716115

Perrier L, Rouan L, Jaffuel S, Clement-Vidal A, Roques S, Soutiras A, Baptiste C, Bastianelli D, Fabre D, Dubois C, Pot D, Luquet D (2017) **Plasticity of Sorghum Stem Biomass Accumulation in Response to Water Deficit: A Multiscale Analysis from Internode Tissue to Plant Level.** *Frontiers in plant science*





8:1516. doi:10.3389/fpls.2017.01516

Poitout A, Crabos A, Petrik I, Novak O, Krouk G, Lacombe B, Ruffel S (2018) **Responses to Systemic Nitrogen Signaling in Arabidopsis Roots Involve trans-Zeatin in Shoots.** *The Plant cell* 30 (6):1243-1257. doi:10.1105/tpc.18.00011

Prado SA, Cabrera-Bosquet L, Grau A, Coupel-Ledru A, Millet EJ, Welcker C, Tardieu F, Rincent R, Charcosset A, Moreau L (2018) **Phenomics allows identification of genomic regions affecting maize stomatal conductance with conditional effects of water deficit and evaporative demand.** *Plant, cell & environment* 41 (2):314-326. doi.org/10.1111/pce.13083

Quraishi UM, Abrouk M, Murat F, Pont C, Foucrier S, Desmaizieres G, Confolent C, Riviere N, Charmet G, Paux E, Murigneux A, Guerreiro L, Lafarge S, Le Gouis J, Feuillet C, Salse J (2011) **Cross-genome map based dissection of a nitrogen use efficiency ortho-metaQTL in bread wheat unravels concerted cereal genome evolution.** *The Plant journal* 65 (5):745-756. doi:10.1111/j.1365-313X.2010.04461.x

Rengel D, Arribat S, Maury P, Martin-Magniette ML, Hourlier T, Laporte M, Vares D, Carrere S, Grieu P, Balzergue S, Gouzy J, Vincourt P, Langlade NB (2012) **A gene-phenotype network based on genetic variability for drought responses reveals key physiological processes in controlled and natural environments.** *PloS one* 7 (10):e45249. doi:10.1371/journal.pone.0045249

Reymond M, Muller B, Leonardi A, Charcosset A, Tardieu F (2003) **Combining quantitative trait Loci analysis and an ecophysiological model to analyze the genetic variability of the responses of maize leaf growth to temperature and water deficit.** *Plant physiology* 131 (2):664-675. doi:10.1104/pp.013839

Rimbert H, Darrier B, Navarro J, Kitt J, Choulet F, Leveugle M, Duarte J, Riviere N, Eversole K, Le Gouis J, Davassi A, Balfourier F, Le Paslier MC, Berard A, Brunel D, Feuillet C, Poncet C, Sourdille P, Paux E (2018) **High throughput SNP discovery and genotyping in hexaploid wheat.** *PloS one* 13 (1):e0186329. doi:10.1371/journal.pone.0186329

Rincent R, Charpentier JP, Faivre-Rampant P, Paux E, Le Gouis J, Bastien C, Segura V (2018) **Phenomic Selection Is a Low-Cost and High-Throughput Method Based on Indirect Predictions: Proof of Concept on Wheat and Poplar.** *G3 (Bethesda)* 8 (12):3961-3972. doi:10.1534/g3.118.200760

Schjoerring JK, Bock JGH, Gammelvind L, Jensen CR, Mogensen VO (1995) **Nitrogen incorporation and remobilization in different shoot components of field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) as affected by rate of nitrogen application and irrigation.** *Plant and Soil* 177 (2):255-264. doi:https://doi.org/10.1007/BF00010132

Segonzac C, Boyer JC, Ipotesi E, Szponarski W, Tillard P, Touraine B, Sommerer N, Rossignol M, Gibrat R (2007) **Nitrate efflux at the root plasma membrane: identification of an Arabidopsis excretion transporter.** *The Plant cell* 19 (11):3760-3777. doi:10.1105/tpc.106.048173

Sorin C, Leport L, Cambert M, Bouchereau A, Mariette F, Musse M (2016) **Nitrogen deficiency impacts on leaf cell and tissue structure with consequences for senescence associated processes in *Brassica napus*.** *Bot Stud* 57 (1):11. doi:10.1186/s40529-016-0125-y





Tardieu F, Cabrera-Bosquet L, Pridmore T, Bennett M (2017) **Plant Phenomics, From Sensors to Knowledge**. *Curr Biol* 27 (15):R770-r783. doi:10.1016/j.cub.2017.05.055

Turc O, Bouteille M, Fuad-Hassan A, Welcker C, Tardieu F (2016) **The growth of vegetative and reproductive structures (leaves and silks) respond similarly to hydraulic cues in maize**. *The New phytologist* 212 (2):377-388. doi:10.1111/nph.14053

Virloquet L, El Hage F, Griveau Y, Jacquemot MP, Gineau E, Baldy A, Legay S, Horlow C, Combes V, Bauland C, Palafre C, Falque M, Moreau L, Coursol S, Mechin V, Reymond M (2019) **Water Deficit-Responsive QTLs for Cell Wall Degradability and Composition in Maize at Silage Stage**. *Frontiers in plant science* 10:488. doi:10.3389/fpls.2019.00488

Vlad F, Rubio S, Rodrigues A, Sirichandra C, Belin C, Robert N, Leung J, Rodriguez PL, Lauriere C, Merlot S (2009) **Protein phosphatases 2C regulate the activation of the Snf1-related kinase OST1 by abscisic acid in Arabidopsis**. *The Plant cell* 21 (10):3170-3184. doi:10.1105/tpc.109.069179

Voisin AS, Reidy B, Parent B, Rolland G, Redondo E, Gerentes D, Tardieu F, Muller B (2006) **Are ABA, ethylene or their interaction involved in the response of leaf growth to soil water deficit? An analysis using naturally occurring variation or genetic transformation of ABA production in maize**. *Plant, cell & environment* 29 (9):1829-1840. doi:10.1111/j.1365-3040.2006.01560.x

Welcker C, Sadok W, Dignat G, Renault M, Salvi S, Charcosset A, Tardieu F (2011) **A common genetic determinism for sensitivities to soil water deficit and evaporative demand: meta-analysis of quantitative trait Loci and introgression lines of maize**. *Plant physiology* 157 (2):718-729. doi:10.1104/pp.111.176479





GIS Biotechnologies Vertes  
28 rue du Docteur Finlay  
75015 Paris

[www.gisbiotechnologiesvertes.com](http://www.gisbiotechnologiesvertes.com)

*Crédits photos : GIS BV*

*Juillet 2020*



C

H

O

[www.gisbiotechnologiesvertes.com](http://www.gisbiotechnologiesvertes.com)



  
GIS bV  
biotechnologies vertes