

Déterminismes physiologique et génétique de l'utilisation de l'eau chez la vigne

Aude Coupel-Ledru

▶ **To cite this version:**

Aude Coupel-Ledru. Déterminismes physiologique et génétique de l'utilisation de l'eau chez la vigne. Biologie végétale. Institut National d'Etudes Supérieures Agronomiques de Montpellier, 2015. Français. NNT : . tel-02794935

HAL Id: tel-02794935
https://hal.inrae.fr/tel-02794935

Submitted on 5 Jun 2020

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

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

Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques
Montpellier SupAgro

THÈSE

Pour l'obtention du grade de

Docteur

Préparée au sein de l'école doctorale SIBAGHE
Et de l'unité de recherche LEPSE
Spécialité : **Biologie Intégrative des Plantes**

Déterminismes physiologique et génétique de l'utilisation de l'eau chez la vigne

---

Physiological and genetic determinisms of water-use in grapevine

---

Présentée par Aude COUPEL-LEDRU

Thèse dirigée par Thierry SIMONNEAU et co-encadrée par Eric LEBON

Soutenue le 3 novembre 2015 devant le jury composé de

Mme Béatrice TEULAT	Maître de Conférences, AgroCampus Ouest	Rapporteur
M. Didier LE THIEC	Directeur de Recherche, INRA Nancy	Rapporteur
M. Jean-Michel BOURSIQUOT	Professeur, Montpellier SupAgro	Président du jury
Mme Evelyne COSTES	Directeur de Recherche, INRA Montpellier	Examinateur
Mme Nathalie OLLAT	Ingénieur de Recherche, INRA Bordeaux	Examinateur
M. Thierry SIMONNEAU	Directeur de Recherche, INRA Montpellier	Directeur de thèse

Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques
Montpellier SupAgro

THÈSE

Pour l'obtention du grade de

Docteur

Préparée au sein de l'école doctorale SIBAGHE
Et de l'unité de recherche LEPSE
Spécialité : **Biologie Intégrative des Plantes**

Déterminismes physiologique et génétique de l'utilisation de l'eau chez la vigne

---

Physiological and genetic determinisms of water-use in grapevine

---

Présentée par Aude COUPEL-LEDRU

Thèse dirigée par Thierry SIMONNEAU et co-encadrée par Eric LEBON

Soutenue le 3 novembre 2015 devant le jury composé de

Mme Béatrice TEULAT	Maître de Conférences, AgroCampus Ouest	Rapporteur
M. Didier LE THIEC	Directeur de Recherche, INRA Nancy	Rapporteur
M. Jean-Michel BOURSIQUOT	Professeur, Montpellier SupAgro	Examinateur
Mme Evelyne COSTES	Directeur de Recherche, INRA Montpellier	Examinateur
Mme Nathalie OLLAT	Ingénieur de Recherche, INRA Bordeaux	Examinateur
M. Thierry SIMONNEAU	Directeur de Recherche, INRA Montpellier	Directeur de thèse

LABORATOIRE D'ACCUEIL

LEPSE

Laboratoire d'Écophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux
UMR 759 INRA / Montpellier SupAgro
IBIP – Institut de Biologie Intégrative des Plantes
Bâtiment 7
2 place Viala
34060 Montpellier cedex 1
FRANCE

HOST LABORATORY

LEPSE

Ecophysiology Laboratory of Plants under Environmental Stresses
UMR 759 INRA / Montpellier SupAgro
IBIP – Institute for Plant Integrative Biology
Bâtiment 7
2 place Viala
34060 Montpellier cedex 1
FRANCE

Abstract

In Mediterranean regions, water scarcity associated with climate change particularly threatens the sustainability of viticulture. Breeding grapevine for reduced water use and maintained production is therefore of major interest. This requires a comprehensive knowledge of the plant physiological responses to drought. In this study we focused on the determinism of transpiration rate as a key trait regulating water status in plant tissues, and on its relationship with water-use efficiency (WUE). We used a F1 progeny from a cross between cultivars Syrah and Grenache and combined powerful phenotyping tools on potted plants submitted to either well-watered or mild deficit conditions with quantitative genetics (for QTL detection) and physiological experiments. Analysis of the genetic control of water status maintenance in the plant, more or less efficient under soil water deficit (i.e. iso- or anisohydric), revealed a dual physiological determinism with a key role for plant hydraulic conductance beside that of stomatal control of transpiration. An indirect role of abscisic acid on stomatal conductance was also evidenced, mediated by the downregulation of leaf hydraulic conductance, with a genetic variability which correlated with genetic variation in iso- or aniso-hydric behaviour. We then revealed wide genetic variations in nocturnal transpiration, which correlated with variations in water use efficiency, and identified corresponding genetic and physiological determinants. In a final switch to the field, we showed consistency between QTLs detected for daytime WUE in pots and in the vineyard. Beyond the potential interest of the QTLs detected in this study for breeding prospects, this work demonstrated the benefits of quantitative genetics to shed light on ecophysiological and physiological processes.

