



HAL
open science

Architecture génétique de réponses au déficit hydrique chez la Vigne

Elisa Marguerit, Aude Coupel-Ledru, Francois Barrieu, Pierre-François Bert,
Agnes Doligez, Eric Lebon, Patrice This, Thierry Simonneau, Nathalie Ollat

► **To cite this version:**

Elisa Marguerit, Aude Coupel-Ledru, Francois Barrieu, Pierre-François Bert, Agnes Doligez, et al..
Architecture génétique de réponses au déficit hydrique chez la Vigne. Innovations Agronomiques,
2014, 38, pp.49-65. hal-01268777

HAL Id: hal-01268777

<https://hal.science/hal-01268777>

Submitted on 27 May 2020

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

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



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

Architecture génétique de réponses au déficit hydrique chez la Vigne

Marguerit E.^{1,2}, Coupel Ledru A.⁴, Barrieu F.², Bert P.-F.², Doligez A.⁵, Lebon E.⁴, This P.⁵, Simonneau T.⁴, Ollat N.³

¹ Bordeaux Sciences Agro, ISVV, UMR 1287, F-33140 Villenave d'Ornon

² Université de Bordeaux, ISVV, UMR 1287, F-33140 Villenave d'Ornon

³ INRA, ISVV, UMR 1287, F-33140 Villenave d'Ornon

⁴ INRA, Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux, F-34060 Montpellier

⁵ INRA, UMR AGAP F-34060 Montpellier

Correspondance : elisa.marguerit@agro-bordeaux.fr

Résumé

Les réponses au déficit hydrique sont des caractères complexes. L'analyse de leur déterminisme génétique met en jeu des approches de génétique quantitative où la corrélation entre la variabilité du caractère étudié et le polymorphisme des marqueurs est recherchée. Il a été démontré que plusieurs régions génétiques étaient impliquées dans le déterminisme génétique du taux de transpiration, de l'efficacité d'utilisation de l'eau, de la conductivité hydraulique et de la capacité d'extraction de l'eau. Au niveau du greffon, la variabilité génétique de la régulation stomatique et celle de la conductance hydraulique pourraient participer partiellement au contrôle des réponses (an)isohydriques. Au niveau du porte-greffe, une zone du génome a été identifiée comme impliquée dans la variabilité de la capacité d'extraction de l'eau. Les déterminismes génétiques du taux de transpiration et de sa régulation suite à l'application d'un déficit hydrique sont partiellement indépendants. Il en est de même pour le déterminisme génétique de l'accumulation de biomasse et celui de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Il serait ainsi possible d'accroître l'efficacité d'utilisation de l'eau sans nécessairement réduire la productivité. Ce résultat offre des perspectives intéressantes en termes de sélection.

Mots-clés : greffon, porte-greffe, QTL, transpiration, courbe de réponse, potentiel hydrique foliaire

Abstract: Genetic architecture of responses to water deficit in grapevine

Responses to water deficit are complex traits. The analysis of their genetic architecture is based on quantitative genetics to identify a correlation between the trait variability and the molecular marker polymorphism. Several genetic regions were identified as involved in the genetic architecture of transpiration rate, water use efficiency, hydraulic conductivity and water extraction capacity. At the scion level, the genetic variability of hydraulic conductivity and stomatal regulation could partially influence the control of (an)isohydric behavior. At the rootstock level, one genomic region was specifically implicated in the water extraction capacity variability. The differences in the QTLs detected for transpiration rate per se and transpiration rate acclimation to water deficit suggest that genetic control is independent for these two aspects. We were also able to show that higher water use efficiency was not genetically linked to less biomass accumulation, allowing thus genetic improvement of water use. These results highlight promising breeding perspectives in grapevine.

Keywords: scion, rootstock, QTL, transpiration, response curve, leaf water potential

Introduction

Bien que la vigne soit considérée comme une plante bien adaptée à la sécheresse, améliorer cette adaptation constitue un des enjeux majeurs des recherches en viticulture pour les prochaines années (Schultz et Stoll, 2010). Des adaptations des pratiques culturales peuvent être proposées (Duchêne *et al.*, 2010 ; Garcia de Cortazar, 2006). Les modifications envisagées consistent en la gestion combinée de la densité de plantation, des rendements ajustables par la pratique de l'éclaircissage, de la hauteur de feuillage, de l'utilisation d'un mulch et de la pratique de l'irrigation. Toutefois, ces techniques se révèlent insuffisantes dans certains contextes (Garcia de Cortazar, 2006). Aussi, des stratégies supplémentaires peuvent être envisagées telles que l'utilisation de matériel végétal approprié au niveau du clone du cépage, du cépage lui-même ou du porte-greffe.

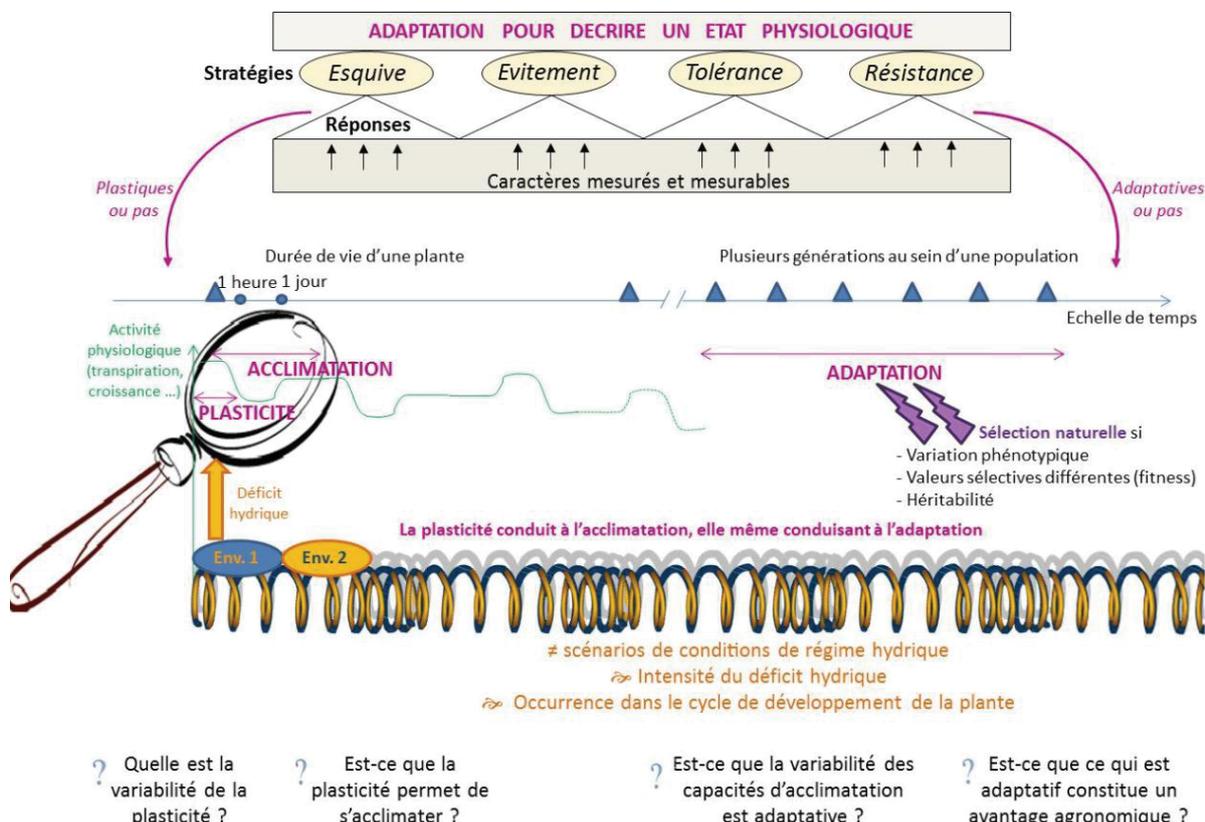
Depuis la fin du XIX^{ème} siècle, suite à la crise du phylloxera, la vigne d'origine européenne, *Vitis vinifera* est cultivée greffée. Habituellement, le génotype utilisé en position de greffon est désigné par le nom de cépage ou cultivar. Le génotype utilisé pour son système racinaire est appelé porte-greffe. Il s'agit pour la plupart d'hybrides entre espèces d'origine nord-américaine (*Vitis riparia*, *Vitis rupestris*, *Vitis berlandieri*, ...).

