



**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, Thierry Simonneau, Patrice This, 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. *Le Progrès agricole et viticole*  
[Publications et Actualités Vitivinicoles], 2015, 132 (05), pp.22-34. hal-01269394

**HAL Id: hal-01269394**

**<https://hal.science/hal-01269394v1>**

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.



N° 05  
Mai 2015

Groupe International d'Experts en Systèmes Vitivinicoles pour la Coopération

Publications et Actualités Vitivinicoles de l'Académie de la Vigne et du Vin du GiESCO



Mensuel  
132<sup>ème</sup> année



**PAV**   
*Progrès Agricole et Viticole*  
(Attaché en 2014 à l'association loi 1901)

#### BUREAU :

**Directeur :** CARBONNEAU Alain  
**Présidents :** CARGNELLO Giovanni  
**Vices-Présidents :** OJEDA Hernan,  
SCHULTZ Hans,  
TORREGROSA Laurent,  
NOVELLO Vittorino

**Secrétariat :** LUQUE Sandrina

#### COMITÉ DE REDACTION :

(Pilotage de la Publication)

BARBEAU Gérard, Angers (INRA)  
BERGER Jean-Luc, Rhône  
BERNARD Raymond, Côte d'or  
BOIDRON Robert, Saône et Loire  
BOURSIQUOT Jean-Michel, Montpellier (SupAgro)  
CALLEJA Michel, Montpellier (SupAgro)  
CHATELET Bertrand, Villefranche sur Saône (IFV)  
COTTEREAU Philippe, Nîmes (IFV)  
ESCUDIER Jean-Louis, Pech Rouge (INRA)  
GOULET Etienne, Angers (IFV)  
HANNIN Hervé, Montpellier (SupAgro)  
MASSON Gilles, Vidauban (Centre du Rosé)  
MOLOT Bernard, Nîmes (IFV)  
MONCOMBLE Dominique, Epernay (CIVC)  
MOUTONNET Michel, Montpellier  
OLLAT Nathalie, Bordeaux (INRA)  
OLLE Didier, Montpellier (SupAgro)  
RAZUNGLES Alain, Montpellier (SupAgro)  
RIOU Christophe, Grau du Roi (IFV)  
ROBY Jean-Philippe, BORDEAUX (ENITA)  
SERRANO Eric, Gaillac (IFV)  
TISSEYRE Bruno, Montpellier (SupAgro)  
TORREGROSA Laurent, Montpellier (SupAgro)  
VUCHOT Patrick, Orange (Inter Rhône)  
ZEBIC Olivier, Montpellier (VINSEO)

#### COORDONNEES

Site Internet : [www.giesco.org](http://www.giesco.org)  
Email Secrétariat : [giesco\\_pav@yahoo.fr](mailto:giesco_pav@yahoo.fr)  
Email Direction : [carbonne@supagro.inra.fr](mailto:carbonne@supagro.inra.fr)  
Tél. Secrétariat : (33) 06.15.29.60.81  
Tél. Direction : (33) 04.99.61.23.60

Adresse postale et siège : **Association « GIESCO-PAV »**  
Montpellier SupAgro  
2 Place Viala  
34060 MONTPELLIER CEDEX 2

#### PATRIMOINE « Progrès Agricole et Viticole - PAV »

Fondateur : DEGRULLY L. (Edition depuis 1884)  
Directeurs : RAVAZ L., BUCHET G., BRANAS J.,  
BOUBALS D., CARBONNEAU A.,

*Abonnement & Publicité : Contact au Secrétariat*

*La reproduction intégrale ou partielle de tous les articles parus dans la revue est interdite sauf accord écrit de la Direction.*

## SOMMAIRE

### VIENT DE PARAÎTRE

#### \* Editions Universitaires de Dijon

Le pinard des Poilus : Une histoire du vin en France durant la Grande Guerre (1914-1918)..... 03

#### \* Editions FERET

Carnets de Champagne :  
Chroniques de petits & grands bonheurs..... 04  
Petit Dictionnaire Absurde & Impertinent du Cheval ..... 04  
Bordeaux et ses Vins : 19<sup>ème</sup> Édition ..... 05

### CHRONIQUE

#### \* CARBONNEAU A.

Happy birthday to « Hapiwine » ..... 06

### ARTICLES

#### \* SIMONNEAU T., OLLAT N., PELLEGRINO A., LEBON E.

Contrôle de l'état hydrique dans la plante et réponses physiologiques de la vigne à la contrainte hydrique ..... 07

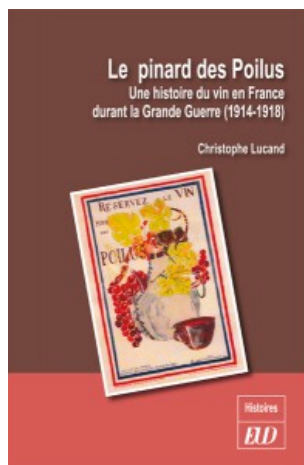
#### \* MARGUERIT E., COUPEL-LEDRU A., BARRIEU F., BERT P-F., DOLIGEZ A., LEBON E., THIS P., SIMONNEAU T., OLLAT N.

Architecture génétique de réponses au déficit hydrique chez la vigne ..... 22



## VIENT DE PARAÎTRE

### **Le pinard des Poilus : Une histoire du vin en France durant la Grande Guerre (1914-1918)**



#### **Caractéristiques**

**Auteur :** Christophe LUCAND

**ISSN :** 2269-8000

**ISBN :** 978-2-36441-131-9

**Collection :** Histoires

**Parution :** 2015

**Format :** 15 x 23 cm

**Pages :** 170 p.

**Support :** Livre

**ED** Éditions  
Universitaires  
de Dijon

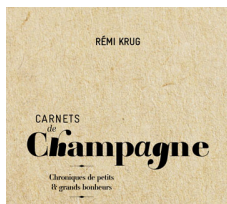
Populaire et glorifié durant la Grande Guerre, le « Pinard » a été plus qu'une simple boisson pour les poilus jetés au cœur des combats. Distribué sans compter, il a « nourri » des millions d'hommes et a été, très tôt, le seul recours face aux horreurs du conflit.

Vin rouge, de qualité très médiocre, issu de plants à gros rendements, le pinard, toujours coupé, mouillé, frelaté ou suspecté de contenir du bromure, s'impose dans les tranchées. Vanté par la propagande officielle, il est honoré et élevé au rang de boisson nationale et patriotique, avant de devenir le « Pinard de la victoire » célébré dans toute la France.

Le présent ouvrage donne à découvrir deux fronts. Le « front vitivinicole », rarement évoqué par les historiens, mais dont l'étude est incontournable quand on veut comprendre comment les hommes de 14-18 ont pu tenir, et le « front guerrier », lieu d'engagements et de maintien des hommes dont l'agressivité et la soumission à la hiérarchie n'ont été possibles que grâce à une alcoolisation massive, organisée par des autorités politiques et militaires hantées par la défaite.

## Carnets de Champagne Chroniques de petits & grands bonheurs

**FÉRET**  
ÉDITEUR DU VIN DEPUIS 1812



### Caractéristiques

**Auteur :** KRUG Rémi  
**ISBN :** 978-2-35156-158-4  
**Format :** 12 x 20 cm  
**Pages :** 208 p.

« Entraîné par la vie et vite porté par la gourmandise d'âge, je n'ai bien sûr pas pris le temps d'écrire un journal personnel. C'est même ainsi que le temps a, depuis, filé sans moments comme pour mieux dégager l'essentiel des moments les plus forts. Voici donc ici un florilège de moments choisis : moments forts, réflexions, portraits, anecdotes qui ont marqué mes quarante-deux années passées au service de la Maison Krug. »

Rémi KRUG retrace dans ses *Carnets de Champagne* son itinéraire, sa vie familiale, ses rencontres, parfois inattendues, ses dégustations...

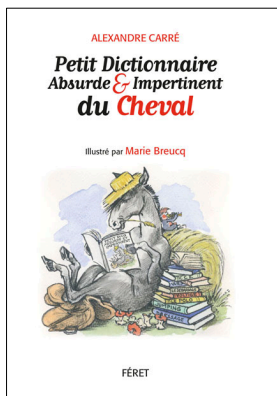


Profond, émouvant, drôle, il nous entraîne aux quatre coins de la planète, un verre à la main, pour nous faire partager ses émotions et un certain art de vivre.

Authenticité, sincérité, et passion sont au rendez-vous. Les histoires et les anecdotes s'enchaînent, les pages se dévorent. Rémi Krug nous le confie lui-même : *entraîné par la vie et vite porté par la gourmandise d'agir, je n'ai bien sûr pas pris le temps d'écrire un journal personnel. C'est mieux ainsi car le temps a, depuis, filtré mes souvenirs comme pour mieux dégager l'empreinte des moments les plus forts. Voici donc ici un florilège de moments choisis : moments forts, réflexions, portraits, anecdotes qui ont marqué mes quarante-deux années passées au service de la Maison Krug.*

## Petit Dictionnaire Absurde & Impertinent du Cheval

**FÉRET**  
ÉDITEUR DU VIN DEPUIS 1812



### Caractéristiques

**Auteur :** CARRÉ Alexandre  
**ISBN :** 978-2-35156-160-7  
**Format :** 12 x 18 cm  
**Pages :** 144 p.

En 150 définitions, pleines de verve, le cheval est dévoilé, son univers est décortiqué, toujours avec humour et impertinence.

À travers cet ouvrage merveilleusement drôle, on apprend d'incroyables vérités que certains murmurent à l'oreille des chevaux et que l'auteur proclame à grandes lettres de A à Z.

Nul besoin de préciser que ces définitions comportent une bonne part de choses vues et vécues !

