



## Comment la génétique pourra contribuer à l'adaptation des plantes au déficit hydrique

Georges Pelletier

Directeur de Recherches émérite, INRA, France

Membre de l'Académie des sciences

Membre de l'Académie d'agriculture de France

Manuscrit révisé le 13 septembre 2012 - Publié le 28 octobre 2013

### Résumé

Avec l'augmentation de la population et l'évolution climatique déjà sensible aujourd'hui, la gestion de l'eau en l'agriculture va nécessiter des investissements en terme d'infrastructures (réserves, canaux) d'irrigation (dispositifs de précision) et d'adaptation des espèces (l'amélioration génétique). Pour ce qui concerne le dernier point, il faut se rendre à l'évidence : la nature des végétaux terrestres fait qu'ils consomment des centaines de litres pour produire un kilogramme de matière sèche végétale et cette nature ne pourra pas être modifiée. En revanche la génétique et les biotechnologies peuvent permettre une meilleure gestion de l'eau lors d'épisode de déficit hydrique.

Il est difficile de pratiquer une sélection efficace pour un caractère aussi complexe que la tolérance au déficit hydrique. Des installations expérimentales capables de réaliser des scénarios climatiques en conditions proches des conditions de culture permettraient d'identifier des géniteurs tolérants au stress, première étape pour réaliser l'assemblage des gènes favorables par sélection assistée par marqueurs dans des cultivars.

En s'appuyant sur la connaissance de la physiologie de la plante et la connaissance de la fonction des gènes, des géniteurs tolérants au stress hydrique peuvent être produits par transgénèse. Ainsi on peut limiter les pertes en eau par transpiration des feuilles, augmenter la photosynthèse et favoriser un plus grand développement du système racinaire de façon à prospecter le sol plus en profondeur si celui-ci le permet. Une deuxième voie d'amélioration biotechnologique consiste à rendre les plantes plus tolérantes au stress hydrique par accumulation de métabolites, en prévenant l'entrée en sénescence, ou en protégeant les ARN messagers, ce qui permet aux plantes de poursuivre, au moins partiellement, leur développement pendant les épisodes de déficit hydrique.

**Mots clés :** déficit hydrique, transgénèse, sélection génomique

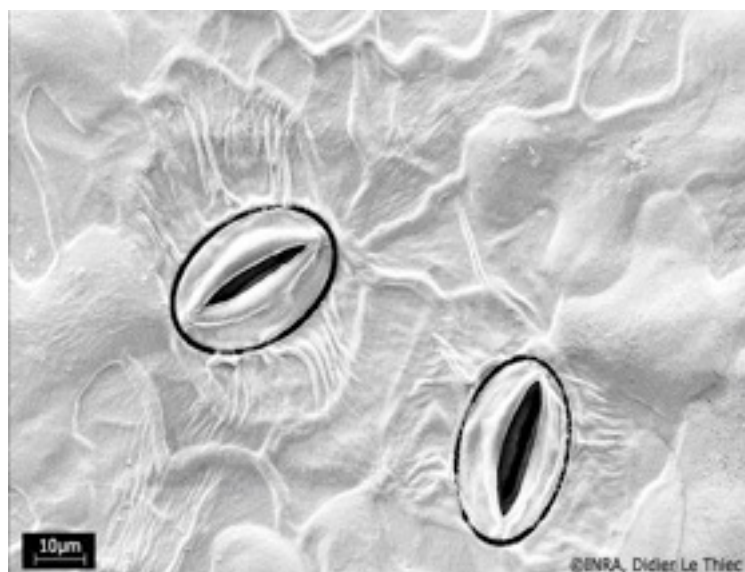
### 1. Introduction.