Key-words: Water deficit, isohydric, transpiration, hydraulic conductance, abscisic acid, water-use efficiency, nighttime transpiration, stomata, cuticle, QTL, *Vitis vinifera* L.

Résumé

La raréfaction des ressources en eau associée au changement climatique menace particulièrement la durabilité de la viticulture en climat Méditerranéen. Pour y faire face, la création ou le choix de cépages économes en eau et suffisamment vigoureux en cas de déficit hydrique se présente comme un levier important. Une compréhension approfondie des mécanismes qui gouvernent le maintien de l'état hydrique par la plante est indispensable pour avancer dans cette direction. Dans ce travail les déterminants génétiques et physiologiques de l'utilisation de l'eau ont été explorés chez la vigne. Une descendance F1, issue d'un croisement entre les cépages Syrah et Grenache, a été soumise à deux scénarios hydriques dans des pots (bonne irrigation et déficit modéré) en combinant de nouveaux outils de phénotypage, une démarche de génétique quantitative (pour la détection de QTLs) et des approches physiologiques. L'analyse de l'architecture génétique du maintien du potentiel hydrique par la plante, plus ou moins efficace en cas de déficit hydrique (i.e. iso- ou aniso-hydrique), a révélé un double déterminisme, impliquant non seulement la régulation stomatique de la transpiration mais également le maintien de la conductance hydraulique à travers la plante. Nous avons démontré l'existence d'une action indirecte de l'acide abscissique sur la fermeture stomatique à travers une diminution de la conductance hydraulique dans la feuille avec une variabilité génétique reliée aux comportements iso- ou aniso-hydriques. Par ailleurs, nous avons mis en évidence une variabilité génétique importante de la transpiration nocturne, liée à celle de l'efficience d'utilisation de l'eau, avec des déterminants génétiques et physiologiques que nous avons identifiés. Au-delà de l'utilité des QTLs détectés pour l'amélioration variétale, les résultats originaux de ce travail démontrent l'intérêt de la génétique quantitative pour progresser dans la compréhension de mécanismes physiologiques.

Mots-Clés: Déficit hydrique, isohydrique, transpiration, conductance hydraulique, acide abscissique, efficience d'utilisation de l'eau, transpiration nocturne, stomate, cuticule, QTL, *Vitis vinifera* L.

À mes parents, Nicole et Jacques

À Solange

REMERCIEMENTS

Je remercie Béatrice Teulat et Didier Le Thiec d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce manuscrit, ainsi que Jean-Michel Boursiquot, Evelyne Costes et Nathalie Ollat de compléter la composition du jury.

Il y a tout juste trois ans, s'achevait mon stage de fin d'études ici même, au LEPSE. Je terminais alors l'écriture de mon mémoire et de mes remerciements par ces mots : « L'aventure ne fait que commencer ». Et quelle aventure ! Je ne mesurais probablement pas encore la justesse de cette phrase. Véritable tranche de vie, ces trois années de thèse ont d'abord été une aventure professionnelle. J'ai eu la chance d'évoluer dans un cadre scientifique d'une qualité remarquable et dans un contexte de travail particulièrement stimulant. Cette aventure a aussi et peut-être surtout été humaine. Rencontres, débats, échanges, partage, complicités… Toutes les personnes qui ont partagé un bout de ce chemin avec moi ont contribué à ma propre construction. C'est pourquoi je me livre à l'exercice des remerciements avec beaucoup de plaisir et une extrême gratitude envers tous ceux qui ont façonné cette si belle aventure.

Mes premiers remerciements s'adressent à Thierry Simonneau, mon directeur de thèse. Difficile de synthétiser ce que j'ai appris pendant ces trois ans (et avant) à tes côtés. Je retiendrai d'abord ta grande implication dans les expérimentations, à l'image d'une passion intacte pour tester, mesurer, et comprendre comment fonctionnent les plantes, et ce malgré les nombreuses occupations d'un chercheur accompli. Merci pour ce bel exemple que j'espère avoir la chance de suivre. Je me dois également de saluer ton esprit critique qui m'a appris à toujours élever les discussions. Je te suis très reconnaissante de la confiance et de l'autonomie que tu m'as accordées, qui m'ont permis de façonner ce travail à ma façon tout en te rendant toujours disponible pour échanger et avancer ensemble. Merci pour ce passionnant sujet de thèse et l'encadrement de haute tenue que tu as assuré.