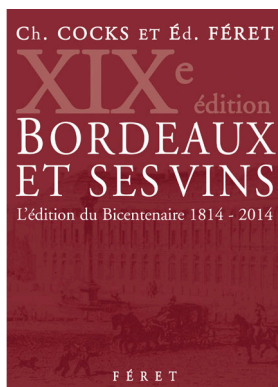
Nous y retrouvons avec bonheur toutes les disciplines des sports équestres, les manies et les défauts des cavaliers, les héros de la mythologie équestre.

Une bulle d'oxygène à l'esprit décoiffant, humoristiquement illustrée par Marie Breucq, à mettre d'urgence entre toutes les mains des amoureux de la plus belle conquête de l'homme qu'ils aient 8, 9 ou 99 ans...

Issu d'une famille de cavaliers, passionné de chevaux, Alexandre Carré a longtemps joué au polo. Journaliste, animateur télé sur Equidia Life, il présente des talk-shows sur le concours de saut d'obstacles, le concours complet et le dressage ainsi que des programmes en immersion dans l'univers du horse-ball et commente différentes épreuves équestres.

## **Bordeaux et ses Vins** **19<sup>ème</sup> Édition**

**F É R E T**  
ÉDITEUR DU VIN DEPUIS 1812



### **Caractéristiques**

**Auteur :** BOIDRON Bruno

**ISBN :** 978-2-35-156-148-5

**Format :** 18 x 24 cm

**Pages :** 1968 p.

### **L'ÉDITION DUN BICENTENAIRE**

Cette édition vient clôturer le bicentenaire des éditions Féret. La librairie Féret, créée en 1812, publia sous la férule de son créateur Jean-Baptiste Féret (breveté libraire en 1813) son premier ouvrage en 1814. C'est en 1868 que *Bordeaux et ses vins* devient l'ouvrage de référence sous la plume d'Édouard Féret. Près de 150 ans après, son exhaustivité quasi parfaite, son actualisation rigoureuse et la multiplication des informations fournies en font un *must* de la connaissance du vignoble et de la commercialisation des vins de Bordeaux.

### **L'ENCYCLOPÉDIE LA PLUS COMPLÈTE DES VINS DE BORDEAUX**

*Bordeaux et ses Vins* se renouvelle. Professionnels, chercheurs, ingénieurs, professeurs, spécialistes confirmés et reconnus dans chacun des domaines concernés ont écrit ou revu les chapitres concernant le terroir, l'histoire, les cépages, les maladies et parasites de la vigne, la vinification des vins, l'étiquetage, l'art de choisir, de boire et de conserver les vins, les organismes professionnels, le vin et la santé, les millésimes et tant d'autres. De nouveaux chapitres viennent compléter cette édition, qui répondent aux préoccupations actuelles : l'œnotourisme, la protection des terroirs viticoles,... Chacune des appellations est présentée, remémorant au lecteur les principales caractéristiques et conditions de production, les classements qui lui sont propres,...

Ainsi le lecteur peut aborder l'ensemble des propriétés viticoles du Bordelais : de la plus petite à la plus grande, de la plus prestigieuse à la moins connue, il a une vision incomparable.

### **L'OUTIL DE RÉFÉRENCE POUR LES PROFESSIONNELS, LE GUIDE DE L'AMATEUR PASSIONNÉ**

*Bordeaux et ses Vins* répond aux attentes et aux questions les plus variées. Quel que soit le profil de ses lecteurs, il donne une indication précise : recherche d'un vin, d'une adresse, de l'existence d'un cru, de son histoire, de sa notoriété, d'un classement officiel, de l'évolution de sa production...

Quatre index permettent d'accéder facilement à l'information recherchée :

- marques viticoles et châteaux (plus de 11.000 entrées),
- dirigeants, propriétaires et exploitants, intervenants (plus de 12.000 entrées),
- communes viticoles (plus de 400 entrées),
- maisons de négoce (plus de 160 entrées).

Les clés essentielles pour partir à la découverte de plus de 5.000 propriétés et maisons de négoce.

### **UNE CARTE POUR CÉLÉBRER LE TERRITOIRE DU VIN EN GIRONDE**

Pour cette édition exceptionnelle, nous renouons avec une tradition du XX<sup>e</sup> siècle et avons inséré une carte du vignoble girondin. Celle-ci a une double valeur. Historique car elle date de 1908 et accompagnait la 8<sup>e</sup> édition de *Bordeaux et ses Vins*. Actuelle car elle reprend, ou presque, le nouveau découpage de l'appellation Côtes de Bordeaux, créée en 2008. L'histoire et la mémoire de Bordeaux sont signées Féret !

Plus que jamais, ce livre unique se bonifie comme le bon vin avec le temps et l'expérience cumulée. Comme le divin nectar qu'il défend depuis 164 ans, il offre une part de rêve et d'émotion, il dévoile petits et grands secrets.

La Bible des vins de Bordeaux à offrir à tout passionné !

## JOYEUX ANNIVERSAIRE A « HAPIWINE »

*HAPPY BIRTHDAY TO "HAPIWINE"*

Alain CARBONNEAU

Montpellier SupAgro, IHEV, Professeur de Viticulture  
carbonne@supagro.inra.fr

L'art cinématographique rejoint assez régulièrement le monde du vin. Un nouvel exemple nous est fourni par la société ML Productions, dont le siège est situé 9 rue de l'Eperon, 75006 Paris. Amal Bedjaoui, gérante, fondatrice de cette société de production cinématographique, a lancé une entreprise de guide sur internet du consommateur de vin dont le nom est HAPIWINE.

Afin de constituer une base de données de valeur sur les vins, elle s'est entourée d'experts sommeliers de la place parisienne, en particulier Eric Beaumard, sommelier du Georges V et un de ses élèves Mikaël Grou.

Elle a aussi ressenti l'utilité de faire appel à une expertise au niveau des vignobles français et mondiaux et à celui de la méthodologie d'analyse sensorielle. C'est ainsi que personnellement je me suis intéressé à accompagner cette démarche. Ceci était d'autant plus agréable que les contacts se sont étendus à l'IHEV, au Pôle Vigne-Vin de Montpellier et à une jeune entreprise ENEO de notre campus concernant la production d'algorithmes sur internet.

Environ une année d'échanges et de travail qui vont permettre dans quelques temps le lancement d'HAPIWINE dont il est fait mention aux 19<sup>èmes</sup> Journées Internationales de Viticulture du GiESCO à Pech Rouge-Montpellier (31 mai-5 juin 2015).

Il m'est agréable de signaler que notre méthode d'analyse sensorielle fondée sur une première série de notations appelée *déroulé fruité*, et une seconde greffée sur la première faisant appel à d'autres caractères typiques appelée *série dérivée* a été appréciée du groupe de travail, notamment des sommeliers. Elle a été utilisée pour caractériser l'ensemble des vins qui seront proposés à l'internaute, déjà quelques centaines !

Le point capital de cette démarche d'experts est de penser en priorité au consommateur qui, en général, n'en est pas un. Trouver un *vocabulaire sensoriel juste et compréhensible du plus grand nombre* représente un enjeu pédagogique particulièrement motivant. Le consommateur sera guidé en fonction de ses goûts qu'il pourra définir lui-même, puis orienté vers des choix de vins compte tenu des niveaux de prix, des occasions de consommation, etc... Une démarche progressive, de plus en plus précise, sera proposée. La posture de HAPIWINE sur internet facilitera grandement les échanges entre consommateurs, experts, producteurs, négociants... et pourquoi pas artistes ?

L'éventail des vins s'appuiera naturellement sur de grandes références de crus et d'appellations en France, mais aussi s'ouvrira à d'autres vins et terroirs à l'échelle mondiale. Attendons la mise en ligne, testons sa convivialité et son efficacité, sachant que l'outil est conçu pour être perfectible. Un test récent du groupe de travail sur des vins de Pinot noir du monde nous encourage à aller de l'avant !



« *Sommelier mobile* »



**Article CIAg : « Innovations Agronomiques 38 : Comment la plante Vigne s'adapte à la contrainte hydrique ? »**

## CONTRÔLE DE L'ÉTAT HYDRIQUE DANS LA PLANTE ET RÉPONSES PHYSIOLOGIQUES DE LA VIGNE À LA CONTRAINTE HYDRIQUE

*CONTROL OF PLANT WATER STATUS AND PHYSIOLOGICAL RESPONSES  
OF GRAPEVINE TO DROUGHT CONDITIONS*

**SIMONNEAU T.<sup>1</sup>, OLLAT N.<sup>2</sup>, PELLEGRINO A.<sup>3</sup>, LEBON E.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> INRA, Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux, F-33060 MONTPELLIER

<sup>2</sup> Université de Bordeaux, ISVV, UMR 1287, F-33140 VILLENAVE D'ORNON

<sup>3</sup> Montpellier SupAgro, Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux,  
F-34060 MONTPELLIER

Correspondance : [simonnea@supagro.inra.fr](mailto:simonnea@supagro.inra.fr)

### Résumé

Les sécheresses de 2003 et 2011 ont marqué les esprits dans beaucoup de régions viticoles du Sud de la France avec des baisses de rendement et de qualité de la récolte. Chez la vigne soumise à un dessèchement du sol, la croissance végétative est la première fonction affectée avec, en particulier, un arrêt de croissance des rameaux secondaires. De plus, la fermeture des stomates, par lesquels l'eau s'évapore à la surface des feuilles, limite rapidement la transpiration. Ces réactions ont pour conséquence une diminution de la photosynthèse de la plante qui peut expliquer certaines pertes de rendement. Au cours des dernières années, les recherches en écophysiologie ont permis d'identifier une large diversité dans ces réponses du matériel végétal à la contrainte hydrique liée aussi bien au porte-greffe qu'au greffon. De nouvelles méthodes de mesure et de modélisation sont apparues pour classer les cépages et les porte-greffes selon leur sensibilité à la contrainte hydrique. Les premières simulations permettent de raisonner le choix du cépage, du porte-greffe ou de leur mode de conduite en fonction de scénarios climatiques probables. Les travaux en cours devraient déboucher sur une prise en compte encore plus complète des nombreuses modifications mises en place par la plante ou apportées par le viticulteur pour minimiser l'impact de la contrainte hydrique. Le prochain défi à relever sera sans doute d'intégrer les effets pluriannuels de la contrainte hydrique sur l'élaboration de la production afin de mieux comprendre les arrières-effets d'une sécheresse sur le millésime suivant ou les effets cumulés de sécheresses successives.