Compte-tenu de la grande diversité génétique présente chez la vigne, les travaux d'amélioration variétale peuvent être considérés comme un moyen pertinent d'adaptation à un environnement variable, pour obtenir des rendements et une qualité stables. Même si le choix du cépage est largement contraint par les règles d'appellation d'origine et les exigences du marché, c'est le génotype qui influence le plus les pertes en eau par la transpiration (Virgona *et al.*, 2003). Les viticulteurs ont beaucoup plus de liberté pour le choix du porte-greffe. Ainsi, les porte-greffes, interface entre le sol et le greffon, constituent une voie d'adaptation originale et intéressante. Outre la tolérance au phylloxéra, le porte-greffe contribue à l'adaptation au milieu (adaptation à la présence de calcaire actif, à la sécheresse, à l'humidité, ...). Dans le contexte du changement climatique et de la très probable modification du régime des précipitations, l'adaptation au déficit hydrique figure en premier lieu. Ces travaux s'inscrivent d'une part dans les thématiques de recherche du centre INRA de Montpellier (UMR LEPSE et AGAP) et d'autre part dans le programme d'amélioration génétique des porte-greffes de la Vigne engagé depuis de nombreuses années sur le centre INRA de Bordeaux, et poursuivi dans le cadre de l'Institut des Sciences de la Vigne et du Vin (ISVV).

Les objectifs scientifiques des travaux actuellement conduits sur l'architecture génétique des réponses au déficit hydrique chez la vigne visent à identifier les régions chromosomiques impliquées d'une part dans le contrôle de la transpiration, de la vigueur et de la croissance du greffon en condition de déficit hydrique, et d'autre part dans le contrôle de la plasticité de certaines de ces réponses. L'identification des déterminismes génétiques constitue sans aucun doute le socle de connaissances pour de nouveaux programmes d'amélioration variétale. La démarche mise en œuvre a comme ambition d'intégrer des approches éco-physiologiques à des analyses de génétique quantitative afin de caractériser au mieux les phénotypes et la réponse de certains caractères aux facteurs de l'environnement. La sémantique utilisée au cours de notre travail est résumée sur la Figure 1. L'adaptation au déficit hydrique est un terme choisi pour décrire l'ensemble des stratégies physiologiques mises en œuvre. Ces stratégies sont caractérisées par des réponses évaluées à partir de caractères mesurables. La complexité du caractère "adaptation au déficit hydrique" (Figure 1) requiert une approche pluridisciplinaire impliquant une bonne caractérisation de l'environnement, des conditions de déficit hydrique et des réponses des plantes. Différents mécanismes, plus ou moins plastiques (variables en fonction de l'environnement), plus ou moins adaptatifs (qui confèrent une meilleure adaptation au déficit hydrique), semblent être impliqués dans la réponse à un déficit hydrique. La plasticité peut permettre une acclimatation des plantes dans de nouvelles conditions environnementales. Ces phénotypes peuvent alors être sélectionnés naturellement et faire alors partie du processus d'adaptation de la population considérée au cours des générations.

Le terme adaptation prend alors un sens génétique. Différentes questions scientifiques peuvent ainsi être posées : Quelle est la variabilité génétique de la plasticité ? La plasticité permet-elle de s'acclimater aux nouvelles conditions environnementales ? La variabilité des capacités d'acclimation est-elle adaptative ? Un caractère adaptatif constitue-t-il un avantage agronomique ? Nous ne répondrons pas à ces questions mais elles permettent de situer notre travail à travers de plus larges problématiques.

Figure 1 : Contexte scientifique et synthèse de la sémantique utilisée (Marguerit, 2010)



La plasticité d'un génotype est la sensibilité aux variations de l'environnement et est considérée comme un caractère complexe (Bradshaw, 2006). L'acclimation est un changement phénotypique qui minimise les dommages du déficit hydrique

1. Réponses au déficit hydrique

Les réponses au déficit hydrique sont complexes. Différents mécanismes de réponse à la perception d'un déficit hydrique ont été mis en évidence (Figure 2). Ces réponses impliquent de nombreuses fonctions physiologiques (Hsiao, 1973). Certains caractères impliqués dans l'adaptation au déficit hydrique déterminent le développement de la plante ou son architecture, tels que la phénologie, la date d'arrêt de croissance, le développement de la surface foliaire, la taille et la profondeur du système racinaire, les caractéristiques du xylème et la mise en réserve. Ces caractères peuvent être constitutifs ou induits à plus ou moins long terme par l'application d'un déficit hydrique (Passioura, 2006).

Les réponses au déficit hydrique dépendent de l'échelle du temps et de l'objet d'étude : un tissu, un organe, une plante entière (Maseda et Fernandez, 2006). Les réponses au déficit hydrique appliquée sont fonction du stade de développement des plantes qui subissent cette contrainte, de la durée du déficit et de son intensité (Bray, 1997).

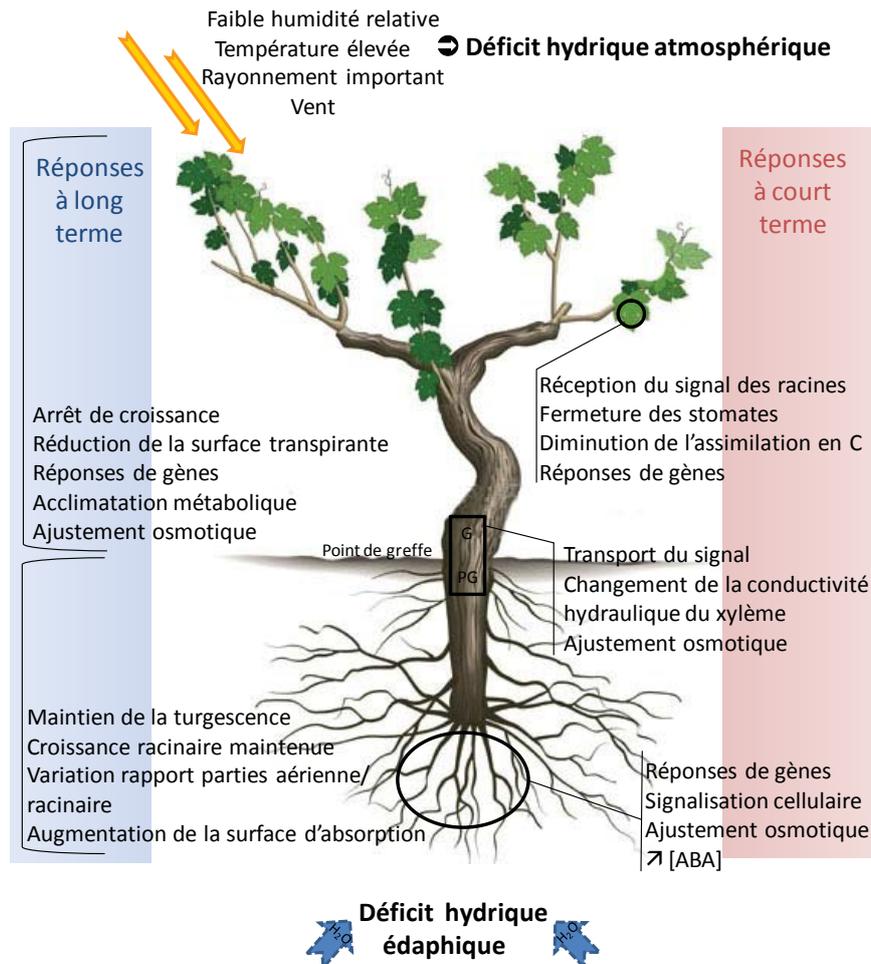


Figure 2 : Réponses à l'échelle de la plante entière. A partir de Chaves *et al.* (2003) dans Marguerit (2010). A gauche, les réponses à long terme ou réponses suite à une acclimatation ; à droite, les réponses à court terme. 'G' représente le greffon, et 'PG' le porte-greffe.