Près de 50% des sols cultivés dans le monde ont une faible disponibilité en eau et seulement 15% n'exercent pas de contraintes physico-chimiques particulières sur les plantes [1]. L'agriculture, l'élevage et l'aquaculture, d'après des évaluations récentes, utilisent plus de 7100 km<sup>3</sup> d'eau par an, soit 6,4% des précipitations continentales, dont 2200 dans des zones irriguées. Ces besoins devraient pratiquement doubler d'ici 2050 si aucune amélioration de la gestion de l'eau n'intervient d'ici là [2]. En outre, l'évolution climatique va modifier la répartition géographique de la disponibilité locale en eau [3]. On voit donc la double nécessité d'investir dans des travaux et des équipements pour l'accès à la ressource et sa distribution et d'améliorer les pratiques agricoles. Parmi ces dernières la biologie doit apporter sa contribution à la construction et au choix d'espèces et de variétés végétales plus économes en eau ou capables d'éviter ou de surmonter des épisodes de déficit hydrique. Dans ce domaine la compréhension des mécanismes qui permettent une meilleure utilisation de l'eau et les tentatives d'amélioration de la tolérance au déficit hydrique progressent en même temps.

L'analyse des fonctions physiologiques des gènes s'est développée et se poursuit chez des espèces modèles. Elle s'étend aux autres espèces grâce aux homologies des séquences d'ADN dans le monde végétal. Un objectif est d'associer *in fine* à un caractère agronomique comme la tolérance au déficit hydrique les gènes qui le déterminent. Sous une autre forme, sans chercher la fonction biochimique précise, il est possible d'associer une ou plusieurs régions génomiques à un caractère agronomique donné. Cette connaissance peut être établie en appréciant l'effet de la variation génétique sur l'expression du caractère. La sélection peut alors combiner les régions d'intérêt des génomes et les suivre à l'aide de marqueurs moléculaires (sélection assistée par marqueurs ou plus généralement sélection génomique). Il est d'autre part possible de modifier par génie génétique certains gènes, en particulier leurs séquences régulatrices et de les ré-introduire par transgénèse.

## 2. Les plantes face au déficit hydrique.

La force essentielle qui assure la circulation dans toute la plante de l'eau prélevée dans le sol est la **transpiration des feuilles**. Cette transpiration se fait essentiellement par des pores, les stomates (Figure 1), qui se trouvent en grand nombre à la face inférieure des feuilles. L'ouverture de ces stomates est provoquée par l'accumulation de minéraux (potassium) et d'eau dans les cellules qui forment les lèvres de cette « bouche » minuscule. Quand les



**Figure 1** : Stomates dont les contours ont été soulignés par laser.

stomates sont ouverts, l'atmosphère plus sèche que la plante agit comme un véritable buvard et il en résulte un appel d'eau depuis les racines vers les organes aériens. Cette transpiration est d'autant plus forte que la température est élevée, que la croissance est importante et que l'eau est disponible. En cas de sécheresse, avant que la plante ne flétrisse, des signaux hormonaux vont provoquer un ralentissement du métabolisme voire son arrêt et la fermeture des stomates ce qui interrompt tout échange gazeux avec l'atmosphère.

Ces échanges gazeux sont essentiels : le gaz carbonique présent dans l'air ne peut

pénétrer que par les stomates pour atteindre les cellules chlorophylliennes, où se produit la **photosynthèse** c'est à dire la fixation du carbone présent dans l'air et la production des molécules carbonées à l'origine de la matière vivante végétale. Par cette réaction de photosynthèse, la lumière, l'eau et le gaz carbonique produisent des sucres avec un dégagement d'oxygène.

Les quantités d'eau évaporées par une feuille sont sans commune mesure avec les quantités d'eau qui participent à cette réaction. Ainsi, il faut **des centaines de litres** d'eau pour faire un kilogramme de matière sèche végétale avec des variations importantes selon l'espèce. A titre d'exemple, par kilogramme de matière sèche produite, il faut : 454 litres pour un maïs grain, 590 pour du blé tendre, 900 pour du soja, 1600 pour le riz pluvial [4].

Ainsi l'adaptation des plantes à la vie terrestre a un coût très important en terme de gestion de l'eau, puisqu'elles doivent adopter une stratégie soit de croissance soutenue

accompagnée d'un grand gaspillage par transpiration, soit d'économie d'eau quand celle-ci se fait rare, ce qui entraîne une croissance ralentie voire, en cas de forte sécheresse, un arrêt de la végétation. Cette dernière situation est particulièrement pénalisante quand elle se produit alors que la plante est en phase de reproduction et de formation des graines.