Je remercie de la même façon Eric Lebon, qui a fait partie intégrante de mon co-encadrement. Merci d'avoir embarqué dans l'aventure et d'y avoir apporté ton expertise impressionnante, ton enthousiasme et ta curiosité scientifique. Comme Thierry, tu as consacré un temps fou aux mesures sur la *pop* en y apportant ton regard aiguisé sur la vigne, ce qui a largement conforté mon goût pour les manips et mon envie de comprendre cette plante. Merci pour le temps passé sur un fameux jeu de données qui, il faut bien le dire, m'ont donné une belle leçon de persévérance. Merci pour la spontanéité de nos échanges et les discussions passionnées dont tu as le secret (sans oublier ton improvisation sur 'Take Five', qui restera un grand souvenir).

J'adresse également mes remerciements à Angélique Christophe, troisième pilier de l'aventure de tous les jours. Travailler à tes côtés a été un atout considérable. Merci pour ton dynamisme, ton appui quotidien et tes conseils avisés. Merci d'avoir participé à toutes les facettes de ce travail en y apportant toujours la juste dose d'enthousiasme pour motiver les troupes. Au-delà des considérations purement scientifiques, je te remercie de tout cœur pour tes conseils et ton soutien, nos petites (et plus souvent longues) conversations au détour d'une tasse de thé ont été de vraies bouffées d'air frais pendant ces trois ans.

Merci à tous les trois pour la simplicité et la grande humanité avec laquelle vous animez ETAP. Travailler au sein de l'équipe pendant ces trois années a été un immense plaisir.

J'ai eu la chance de bénéficier d'un solide réseau de collaborations qui m'a permis de combiner la génétique à l'écophysiologie, ce à quoi j'aspirais déjà bien avant que ne se construise mon projet de thèse. Merci à Patrice This d'avoir abondé dans cette direction à l'époque de mon stage en partageant les

outils et participant à la mise en place de cette collaboration. Je remercie vivement Agnès Doligez, mon interlocutrice de tous les jours pour la méthodologie et la théorie de la génétique quantitative. Merci pour ta grande disponibilité et le partage de ton expertise. Je te suis très reconnaissante d'avoir toujours répondu présente pour répondre à mes questions, à mes *s.o.s.* parfois, et pour la qualité de tes conseils et de tes relectures. Ma thèse s'est inscrite en grande partie dans le cadre du projet Laccave, et je remercie vivement Nathalie Ollat et Jean-Marc Touzard qui en ont assuré une animation de qualité. Merci pour les nombreux ateliers et séminaires qui m'ont permis de m'intégrer dans un réseau d'équipes et de disciplines. Nathalie, merci aussi pour tes conseils et les discussions sur le sujet de thèse.

Je remercie Florent Pantin qui, fraîchement arrivé dans l'équipe, a fourni un appui précieux à mon travail. Merci pour tes conseils, ta curiosité scientifique, les discussions qui ont aiguisé ma réflexion, et ta bonne humeur contagieuse.

Dans le même esprit d'interactions, je tiens à remercier l'ensemble des scientifiques du LEPSE pour les nombreux échanges constructifs, non seulement à l'occasion des exposés du mardi mais aussi à tout moment, quand le besoin se présentait. Merci en ce sens à François Tardieu, Claude Welcker, Christine Granier, Pierre Martre, Boris Parent, Olivier Turc, Christian Fournier et Anne Pellegrino. Une ligne dédiée s'impose pour Denis Vile, qui a aussi été un interlocuteur privilégié pour le domptage de R et des statistiques : merci pour tes multiples coups de pouce et ton aide précieuse. J'adresse de sincères remerciements à Bertrand Muller, directeur de l'unité toujours à l'écoute et disponible. Merci d'avoir toujours pris le temps pour me conseiller et m'aiguiller. Merci à tous d'assurer une animation scientifique de si haute tenue au sein du laboratoire.

Je tiens également à remercier les membres de mon comité de thèse qui ont répondu présent pour suivre l'évolution de mon travail et faire avancer le débat. Merci à François Tardieu et Agnès Doligez, de nouveau, et à Elisa Marguerit et Christophe Maurel. Les deux comités ont été d'une aide inestimable pour hiérarchiser les pistes à suivre et alimenter la réflexion.