**Mots-clés :** sécheresse, transpiration, photosynthèse, efficacité d'utilisation de l'eau, (an)isohydrie

### Abstract

Drought episodes in 2003 and 2011 had huge, detrimental impacts on vineyard production in South of France. In grapevine, vegetative growth is the first function to be influenced by drought with rapid cessation of growth of secondary shoot axes. Additionally, stomatal closure gradually reduces transpiration rate. These responses result in a decrease of photosynthesis rate which partly explains yield losses and quality damages. During the last years, research in ecophysiology evidenced a large diversity in responses to drought, originating from both scions and rootstocks. New methods have been developed for characterising and modelling scions and rootstocks as regard their susceptibility to drought conditions. Model predictions are becoming useful tools to select appropriate scions and rootstocks as a function of likely climate scenarios. Current work should incorporate additional plant modifications either resulting from acclimation of the plant or from management practices. Future works should address the multiyear effects of drought episodes on wine grape production in order to better account for carry-over or cumulative effects of drought on successive years.

**Keywords :** drought, transpiration, photosynthesis, water use efficiency, (an)isohydry



## **INTRODUCTION**

Pour tirer le maximum du potentiel œnologique d'une vigne, une contrainte hydrique modérée est souhaitable notamment à partir de la véraison (Becker et Zimmermann, 1984). Pour cette raison, les vignobles sont majoritairement installés dans des zones où le pédoclimat expose les plantes à des épisodes de sécheresse plus ou moins marquée. Or, lorsque la demande évaporative est forte (air sec, chaud et/ou agité) et se combine à un dessèchement du sol qui freine le renouvellement des réserves en eau de la plante, les tissus se déshydratent. Il arrive alors que la déshydratation atteigne des niveaux néfastes pour la production et la qualité de la vendange (Van Leeuwen et Seguin, 1994 ; Jones *et al.*, 2005 ; Deluc *et al.*, 2009). Avec les changements climatiques, on s'attend à une augmentation de ces épisodes à risque, notamment dans les régions méditerranéennes (Garcia de Cortazar, 2006 ; Brisson et Levraut, 2010). Mais dès à présent, les viticulteurs sont confrontés à des variations interannuelles du climat au moins aussi fortes que celles attendues en moyenne au cours des prochaines 50 années.

Un des enjeux majeurs pour la viticulture de demain est donc d'adapter l'utilisation du stock d'eau dans le sol par la plante et son renouvellement (lorsque l'irrigation est possible) selon un scénario idéal en fonction de l'objectif de production et du contexte climatique (Schultz et Stoll, 2010). Cela nécessite une bonne connaissance des différents leviers sur lesquels il est possible d'agir. Dans cette revue, on insiste plus particulièrement sur les adaptations physiologiques qui permettent à la plante de limiter sa déshydratation. Puis, on brosse rapidement les grandes lignes des réponses à la sécheresse qui conditionnent l'évolution du rendement et de la qualité de la production. Pour finir, on commente de manière critique les critères physiologiques disponibles pour classer les cépages et les porte-greffes ou leur mode de conduite en termes d'adaptation à la sécheresse.

### **1. Les bases de la réponse de la vigne à la sécheresse**

#### **1.1. Eviter les chutes de potentiel hydrique dans la plante**

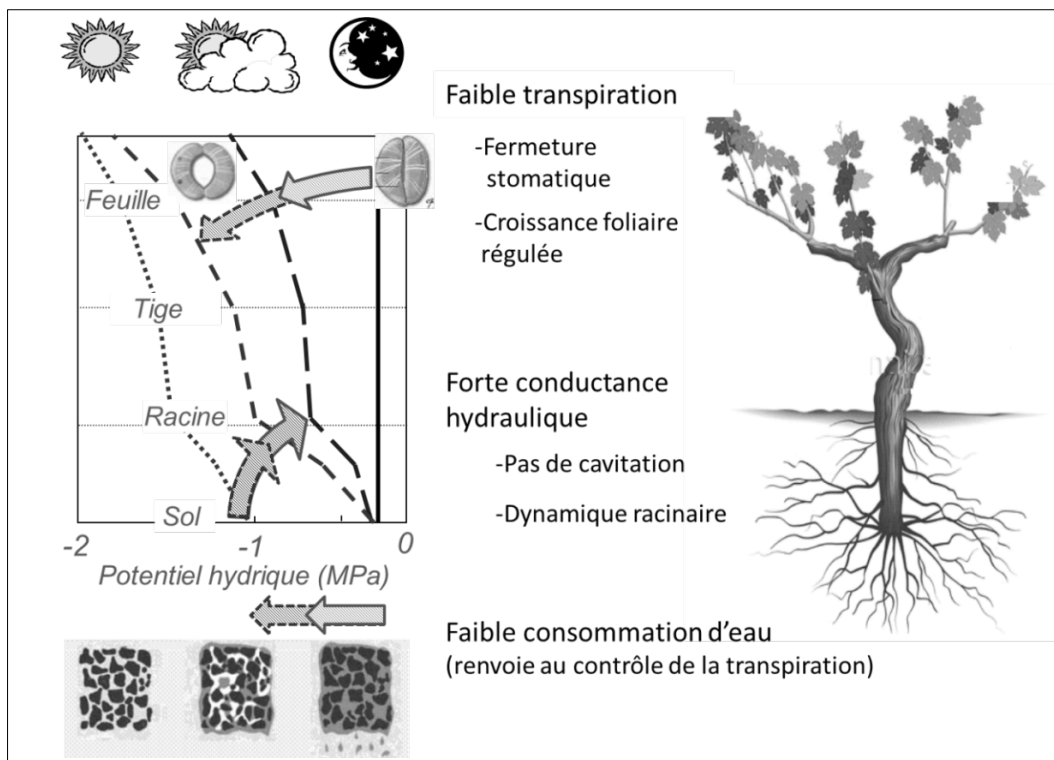
Le potentiel hydrique (potentiel thermodynamique de l'eau) est l'une des grandeurs utilisées pour mesurer la disponibilité de l'eau. Il permet l'étude des transferts d'eau entre des composantes aussi diverses que le sol, les constituants de la plante ou l'atmosphère. Par convention, le potentiel hydrique de l'eau libre (sans éléments dissous ni liaison à une matrice et considéré à une altitude de référence) est fixé à zéro, ce qui correspond à la disponibilité maximale de l'eau dans un sol gorgé ou à la capacité au champ. Lorsque le sol se dessèche, son potentiel hydrique diminue (devient de plus en plus négatif car l'eau est de plus en plus liée au sol). Et la plante subit mécaniquement une baisse de son potentiel hydrique dans le même sens qui correspond à une déshydratation partielle. Lorsque la plante transpire, la chute de potentiel hydrique dans la plante s'aggrave d'autant plus 1/ que le potentiel hydrique du sol est bas, 2/ que les conductances hydrauliques qui caractérisent les capacités de transfert d'eau à travers la plante sont faibles et 3/ que la transpiration est élevée (Figure 1). Pour éviter les baisses excessives de potentiel hydrique qui entraînent l'altération de nombreuses fonctions, les plantes ont développé diverses adaptations qui agissent sur l'un ou l'autre de ces trois aspects.

#### **1.2. Eviter à tout prix la cavitation dans les vaisseaux qui conduisent l'eau**

Les vaisseaux du xylème (files de cellules mortes réduites à de longs tubes) permettent l'acheminement de l'eau absorbée par les racines vers les parties aériennes soumises aux pertes transpiratoires. Lorsque le dessèchement du sol se combine avec une forte demande évaporative, la menace ultime pour la plante est le risque d'obstruction (embolie) des vaisseaux du xylème.

En particulier, la cavitation a lieu lorsque l'eau des vaisseaux atteint une tension telle (c'est-à-dire un potentiel hydrique tellement négatif) qu'elle s'évapore brutalement et une poche gazeuse finit par envahir le vaisseau (Brodersen *et al.*, 2013).

L'embolie des vaisseaux provoque une baisse de la capacité de transport d'eau (la conductance hydraulique) qui amplifie dramatiquement l'effet de la contrainte sur la chute de potentiel hydrique dans les tissus (Zufferey *et al.*, 2011). Cela peut entraîner la mort des tissus voire de la plante entière par déshydratation. La taille des vaisseaux (particulièrement longs chez les lianes comme la vigne) dépend du cultivar (Chouzouri et Schultz, 2005) et les vaisseaux de grand diamètre sont favorables à un bon acheminement de l'eau. En contrepartie, les vaisseaux de grand diamètre sont plus vulnérables à la cavitation (Lovisol et Schubert, 1998). La vigne, plutôt vulnérable à la cavitation comparée à bien d'autres espèces (McElrone *et al.*, 2012), serait protégée de l'embolie grâce à un contrôle efficace des pertes en eau par les stomates (Zufferey *et al.*, 2011). Cependant, même dans les situations de contrainte hydrique modérée, des baisses de conductance hydraulique, associées à la cavitation, ont été observées au cours de la journée avec l'augmentation de la demande évaporative, notamment au niveau des pétioles et/ou de l'interface entre sol et racines. Mais les capacités de conduction seraient restaurées en fin de journée lorsque la transpiration rediminue. Le système racinaire, ses capacités d'exploration et son contact avec le sol seraient des éléments clés dans la capacité de la plante à récupérer une intégrité hydraulique satisfaisante en fin de journée dans des conditions sèches (Zufferey *et al.*, 2011). Les réserves carbonées des cellules voisines des vaisseaux du porte-greffe et du greffon, ainsi que certaines aquaporines, des protéines transmembranaires qui facilitent le transfert d'eau entre cellules, y contribueraient également (Salleo *et al.*, 2009).