2. Apport des approches de génétique quantitative

Les réponses des plantes au déficit hydrique sont plurielles et complexes. Le modèle de plante greffée est tout aussi complexe. Dans l'optique d'un travail de caractérisation des réponses du greffon au déficit hydrique induites ou non par le porte-greffe avec un objectif final de sélection variétale, une démarche de génétique quantitative permet de décomposer des caractères complexes en multiples composantes à hérédité mendélienne et d'étudier les liaisons génétiques entre ces caractères (Price, 2006 ; Prioul *et al.*, 1997). Il s'agit de rechercher des marqueurs génétiques qui différencient les greffons et les porte-greffes de vigne pour leurs réponses au déficit hydrique.

2.1 La détection de QTL (Quantitative Trait Locus) : principes

Le concept de QTL (Quantitative Trait Locus) trouve ses origines dans le modèle génétique généralement utilisé en génétique quantitative, $P = G + E + G \times E$ où la valeur phénotypique P d'un individu est la somme de sa valeur génotypique (G) et de sa valeur environnementale (E) (revu par Van Eeuwijk *et al.*, 2010). La part de la variance phénotypique expliquée par la variance génotypique définit l'héritabilité du caractère phénotypique caractérisé. Cette décomposition est utilisée pour l'étude génétique de caractères, montrant une variation continue au sein d'une population. Ces derniers sont distincts des caractères à valeur discrète (qualitative). Elle est en accord avec la génétique mendélienne (étude de caractères discrets) lorsque l'on considère plusieurs loci en ségrégation

2.2 Les études de génétique quantitative déjà conduites chez les autres plantes pérennes

Sur le Pin maritime (*Pinus pinaster*), les critères de discrimination isotopique du carbone (estimateur de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau) et le diamètre des troncs ont été utilisés : le premier QTL de $\delta^{13}\text{C}$ pour une espèce d'arbre forestier a été identifié (Brendel *et al.*, 2002). Des études sur le Châtaignier (*Castanea sativa* Mill), le Saule (*Salix* spp.), ou le Peuplier (*Populus* spp.) sont plus axées sur des critères de croissance et de phénologie (Casasoli *et al.*, 2004 ; Rönnerberg-Wästljung *et al.*, 2005 ; Street *et al.*, 2006). Compte tenu du délai d'obtention d'un jeune plant d'une espèce pérenne, la plupart des études sont faites à partir de F₁ ou de F₂. Seules les études portant sur le Pin maritime (Brendel *et al.*, 2002 ; Marguerit *et al.*, 2014) et sur le Châtaignier (Casasoli *et al.*, 2004) ont été effectuées en conditions naturelles, en plein champ. Les autres études ont été conduites en pots en conditions semi-contrôlées. Chez le Coton, les co-localisations de QTL de croissance et développement et de QTL de réponses physiologiques ont permis d'identifier 12 régions génomiques (Saranga *et al.*, 2004). Chez le Pin maritime, aucune co-localisation entre les QTL de $\delta^{13}\text{C}$ et les QTL de croissance en diamètre n'a été mise en évidence (Brendel *et al.*, 2002 ; Marguerit *et al.*, 2014) alors que 7 régions de co-localisations de QTL ont été précisées chez le Peuplier (Street *et al.*, 2006) et 4 chez le Chêne (Brendel *et al.*, 2008). Des travaux ont mis en évidence chez le Pin maritime et le Peuplier l'absence de corrélation entre la production de biomasse et le $\delta^{13}\text{C}$ (Marguerit *et al.*, 2014 ; Monclus *et al.*, 2005). Il serait ainsi possible d'accroître l'efficacité d'utilisation de l'eau sans nécessairement réduire la productivité. Ce résultat offre des perspectives intéressantes en termes de sélection.

2.3 Limites de ce type d'études

La corrélation entre les réponses au déficit hydrique évaluées et l'identification stable de régions génomiques conférant une meilleure adaptation au déficit hydrique demeure difficile à établir. Les limites de ces études sont alors souvent énumérées (Kamoshita *et al.*, 2008 ; Price, 2006 ; Salvi et Tuberosa, 2005) : taille des populations étudiées, protocoles de phénotypages différents entre chaque étude, ...

L'ontogénie n'est pas suffisamment prise en compte puisque de jeunes plantes peuvent montrer des caractères juvéniles non corrélés aux caractères adultes (Foolad, 1999). La taille des plants ainsi que leur surface foliaire ne sont parfois pas évoquées par des études concernant l'efficacité d'utilisation de l'eau.

Dans ce type d'études, les modalités d'application de la contrainte hydrique ne prennent encore que très peu en compte les différences de vigueur ou de surface foliaire des individus (Tardieu, 2003). La majorité de ces travaux comprennent des expérimentations en conditions sans contrainte hydrique et avec contrainte hydrique.

Les plants stressés sont le plus souvent soumis à un dessèchement progressif non contrôlé tandis que les plantes témoins sont irriguées afin d'être maintenues dans les conditions de régime hydrique non limitant. Certaines études ne comportent qu'un seul régime hydrique, empêchant la distinction entre les QTL dits constitutifs de ceux induits par le déficit hydrique pouvant se révéler adaptatifs (Hao *et al.*, 2010).

Dans la plupart des études citées, les valeurs absolues des caractères mesurés sont utilisées pour l'association avec les marqueurs moléculaires. Il est difficile de reproduire exactement les mêmes conditions expérimentales de contrôle de la contrainte hydrique d'un essai à l'autre. Ces différences entre les conditions expérimentales induisent la détection de QTL instables car ils sont dépendants des interactions génotype \times environnement (Reymond *et al.*, 2004). Des méthodes peuvent être proposées pour mieux intégrer cette interaction dans la détection de QTL : des modèles statistiques réduisant la variation résiduelle due aux autres QTL (Jansen et Stam, 1994 ; Jansen *et al.*, 1995) ; la conduite de tests statistiques sur les données phénotypiques caractérisées sur la population au sein de différents environnements (Korol *et al.*, 1998 ; Malosetti *et al.*, 2008). Une autre stratégie consiste en la recherche

de caractères qui se révèlent stables au sein d'environnements différents (variance génétique élevée et faible interaction génotype \times environnement). Plutôt que de cartographier des caractères complexes en soi, il est possible de considérer les courbes de réponses décrivant la variabilité de caractères composites (Van Eeuwijk *et al.*, 2010). L'utilisation de courbes de réponses et de leurs paramètres pour détecter des QTL est une démarche appelée **cartographie fonctionnelle** ("functional mapping") (Ma *et al.*, 2002 ; Wu et Lin, 2006). Des travaux ont montré qu'un modèle au niveau de l'organe de la feuille de maïs, intégrant des facteurs de l'environnement tels que la température, le déficit de pression de vapeur ou le régime hydrique, permettait d'identifier des QTL pour le taux d'élongation de la feuille en s'affranchissant des interactions génotype \times environnement inhérentes au caractère étudié (Reymond *et al.*, 2003 ; Reymond *et al.*, 2004). Cette approche s'appuie sur des modèles éco-physiologiques décrivant des caractères complexes qui sont alors décomposés en réponses simples aux facteurs de l'environnement. Ainsi, la réponse des caractères étudiés à des facteurs de l'environnement revient à étudier la **plasticité** de ce caractère (Bradshaw, 1965 ; 2006) qui peut être considérée comme un caractère quantitatif à part entière (Lacaze *et al.*, 2009).