*Différences entre espèces dans l'efficacité d'utilisation de l'eau (ex le sorgho par rapport au maïs).*

Il existe des différences entre espèces. Une distinction importante est à faire entre les **espèces C3** (la majorité des plantes des pays tempérés, blé, orge, betterave, luzerne, graminées fourragères, maïs aussi le riz) et les **espèces C4** (de nombreuses graminées d'origine tropicale, comme le maïs, le sorgho, le mil, la canne à sucre). En concentrant le CO<sub>2</sub> dans certains tissus, une espèce C4 a moins besoin de maintenir ses stomates ouverts ce qui limite les pertes d'eau y compris en cas de stress hydrique de sorte qu'elle fixe plus de carbone pour une même consommation d'eau. La physiologie type C4 peut être considérée comme une adaptation au déficit hydrique pendant la période végétative.

La sensibilité au stress hydrique n'a pas les mêmes conséquences selon que l'espèce est cultivée pour le grain, car la fécondation et le développement des grains est une période où les dégâts seront irréversibles, ou qu'elle est cultivée pour des organes végétatifs, cas des fourrages, car la croissance peut repartir dès que les conditions deviennent favorables.

Le risque de déficit hydrique actuellement faible pour le blé tendre pourrait augmenter en fin de cycle avec le réchauffement climatique. L'orge qui est cultivée dans des zones semi-arides montre une adaptation à ces zones et est plus tolérante que le blé. Le maïs, valorise bien l'eau apportée, mais il est très sensible au manque d'eau au moment de la floraison et de la mise en place des grains. Comparé au maïs le sorgho a un système racinaire qui explore mieux les réserves en eau du sol, a une meilleure efficacité de l'eau et est moins sensible à un stress hydrique pendant la floraison et la mise en place des grains. Le tournesol, pour des raisons similaires au sorgho peut être considérée comme tolérant au stress hydrique.

On distingue classiquement trois façons pour les plantes de se protéger contre le déficit hydrique.

a) Elles peuvent **échapper** à la période de l'année où le stress se produirait en raccourcissant leur cycle de développement achevant la phase de reproduction avant que le stress physiologique du déficit hydrique ne vienne la perturber voire l'interrompre. Les variétés adaptées aux régions arides ont cette capacité de réaliser un cycle précoce et court, ce qui a cependant pour contrepartie de réduire le rendement.

b) Elles peuvent **éviter** le stress, c'est à dire résister à un épisode de déficit hydrique en maintenant les tissus hydratés. Pour cela, la perte d'eau par évaporation sera minimisée par la fermeture des stomates, par un port dressé ou l'enroulement des feuilles pour limiter l'énergie lumineuse incidente. La densification des trichomes, poils de structure parfois complexe à la surface des feuilles, la réduction de la taille des feuilles, ou leur chute programmée dès qu'elles ont atteint l'âge adulte sont de nature à limiter fortement ces pertes. Les plantes vont également chercher à économiser l'eau et maximiser son absorption en recyclant des métabolites, ce qui économise l'eau qui aurait été nécessaire à leur néosynthèse. La plasticité du système racinaire et ses capacités d'expansion en profondeur dans les couches du sol encore humides est particulièrement importante dans les zones semi-arides où l'essentiel des gains de productivité tient à l'amélioration génétique de ce trait [5].

c) Enfin les plantes vont tenter de **tolérer** le stress une fois établi. Certaines ont développé un certain nombre de mécanismes qui leur permettent de retarder, voire de supporter la déshydratation de leurs tissus et à l'extrême, survivre à l'état déshydraté en accumulant certains métabolites solubles comme le tréhalose dans le cas de la plante de la résurrection (*Selaginella lepidophylla*) ou d'autres espèces des régions désertiques [6].