**Figure 1.** Les facteurs physiologiques qui limitent la chute de potentiel hydrique dans la plante. Le diagramme de gauche illustre la chute de potentiel hydrique qui se met en place à différents niveaux en fonction du potentiel hydrique dans le sol (état de plus en plus sec vers la gauche) et de la demande évaporative dans l’atmosphère (de plus en plus forte vers la gauche). La nuit, avec des stomates fermés, les potentiels hydriques dans la plante s’équilibrent avec celui du sol (trait vertical épais). Le jour, dans un sol sec et sous une forte demande évaporative, les potentiels hydriques dans la plante deviennent très négatifs (ligne brisée pointillée). Les flèches montrent l’incidence de chaque facteur physiologique sur les potentiels hydriques en distinguant les situations favorables (flèches aux contours pleins) et défavorables (flèches aux contours pointillés).

### 1.3. Limiter la transpiration

Chez la vigne, comme chez la plupart des espèces, un des effets les plus immédiats de la contrainte hydrique est le ralentissement de la croissance (Chaves, 1991 ; Cramer *et al.*, 2007) qui intervient avant tout changement notable de photosynthèse (Pellegrino *et al.*, 2006 ; Cramer *et al.*, 2013). Ce ralentissement s’explique en premier lieu par la baisse de la turgescence dans les tissus, une des composantes du potentiel hydrique, nécessaire à l’expansion des cellules. La biosynthèse des parois cellulaires ainsi que les mécanismes de division cellulaire sont également rapidement altérés. A terme, la limitation de la vigueur conduit à une réduction des surfaces évaporantes, tout comme la sénescence des feuilles qui intervient cependant à des niveaux plus poussés de dessèchement. Les parties aériennes sont plus sensibles que les racines, ce qui permet à la plante de continuer à explorer le sol tout en limitant sa transpiration (Cramer *et al.*, 2013).

D’autre part, la photosynthèse nécessite l’ouverture des stomates, sortes de valves cellulaires qui assurent l’entrée du CO<sub>2</sub> gazeux à la surface des feuilles. Or, ces voies d’entrée provoquent inévitablement des pertes d’eau qui s’évapore des tissus. En conditions de disponibilité en eau réduite, les plantes terrestres font alors face à un dilemme : assurer l’entrée de CO<sub>2</sub> tout en limitant les pertes d’eau. Pour résoudre ce dilemme, les stomates intègrent de multiples voies de réponse aux conditions environnementales. La contrainte hydrique conduit très généralement à la fermeture des stomates, ce qui permet une certaine économie d’eau.

La surface des feuilles est également recouverte d’une cuticule et de poils cireux de nature très variée suivant les cépages et les conditions de développement de la feuille (Boso *et al.*, 2011). Le lien entre la nature et de ces constituants et leur efficacité pour limiter les pertes en eau reste à établir.

### 1.4. Limiter la baisse de photosynthèse malgré la fermeture des stomates

La sécheresse menace la capacité de la plante à maintenir sa photosynthèse (Escalona *et al.*, 2012). D’une part, si le blocage de l’expansion foliaire est précoce, l’interception du rayonnement solaire nécessaire à la photosynthèse sera limitée. D’autre part, la fermeture des stomates freine l’entrée du CO<sub>2</sub> dans les tissus chlorophylliens et entraîne une réduction de photosynthèse à des degrés très variables selon les espèces végétales et les variétés (Tardieu et Simonneau, 1998). La production peut s’en trouver altérée d’autant plus que les situations de déficit hydrique associent souvent de fortes températures à des rayonnements solaires intenses qui exigent la mise en place de protections supplémentaires par la plante, consommatrices en produits de la photosynthèse (Chaves *et al.*, 2002).

### 1.5. Maintenir l'eau dans les cellules avec l'ajustement osmotique

L'ajustement osmotique permet le maintien de la pression de turgescence dans les cellules (et des fonctions qui en dépendent) même lorsque la tension sur l'eau augmente dans le système conducteur de la plante et l'environnement de la cellule. Cet ajustement repose sur l'accumulation active de sucres solubles et d'autres solutés de faible poids moléculaires dans les cellules vivantes. Cela entraîne la baisse du potentiel osmotique (composante du potentiel hydrique due aux liaisons entre l'eau et les molécules dissoutes) qui compense la baisse du potentiel hydrique lorsqu'elle se développe dans l'environnement de la cellule. Il en résulte le maintien de l'eau et de la turgescence (l'autre composante, hydrostatique, du potentiel hydrique) à l'intérieur de la cellule. Ce processus a été mis en évidence chez la vigne soumise à une contrainte hydrique aussi bien dans les feuilles (Düring, 1984) que dans les racines (Düring et Dry, 1995). L'ajustement osmotique représente probablement une stratégie majeure pour limiter la déshydratation des tissus et maintenir la production viticole en conditions sèches (Patakas et Noitsakis, 1999).

Les solutés intéressants pour la plante sont ceux qui peuvent assurer, en plus de leur rôle osmotique, un rôle de réserve, de protection des membranes ou des activités enzymatiques (Szabados *et al.*, 2011). Cette stratégie est cependant consommatrice en énergie et, globalement, en produits de la photosynthèse.

Les caractéristiques recherchées pour une vigne adaptée à une sécheresse modérée sont donc un bon contrôle physiologique des pertes en eau par régulation stomatique et ajustement osmotique, un maintien de la photosynthèse au profit avant tout de la production et de la croissance racinaire avec une vigueur maîtrisée de la partie aérienne. Le fort degré de couplage entre photosynthèse et transpiration rend difficile de satisfaire l'ensemble de ces objectifs simultanément. Cependant, il est possible de tirer parti des conditions où cet échange est le moins défavorable.

## 2. Le contrôle stomatique de la transpiration

### 2.1. Réponse des stomates chez la vigne en conditions de sécheresse

Les pertes d'eau par transpiration ont lieu essentiellement à travers les pores des stomates qui ponctuent l'épiderme des feuilles, uniquement sur leur face inférieure chez la vigne (espèce dite hypostomatique). Les deux cellules de garde qui bordent le pore stomatique peuvent en contrôler l'ouverture grâce aux variations de leur turgescence. Cette dernière peut varier sous l'effet de variations du potentiel hydrique foliaire provoquées par le dessèchement du sol ou de l'air (réponse hydraulique) ou avec la charge ou décharge en solutés des cellules de garde provoqués par des signaux chimiques variés qui modifient l'activité de transporteurs d'ions (réponse biochimique). Par ailleurs, la densité stomatique varie presque du simple au double au sein du genre *Vitis* (Boso *et al.*, 2011). Mais ces différences de densité stomatique n'expliquent que peu les différences de transpiration (Hopper *et al.*, 2014).

Lorsque le sol se dessèche, la fermeture des stomates est une réponse essentielle qui retarde l'épuisement de l'eau du sol et limite la baisse de potentiel hydrique et la déshydratation de la plante. Chez la vigne, la réponse stomatique est particulièrement hétérogène à la surface des feuilles. Cette caractéristique serait liée à l'anatomie hydraulique des feuilles de vigne, compartimentées en zones (patches) entre lesquelles les diffusions de vapeur d'eau et de CO<sub>2</sub> dans les espaces intercellulaires seraient difficiles (Düring, 1992), les rendant indépendantes dans leurs fonctionnements. Cette particularité pourrait être à l'origine de la forte réactivité des stomates chez la vigne car les premiers symptômes de stress dans les patches les plus déshydratés de la feuille permettraient une détection précoce de la contrainte (Düring et Loveys, 1996).

Chez la vigne comme chez la plupart des espèces, la synthèse, le métabolisme et le transfert d'une hormone végétale, l'acide abscissique (ABA), vers les cellules de garde sont directement impliqués dans la fermeture des stomates en réponse à la contrainte hydrique (Stoll *et al.*, 2000 ; Cramer *et al.*, 2007). L'ABA peut être produit au niveau des racines et transféré aux feuilles, ce qui permet à la plante de percevoir les premiers symptômes de dessèchement du sol. Cette particularité a été exploitée avec un succès variable dans des systèmes d'irrigation alternée sur les deux côtés du rang, permettant ainsi de combiner les bénéfices d'une synthèse d'ABA par le côté racinaire non irrigué (pour fermer les stomates et limiter la consommation d'eau) et les bénéfices d'une alimentation hydrique maintenue sur l'autre côté racinaire (Sadras, 2009). Mais les feuilles ont également leur propre capacité de synthèse, déclenchée par leur baisse de potentiel hydrique et suffisante pour induire la fermeture des stomates. Un gène (*VvNCEDI*) codant pour une enzyme clef de la synthèse d'ABA (la 9-cis-epoxycaroténoïde dioxygénase) semble être déterminant pour l'accumulation de l'hormone en conditions de stress hydrique (Speirs *et al.*, 2013). Les différences de pH entre tissus et des glucosidases ou glucosyl estérases modifient les concentrations d'hormone libre qui parviennent aux stomates.