3. Variabilité et architecture génétique des réponses du greffon au déficit hydrique

3.1 Variabilité génétique des réponses du greffon au déficit hydrique

Il existe au sein des cépages de *Vitis vinifera* des capacités variables de réponse à la contrainte hydrique. Cette variabilité a principalement été analysée en termes de régulation des pertes en eau par transpiration et du rapport entre perte en eau et biomasse produite, encore appelé efficacité d'utilisation de l'eau. Il est malheureusement encore très difficile d'associer étroitement ces caractéristiques à une capacité d'adaptation générale à la contrainte hydrique en termes de quantité et qualité des raisins.

Bien que la vigne soit considérée comme une espèce isohydrique, il existe une variabilité génétique du maintien du potentiel hydrique foliaire (Prieto *et al.*, 2010 ; Schultz, 2003). Deux cépages largement utilisés en viticulture, la Syrah et le Grenache, ont été régulièrement décrits comme ayant des réponses contrastées au déficit hydrique. Le Grenache est caractérisé comme isohydrique alors que la Syrah a un comportement anisohydrique (Schultz, 2003 ; Soar *et al.*, 2006b). Les mécanismes physiologiques à l'origine de cette variabilité de réponses n'ont jamais été élucidés. Par ailleurs, il a été montré que chaque cépage était caractérisé par un comportement (an)isohydrique, mais que ce dernier pouvait varier au cours du cycle végétatif (Chaves *et al.*, 2010 ; Franks *et al.*, 2007).

Mais la régulation des pertes en eau ne suffit pas à assurer l'adaptation à la sécheresse, encore faut-il maintenir un niveau de production suffisant et des capacités de maturation des raisins. L'efficacité d'utilisation de l'eau définit la quantité de matière sèche produite par quantité d'eau transpirée. L'augmentation de l'efficacité de l'eau est une cible majeure de l'adaptation à la sécheresse des cultures, qu'elles soient pluviales ou irriguées. A l'échelle de la plante, l'efficacité de l'eau est une donnée peu accessible. L'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque définie à l'échelle de la feuille comme le ratio entre l'assimilation nette en CO₂, c'est-à-dire l'activité photosynthétique et la conductance stomatique, est alors estimée. Chez la vigne, des études ont montré qu'il existait une variabilité génétique assez large entre cépages pour l'efficacité de l'eau d'utilisation de l'eau (Bota *et al.*, 2001 ; Chaves et Davies, 2010 ; Gaudillere *et al.*, 2002 ; Gibberd *et al.*, 2001), que ce soit en situation sèche ou en situation irriguée. Mais les expérimentations ont le plus souvent été conduites en pots en l'absence de fruits.

L'ensemble de ces données démontre qu'il existe bien une variabilité de réponse des différents cépages à la contrainte hydrique. Cette variabilité doit être valorisée pour choisir les cépages qui permettront d'obtenir les meilleurs résultats en termes de production et de maturation. Cependant, les liens entre les réponses physiologiques de la plante et les résultats en matière de productivité et de

maturation ne sont pas encore clairement établis. Il est donc important de poursuivre les travaux pour proposer des indices de sélection des cépages pour leur adaptation à la contrainte hydrique. Des travaux sont actuellement en cours à l'ISVV, à Bordeaux, pour caractériser la variabilité génétique de 52 cépages dont certains originaires de régions soumises à des contraintes hydriques plus importantes que les bassins viticoles français (Portugal, Espagne, ...).

3.2 Architecture génétique du potentiel hydrique foliaire et de la transpiration du greffon

Les résultats présentés dans ce paragraphe sont issus de la thèse d'Aude Coupel-Ledru qui sera soutenue en 2015 (Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Une partie de ce travail a pour objectif de répondre à la question suivante : la variabilité des comportements (an)isohydriques est-elle déterminée génétiquement ? Ce travail a été conduit sur une population en ségrégation de type F1 issue du croisement *V. vinifera* Syrah × *V. vinifera* Grenache constituée de 186 individus. Cette population a été greffée sur le porte-greffe 110R (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). Les caractères mesurés ont été le potentiel hydrique foliaire (ψ_M), le taux de transpiration par unité de surface foliaire (TrS) et la conductivité hydraulique spécifique (KS), ainsi que leur réduction suite à l'application d'un déficit hydrique. Les parents sont classés en accord avec leur comportement classiquement décrit dans la littérature (Chaves *et al.*, 2010 ; Schultz, 2003), avec ψ_M plus élevé pour le Grenache décrit comme plutôt isohydrique comparé à la Syrah décrite comme plutôt anisohydrique. La variation génétique des comportements iso-anisohydrique est également illustrée par la variation observée pour la réduction de ψ_M qui va de -0,17 MPa pour les génotypes les plus isohydriques à -0,4 MPa pour les génotypes les plus anisohydriques (Figure 4). Une large et transgressive variabilité est également observée pour TrS et pour KS. Les réductions de ψ_M , TrS et KS ont également été étudiées entre les conditions bien irriguées et les conditions de déficit hydrique.

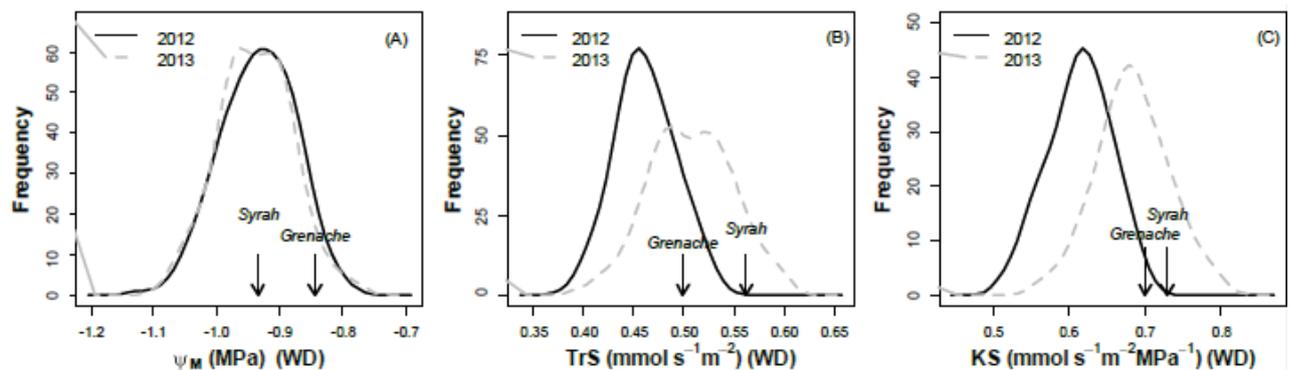


Figure 4 : Distribution des moyennes des valeurs génétiques (Best Linear Unbiased Predictions) pour les caractères hydrauliques mesurés sur la descendance Syrah × Grenache. Pour le potentiel hydrique foliaire (ψ_M), la transpiration par unité de surface foliaire (TrS) et la conductance hydraulique spécifique (KS), les distributions obtenues au cours de l'expérimentation de 2012 sont représentées par un trait noir, celles obtenues en 2013, par un trait gris. Les valeurs pour les deux parents sont représentées par des flèches (seulement pour 2012 pour les graphiques A, B et C par souci de clarté) (Coupel-Ledru *et al.*, 2014).

La différence entre les deux parents de ce croisement est relativement faible et grandement transgressée au sein de la descendance. Ce résultat est en accord avec des travaux précédents (Pou *et al.*, 2012 ; Prieto *et al.*, 2010) montrant que la caractérisation du Grenache et de la Syrah comme respectivement des variétés anisohydrique et isohydrique est largement exagérée. Ce résultat montre également les possibles gains génétiques pour l'homéostasie hydrique au niveau foliaire.

L'étude des corrélations entre caractères souligne que les génotypes les plus vigoureux ont tendance à avoir un plus faible taux de transpiration en condition de déficit hydrique et à réduire plus fortement leur

taux de transpiration. Les génotypes qui réduisent fortement TrS en conditions de déficit hydrique sont ceux qui ont le ψ_M le plus négatif. Les génotypes les plus vigoureux présentent le ψ_M le plus faible en conditions de déficit hydrique malgré la plus forte réduction du taux de transpiration (Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Le calcul d'héritabilité combinant les deux années de jeux de données montrent des héritabilités fortes, soulignant la puissance de détection de QTL élevée (H^2 compris entre 0.29 pour la réduction de TrS entre les conditions témoin et de déficit hydrique et 0.79 pour TrS) (Coupel-Ledru *et al.*, 2014).