L'étude de ces comportements et de ces mécanismes de défense peut inspirer les stratégies d'amélioration génétique par la voie biotechnologique. Les deux dernières façons de s'adapter sont le résultat d'un réseau très complexe de signaux et d'effecteurs déclenché par le stress hydrique [7]. Le déficit hydrique se traduit d'abord pour la plante par la perception de la diminution du potentiel hydrique du sol par des kinases membranaires qui envoient des signaux qui transitent par les vaisseaux conducteurs de la sève brute vers l'appareil aérien. Parmi ces signaux, l'acide abscissique (ou ABA) est une hormone qui provoque la fermeture des stomates, ce qui a pour conséquence une réduction de la perte d'eau par la transpiration mais aussi un accès réduit du gaz carbonique aux cellules photosynthétiques. L'assimilation du carbone diminue, ce qui entraîne un ralentissement voire un arrêt de la croissance aérienne. Par contre la croissance racinaire est privilégiée pour permettre éventuellement une exploration de niveaux inférieurs du sol où le potentiel hydrique est plus fort. Les réactions de défense se traduisent au niveau cellulaire par des changements importants du profil de transcription de plusieurs centaines de gènes. Des protéines spécialisées dans les états de dessiccation des tissus végétaux sont synthétisées. Les cellules « luttent » contre la déshydratation en produisant une plus grande quantité de métabolites, acides aminés, amines, sucres, sucres-alcool, qui vont retenir une plus grande quantité d'eau. Ces protéines et ces métabolites vont aussi protéger les complexes enzymatiques et les membranes cellulaires du stress oxydatif consécutif à la déshydratation [8].

### 3. Sélection de la variation spontanée pour la tolérance au déficit hydrique

Il est difficile de pratiquer une sélection efficace pour un caractère aussi complexe que la tolérance au déficit hydrique. En effet, le stress hydrique peut être progressif ou soudain, se produire à des phases variables de la culture, dans des sols de structure et de profondeurs différentes, être accompagné d'autres contraintes environnementales comme par exemple des excès de température [9]. De plus la variation entre génotypes est de nature quantitative et repose sur de nombreux gènes dont l'effet individuel se trouve dilué. Malgré ces difficultés, la sélection du maïs en particulier, depuis plusieurs décennies, fait progresser la valorisation de l'eau des variétés : **les variétés modernes sont plus tolérantes au stress hydrique que les anciennes** et le progrès génétique est le même (0,8 q/ha/an) en conditions irriguées et non-irriguée.

Pratiquement pour aller plus loin, il sera nécessaire de reconstituer des conditions adverses variables mais contrôlées et de juger globalement du résultat par le rendement de la culture. Il y a 60 ans, on imaginait le phytotron de Gif sur Yvette, aujourd'hui démantelé. Le principe d'installations capables de réaliser des scénarios climatiques en conditions proches des conditions de culture serait à remettre à l'ordre du jour dans cette perspective. Elles permettraient d'identifier des géniteurs contrastés dont on pourrait après croisements, étudier les descendances et localiser plus ou moins précisément sur les chromosomes les locus qui permettent d'expliquer l'essentiel de ces différences. Les **marqueurs moléculaires** de ces régions peuvent alors être utilisés **pour réaliser l'assemblage de ces gènes favorables** dans des cultivars par sélection assistée par marqueurs. Cette démarche a été suivie quand il était connu

qu'une espèce apparentée à l'espèce à améliorer était manifestement tolérante à la sécheresse. C'est le cas de l'orge sauvage (*Hordeum spontaneum*) qui est une source de gènes de tolérance à la sécheresse pour l'orge cultivée (*H. vulgare*) en région méditerranéenne et également de gènes qui peuvent améliorer le rendement en conditions non limitantes [10, 11].

Le riz est une espèce qui consomme beaucoup d'eau et la sécheresse affecte de plus en plus les riz pluviaux. Plus de 50% de la surface en riz est constituée de riz pluviaux, alors qu'ils ne fournissent que le quart de la production mondiale. **Un système racinaire profond** et vigoureux est un caractère recherché pour subvenir aux besoins de la plante pendant des périodes de sécheresse qui affectent d'abord les couches supérieures du sol. A partir d'études mettant en évidence l'existence de gènes déterminant l'architecture racinaire, des marqueurs moléculaires des régions chromosomiques correspondantes ont été identifiés et ont été utilisés pour transférer ce caractère à d'autres variétés. Ainsi la variété « Azucena » qui est un riz pluvial des Philippines caractérisé par un système racinaire profond, a servi de donneur de ce caractère à des variétés du type Indica ('IR64', 'Kalinga III') qui possédaient un système racinaire moins développé, leur conférant une meilleure tolérance à des déficits hydriques [12, 13]. Le système racinaire, déjà relativement plastique au cours de la réponse au stress hydrique, est d'une grande importance puisqu'il peut selon sa morphologie et sa longueur exploiter plus ou moins les ressources, en particulier hydriques, du sol. Il est cependant difficile de mettre en place des méthodes de sélection sur de grands effectifs pour un tel caractère qui se trouve donc peu exploité.