D'autres enzymes, comme les ABA 8'-hydroxylases régulent la dégradation de l'ABA (Speirs *et al.*, 2013). La forte diversité allélique pour certains de ces gènes (Riahi *et al.*, 2013) pourrait donc expliquer les différences génétiques d'accumulation d'ABA en réponse au déficit hydrique. Ces différences ont été constatées aussi bien au niveau des porte-greffes (Peccoux, 2011) que des greffons (Soar *et al.*, 2004 ; Deluc *et al.*, 2009 ; Peccoux 2011), offrant au sélectionneur et au pépiniériste deux façons de moduler les réponses physiologiques relayées par l'ABA dans la plante (Soar *et al.*, 2006).

Au-delà des capacités d'accumulation et de transfert d'ABA, la sensibilité des stomates à la concentration d'ABA qui parvient aux stomates est très variable. Elle dépend de nombreux relais moléculaires au niveau des cellules de garde. En particulier, l'ABA doit avant tout se lier à un complexe récepteur (PYR/PYL/RCAR) pour activer des kinases de type SnRK2 ou dépendantes du calcium (Brandt *et al.*, 2012) en piégeant des protéines inhibitrices de type phosphatases 2C. Les kinases activées phosphorylent à leur tour plusieurs cibles et finissent par moduler l'activité des canaux ioniques des cellules de garde qui régulent la fermeture stomatique (Joshi-Saha *et al.*, 2011). De nombreux autres acteurs identifiés chez différentes espèces végétales interviennent dans ces réponses comme l'accumulation d'oxyde nitreux, les variations de concentration interne en Ca<sup>2+</sup>.

Enfin, l'état hydrique des tissus foliaires module également la sensibilité des stomates à l'ABA. L'ABA pourrait d'ailleurs également perturber l'approvisionnement en eau au voisinage des stomates en diminuant la conductance hydraulique dans les tissus qui entourent les veines (Pantin *et al.*, 2013 chez la plante modèle *Arabidopsis*). Ainsi, l'ABA aurait un double effet sur la fermeture stomatique qui pourrait varier suivant le cépage. Ceci pourrait expliquer la grande diversité de sensibilité stomatique à l'ABA observable entre génotypes de *Vitis* sur feuilles détachées (Hopper *et al.*, 2014). Toutefois, les différences de sensibilité stomatique à l'ABA déterminées sur feuilles détachées ne semblent pas correspondre aux différences de sensibilité au dessèchement du sol observées sur plantes entières (Hopper *et al.*, 2014). Cette discordance peut avoir plusieurs origines. D'une part, des signaux chimiques (comme l'ABA) peuvent provenir d'autres parties de la plante que la feuille détachée. D'autre part, d'autres effecteurs de la fermeture stomatique peuvent largement varier sur la plante entière avec le génotype ; c'est le cas du potentiel hydrique des feuilles, bien contrôlé lorsqu'elles sont détachées, mais qui dépend de la conductance hydraulique depuis le sol jusqu'à la feuille dans la plante entière (Coupel-Ledru *et al.*, 2014).

Les capacités d'approvisionnement en eau de la plante ont probablement également une importance clef dans la diversité observée sur le fonctionnement stomatique (Zufferey *et al.*, 2011 ; Coupel-Ledru *et al.*, 2014). En effet, même si l'ABA apparaît clairement comme un acteur majeur du contrôle stomatique sous contrainte hydrique, on sait que le potentiel hydrique des feuilles intervient également (Tardieu et Simonneau, 1998; Comstock, 2002). Or, la conductance hydraulique de la plante (la capacité d'approvisionnement en eau) est déterminante dans la valeur de ce potentiel hydrique. Plus la conductance hydraulique est élevée, plus le potentiel hydrique est lui-même élevé, ce qui est favorable à l'ouverture stomatique. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant d'observer des relations étroites entre la conductance hydraulique de la plante et l'ouverture stomatique aussi bien pour un génotype donné au cours d'une journée (Zufferey *et al.*, 2011) qu'entre génotypes soumis à une sécheresse (Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Ainsi des différences de conductance hydraulique mesurées entre cépages au niveau du pétiole (Schultz, 2003) ou des racines (Vandeleur *et al.*, 2009) pourraient être déterminantes dans les différences de fonctionnement stomatique.

## **2.2. Limiter les pertes d'eau l'après-midi lorsque la demande évaporative est forte**

Les stomates se ferment également en l'absence de dessèchement du sol lorsque la demande évaporative est élevée (ce qui correspond à un air chaud et sec, mais aussi à des conditions ventilées). Chez la vigne, ce contrôle des flux transpiratoires par fermeture stomatique lorsque la demande évaporative est élevée est particulièrement efficace (Iacono *et al.*, 1998).

Cela conduit en général à des réponses asymétriques au cours de la journée : les stomates sont plus ouverts le matin, lorsque la demande évaporative est modérée, permettant une assimilation du carbone à moindre coût en eau comparé à l'après-midi, lorsque la demande évaporative augmente et entraîne la fermeture des stomates. Comme dans le cas d'un dessèchement du sol, la sensibilité stomatique à la demande évaporative varie entre variétés (Prieto *et al.*, 2010 ; Moutinho-Pereira *et al.*, 2007) et certains gènes semblent associés à ces différences de sensibilité. Les cultivars à forte sensibilité stomatique face à l'élévation de la demande évaporative pourraient présenter un intérêt à condition que la photosynthèse soit suffisamment importante aux moments de la journée où la demande évaporative est la plus modérée (généralement en première partie de matinée).

## **2.3. Limiter les pertes d'eau la nuit lorsque la photosynthèse est impossible**

Les périodes nocturnes sont souvent négligées lorsqu'on établit le bilan hydrique d'un vignoble. Les hypothèses sous-jacentes à cette approximation sont 1/ que la demande évaporative est réduite la nuit, 2/ que les stomates sont alors fermés et 3/ que les cuticules à la surface des feuilles sont quasi- imperméables. Pourtant, des mesures de transpiration réalisées le jour et la nuit sur sept variétés de vigne montrent que les pertes d'eau nocturnes peuvent atteindre 10 à 20 % de la quantité totale d'eau perdue au cours du cycle journalier lorsque les plantes sont bien alimentées en eau (Escalona *et al.*, 2013). La proportion d'eau perdue la nuit augmente dans les climats plus continentaux, où l'air est plus sec la nuit. On peut montrer que ces pertes d'eau nocturnes sont dues en bonne partie à une fermeture incomplète des stomates, y compris en conditions sèches, et qu'elles varient assez largement entre les variétés (Escalona *et al.*, 2013). Certaines variétés locales (comme le Manto Negra des Baléares) peuvent ainsi être particulièrement bien adaptées à la conservation de l'eau la nuit (comparé au Grenache ou au Pinot Noir).

## **3. Les porte-greffes et l'approvisionnement en eau**

### **3.1. Le développement racinaire pour exploiter l'eau du sol**

Un développement racinaire profond et dense permet à la plante de compenser en permanence les pertes en eau dues à la transpiration. Chez la vigne, généralement greffée, le choix d'un porte-greffe avec ces caractéristiques permet d'optimiser l'exploitation des ressources en eau du sol (Palliotti *et al.*, 2000). L'aptitude à coloniser le sol sur une très grande profondeur est une particularité fondamentale du système racinaire de la vigne. Il est difficile de mettre en évidence des effets marqués du génotype de porte-greffe sur la distribution et la structure du système racinaire, plutôt liées au sol et au mode de conduite (Smart *et al.*, 2006) ou aux interactions avec le greffon. Cependant, des différences significatives ont été observées sur la densité racinaire exprimée en terme de biomasse ou de nombre (Southey et Archer, 1988 ; Peccoux, 2011) et sur le rapport racines fines/racines totales (Van Zyl, 1988). De plus, des profils racinaires réalisés au vignoble mettent également en évidence que les porte-greffes considérés comme les plus résistants à la sécheresse ont la capacité de développer davantage de racines dans les couches profondes du sol, en comparaison avec des porte-greffes dits sensibles (Southey et Archer, 1988). Par ailleurs, un maintien des capacités de croissance racinaire pendant la saison sèche et la plasticité du système racinaire en fonction de l'état hydrique du sol sont des critères qui peuvent différencier les génotypes (Bauerle *et al.*, 2008).

### 3.2. L'adaptation du système vasculaire qui achemine l'eau vers les organes

Il existe de grandes différences entre les porte-greffes au niveau de leur anatomie vasculaire racinaire (diamètre et longueur des vaisseaux, proportion des tissus conducteurs), ce qui peut avoir des conséquences sur leur vulnérabilité à la cavitation et finalement sur leur capacité à conduire l'eau (Pongracz et Beukman, 1970 ; Alsina *et al.*, 2011 ; Peccoux, 2011). Cependant, les caractéristiques anatomiques semblent avoir moins d'incidence sur le contrôle de la transpiration que la densité et la morphologie des racines (Peccoux, 2011). Il faut noter que la conductivité hydraulique, qui caractérise la capacité d'approvisionnement en eau d'un système racinaire, ne dépend pas uniquement de la géométrie des vaisseaux. Elle est également liée au passage de l'eau au travers de cellules vivantes en dehors des vaisseaux.

### 3.3. Les aquaporines facilitent le passage de l'eau entre cellules

Ce transfert d'eau extra-vasculaire est contrôlé en bonne partie par des protéines « canaux à eau », localisés dans les membranes des cellules, où elles facilitent le passage de l'eau à travers les bicouches lipidiques quasi infranchissables par l'eau sans cela. Il s'agit des aquaporines, une famille de protéines dont l'importance commence à être bien établie chez la vigne comme chez la plupart des espèces. Ainsi, les gènes codant pour ces protéines s'expriment plus fortement dans les pointes racinaires que dans les zones subérimées plus âgées où la conductivité hydraulique est plus faible (Gambetta *et al.*, 2013).