Par une analyse combinant les deux années de jeux de données pour l'ensemble des caractères étudiés (Coupel-Ledru *et al.*, 2014), 22 QTLs significatifs ont été détectés. Pour chaque caractère, un à quatre QTLs significatifs ont été identifiés, expliquant chacun de 9% à 20% de la variance phénotypique. Ce résultat souligne le déterminisme polygénique de ces caractères complexes. Les QTLs sont localisés sur 8 chromosomes, mais plusieurs d'entre eux colocalisent sur 4 groupes de liaison (groupes de liaison 1, 10, 17 et 18). Il s'agit de la première étude où des mesures de potentiel hydrique foliaire et de transpiration ont été réalisées conjointement sur l'ensemble d'une descendance. Ces résultats originaux offrent l'opportunité de comprendre le déterminisme génétique de l'homéostasie hydrique au niveau foliaire et les possibles mécanismes expliquant les différences entre des réponses isohydrique et anisohydrique.

La localisation des QTLs détectés montre que la diminution plus ou moins sévère de ψ_M avec le déficit hydrique édaphique n'est pas seulement déterminée par la variation du taux de transpiration.

Une seule colocalisation entre un QTL de ψ_M et TrS a été identifiée sur le groupe de liaison 10 alors que d'autres QTLs de ψ_M ont été détectés sur les groupes de liaison 1 et 18. Cela suggère donc que le déterminisme génétique de ψ_M et de la régulation stomatique est partiellement indépendant.

Outre le rôle des stomates, il est pertinent de s'interroger sur la contribution de la conductance hydraulique dans le contrôle de l'homéostasie hydrique au niveau foliaire (Cochard *et al.*, 2002) puisque la conductance hydraulique détermine ψ_M pour une valeur donnée de taux de transpiration mais aussi parce que des variations de conductance hydraulique ont un impact sur le contrôle stomatique de la transpiration (Pantin *et al.*, 2013). Il est intéressant de noter que, bien que le calcul de KS dépende de ψ_M , seul un QTL de KS colocalise avec un QTL de ψ_M en condition de déficit hydrique (groupe de liaison 18). Cela suggère que, comme pour le taux de transpiration, la variabilité génétique de la conductance hydraulique pourrait participer au contrôle des réponses (an)isohydriques mais n'explique pas complètement ces dernières.

4. Variabilité et architecture génétique des réponses du porte-greffe au déficit hydrique

4.1 Variabilité génétique des réponses induites par le porte-greffe au déficit hydrique

411- Variabilité génétique pour les caractéristiques propres du porte-greffe

L'architecture racinaire est dépendante de multiples facteurs mais principalement des caractéristiques du sol alors que la densité racinaire serait essentiellement fonction du génotype du porte-greffe (Southey et Archer, 1988). Si les caractéristiques du sol ne sont pas restrictives en terme de profondeur explorable et de teneur en éléments grossiers, Swanepoel et Southey (1989) précisent que ce sont les caractéristiques génétiques du porte-greffe qui exercent la plus grande influence. Ils soulignent l'importance de considérer simultanément l'architecture racinaire et la profondeur du sol exploré mais aussi la densité de fines racines.

412- Variabilité génétique pour les réponses du greffon induites par le porte-greffe

Le porte-greffe influence les échanges gazeux du greffon (Düring, 1994 ; Padgett-Johnson *et al.*, 2000 ; Soar *et al.*, 2006a) et le potentiel hydrique foliaire (Ezzahouani et Williams, 1995). Les porte-greffes ont aussi des capacités de synthèse d'ABA différentes (Soar *et al.*, 2006a). La conductivité hydraulique mesurée au niveau du porte-greffe, au point de greffe et au niveau des vaisseaux du greffon est différente en fonction du porte-greffe (De Herralde *et al.*, 2006). La comparaison des porte-greffes 110R et SO4, greffés avec le cépage Tempranillo (*V. vinifera*), montre que le 110R a une conductance hydraulique plus grande que le SO4 aux trois niveaux mentionnés précédemment. Il a été également démontré que les capacités de contrôle stomatique évaluées sur bouture de différents génotypes de porte-greffes, en condition de déficit hydrique, peuvent être transmises au greffon lorsqu'il y a greffage (Iacono *et al.*, 1998 ; Padgett-Johnson *et al.*, 2000). Les travaux de Smith (2004), effectués en conditions de déficit hydrique, mettent en évidence un effet significatif du porte-greffe sur la biomasse aérienne du greffon, sur le ratio entre la biomasse racinaire et la biomasse aérienne, sur la vitesse de croissance et sur la longueur du rameau.

Les interactions porte-greffe × greffon en situation de déficit hydrique ont été démontrées à la fois sur les paramètres quantitatifs et qualitatifs de la production de raisins, et sur les paramètres végétatifs (Ezzahouani et Williams, 1995). Les réponses du porte-greffe au déficit hydrique sont spécifiques au greffon (Düring, 1994 ; Iacono *et al.*, 1998). Ainsi, l'étude du modèle de plante greffée en conditions de déficit hydrique suppose de prendre en compte ces interactions.

Toutefois, les mécanismes physiologiques à l'origine de cette diversité, et le déterminisme génétique d'adaptation à la sécheresse des porte-greffes de vigne, ne sont toujours pas connus.

4.2 Classification des porte-greffes pour leur adaptation à un déficit hydrique

Certains porte-greffes conférant une forte vigueur tolèrent bien la sécheresse (140Ru, 110R) et d'autres conférant une faible vigueur y sont sensibles (RGM). Toutefois, des porte-greffes conférant une forte vigueur résistent mal à la sécheresse (5BB, SO4) alors que d'autres conférant une plus faible vigueur (44-53M) y résistent mieux. L'aptitude au greffage, la vigueur conférée au greffon par le porte-greffe, la nature du greffon, le type de sol, le rendement sont des caractéristiques qui peuvent être à l'origine de discordances entre les deux classifications évoquées ci-dessus.

En 1985, Carbonneau établit une classification à partir du ratio entre la surface foliaire et la conductance stomatique pour une vingtaine de porte-greffes. La contrainte hydrique a été gérée de façon à obtenir une installation progressive du déficit hydrique dans les pots, pour se rapprocher au maximum des conditions dans le vignoble. L'objectif est bien d'identifier un critère pertinent pour une sélection la plus précoce possible de porte-greffes tolérants à la sécheresse (Düring et Scienza, 1980). Il s'agit du premier parallèle établi entre un test de criblage précoce et les observations empiriques du vignoble, sur un nombre conséquent de *Vitis*. Carbonneau (1985) conclut que les mécanismes impliqués dans la tolérance à la sécheresse induite par le porte-greffe semblent plus liés à la capacité du système racinaire à extraire le maximum d'eau du sol qu'à la capacité du système racinaire à explorer un large volume de sol (volume de sol exploré identique à tous les porte-greffes en expérimentation en pots).

Scienza (1983) émet quant à lui des réserves sur les évaluations en pots de petite taille et, souligne l'importance de la profondeur du système racinaire en prenant l'exemple de la tolérance à la sécheresse de *V. rupestris* du Lot. Soar *et al.* (2006a) avancent une définition de tolérance à la sécheresse en prenant en considération la combinaison du porte-greffe et du greffon. Ainsi, une combinaison porte-greffe/ greffon tolérante à la sécheresse fait référence à une capacité du système greffé à extraire l'eau du sol pour maintenir les rendements en fruit du greffon et cela malgré des jours, voire des semaines de forte demande évaporative ou d'absence de précipitations aboutissant à une faible fraction d'eau transpirable du sol.