Un cas particulier est celui du maïs, où il a été démontré qu'il est possible d'introduire par sélection assistée par marqueurs plusieurs régions du génome impliquées dans le rendement en condition de stress hydrique. Par exemple celui-ci a pu être amélioré par la réduction de l'asynchronie entre la maturité des organes mâles et femelles qui est un des principaux effets du stress hydrique pendant la phase reproductrice [14].

#### **4. Transgénèse végétale et tolérance au déficit hydrique.**

L'autre stratégie s'appuie sur la connaissance de la fonction de certaines protéines ou de l'analyse de l'effet de mutations que celles-ci concernent des gènes de fonction connue ou de fonction inconnue. Elle tente de faire le lien entre la connaissance de la physiologie de la plante et la création de géniteurs tolérants. Des gènes modifiés, en particulier dans leur régulation (sur-expression, expression ciblée dans un tissu donné), sont produits par génie génétique et introduits par transgénèse, pour résister à divers stress.

De nombreux travaux ont été réalisés depuis une quinzaine d'années majoritairement sur des plantes modèles mais aussi sur des plantes cultivées qui ont été l'objet d'expérimentation au champ [7, 15].

Le stress hydrique provoque la modification de l'expression de centaines de gènes. Ces modifications vont conduire à une réaction **d'évitement** qui minimise l'effet immédiat du stress quant à la perte d'eau et à une réaction **de tolérance** par la synthèse de métabolites et de protéines qui protègent les fonctions cellulaires. Les objectifs d'intervention par génie génétique sont d'exacerber ces réactions.

**a) Une première voie d'amélioration biotechnologique consiste à limiter les pertes en eau.**

- **Le maintien de la turgescence racinaire** est primordial pour la croissance du système racinaire au cours des épisodes de déficit hydrique. Cette turgescence dépend du volume de la

vacuole qui, en réaction, concentre des solutés dans cette perspective. Une façon d'augmenter cette tendance à l'accumulation de cations dans la vacuole est d'activer la pompe à proton qui, dans un premier temps, va acidifier la vacuole. En réaction l'antiport sodium/proton va être activé de sorte que les protons soient échangés avec les cations cytoplasmiques, ce qui aura pour conséquence d'augmenter l'appel d'eau vers la vacuole et de provoquer la turgescence cellulaire. Une conséquence indirecte sera une augmentation de la masse racinaire, une reprise plus rapide des plantes après un épisode de sécheresse. Cette stratégie a été appliquée au maïs avec succès [16].

- **L'augmentation de la sensibilité à l'acide abscissique (ABA)** provoque une fermeture plus rapide des stomates et donc une économie d'eau. Ainsi, chez le riz, la sur-expression de la protéine SNAC1, un facteur de transcription\* qui est induit par l'hormone ABA dans les cellules de garde des stomates a pour conséquence que les plantes perdent plus lentement leur eau par transpiration. Cependant dans ce cas la photosynthèse n'est pas affectée ce qui leur confère une capacité supérieure de production au champ en cas de stress sévère. De plus ces plantes se montrent résistantes à l'excès de sel [17].

- La sur-expression chez *A. thaliana* du gène **HARDY**, un autre facteur de transcription de la famille AP2/ERF, provoque un **épaississement du parenchyme des feuilles et un grand développement du système racinaire**. Ces modifications morphologiques ont respectivement deux conséquences physiologiques : une meilleure **efficacité d'utilisation de l'eau** et une meilleure tolérance au stress hydrique. Quand ce facteur de transcription est sur-exprimé chez le riz on note une **augmentation de la biomasse** d'environ 25% en conditions normales et de 50% en conditions de stress hydrique par rapport au témoin [18].

- Le gène **DST** est un régulateur négatif de la **fermeture des stomates** qui est réprimé par le stress hydrique. L'allèle nul de ce gène chez le riz va conduire à une fermeture plus rapide des stomates en cas de stress, sans diminution du rendement [19].