Entre géotypes de porte-greffes, il existe également des différences dans l'expression des gènes codant pour les aquaporines, ou dans la part du flux hydrique contrôlé par ces protéines (Lovisolo *et al.*, 2008; Gambetta *et al.*, 2012). Ces différences pourraient se retrouver dans la capacité des combinaisons porte-greffes/greffon à tolérer les épisodes de sécheresse (Fouquet, 2005 ; Gambetta *et al.*, 2012). Ainsi, les variations d'expression de l'aquaporine VvPIP1 ;1 observées dans des racines de plants de vigne au cours d'un dessèchement du sol puis d'une ré-humectation (Vandeleur *et al.*, 2009) suggèrent un rôle important de ce membre de la famille pour expliquer les différences entre deux cépages de réputations contrastées quant à leur usage de l'eau (Grenache, réputé économe en eau, et Chardonnay, réputé consommateur en eau). En effet, chez le Chardonnay, et contrairement au Grenache, l'expression de VvPIP1 ;1 semble liée aux variations journalières de capacité de transport d'eau par les racines qui s'ajustent ainsi à chaque instant aux besoins créés par la transpiration.

Les porte-greffes représentent une solution d'adaptation intéressante car compatible avec la réglementation en viticulture. Ils peuvent contribuer à réguler la consommation d'eau à travers leur propre dynamique de croissance racinaire et de régulation des capacités de transport d'eau (Carbonneau, 1985 ; Bauerle *et al.*, 2008 ; Alsina *et al.*, 2011 ; Peccoux, 2011) et/ou à travers leur effet sur le fonctionnement stomatique du greffon (Lovisolo *et al.*, 2010 ; Marguerit *et al.*, 2012).

De plus, en situation de contrainte hydrique, ils influencent la phénologie, la croissance, le rendement et la qualité des fruits (Tandonnet *et al.*, 2010). Dans les travaux conduits à l'INRA notamment, ils sont donc de plus en plus souvent associés au greffon pour la recherche d'un matériel végétal adapté aux conditions sèches.

## 4. Les conséquences de la sécheresse sur la photosynthèse et la croissance

### 4.1. La sécheresse perturbe la croissance avant la photosynthèse

Certains auteurs attribuent l'essentiel des pertes de rendement en conditions sèches à la seule baisse de photosynthèse (Moutinho-Pereira *et al.*, 2004). Cependant, ce lien de cause à effet reste difficile à établir. Par exemple, la croissance des rameaux (notamment secondaires) est rapidement affectée pour des niveaux de déficit hydrique très modérés alors que la photosynthèse n'est encore que peu ou pas modifiée (Lebon *et al.*, 2006) et que les produits de photosynthèse tendent à s'accumuler (Cramer *et al.*, 2013) même si certaines études font exception (par ex. Rogiers *et al.* (2011) chez le Sémillon).

Avec la contrainte hydrique, au-delà de la baisse de turgescence, la modification de l'activité d'un grand nombre de protéines aboutit au ralentissement des divisions cellulaires ou de l'expansion des parois qui entourent les cellules végétales.

### 4.2. L'augmentation des résistances à la diffusion du CO<sub>2</sub> dans la feuille ralentit la photosynthèse avant toute altération de l'appareil photosynthétique

L'appareil photosynthétique est relativement tolérant au déficit hydrique dans une large gamme de conditions rencontrées en situations cultivées (Flexas *et al.*, 1998 ; Escalona *et al.*, 1999). La structure des chloroplastes, les réactions photochimiques et les phosphorylations oxydatives semblent peu affectées par une baisse modérée du potentiel hydrique (Chaves, 1991). Seule une déshydratation sévère et brutale des cellules du mésophylle, ou modérée mais prolongée, peut altérer le métabolisme photosynthétique au niveau de la régénération du RuBP qui fixe le carbone atmosphérique ou de l'activité de la Rubisco qui catalyse cette fixation (Medrano *et al.*, 2002).

Si la photosynthèse est ralentie avec l'apparition d'un déficit hydrique, c'est donc largement dû à la fermeture stomatique et à l'augmentation de la résistance à la diffusion du CO<sub>2</sub> dans le mésophylle foliaire où se déroule la photosynthèse (Flexas *et al.*, 2009). Mais, en climat méditerranéen en particulier, le déficit hydrique est fréquemment associé à des journées chaudes et très ensoleillées. L'ensemble de ces conditions peut altérer la photosynthèse par photoinhibition (Osório *et al.*, 1995) en causant des dégâts plus ou moins irréversibles du photosystème II au vignoble. En conditions de sécheresse, ces dégâts s'aggravent sous fort flux lumineux ou encore avec de faibles températures nocturnes (Bertamini *et al.*, 2004). Dans ces conditions, l'O<sub>2</sub> peut devenir l'accepteur des électrons produits par les photosystèmes en générant des espèces réactives de l'oxygène (ROS) extrêmement toxiques pour les cellules (Bertamini *et al.*, 2007). Certaines feuilles jaunissent et nécrosent à la suite d'épisodes où de fortes quantités de ROS sont produites (Moutinho-Pereira *et al.*, 2003).

Ces effets peuvent être atténués par les mécanismes qui limitent l'échauffement des feuilles comme leur inclinaison vers la verticale grâce à des structures cellulaires spécialisées (pulvinus). L'angle entre le limbe et le pétiole peut passer de 53° à 80° chez certains cépages (Smart, 1974) sous l'effet d'un stress hydrique. D'autres mécanismes plus fins peuvent protéger les feuilles contre les forts rayonnements. Ainsi, la conversion de certains pigments caroténoïdes (cycle des xanthophylles) ou l'inactivation des photosystèmes II eux-mêmes permettent de dissiper l'excès d'énergie lumineuse sous forme de chaleur. Si, malgré tout, les cellules produisent des ROS, plusieurs mécanismes enzymatiques (comme la super oxyde dismutase) ou non enzymatiques (comme le cycle de l'ascorbate/gluthation) permettent leur évacuation (Cramer *et al.*, 2013).

Les effets d'une contrainte hydrique ont été bien résumés en distinguant trois niveaux de fermeture stomatique pour caractériser l'intensité de la contrainte (Tableau 1). Au-delà des effets sur la photosynthèse (brute), la contrainte hydrique peut conduire à des pertes de carbone par photorespiration. Sans parler à nouveau des stomates, le bilan carboné sous contrainte hydrique pourrait donc être amélioré s'il était possible 1/ de limiter le frein à la diffusion du CO<sub>2</sub> dans le mésophylle, 2/ d'améliorer les capacités photosynthétiques (biochimiques) ou 3/ de limiter les pertes par photorespiration (Flexas *et al.*, 2010).

**Tableau 1.** Effets globaux de la contrainte hydrique sur les flux d'eau (estimés par la conductance stomatique) de carbone et l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE). D'après Lovisolo *et al.* (2010).

Contrainte hydrique	Conductance stomatique (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Photosynthèse nette	Capacités photosynthétiques	Photorespiration	WUE
Légère	150 < < 500	Légèrement réduite. Limitation de la diffusion du CO <sub>2</sub> (stomates et mésophylle).	Maintenues	Légèrement accrue (La RubisCO fixe davantage d'O <sub>2</sub> )	Suboptimale
Intermédiaire	50 < < 150	Fortement réduite. Limitation de la diffusion du CO <sub>2</sub> , et (parfois) limitation photochimique.	Baisse d'activités enzymatiques et du flux d'électrons produits par les photosystèmes, (réversible).	Bilan similaire à celui des plantes irriguées	Optimale
Sévère	< 50	Quasiment nulle. Limitations biochimiques.	Forte baisse du flux d'électrons produits par les photosystèmes	Réduite (mais moins que la Photosynthèse)	Minimale

#### 4.3. La baisse de photosynthèse affecte la production à long terme

Lorsque le déficit hydrique entraîne une baisse du potentiel hydrique de base en dessous de -0,8 MPa à la véraison, les effets sur le rendement deviennent sévères avec une baisse du nombre de grappes, de leur poids moyen, du poids moyen d'une baie (plutôt que du nombre de baies ou du taux de nouaison). C'est ce qui est mis en évidence dans plusieurs études comme ce travail récent conduit au Sud de l'Australie (Kidman *et al.*, 2014) où l'influence du porte-greffe sur la réponse de la Syrah est également examinée. Seule, la greffe sur Ramsey (comparé à 110R, 1103P, 99R, Schwarzmans, et 140Ru) permet de maintenir le rendement en conditions sèches. La Syrah franc de pied est peu impactée par la restriction en eau la première année, mais l'est beaucoup plus les années suivantes. Le lien entre ces effets sous contrainte forte et la réduction de photosynthèse reste cependant à établir. Il faut signaler que, même si la baisse de photosynthèse en conditions sèches n'affecte pas immédiatement le rendement, elle peut avoir des répercussions sur la production de l'année suivante (Guilpart *et al.*, 2014). En effet, la formation des inflorescences qui donneront les grappes s'étale sur 2 années consécutives chez la vigne et un bilan carboné déficitaire l'année N peut pénaliser le nombre d'inflorescences par rameau, leur floribondité, la fécondation ou la nouaison l'année N+1. Pour limiter l'impact d'un épisode sec l'année N, il est donc intéressant de favoriser le maintien de la photosynthèse après la récolte de façon à favoriser la reprise du cycle de production au printemps suivant avec des réserves carbonées à un niveau satisfaisant.