La masse impressionnante de mesures effectuées n'aurait pu voir le jour sans l'aide précieuse de plusieurs personnes. Je tiens d'abord à saluer l'investissement de toute l'équipe ETAP. Petite de par le nombre, certes, mais d'une efficacité redoutable qui a su faire du haut-débit artisanal une réalité. D'abord les acteurs clés de ces 3 années : Thierry, Eric et Angélique de nouveau, et aussi Philippe P et Philippe H. Ces manips partagées avec vous ont été de grands moments ! Merci à tous de m'avoir suivie dans les marathons de mesures, qui ont bien souvent commencé à l'aube et terminé en pleine nuit, sur le rythme endiablé de Chérie FM (ou de FIP, pour Eric). Philippe Hamard, toujours une idée pour bricoler un nouveau système. Merci pour ton ingéniosité à toute épreuve, tes trouvailles et tes créations qui ont permis bien des exploits de mesures. Tes fameux « hop hop hop » resteront sans aucun doute l'hymne incontournable de nos manips. Philippe Péchier, merci pour ta patience et ton enthousiasme pendant nos longues heures de mesures. Toujours volontaire pour me suivre même dans les plans les plus galères et aux heures les plus incongrues (la palme revient certainement cette fameuse « manip 24h »), ta gentillesse a été un facteur clé dans la réussite de ce travail. Je tiens également à remercier Claudine Morel pour son investissement pendant la « saison 1 », et ceux qui ont tenu des rôles parfois plus ponctuels mais toujours indispensables dans cette trilogie Phenoarch, de l'empotage à la récolte : Victorien Taudou, Suppawadee Sittichai, Cédric Ouvray, Alex Bédiée et Julien Cros. Benoit Valle, merci d'avoir délaissé tes salades pour venir bidouiller des feuilles de vignes, ta bonne humeur (et ta culture musicale pour les *blind tests*) ont apporté beaucoup à la « saison 3 ». Un merci particulier à Anthony Rosello, pour ta grande disponibilité et ta gentillesse chaque fois qu'un coup de main était nécessaire.

Ce travail n'aurait pu voir le jour sans les acteurs éponymes de cette thèse : les plants de vigne. J'adresse mes sincères remerciements à Christian Pons qui a été en quelque sorte la nounou de nos milliers de pots. Merci d'avoir assuré le suivi et l'entretien des plantes sur la zone hors sol tout au long de l'année et fait face aux aléas climatiques et pathologiques pour assurer leur bon état.

Je suis très reconnaissante envers tous ceux qui ont partagé leur expertise technique et scientifique pour mener à bien les expérimentations de ma thèse. Maitriser le grand 'joujou' Phenoarch n'a pas été une tâche facile et je remercie vivement Llorenç Cabrera-Bosquet et Antonin Grau de m'avoir transmis les clés pour être autonome, et d'être toujours venus à la rescousse pour faire face aux problèmes, sans oublier l'aide inestimable apportée pour analyser les jeux de données. Benoit Suard, merci d'avoir géré les caprices des chambres de culture, en cherchant toujours des solutions pour que les manips se passent dans les meilleures conditions. Merci aussi à Stéphane Berthezène, pour ton aide pour installer, désinstaller, calibrer et optimiser le fonctionnement d'une armée de balances. Ces dispositifs ont été des outils clés pour réaliser nos mesures. Merci à Myriam Dauzat, l'experte des échanges gazeux, pour ton aide avec la batterie d'appareils, et tes conseils pour les utiliser au mieux. Après les séquences de travail sur les plantes viennent bien sûr les heures au labo de biochimie, aux côtés de Gaëlle Rolland. Merci Gaëlle pour ton aide et ta patience pour calculer encore et encore des dilutions, dompter le lyophilisateur et, bien sûr, pour ton implication dans les dosages d'ABA. Merci également à Pilar Gago, d'avoir éclairé la réflexion sous l'angle de l'ampélographie et pour ta patience dans le comptage des stomates. Je n'oublie pas les sauveurs de tous les jours face aux petits ou grands problèmes informatiques : Nico Brichet, Joe Mineau et Vincent Nègre. Merci à vous trois pour votre efficacité et votre disponibilité au quotidien.

J'ai eu la chance de faire mes premiers pas dans l'enseignement pendant ces trois années, et je suis très reconnaissante aux différentes personnes qui m'ont offert cette opportunité. Merci à Anne Pellegrino, Florent Pantin, Dominique This et Elsa Ballini. J'ai pris beaucoup de plaisir à découvrir cette facette du métier à vos côtés, et j'espère que l'occasion de réitérer l'expérience se présentera. Je remercie également Jacques David, Jean-Luc Regnard et Isabel Martin Grande qui, depuis l'époque APIMET, se sont toujours intéressés à mon travail et n'ont jamais été bien loin pour me conseiller et m'apporter un coup de pouce chaque fois que c'était nécessaire.