- Le gène de maïs (ZmNF-YB2) code une sous-unité du facteur de transcription Y. Sur-exprimé chez le maïs de manière constitutive il provoque en conditions de stress une **augmentation de la photosynthèse** et de la conductance stomatique et un abaissement de la température foliaire par rapport au maïs non transformé, ce qui traduit une moindre sensibilité à l'ABA [20]. En conditions de stress sévère, quand la variété non transformée voit son rendement diminuer de moitié, ce transgène permet d'obtenir une production de grains supérieure de 15 à 50%.

- La sur-expression d'un autre facteur de transcription, une protéine à homéodomaine « **START** » conduit à deux modifications morphologiques importantes: un **système racinaire plus développé** et une **réduction du nombre de stomates** par unité de surface de feuilles. Les plantes transgéniques de tabac obtenues ont une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau car elles transpirent moins tout en ayant une assimilation nette du gaz carbonique plus importante [21]. On observe donc dans ce cas une rupture de la corrélation négative entre la photosynthèse et l'efficacité d'utilisation de l'eau qui voudrait que toute amélioration de cette dernière entraîne une réduction du rendement en biomasse [22].

- La répression de l'expression des gènes codant l'une ou l'autre des sous unités de la farnésyltransférase (ERA1) par une stratégie antisens augmente la réponse au déficit hydrique médiée par l'ABA. Des variétés de colza où ces gènes antisens, mis sous le contrôle d'un promoteur induit par le stress hydrique (rd29A d'*A. thaliana*), ont été introduits, sont **plus**

**sensibles à l'ABA** ce qui limite plus tôt leur transpiration lors de l'apparition du stress. Le processus est réversible de sorte qu'en conditions favorables, les échanges gazeux sont normalement rétablis. Des expériences au champ répétées sur 3 ans ont montré qu'il n'y a pas de pénalités pour le rendement en conditions favorables et une supériorité en cas de stress hydrique modéré [23].

Le transfert chez le riz, plante C3, du gène de la PEPC (enzyme qui est une véritable pompe à CO<sub>2</sub>) du maïs, plante C4, se traduit par une forte activité de la PEPC, avec un effet très favorable sur le rendement (+12 à +35 %), ce qui ouvre une autre voie à l'amélioration de l'efficacité photosynthétique et d'utilisation de l'eau des espèces C3 [24].

**b) Une deuxième voie d'amélioration biotechnologique consiste à rendre les plantes plus tolérantes à ce stress.**

On peut provoquer l'**accumulation de métabolites** protecteurs de la dessiccation par la sur-production d'enzyme de leur métabolisme. Les gènes correspondants sont isolés de plantes ou de micro-organismes [25]. De bons exemples concernent la production de glycine bêtaïne chez *Arabidopsis* et le colza, de fructane, de sorbitol et de tréhalose chez le tabac et la pomme de terre. Les résultats sont variables et en particulier les concentrations de métabolites qui ne perturbent pas la physiologie de la plante sont parfois insuffisantes pour une protection efficace. Dans le cas du tréhalose la production continue de cette molécule assure aux plantes une protection contre le stress, mais se traduit par des anomalies de développement en conditions normales. Un résultat très prometteur a été obtenu par l'expression de la tréhalose-6-phosphate synthase et de la tréhalose-6-phosphatase (T-6-P) sous le contrôle d'un promoteur induit par le stress (rd29A d'*A. thaliana*) ou par la production de T-6-P dans le chloroplaste, car alors, ces anomalies ne sont pas retrouvées [26].

Une autre possibilité consiste à **prévenir l'entrée en sénescence** en jouant sur le métabolisme hormonal. On sait depuis longtemps que la pulvérisation de cytokinine sur des feuilles âgées prévient leur entrée en sénescence. Un gène dont le promoteur est induit lors de l'entrée en sénescence (isolé d'un gène de protéine-kinase du haricot) et associé à une séquence qui code une iso-pentenyl-transférase a été introduit par transformation dans le tabac. Dans ces conditions le niveau de cytokinine dans les cellules de feuilles augmente dès que celles-ci commencent leur processus de sénescence pendant un stress hydrique prolongé, ce qui retarde cette dernière et permet à la plante de reprendre un métabolisme normal dans l'éventualité d'une suspension du stress [27].