Tableau 1 : Synthèse des classifications des porte-greffes de vigne vis-à-vis de leur adaptation à la sécheresse. A partir de Galet (1988), Samson et Castéran (1971), Fregoni (1977) et Carbonneau (1985) dans Marguerit (2010).

| Nom du porte-greffe | Croisement (Galet, 1988) | Samson et Castéran (1971) | Frégoni (1977) | Carbonneau (1985) |
|---|--|---------------------------|--------------------------|----------------------------|
| 110 Richter | <i>V. berlandieri</i> Ressaiguier n°2 × <i>V. rupestris</i> Martin | bonne | très résistant | très résistant |
| 44-53 Malègue | <i>V. riparia</i> Grand glabre × (<i>V. cordifolia</i> × <i>V. rupestris</i>) | bonne | très résistant | très résistant |
| 140 Ruggieri | <i>V. berlandieri</i> Ressaiguier n°2 × <i>V. rupestris</i> du Lot | moyenne | très résistant | très résistant |
| 1 103 Paulsen | <i>V. berlandieri</i> Ressaiguier n°2 × <i>V. rupestris</i> du Lot | bonne | très résistant | résistant |
| 196-17 Castel | (<i>V. vinifera</i> Mourvèdre × <i>V. rupestris</i> Gauzin) × <i>V. riparia</i> Gloire de Montpellier | bonne | très résistant | résistant |
| 99 Richter | <i>V. berlandieri</i> Las Sorres × <i>V. rupestris</i> du Lot | moyenne | moyennement résistant | résistant |
| Sélection Oppenheim de Teleki n°4 -SO4- | <i>V. berlandieri</i> × <i>V. riparia</i> | faible | insuffisamment résistant | résistant |
| 3309 Couderc | <i>V. riparia</i> tomenteux × <i>V. rupestris</i> Martin | bonne | insuffisamment résistant | peu résistant |
| 41 B Millardet et de Grasset | <i>V. vinifera</i> Chasselas × <i>V. berlandieri</i> | moyenne | très résistant | peu résistant |
| 161-49 Couderc | <i>V. riparia</i> × <i>V. berlandieri</i> | faible | moyennement résistant | peu résistant |
| 420 A | <i>V. berlandieri</i> × <i>V. riparia</i> | faible | insuffisamment résistant | peu résistant |
| Kober 5 BB | <i>V. berlandieri</i> × <i>V. riparia</i> | mauvaise | insuffisamment résistant | peu résistant |
| Fercal | (<i>V. berlandieri</i> × <i>V. vinifera</i> Ugni blanc) × (<i>V. berlandieri</i> Ressaiguier n°2 × <i>V. longii</i> novo mexicana) | - | - | peu résistant |
| Ressaiguier sélection Birolleau n°1 -RSB 1- | <i>V. riparia</i> × <i>V. berlandieri</i> | - | - | peu résistant |
| Rupestris du Lot | <i>V. rupestris</i> | mauvaise | insuffisamment résistant | peu résistant/ sensible |
| 101-14 Millardet et de Grasset | <i>V. riparia</i> × <i>V. rupestris</i> | mauvaise | insuffisamment résistant | peu résistant/ sensible |
| 333 Ecole de Montpellier -333 EM- | <i>V. vinifera</i> Cabernet Sauvignon × <i>V. berlandieri</i> | bonne | moyennement résistant | sensible |
| Riparia Gloire de Montpellier | <i>V. riparia</i> | mauvaise | insuffisamment résistant | sensible |
| Vialla | Semis de Clinton (<i>V. labrusca</i> × <i>V. riparia</i>) | moyenne | - | très sensible |
| 4 010 CL | <i>V. riparia</i> Grand glabre × (<i>V. vinifera</i> Aramon × <i>V. rupestris</i> Ganzin n°1) | moyenne | - | - |
| 216-3 Castel | <i>V. riparia</i> × (<i>V. riparia</i> × <i>V. rupestris</i> × <i>V. candicans</i>) × <i>V. rupestris</i> du Lot | - | moyennement résistant | - |

4.3 Architecture génétique de la transpiration et de la croissance induites par le porte-greffe

Les résultats présentés dans ce paragraphe sont issus du travail de thèse d'Elisa Marguerit (Marguerit, 2010 ; Marguerit *et al.*, 2012). L'objectif scientifique de ce travail visait à répondre à la question suivante: La variabilité de la transpiration et de la croissance du greffon, et celle de l'efficacité d'utilisation de l'eau sont-elles déterminées génétiquement par le porte-greffe. Ce travail a été conduit trois années sur une population en ségrégation de type F1 issue du croisement *V. vinifera* Cabernet Sauvignon × *V. riparia* Gloire de Montpellier constituée de 138 individus. Le taux de transpiration, le $\delta^{13}\text{C}$ et l'efficacité de transpiration (ratio de la biomasse sur la quantité d'eau transpirée pour la produire), la capacité d'extraction de l'eau et la précocité de la diminution de la transpiration suite à l'application d'un déficit hydrique ont été mesurés. La variabilité de chacun des caractères a été caractérisée.

L'héritabilité est supérieure à 0,3 pour la majorité des caractères. La plus forte valeur d'héritabilité a été obtenue pour la capacité d'extraction de l'eau de sol (0,70 en 2008) et la plus faible pour l'efficacité de la transpiration (0,21 en 2009).

Toutefois, l'effet de l'année est significatif sur l'ensemble des données phénotypiques (test de Student, $p=0,007$), soulignant ainsi le fort effet de l'environnement sur les caractères étudiés.

Au sein de chaque année expérimentale, peu de corrélations significatives sont observées entre les différents caractères.

Une analyse combinant les trois années de jeu de données a été conduite pour la condition non limitante du régime hydrique et pour la condition de déficit hydrique, permettant d'identifier 23 QTLs significatifs (Marguerit *et al.*, 2012). Un à six QTLs significatifs ont été détectés par caractère, expliquant jusqu'à 15% de la variance phénotypique. Comme pour les travaux conduits sur le contrôle génétique du greffon, ces résultats mettent en évidence le déterminisme polygénique de ces caractères complexes. Un QTL a été détecté les trois années expérimentales comme une région impliquée dans le déterminisme génétique de la capacité d'extraction de l'eau sur le groupe de liaison 3. Cette hypothèse avait été aussi proposée par Carbonneau (1985) et Soar *et al.* (2006a). Il s'agit de la première étude de génétique quantitative sur la plasticité du taux de transpiration au déficit hydrique chez les plantes pérennes. Les déterminismes génétiques du taux de transpiration et de sa régulation suite à l'application d'un déficit hydrique sont en partie indépendants puisqu'aucune colocalisation de QTL n'a pu être montrée pour ces deux caractères. Cela permet d'envisager un travail de sélection pour ces deux catégories de caractères de manière indépendante. En se fondant sur la régulation du parent mâle du croisement, RGM, il semble qu'un porte-greffe connu pour être sensible à la sécheresse réduise plus précocement sa transpiration en condition de déficit hydrique. Les déterminismes génétiques du $\delta^{13}\text{C}$ et de l'efficacité de la transpiration sont également partiellement indépendants. Ce résultat souligne toute la complexité de l'utilisation du caractère d'efficacité d'utilisation de l'eau pour sélectionner du matériel végétal (Condon *et al.*, 2004). Le caractère d'efficacité de la transpiration semble moins soumis aux effets des conditions climatiques (effet année) et du régime hydrique que le $\delta^{13}\text{C}$, démontrant ainsi son éventuelle plus grande facilité d'étude dans le cadre d'un programme de sélection. Le déterminisme génétique de l'accumulation de biomasse et celui de l'efficacité d'utilisation de l'eau (évaluée par le $\delta^{13}\text{C}$ et l'efficacité de transpiration) sont partiellement indépendants. Seule la région sur le groupe de liaison 6 met en évidence une colocalisation de QTLs pour ces deux catégories de caractères.

Les intervalles de confiance des QTLs identifiés comportent des gènes potentiellement impliqués dans les réponses au déficit hydrique. D'une part, cela renforce la valeur des QTLs détectés et d'autre part, ils suggèrent que la signalisation hormonale (en particulier avec l'ABA) et hydraulique (aquaporines) entre le porte-greffe et le greffon jouent un rôle majeur dans les réponses au déficit hydrique (Soar *et al.*, 2006a ; Vandeleur *et al.*, 2009).