Merci à Marie-Claude Palpacuer et Marie-Françoise Gouraud pour votre réactivité au quotidien et la gentillesse avec laquelle vous allégez les tâches administratives.

J'adresse des remerciements particuliers aux trois stagiaires que j'ai encadrés et qui ont apporté une plus-value certaine à ce travail. Dans l'ordre chronologique, merci d'abord à Victorien Taudou, embarqué en 2013 à la fois dans l'aventure 'haut-débit' puis sur les manips sur feuilles détachées, et à Diane Masclef qui a rejoint l'aventure quelques mois plus tard pour se consacrer aux perfusions d'ABA. Enfin, merci à Agustina Gallo qui s'est appliquée à décortiquer les bases de la transpiration nocturne en 2014. Merci à tous les trois pour le sérieux de votre travail, votre patience et précision dans les mesures et votre bonne humeur quotidienne. Chacun à votre manière, vous m'avez beaucoup appris en termes de pédagogie et j'ai pris un réel plaisir à encadrer votre travail.

J'ai eu l'opportunité de passer 4 mois de ma thèse en Australie, expérience extrêmement enrichissante sur les plans professionnel et personnel. I would like to thank Steve Tyerman for welcoming me in his lab at the University of Adelaide. Thank you so much Steve for trusting me and for the time you spent with me thinking and dissecting K_{leaf} mysteries. I am also very grateful to Everard Edwards from the CSIRO for his enthusiasm in starting collaboration and for his kind welcome to run ABA assays. Thanks to Wendy Sullivan and Annette Boetscher for providing great technical help. Finally, I would like to sincerely thank

Roberta De Bei and Carlos Lopez Rodriguez for making that Australian stay so pleasant and funny: thank you for everything guys!

Viennent ensuite ceux qui colorent le quotidien, les artisans de la bonne humeur qui donnent autant de saveur à la vie du labo.

Je tiens d'abord à remercier les anciens, ceux qui étaient déjà presque docteurs quand je commençais cette thèse et qui, en plus d'être les acteurs de toutes les pauses et sorties des débuts, m'ont donné une réelle envie de réaliser un travail à la hauteur du leur : Cecilio, Grégoire et François. Bien sûr Justine, toujours présente malgré les kilomètres (heureusement skype est là !), merci pour ton amitié, nos séances 'papotages' et tes conseils même à distance. Un énorme merci à tous ceux qui sont toujours là et avec qui l'on ne s'ennuie jamais : Pauline, Garance, Sébastien, Santiago, Anaëlle, Rami, Thomas, Aude, Romain, Vincent, Maëva, Cloé, Guilhem, Agathe, sans oublier les joyeux lurons déjà cités plus tôt : Florent, Denis, Nico, Steph, Joe. Alex (tu l'auras eue cette ligne spéciale !), merci pour ta gentillesse à toute épreuve, les discussions qui font du bien, tes carrés, et ton amitié, tout simplement. Merci Anto d'être toujours présent et de m'avoir tant de fois remonté le moral, merci pour ton art de mettre l'ambiance et de diffuser la bonne humeur. Merci à tous pour les petites pauses qui se sont souvent transformées en grand moments, les soirées et les fameux pots, pour tous ces moments qui ont donné tant de saveur à la vie de tous les jours ! Un immense merci à mes colocataires de bureau, Benoit et Nathalie, et à Emilie notre visiteuse officielle avec sa place attitrée. La vie dans le bureau 54 a été un condensé de bonne humeur, de détente et de fous rires (et de travail quand même, il faut le dire). J'aurais difficilement pu imaginer qu'il soit aussi plaisant de venir travailler tous les jours, même dans les moments les plus difficiles de la thèse. Merci pour votre soutien sans faille et pour toutes nos bêtises (un livre d'or va s'imposer). Benoit, merci aussi d'avoir été le fournisseur officiel de glucides en particulier pendant les derniers jours de rédaction, merci de nous avoir fait tant rire avec tes inventions les plus maniaques et merci d'avoir intégré Roberto à la fine équipe. Nathalie, merci d'être toujours là et d'avoir tant pris soin de moi, même après ton départ. Ton soutien et tes conseils m'ont été tellement précieux. C'est toi le rayon de soleil ! Emilie, merci pour tout ce que l'on a partagé pendant ces trois ans, en avançant ensemble dans l'aventure de la thèse. Merci pour les longues discussions qui font du bien, nos tours de stade entre deux chapitres, merci pour ta folie et pour ta culture zumbesque. Courage pour la fin, tu y es presque. Merci pour votre amitié, tout simplement.