### 5. La recherche de critères simples pour caractériser la performance des couples cépages X porte-greffes sous contrainte hydrique

#### 5.1. Les indicateurs biochimiques ou moléculaires

Avec les progrès réalisés en séquençage et en biochimie analytique, il devient tentant de rechercher un indicateur biochimique ou moléculaire avec un rôle clef lié à un (ou plusieurs) des mécanismes de réponse à la sécheresse cités précédemment.

##### 5.1.1 L'ABA et les régulateurs de synthèse ou de sensibilité à l'hormone

L'ABA joue un rôle central dans un grand nombre de réponses physiologiques (fermeture stomatique mais aussi maintien de la croissance racinaire et inhibition de la croissance aérienne, synthèse de protéines de protection cellulaire, induction de la maturation (Lund *et al.*, 2008)) à travers notamment la répression de la plupart des facteurs de transcription de type WRKY (Guo *et al.*, 2014). Malgré cela, aucune relation claire n'a pu être établie à ce jour entre le comportement des génotypes sous contrainte hydrique (greffons ou porte-greffes) et leur capacité à accumuler ou répondre à l'ABA (Peccoux, 2011). Le rôle de l'ABA dans la régulation du fonctionnement stomatique ou du développement est probablement masqué, en particulier par d'autres hormones comme les gibbérellines (Williams et Ayars, 2005), les auxines, les cytokinines et l'éthylène (Marchadier et Hetherington, 2014) voire l'acide salicylique ou les brassinostéroïdes.

### 5.1.2. Les acteurs de la détoxification cellulaire

L'accumulation d'espèces réactives de l'oxygène (ou de l'azote) est pratiquement inévitable en conditions de sécheresse et s'amplifie avec la chaleur. Elles endommagent les membranes, l'ADN et les acides aminés. Mais les cellules végétales sont équipées de nombreux mécanismes de protection qui évitent leur accumulation. Les ROS activent des protéines kinases et des protéines phosphatases qui activent à leur tour des molécules anti-oxydantes ou impliquées dans la protection des membranes contre la peroxydation des lipides. Là encore, il n'existe pas d'argument permettant de retenir cette seule capacité des plantes à limiter les dégâts cellulaires comme critère unique de tolérance.

### 5.1.3. Les acteurs de l'ajustement osmotique

Chez la vigne bien irriguée, le potentiel osmotique dans les cellules foliaires est très largement dû à la présence des sucres solubles (70 % environ) devant les ions inorganiques (25 %) et loin devant les acides aminés. En situation de contrainte hydrique sévère (baisse du potentiel hydrique de base jusqu'à -1,2 MPa), le contenu en sucres solubles peut légèrement baisser alors que celui des ions inorganiques est plus que doublé (notamment grâce aux ions K<sup>+</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> et Cl<sup>-</sup>) ce qui en fait les contributeurs majeurs du potentiel osmotique et de son ajustement (Patakas *et al.*, 2002). L'ajustement osmotique dépend donc d'abord d'une bonne alimentation minérale et ensuite de la capacité de la plante à limiter la baisse de teneur en sucres solubles (saccharose, glucose et fructose). Les différences de tolérance à la sécheresse entre cépages ne peuvent donc pas être expliquées simplement par des différences de capacités d'accumulation en certains éléments comme les sucres (Rogiers *et al.*, 2011).

Il apparaît difficile de hiérarchiser les déterminants élémentaires de la tolérance à la contrainte hydrique au regard de leur impact respectif sur la production, et encore plus difficile de définir leur combinaison idéale. On préfère donc souvent rechercher des critères plus intégrés, plus proches des effets finalement recherchés sur le maintien de la croissance, de la photosynthèse ou de la production.

## 5.2. Le classement des variétés en types isohydrique ou anisohydrique

En réponse à un dessèchement du sol, toutes les plantes subissent comme attendu une forte baisse de leur potentiel hydrique au niveau des feuilles. Cette baisse est encore plus marquée à midi, sous forte demande évaporative. Mais on a observé de forts contrastes entre espèces dans leur capacité à limiter cette baisse supplémentaire de potentiel hydrique (Tardieu et Simonneau, 1998). Chez les espèces dites anisohydriques, la baisse de potentiel hydrique à midi est très marquée jour après jour avec le dessèchement du sol alors que la baisse semble contrôlée chez d'autres espèces (espèces dites isohydriques). Cette distinction est parfois appliquée aux réponses observées face à la seule augmentation de la demande évaporative, y compris en l'absence de dessèchement du sol (Rogiers *et al.*, 2011). Les espèces les plus isohydriques seraient alors celles capables de limiter la chute de potentiel hydrique imposée en cours de journée par l'augmentation de la demande évaporative. La vigne présente globalement un comportement proche du type isohydrique mais on peut trouver cependant des cépages à tendance anisohydrique (Prieto *et al.*, 2010).

On attribue classiquement le comportement isohydrique à une fermeture stomatique qui empêche l'augmentation de transpiration face à la demande évaporative et permet d'atténuer la chute de potentiel hydrique dans la plante dès les premiers signes de dessèchement du sol. Le comportement anisohydrique correspondrait, quant à lui, à un maintien de l'ouverture stomatique favorable à la photosynthèse en conditions de dessèchement du sol (Lovisolo *et al.*, 2010). Pour cette raison, les cépages anisohydriques sont généralement plus vigoureux en conditions de déficit hydrique (Sade *et al.*, 2009 ; Almeida-Rodriguez *et al.*, 2010 ; Pou *et al.*, 2012), tout au moins tant que le dessèchement du sol n'entraîne pas de baisse trop sévère du potentiel hydrique dans la plante. Les cépages de type anisohydrique auraient également une plus forte résistance à la cavitation que le type isohydrique (Schultz, 2003 ; Alsina *et al.*, 2007) et pourraient ainsi récupérer plus facilement de cavitations partielles en fin de journée et mieux tolérer les épisodes de sécheresse modérée.

Au-delà d'un certain seuil de dessèchement du sol, le comportement anisohydrique peut perdre son avantage car la déshydratation plus poussée chez les variétés anisohydriques entraîne des dégâts irréversibles ainsi que cela a été montré pour le Chardonnay ou la Syrah (Alsina *et al.*, 2007) comparés à des cépages plus isohydriques. Au contraire, un cépage isohydrique comme le Cabernet-Sauvignon pourrait alors présenter une photosynthèse réduite mais préservée contre certains dommages comme la photoinhibition (Hochberg *et al.*, 2013). Compte-tenu de ces particularités, de la diversité des scénarios de dessèchement et de leur caractère imprévisible (durée, intensité combinée à la demande évaporative), il est difficile de déterminer le seuil de dessèchement du sol au-delà duquel les plantes anisohydriques perdraient leur avantage agronomique. La capacité variable des cultivars à récupérer après une période de dessèchement ajoute une complexité supplémentaire (Santesteban *et al.*, 2009 ; Pou *et al.*, 2012).

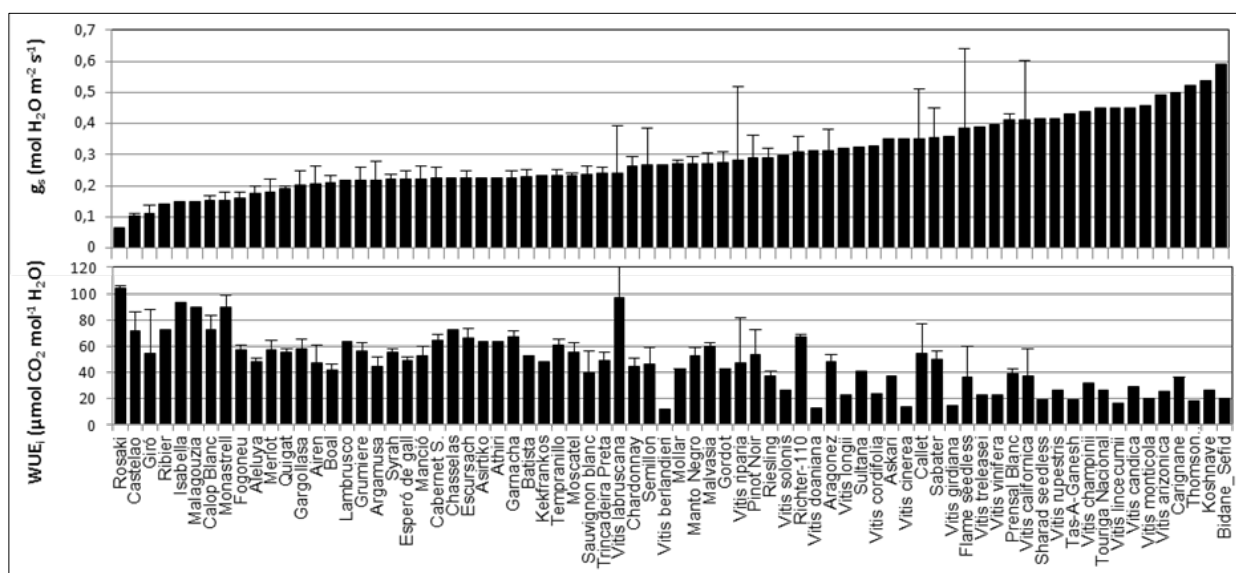
Enfin, des études plus récentes remettent en cause le lien entre comportement (an)isohydrique et réponse stomatique à la contrainte hydrique (Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Les différences entre comportements isohydriques ou anisohydriques pourraient aussi bien tenir dans la réponse de la conductance hydraulique de la plante à la sécheresse. Dans ce cas, les plantes anisohydriques ne se distingueraient pas nécessairement par un meilleur maintien de la photosynthèse, ni par une consommation d'eau plus dispendieuse. De plus, certains travaux ont remis en cause la stabilité du type de comportement (an)isohydrique pour un génotype donné (Lovisolo *et al.*, 2010). Une plante pourrait passer d'un comportement à l'autre durant la saison en fonction de son développement ou du dessèchement du sol (Poni *et al.*, 1993 ; Chaves *et al.*, 2010). Le niveau d'expression de certaines formes d'aquaporines en réponse au stress contrôlerait l'évolution du type de comportement (an)isohydrique (Vandeleur *et al.*, 2009 ; Sade *et al.*, 2012). Finalement, il est difficile de donner un avantage absolu à l'un ou l'autre des comportements iso- ou anisohydrique sans tenir compte du détail du scénario climatique (Sade *et al.*, 2012).