Conclusions

Les travaux déjà conduits montrent que l'architecture génétique des réponses au déficit hydrique est complexe, que la variabilité génétique provienne du greffon ou du porte-greffe. Le grand nombre de QTL détectés, leur faible pourcentage de variance phénotypique expliquée et les interactions génotype×environnement ne permettent pas d'envisager aisément une sélection assistée par marqueurs pour ces caractères. Outre les caractères classiquement étudiés de manière absolue, la plasticité phénotypique peut être prise en compte. En effet, la plasticité phénotypique montre une variabilité génétique (Sadras *et al.*, 2009) et est un caractère héréditaire (Lacaze *et al.*, 2009). La prise en compte du concept de plasticité a considérablement évolué ces dernières années (Nicotra et Davidson, 2010). Elle est passée du statut de variabilité indésirable au caractère quantitatif en soi soumis à

sélection (Lacaze *et al.*, 2009 ; Reymond *et al.*, 2003). La mise au point d'outils et de méthodes pour accélérer et optimiser les croisements en vue de la sélection de génotypes plus adaptés à des déficits hydriques est en cours. Il n'est pour l'instant pas permis d'envisager la mise à disposition de nouveaux génotypes avant une dizaine d'années.

Les travaux déjà menés montrent qu'il est primordial de contrôler les conditions du déficit hydrique appliqué (intensité, durée). Ces expérimentations ont été conduites en pots ; il est donc nécessaire de vérifier au vignoble les comportements identifiés en conditions contrôlées. Il est particulièrement crucial de vérifier que les réponses identifiées dans un volume de sol exploré identique pour tous les génotypes (expérimentation en pot) le sont également dans un volume de sol exploré propre à chaque génotype. Il est également primordial de vérifier que les réponses observées sur des jeunes plants sans fruit le sont sur des plantes portant des fruits.

Après avoir mis en évidence la variabilité de réponses induites en condition de déficit hydrique et en sachant que le greffon a un effet significatif sur le porte-greffe (Tandonnet *et al.*, 2010), il apparaît nécessaire de travailler sur les deux génotypes dont résulte la plante greffée. Parmi les QTL détectés, certains peuvent être propres à la réponse du greffon. Il est donc nécessaire de mettre en œuvre également des études d'interactions porte-greffe/ greffon d'abord en l'absence de contrainte hydrique, puis dans un second temps, en situation de contrainte hydrique.

Références bibliographiques

- Beavis W.D., Smith O.S., Grant D., Fincher R., 1994. Identification of Quantitative Trait Loci using a small sample of topcrossed and F₄ progeny from maize. *Crop Science* 34, 882-896.
- Bota B.J., Flexas J., Medrano H., 2001. Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology* 138, 353-361.
- Bradshaw A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* 13, 115-155.
- Bradshaw A.D., 2006. Unravelling phenotypic plasticity - why should we bother? *New Phytologist* 170, 644-648.
- Bray E.A., 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2, 48-54.
- Brendel O., Le Thiec D., Scotti-Saintagne C., Bodénès C., Kremer A., Guehl J.-M., 2008. Quantitative trait loci controlling water use efficiency and related traits in *Quercus robur* L. *Tree Genetics & Genomes* 4, 263-278.
- Brendel O., Pot D., Plomion C., Rozenberg P., Guehl J.-M., 2002. Genetic parameters and QTL analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and ring width in maritime pine. *Plant, Cell and Environment* 25, 945-953.
- Carbonneau A., 1985. The early selection of grapevine rootstocks for resistance to drought conditions. *American Journal of Enology and Viticulture* 36, 195-198.
- Casasoli M., Pot D., Plomion C., Monteverdi M.C., Barreneche T., Lauteri M., Villani F., 2004. Identification of QTLs affecting adaptive traits in *Castanea sativa* Mill. *Plant, Cell & Environment* 27, 1088-1106.
- Chaves M.M., Davies B., 2010. Drought effects and water use efficiency: improving crop production in dry environments. *Functional Plant Biology* 37, iii-vi.
- Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S., 2003. Understanding plant responses to drought : from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30, 239-264.
- Chaves M.M., Zarrouk O., Francisco R., Costa J.M., Santos T., Regalado A.P., Rodrigues M.L., Lopes C.M., 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany* 105, 661-676.

- Cochard H., Coll L., Le Roux X., Améglio T., 2002. Unraveling the Effects of Plant Hydraulics on Stomatal Closure during Water Stress in Walnut. *Plant Physiology* 128, 282-290.
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquar G.D., 2004. Breeding for high water use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 55, 2447-2460.
- Costa P., 1999. Réponse moléculaire, physiologique et génétique du pin maritime à une contrainte hydrique, Université Henri Poincaré, Nancy I, Bordeaux, 116
- Coupel-Ledru A., Lebon E., Christophe A., Doligez A., Cabrera-Bosquet L., Péchier P., Hamard 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*, sous presse.
- De Herralde F., Alsina M.M., Aranda X., Save R., Biel C., 2006. Effects of rootstock and irrigation regime on hydraulic architecture of *Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo. *Journal International de la Vigne et du Vin* 40, 133-139.
- Duchêne E., Huard F., Dumas V., Schneider C., Merdinoglu D., 2010. The challenge of adapting grapevine varieties to climate change. *Climate Research* 41, 193-204.
- Düring H., 1994. Photosynthesis of ungrafted and grafted grapevines : effects of rootstock genotype and plant age. *American Journal of Enology and Viticulture* 45, 297-299.
- Düring H., Scienza A., 1980. Drought resistance of some *Vitis* species and cultivars. *IIIrd International Symposium on Grape Breeding*. Davis, USA, 179-190.
- Ezzahouani A., Williams L.E., 1995. The influence of rootstock on leaf water potential, yield, and berry composition of ruby seedless grapevines. *American Society for Enology and Viticulture* 46, 559-563.
- Foolad M.R., 1999. Comparison of salt tolerance during seed germination and vegetative growth in tomato by QTL mapping. *Genome* 42, 727-734.
- Franks P.J., Drake P.L., Froend R.H., 2007. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment* 30, 19-30.
- Fregoni M., 1977. Irrigation des vignobles. Problèmes de physiologie, de biochimie, de génétique, d'agronomie, de technologie et d'économie. *Bulletin de l'OIV* 551, 1-17.
- Galet P., 1988. *Cépages et vignobles de France. Tome I. Les vignes américaines*. Montpellier.
- Garcia de Cortazar I., 2006. Adaptation du modèle STICS à la vigne (*Vitis vinifera* L.). Utilisation dans le cadre d'une étude du changement climatique à l'échelle de la France, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier, Avignon, 349.
- Gaudillere J.-P., Van Leeuwen C., Ollat N., 2002. Carbon isotope composition of sugars in grapevine, an integrated indicator of vineyard water status. *Journal of Experimental Botany* 53, 757-763.
- Gibberd M.R., Walker R.R., Blackmore D.H., Condon A.G., 2001. Transpiration efficiency and carbon-isotope discrimination of grapevines grown under well-watered conditions in either glasshouse or vineyard. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 7, 110-117.
- Hao Z., Li X., Liu X., Xie C., Li M., Zhang D., Zhang S., 2010. Meta-analysis of constitutive and adaptive QTL for drought tolerance in maize. *Euphytica* 174, 165-177.
- Hsiao T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review Plant Physiology* 24, 519-570.
- Iacono F., Buccella A., Peterlunger E., 1998. Water stress and rootstock influence on leaf gas exchange of grafted and ungrafted grapevines. *Scientia Horticulturae* 75, 27-39.
- Jansen R.C., Stam P., 1994. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. *Genetics* 136, 1447-1455.
- Jansen R.C., Van Ooijen J.W., Stam P., Lister C., Dean C., 1995. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. *Theoretical and Applied Genetics* 91, 33-37.