Merci aux copines embarquées en même temps dans des thèses Montpelliéraines : Alix, Sandra et Steph (et merci Agreenium!). Merci aux amis de longue date qui ont toujours été présents et m'ont épaulée sur place ou à distance sans me reprocher tout le temps consacré à cette fameuse thèse : Nina, Aline, Anaïs, Delphine, Axel et Marjo.

Merci à tous ceux que je n'ai pas cités nommément et qui ne sont pas moins importants.

Mes derniers remerciements s'adressent à ma famille, pour son soutien sans bornes dans cette aventure et bien au-delà. Merci Papa et Maman de n'avoir jamais douté, de toujours me pousser et m'encourager pour mener à bien tout ce que j'entreprends. A mes deux Mamies aussi, qui m'ont toujours témoigné leur soutien et ont aussi participé à tout ça un peu malgré elles, sans me tenir rigueur du peu de temps disponible pendant ces trois ans. Merci Solange pour ton soutien sans limites depuis toujours, et pour tes conseils si précieux. Merci à vous d'être là, tout simplement.

Enfin, merci à Llorenç. Impossible de résumer en quelques mots tout ce que ces trois ans à tes côtés ont représenté. Merci d'être toi, et d'être toujours là pour me soutenir et me conseiller. Gracias, por todo.

TABLE OF CONTENTS

25 **FOREWORD**

27 **CONTEXT OF THE THESIS**. Facing drought: a major challenge for viticulture

35 **INTRODUCTION**. On grapevine responses to drought: From the physiological control of plant water status to the definition of breeding targets

37 Abstract

38 1. The basics of primary plant responses to water deficit

38 a. Drops in water potential as a first consequence of water deficit

39 b. Avoiding rupture in water transport: cavitation events threaten hydraulic integrity

40 c. Limiting water losses: Plant shoot adapt to save water

41 d. Sustaining water uptake by root development

42 e. Maintaining water into cells: osmotic adjustment

43 2. Stomatal control of transpiration

43 a. Stomatal response to water deficit

45 b. Limiting water losses under high evaporative demand in the daytime

46 c. Limiting water losses during the night when photosynthesis does not occur

47 3. Water uptake by the roots

47 a. Root development allows the plant to access soil water

47 b. Adaptation of the vascular system transporting water to the organs

47 c. Aquaporins facilitate water transport from one cell to another

48 4. Drought consequences on photosynthesis and growth

48 a. Short term effects: drought disturbs growth before photosynthesis

48 b. Photosynthesis slows down before any change in the photosynthetic machinery: the importance of reduction of CO_2 diffusion through the leaf mesophyll

50 c. Decrease in photosynthesis affects long term production

51 5. Looking for simple targets to characterize grapevine performance under water deficit

51 a. Varieties classification in isohydric or anisohydric types

53 b. Abscisic acid as an integrative biochemical indicator of drought responses?

53 c. Water use efficiency

56 6. Inputs of quantitative genetics in the understanding of plant responses to water deficit

56 a. QTL detection: principles

60 b. QTL studies for responses to water deficit in crop species: an overview

62 c. What about grapevine?

63 d. Towards markers assisted selection?

65 Perspectives

66 References

81 **OBJECTIVES AND OUTLINE**
83 Objectives
84 Outlines
86 References

87 **MATERIAL AND METHODS: AN OUTLINE**
89 1. Plant material: the Syrah × Grenache mapping population
90 2. Water scenarios determination and management
90 a. A potting strategy to facilitate accurate management of soil water content
92 b. Choice of the water scenarios
93 3. Overview of the experimental design
93 a. Optimizing the experimental framework: how to couple high-throughput phenotyping of the S×G progeny to physiological experiments on few contrasted genotypes
95 b. Experimental strategy: coupling growth in a high-throughput facility to measurements in a controlled-environment chamber
97 3. Data control and management
97 4. From QTL detection to detailed studies on a selection of contrasted genotypes within the progeny
98 References