Enfin les premières variétés de maïs tolérantes à la sécheresse et issues des travaux de recherche de Monsanto associé à BASF sont commercialisées aux Etats-Unis. Elles contiennent un gène dérivé de la bactérie *Bacillus subtilis* qui produit une protéine qui protège les ARN messagers des changements de conformation induits par le stress hydrique qui, ne permettant plus leur traduction en protéines, interrompent les processus métaboliques [28]. Ces maïs transgéniques sont donc capables de poursuivre, au moins partiellement, leur développement pendant les épisodes de déficit hydrique qu'ils peuvent rencontrer au cours de leur vie ce qui leur permet d'être finalement plus efficaces.

*\*Les facteurs de transcription régulent et d'une certaine manière coordonnent l'activité d'ensembles de gènes impliqués dans un processus biologique. Il est donc raisonnable de penser moduler plus efficacement la réponse au déficit hydrique en modifiant la régulation d'un facteur de transcription plutôt qu'en modifiant un gène particulier du réseau.*

## 5. Conclusion

Les quelques exemples précédents montrent qu'il est possible par la modification de l'expression de certains gènes de permettre à la plante de tolérer des déficits hydriques. La diversité des approches illustre la complexité du problème. Certaines pistes sont encore poursuivies, d'autres en sommeil ou abandonnées : impasse avérée ? souci d'originalité ? incapacité de traduire des percées conceptuelles en applications concrètes ?

Ce sont parfois des effets indirects (pléiotropie) qui expliquent les performances comme le développement plus important du système racinaire, facteur clé de l'exploitation des ressources du sol. Cependant il reste encore beaucoup à faire pour comprendre sur le plan physiologique des caractères aussi complexes de façon à tirer parti de cette connaissance pour élaborer des solutions biotechnologiques ou pour mettre en œuvre de nouveaux outils de mesure des phénotypes et des méthodes de sélection suffisamment efficaces pouvant s'appuyer sur la génomique. Il est clair que si l'on ne veut pas qu'une amélioration se trouve limitée à un nombre très restreint de variétés, l'idéal est d'identifier des gènes ayant un effet majeur, de sorte qu'on puisse les introduire dans l'ensemble des cultivars concernés comme cela s'est produit pour les caractères de domestication ou les gènes de raccourcissement des pailles chez les céréales.

L'architecture racinaire, l'efficacité d'utilisation de l'eau pour la production de biomasse issue de la photosynthèse, la protection des phases de reproduction contre les stress environnementaux sont les cibles à privilégier dans ces approches de génétique et de physiologie moléculaires [29]. L'objectif de nombreuses entreprises et de cumuler dans des génotypes améliorés pour la tolérance au stress hydrique par sélection conventionnelle ou sélection assistée par marqueurs moléculaires, plusieurs transgènes complémentaires pour répondre à différents scénarios de stress. L'effort de recherche est très important dans le monde, en particulier pour ce qui concerne la production alimentaire en condition de faible disponibilité en eau dans les pays tropicaux et sub-tropicaux [30, 31].

### Remerciements.

Certains développements s'inspirent de la communication d'André GALLAIS "Les possibilités de l'amélioration des plantes pour la tolérance à la sécheresse" dans les Comptes rendus du Groupe de travail "sécheresse" de l'Académie d'agriculture de France que l'auteur remercie.

### Références bibliographiques.

1. Boyer JS (1982). Plant productivity and environment. *Science*, 218 : 443-448.
2. Comprehensive Assessment of Water Management in Agriculture (2007). Water for Food, Water for Life : a Comprehensive Assessment of Water Management in Agriculture. London : Earthscan, and Colombo : International Water Management Institute.
3. IPCC, 2007: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
4. AGPM-InfoTechnique-N° 353, décembre 2006.
5. Blum A, Ritchie JT (1984). Effect of soil surface water content on sorghum root distribution in the soil. *Field Crops Res*, 8 : 169-176.
6. Zentella R, Mascorro-Gallardo JO, Van Dijck P et. al. (1999). A *Selaginella lepidophylla* Trehalose-6-Phosphate Synthase Complements Growth and Stress-Tolerance Defects in a Yeast *tps1* Mutant. *Plant Physiol*, 119 : 1473-1482,
7. Yang S, Vanderbeld B, Wan J, Huang Y (2010). Narrowing down the targets : towards successful genetic engineering of drought-tolerant crops. *Molecular Plant*, 3 :469-490.



8. Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003). Understanding plant responses to drought- from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol*, 30 : 239-264.
9. Mittler R (2005). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci*, 11 : 15-19.
10. Baum M, Grando S, Bakes G, jahoor A, Sabbagh A, Ceccarelli S (2003). QTLs for agronomic traits in the mediterranean environment identified in recombinant inbred lines of the cross 'Arta'X *H. spontaneum* 41-1. *Theor Appl Genet*, 107 : 1215-1225.
11. Talamé V, Sanguinet MC, Chiapparino E et. al. (2004). Identification of *Hordeum spontaneum* QTL alleles improving field performance of barley grown under rainfed conditions. *Ann Appl Biol*, 144 : 309-319.
12. Shen L, Courtois B, McNally KL, Robin S, Li Z (2001). Evaluation of near-isogenic lines of rice introgressed with QTLs for root depth through marker-aided selection. *Theor Appl Genet*, 103 : 75-83.
13. Steele KA, Price, AH, Shashidhar HE, Witcombe JR (2006). Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into Indian upland rice variety. *Theor Appl Genet*, 112 : 208-221.
14. Ribaut JM, Ragot M (2007). Marker-assisted selection to improve drought adaptation in maize : the backcross approach, perspectives, limitations and alternatives. *J Exp Bot*, 58, 2 : 351-360.
15. Umezawa T, Fujita M, Fujita Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2006). Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future. *Curr Opin Biotech*, 17 : 113-122.
16. Park S, Li J, Pittman JK et. al. (2005). Up-regulation of a H<sup>+</sup>-pyrophosphatase (H<sup>+</sup>-Ppase) as a strategy to engineer drought-resistant crop plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102, 52 : 18830-18835.
17. Hu H, Dai M, Yao J et. al. (2006). Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103, 35 : 12987-12992.
18. Karaba A, Dixit S, Greco R et. al. (2007). Improvement of water use efficiency in rice by expression of HARDY, an Arabidopsis drought and salt tolerance gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104, 39 : 15270-15275.
19. Huang X, Chao D, Chao J, Zhu M, Shi M, Lin X (2009) A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. *Genes Dev*, 47 : 1805-1817.
20. Nelson DE, Repetti PP, Adams TR et. al. (2007). Plant nuclear factor Y(NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited acres. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104, 42 : 16450-16455.
21. Yu H, Chen X, Hong YY et al. (2008). Activated expression of an Arabidopsis HD-START protein confers drought tolerance with improved root system and reduced stomatal density. *Plant Cell*, 20 : 1134-1151.
22. Tardieu F (2003). Virtual plants : modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends Plant Sci*, 8, 1 : 9-14.
23. Wang Y, Beaith M, Chalifoux M, et al. (2009) Shoot-specific down-regulation of protein farnesyltransferase ( $\alpha$ -subunit) for yield protection against drought in canola. *Molecular Plant 2* : 191-200.
24. Ku M, Agarie S, Nomura M, et al. (1999) High-level expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic rice plants. *Nature Biotechnology* 17, 76 - 80.
25. Chen THH, Murata N (2002). Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Curr Opin Plant Biol*, 5 : 250-257.
26. Karim S, Aronsson H, Ericson H et. al. (2007). Improved drought tolerance without undesired side effects in transgenic plants producing trehalose. *Plant Mol Biol*, 64 : 371-386.
27. Rivero RM, Kojima M, Gepstein A et. al. (2007). Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104, 49 : 19631-19636.
28. Castiglioni P, Warner D, Bensen R, et al. (2008) Bacterial RNA chaperones confer abiotic stress tolerance in plants and improved grain yield in maize under water-limited conditions. *Plant Physiology*, 147 : 446-455.
29. Passioura J (2007). The drought environment : physical, biological and agricultural perspectives. *J Exp Bot*, 58, 2 : 113-117.
30. Delmer DP (2005). Agriculture in the developing world :connecting innovations in plant research to downstream applications. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102, 44 : 15739-14746.
31. Perspectives d'amélioration des plantes tolérantes à la sécheresse. Etude de la « Fondation pour l'agriculture et la ruralité dans le monde » (FARM) Novembre 2010.