- Kamoshita A., Babu R.C., Boopathi N.M., Fukai S., 2008. Phenotypic and genotypic analysis of drought-resistance traits for development of rice cultivars adapted to rainfed environments. *Field Crops Research* 109, 1-23.
- Korol A.B., Ronin Y.I., Nevo E., 1998. Approximate analysis of QTL-environment interaction with no limits on the number of environments. *Genetics* 148, 2015-2028.
- Lacaze X., Hayes P.M., Korol A., 2009. Genetics of phenotypic plasticity: QTL analysis in barley, *Hordeum vulgare*. *Heredity* 102, 163-173.
- Ma C.-X., Casella G., Wu R., 2002. Functional mapping of Quantitative Trait Loci underlying the character process: a theoretical framework. *Genetics* 161, 1751-1762.
- Malosetti M., Ribaut J., Vargas M., Crossa J., van Eeuwijk F., 2008. A multi-trait multi-environment QTL mixed model with an application to drought and nitrogen stress trials in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 161, 241-257.
- Marguerit E., 2010. Déterminisme génétique des réponses au déficit hydrique de la transpiration et de la croissance, induites par le porte-greffe, chez la vigne. Doctorat, Université de Bordeaux, 229p.
- Marguerit E., Bouffier L., Chancerel E., Costa P., Lagane F., Guehl J.M., Plomion C., Brendel O., 2014. The genetics of water use efficiency and its relation to growth in maritime pine. *Journal of Experimental Botany*, sous presse.
- Marguerit E., Brendel O., Lebon E., van Leeuwen C., Ollat N., 2012. Rootstock control of scion transpiration and its acclimation to water deficit are controlled by different genes. *The New Phytologist* 194, 416-429.
- Maseda P.H., Fernandez R.J., 2006. Stay wet or else : three ways in wich plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany* 57, 3963-3977.
- Monclus R., Dreyer E., Delmotte F.M., Villar M., Delay D., Boudouresque E., Petit J.-M., Marron N., Bréchet C., Brignolas F., 2005. Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* x *P. nigra* clones. *New Phytologist* 167, 53-62.
- Nicotra A.B., Davidson A., 2010. Adaptative phenotypic plasticity and plant water use. *Functional Plant Biology* 37, 117-127.
- Padgett-Johnson M., Williams L.E., Walker M.A., 2000. The influence of *Vitis riparia* rootstock on water relations and gas exchange of *Vitis vinifera* cv. Carignane scion under non-irrigated conditions. *American Society for Enology and Viticulture* 51.
- Pantin F., Monnet F., Jannaud D., Costa J.M., Renaud J., Muller B., Simonneau T., Genty B., 2013. The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist* 197, 65-72.
- Parelle J., Dreyer E., Brendel O., 2010. Genetic variability and determinism of adaptation of plants to soil waterlogging. In: Mancuso S, Shabala S, eds. *Waterlogging signalling and tolerance in plants*: 1st Spriger, 241-266.
- Passioura J., 2006. Increasing crop productivity when water is scarce-from breeding to field management. *Agricultural Water Management* 80, 176-196.
- Paterson A.H., Lander E.S., Hewitt J.D., Peterson S., Lincoln S.E., Tanksley S.D., 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 335, 721-726.
- Pou A., Medrano H., Tomàs M., Martorell S., Ribas-Carbó M., Flexas J., 2012. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. *Plant and Soil* 359, 335-349.
- Price A.H., 2006. Believe it or not, QTLs are accurate! *Trends in Plant Science* 11, 213-216.
- Prieto J.A., Lebon E., Ojeda H., 2010. Stomatal behavior of different grapevine cultivars in response to soil water status and air water vapor pressure deficit. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 44, 9-20.
- Prioul J.-L., Quarrie S., Causse M., De Vienne D., 1997. Dissecting complex physiological functions through the use of molecular quantitative genetics. *Journal of Experimental Botany* 48, 1151-1163.

- 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, 664-675.
- Reymond M., Muller B., Tardieu F., 2004. Dealing with the genotype × environment interaction via a modelling approach: a comparison of QTLs of maize leaf length or width with QTLs of model parameters. *Journal of Experimental Botany* 55, 2461-2472.
- Rönnerberg-Wästljung A.C., Glynn C., Weih M., 2005. QTL analyses of drought tolerance and growth for *Salix dasyclados* × *Salix viminalis* hybrid in contrasting water regimes. *Theoretical and Applied Genetics* 110, 537-549.
- Sadras V.O., Reynolds M.P., de la Vega A.J., Petrie P.R., Robinson R., 2009. Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine. *Field Crops Research* 110, 242-250.
- Salvi S., Tuberosa R., 2005. To clone or not to clone plant QTLs: present and future challenges. *Trends in Plant Science* 10, 297-304.
- Samson C., Casteran P., 1971. Culture de la vigne. In: Dunod, ed. *Sciences et Techniques de la vigne. Tome 2 - Culture, pathologie, défense sanitaire de la vigne*. Paris, 1-200.
- Saranga Y., Jiang C.-X., Wright R., Yakir D., Paterson A., 2004. Genetic dissection of cotton physiological responses to arid conditions and their inter-relationships with productivity. *Plant, Cell and Environment* 27, 263-277.
- Schultz H.R., 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment* 26, 1393-1405.
- Schultz H.R., Stoll M., 2010. Some critical issues in environmental physiology of grapevines future challenges and current limitations. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 4-24.
- Scienza A., 1983. Adattamento genetico della vite allo stress idrico. *Vignevini* 6, 27-39.
- Smith J.P., 2004. Investigations into the mechanisms underlying grapevine rootstock effects on scion growth and yield, PhD Charles Sturt University, Wagga Wagga, Australia, 195.
- Soar C.J., Dry P.R., Loveys B.R., 2006a. Scion photosynthesis and leaf gas exchange in *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz: mediation of rootstock effects via xylem sap ABA. *Australian Journal of Agricultural Research* 12, 82-96.
- Soar C.J., Speirs J., Maffei S.M., Penrose A.B., Mc Carthy M.G., Loveys B.R., 2006b. Grape vine varieties Shiraz and Grenache differ in their stomatal response to VPD: apparent links with ABA physiology and gene expression in leaf tissue. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 12, 2-12.
- Southey J.M., Archer E., 1988. The effect of rootstock cultivar on grapevine root distribution and density. In: Van Zyl J.L. (Comp.), eds. *The grapevine root and its environment*. Pretoria, Republic of South Africa: Tech. Comm. 215. Dep. Agric. Water Supply, Private Bag X116, 0001, 57-73.
- Street N.R., Skogström O., Sjödin A., Tucker J., Rodriguez-Acosta M., Nilsson P., Jansson S., Taylor G., 2006. The genetics and genomics of the drought response in *Populus*. *The Plant Journal* 48, 321-341.
- Swanepoel J.J., Southey J.M., 1989. The influence of rootstock on the rooting pattern of the grapevine. *South African Journal of Enology and Viticulture* 10, 23-28.
- Tandonnet J.-P., Cookson S.J., Vivin P., Ollat N., 2010. Scion genotype controls biomass allocation and root development in grafted grapevine. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 290-300.
- Tardieu F., 2003. Virtual plants : modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends in Plant Science* 8, 9-14.
- Van Eeuwijk F.A., Bink M.C.A.M., Chenu K., Chapman S.C., 2010. Detection and use of QTL for complex traits in multiple environments. *Current Opinion in Plant Biology* 13, 193-205.
- Vandeleur R.K., Mayo G., Sheldon M.C., Gilliam M., Kaiser B.N., Tyerman S.D., 2009. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought

stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiology* 149, 445-460.

Virgona J.M., Smith J.P., Holzappel B.P., 2003. Scions influence apparent transpiration efficiency of *Vitis vinifera* (cv. Shiraz) rather than rootstocks. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 9, 183-185.

Wu R., Lin M., 2006. Functional mapping - how to map and study the genetic architecture of dynamic complex traits. *Nat Rev Genet* 7, 229-237.