99 **CHAPTER 1.** Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs Grenache × Syrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought
101 Abstract
101 Introduction
102 Material and Methods
102 Plant material and treatments in the greenhouse
102 Image acquisition and analysis
103 Experimental design
103 Measurements of water relations in a controlled-environment chamber
104 Statistical analyses
104 QTL detection
104 Results
104 Mean effects of water treatments
104 Genetic variability within the progeny and comparison with parents
106 Correlations between traits (genotypic values) within the progeny
106 Mixed models and heritability
106 QTL analysis
108 Co-localizations of QTLs and clusters of interest
109 Discussion
109 Phenotyping platforms facilitate the detection of genetic determinism of water relations
109 A genetic origin for (an)isohydric behaviours
112 Transpiration rate under water deficit is genetically controlled but is not tightly correlated with variation in (an)isohydry
113 Conclusions
113 Acknowledgements

113 References
115 Supplementary Data

125 **CHAPTER 2.** Down-regulation of leaf hydraulic conductance by abscisic acid is genetically variable and correlates with iso- or aniso-hydric behaviour in grapevine
127 Abstract
128 Introduction
131 Material and Methods
131 Experiments on 12 grapevine genotypes with contrasting (an)isohydric behaviours; plant material and growth conditions
132 Leaf water potential and transpiration rate of whole plants under controlled conditions in the phenotyping platform
132 ABA sampling in the phenotyping platform and quantification
133 Response of transpiration rate on detached leaves of the 12 genotypes under controlled conditions and determination of K_{leaf} using the Evaporative Flux Method
134 Response of stomatal conductance on detached leaves of the two parental cultivars cultivated in the field and determination of K_{leaf} using high pressure flow meter
135 Statistical analyses
136 Results
136 Two independent methods reveal differential sensitivity of K_{leaf} to ABA between Syrah and Grenache
138 Variability in (an)isohydry for twelve selected genotypes
138 Variability of ABA accumulation and K_{leaf} sensitivity to ABA across genotypes
141 Genetic variation in K_{leaf} sensitivity to ABA correlates with the maintenance of midday leaf water potential and stomatal control of transpiration under water deficit
142 Predicting genotypic response to water stress from ABA content and sensitivities
145 Discussion
145 Differential K_{leaf} sensitivity to ABA: a physiological process involved in the variability of plant response to drought
146 Differential sensitivity to ABA is confirmed by two independent measurements methods of K_{leaf}
148 Towards the understanding of ABA action on leaf hydraulic conductance
149 Conclusion
149 Acknowledgements
149 References
155 Supplementary Data

157 **CHAPTER 3.** Genetic variation in abscisic acid catabolism: any role in the determinism of transpiration and growth responses to drought in a grapevine progeny?
159 Abstract
160 Introduction
163 Material and Methods
163 Plant material
163 Growth conditions and water treatments in greenhouse
164 Determination of biomass increment in the greenhouse
164 Leaf area
164 Transpiration rate in controlled conditions
165 ABA sampling and analysis
166 Statistical analyses

166 QTL detection
168 Results
168 Genetic control of ABA, PA, DPA, transpiration rate and biomass increment
170 Relationships between genetic variations of ABA concentration in xylem sap, transpiration rate and biomass increment under water deficit
172 A major QTL controlling both PA and DPA accumulation
173 Relationship between ABA concentration in the xylem sap and accumulation of its metabolites
175 Relationships between accumulation of ABA catabolites and transpiration rate or biomass increment
176 Discussion
176 Genetic architecture of ABA accumulation
177 Genetic variation in ABA accumulation is related to variation in stomatal control of water losses
177 A weak coordination between genetic controls of ABA content and biomass increment
178 A major locus controlling phaseic acid to dihydrophaseic acid conversion
179 Genetic variation in ABA metabolism has no clear influence on ABA accumulation nor transpiration rate
179 A possible role for DPA in favoring plant growth
180 Conclusion
180 References

187 **CHAPTER 4.** Nighttime transpiration: a relevant target to breed for transpiration efficiency in grapevine?
189 Abstract
189 Introduction
192 Results
192 Transpiration rate at night substantially contributes to water losses under various environments with large differences among genotypes
195 Genetic variation in transpiration efficiency within the progeny correlates with genetic variation in night transpiration
196 QTLs were detected for daytime and nighttime transpiration and for transpiration efficiency
197 Two genomic regions bore QTLs for both nighttime transpiration and TE with opposite allelic effects on each trait
200 Several QTLs found for nighttime and daytime transpiration were independent from each other
200 Allelic variation on QTLs for TE simultaneously conferred higher transpiration efficiency, reduced transpiration at night and maintained or even increased biomass gain.
201 Night transpiration is largely due to water losses through partially opened stomata and, to a lower extent, through the cuticle
203 Discussion
204 Nocturnal transpiration in grapevine: substantial losses under tight genetic control
205 Nighttime, daytime transpiration and growth rates only partly share their genetic determinisms
205 Differences in stomatal opening in the dark grounds the major part of genetic variability in night transpiration within the grapevine progeny
206 Cuticular water losses in the dark: a tight genetic control for a small fraction of E_n
207 Night transpiration plays a key role in the genetic control of TE
209 Conclusion
209 Material and Methods
209 Plant Material

209 Measurements in a phenotyping platform on intact plants of the whole progeny
213 Outdoors measurements on contrasted genotypes
214 Experiments on detached leaves
215 Acknowledgements
215 References
220 Supplemental data

227 **CHAPTER 5.** How to improve QTL detection for water-use efficiency in field conditions with heterogeneous soils? A case study in grapevine confronting genetic variation of carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) in field conditions and direct characterization of water-use efficiency in a phenotyping platform
229 Abstract
229 Introduction
231 Materials and Methods
231 Experimental site and vineyard management
231 Plant material
231 Experimental layout
232 Weather measurements
233 Soil resistivity measurement (ERa)
234 Predawn leaf water potential measurement ($\Psi_{predawn}$)
234 Carbon isotope ratio determination ($\delta^{13}C$)
234 Predawn leaf water potential spatialization and $\delta^{13}C$ correction procedure
236 Statistical analysis
236 QTL detection
238 Results
238 Soil water scenarios
239 Spatial distribution of predawn leaf water potential within the field
240 Relationship between carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) and predawn leaf water potential
241 Effect of irrigation regimes on $\delta^{13}C$ measured on the whole progeny
241 Genetic variability of $\delta^{13}C$
242 QTL detection
243 Discussion
243 Taking into account spatial heterogeneity of soil water deficit within blocks improves statistical power for QTL detection
244 QTL detection in field conditions is partly consistent with results obtained in phenotyping platforms with controlled conditions on potted plants.
245 Predawn leaf water potential measured in control plots at the time when minimal values were reached was the best predictor of $\delta^{13}C$ measured in berry juice
245 Conclusion
245 References

249 **GENERAL CONCLUSION AND PERSPECTIVES**
251 On the QTL detection and its limits in the present study
253 (An)isohydry: where do we stand?
259 Towards the selection of grapevine cultivars tolerant to drought: what should we breed for?

261 Concluding remarks: on the way to selection
263 Concluding comment
263 References

269 **APPENDIX.** Oral presentations in International Conferences

FOREWORD

This thesis was conducted in the Ecophysiology Laboratory of Plants under Environmental Stress (LEPSE) in Montpellier under the supervision of Thierry Simonneau from the National Institute for Agronomic Research (INRA) and the co-supervision of Eric Lebon (INRA). It was funded by Montpellier SupAgro through a grant of the French Ministry of Higher Education and Research.

This thesis benefited from collaboration with the laboratory of Genetic Improvement and Adaptation of Mediterranean and Tropical Plants (AGAP) through Agnès Doligez and Patrice This who shared the genetic maps and their expertise in quantitative genetics.

Part of this work was achieved in Adelaide, Australia, in collaboration with Steve Tyerman (University of Adelaide) and Everard Edwards (CSIRO) during a 4-months stay co-funded by the LEPSE and Montpellier SupAgro on the behalf of the Agreenium consortium (EIR-A).

The manuscript is presented as scientific publications, and is thus written in English.

Note à l'attention du lecteur:

Cette version de la thèse, mise à disposition dans l'espace collectif de l'UMR LEPSE en décembre 2016, est tronquée. La version complète sera mise à disposition à l'issue de l'acceptation de certains articles de la thèse.

D'ici là, vous pouvez retrouver en ligne le contenu des chapitres 1 et 4 publiés avec les références suivantes :

Coupel-Ledru A, Lebon E, Christophe A, Gallo A, Gago P, Doligez E, Pantin F, Simonneau T. 2016. Night-time transpiration is a relevant breeding target for high water-use efficiency in grapevine. *Proceedings of the National Academy of Sciences* ***PNAS*** 113(32): 8963-8968.
Cet article a fait l'objet de communiqués de presse par l'INRA et SupAgro.

Coupel-Ledru A, Lebon E, Christophe A, Doligez A, Cabrera-Bosquet L, Péchier P, This P, Simonneau T. 2014. Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs Grenache×Syrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. *Journal of Experimental Botany* 65: 6205–6218.

Marguerit E, **Coupel-Ledru A**, Barrieu F, Bert PF, Doligez A, Lebon E, This P, Simonneau T, Ollat N. 2014. Architecture génétique de réponses au déficit hydrique chez la Vigne. *Innovations Agronomiques* 38, 48-65.