### 5.3. L'efficacité d'utilisation de l'eau

L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE en anglais) définit la quantité de matière sèche produite par quantité d'eau évapotranspirée. La WUE apparaît donc comme un critère clef pour évaluer l'adaptation à la sécheresse d'une culture, qu'elle soit pluviale ou irriguée (Tomàs *et al.*, 2012). Ce critère est d'autant plus attirant qu'on dispose de techniques efficaces pour l'approcher avec la mesure de la discrimination isotopique du Carbone dans les feuilles ou les moûts (Gaudillère *et al.*, 2002 ; Gomez-Alonso *et al.*, 2009 ; Santesteban *et al.*, 2012). Mais les marges de manœuvre pour améliorer la WUE semblent étroites. En effet, l'assimilation du carbone et la transpiration sont fortement couplées, que ce soit au niveau stomatique qui règle l'échange de CO<sub>2</sub> contre la vapeur d'eau ou au niveau du couvert qui règle l'échange entre rayonnement intercepté (directement lié à la photosynthèse) et transpiration.

Malgré cela, des études ont montré qu'il existait une variabilité génétique assez large entre cépages pour la WUE (Gibberd *et al.*, 2001 ; Bota *et al.*, 2001 ; Gaudillère *et al.*, 2002 ; Chaves *et al.*, 2010), que ce soit en situation de bonne alimentation en eau (Figure 2) ou en situation sèche. Elle est voisine de 2 à 4 g de matière sèche par litre d'eau chez la vigne bien alimentée en eau, mais peut atteindre des valeurs plus élevées chez certains cépages (6 g/L pour le Grenache) ou au contraire devenir nulle ou négative (du fait de la respiration) en cas de sécheresse marquée (Tomàs *et al.*, 2014).

Les causes physiologiques de cette variabilité commencent à être élucidées, ouvrant la voie à la sélection raisonnée de cépages avec une forte WUE. Plusieurs des mécanismes dont dépend la WUE pourraient être optimisés par sélection génétique mais aussi par les pratiques culturales (Flexas *et al.*, 2010). Ainsi, diminuer la résistance mésophyllienne qui freine l'entrée du CO<sub>2</sub> dans les tissus chlorophylliens permettrait d'améliorer la photosynthèse sans surcoût de consommation d'eau. Sélectionner un métabolisme respiratoire plus lent permettrait de limiter les pertes de carbone assimilé par la plante. Limiter les pertes en eau sans altérer la photosynthèse pourrait être réalisé en sélectionnant des cultivars avec une bonne fermeture stomatique lorsque la photosynthèse est impossible (la nuit, par une fermeture stomatique efficace) ou inhibée le jour (à midi sous fort rayonnement et forte température).



**Figure 2.** Valeurs moyennes (et écart-types) pour la conductance stomatique maximale ( $g_s$ ) et l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau ( $WUE_i$ ) chez différents cultivars de vigne irrigués.  $WUE_i$ , rapport entre photosynthèse et conductance stomatique, permet d'évaluer la capacité de la plante à valoriser l'eau du sol pour réaliser la photosynthèse, indépendamment des conditions atmosphériques. Résultats de divers travaux compilés par Tomas *et al.* (2014). Les cépages avec la plus forte conductance stomatique présentent globalement la  $WUE_i$  la plus faible. Il apparaît donc difficile de sélectionner des cépages qui ne présentent pas de limitation stomatique pour la photosynthèse avec une forte  $WUE_i$ . Mais certains cépages s'écartent de la tendance générale.

Les comparaisons entre cépages ont cependant été établies le plus souvent en pot en l'absence de fruits et de nombreux éléments manquent pour étendre ces résultats à des vignobles en production. Bien souvent, les comparaisons de  $WUE$  entre cépages ont été réalisées pour des niveaux contrôlés de contrainte hydrique alors que la  $WUE$  a une importance sur toute la gamme de disponibilité hydrique dans le sol. En situations de bonne alimentation hydrique, où la production est généralement non limitante, on recherchera plutôt à maximiser la  $WUE$  en réduisant la consommation de l'eau ce qui prolongera la durée de fonctionnement optimal de la plante. Tandis qu'en conditions sèches, les deux termes de la  $WUE$  (maintien de la production et économie de l'eau) pourront avoir de l'importance. Certains cépages seraient caractérisés par une augmentation de l'efficacité de l'eau en situations sèches, alors que d'autres ne subiraient pas de modifications. Les méthodes modernes de phénotypage permettent ces caractérisations à des débits de plus en plus élevés (Marguerit *et al.*, 2012 ; Coupel-Ledru *et al.*, 2014). Il faut noter également que les résultats diffèrent si on évalue la  $WUE$  sous faible ou forte demande évaporative, à l'échelle de la feuille ou de la plante entière (Medrano *et al.*, 2012 ; Prieto *et al.*, 2012).



En particulier, pour une même WUE à l'échelle d'une feuille dans des conditions données, il est possible de modifier assez largement la WUE à l'échelle de la plante selon son mode de conduite (Prieto *et al.*, 2013). En effet, les feuilles positionnées au cœur du couvert ont une transpiration réduite car leurs stomates sont partiellement fermés et leur température est plus faible, mais dans le même temps, leur photosynthèse est encore plus réduite du fait du faible rayonnement reçu. Il en résulte une baisse de WUE d'autant plus marquée à l'échelle de la plante que la proportion de feuilles ombrées est élevée. Des approches de modélisation et des systèmes de mesure des échanges d'eau et de CO<sub>2</sub> sur plante entière ont été développés pour comparer la WUE pour différentes architectures du couvert (Prieto *et al.*, 2013). Ils permettent de raisonner le choix d'un système en fonction du risque de sécheresse. Enfin, il faut noter que l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'air va faciliter la photosynthèse et entraîner une légère fermeture stomatique, ce qui se traduira par une augmentation globale de WUE, mais les spécificités entre cépages restent à établir.

## **6. Perspectives et pistes à creuser**

Cette revue souligne une connaissance de plus en plus fine des cibles physiologiques sur lesquelles il serait utile d'agir pour maintenir un bilan de carbone favorable au maintien de la production et à l'économie d'eau dans les vignobles soumis à une sécheresse. La manipulation de ces cibles par les pratiques culturales ou la sélection reste cependant délicate. Pour quantifier et comparer les effets complexes de techniques de culture comme la taille et le mode de conduite, le recours aux simulations est d'une aide précieuse et les efforts de modélisation méritent d'être poursuivis. Les ressources génétiques, quant à elles, doivent être réévaluées avec les méthodes modernes de phénotypage qui permettent de soumettre les plantes à des niveaux de contrainte hydrique parfaitement contrôlées et d'accélérer la caractérisation de leurs réponses.

Par ailleurs, s'il devient possible de raisonner à chaque instant l'impact de la contrainte hydrique sur de nombreux processus comme la photosynthèse ou le bilan de carbone, il reste délicat de relier ces connaissances à l'élaboration du rendement et de la qualité de la vendange autrement que par des relations qui restent relativement empiriques et coûteuses à établir. De plus, les interactions avec d'autres contraintes climatiques associées à la sécheresse dans les vignobles, comme l'élévation des températures et les pics de rayonnement, sont encore mal connues. La combinaison de ces différentes contraintes peut changer la façon de raisonner le choix des cépages et des porte-greffes et leur mode de conduite. Par exemple, viser la réduction de la transpiration, c'est accroître la température des feuilles et augmenter les risques d'échaudage fréquemment observés lorsque la température à l'ombre dépasse 35 °C. Malgré tout, les multiples effets environnementaux et génétiques jusqu'aux modes de conduite de la culture, commencent à être rassemblés dans des approches de modélisation prédictive que l'on peut combiner à des scénarios climatiques variés.

On dispose aujourd'hui de modèles pour la transpiration, la photosynthèse (Prieto *et al.*, 2012), la phénologie (García de Cortázar-Atauri *et al.*, 2009), le développement du couvert (Louarn *et al.*, 2008 ; Pallas *et al.*, 2011), et des moyens de les paramétrer pour différents cépages et différentes conditions de culture. Le couplage de ces modèles entre eux d'une part, avec les modèles de croissance et d'élaboration de la qualité des baies (Dai *et al.*, 2009, 2010) d'autre part, ainsi que la prise en compte des effets combinés du porte-greffe et du greffon constituent certainement les prochains défis à relever.

A terme, on peut espérer mieux définir le scénario hydrique idéal en fonction de l'objectif de production et de la connaissance du génotype et du climat. Les connaissances sur ce plan sont relativement frustrées (Pellegrino, 2006) et le raisonnement est souvent limité aux impacts sur l'année en cours. Or, il est clair que les choix de cépages et porte-greffes et de leurs modes de conduite sont à raisonner sur plusieurs années (Duchêne *et al.*, 2003). Avec une modélisation prédictive étendue au fonctionnement hivernal et à la reprise de végétation, il deviendrait possible d'exploiter les possibilités de compensation entre les deux années climatiques sur lesquelles s'étale l'élaboration de la production, ou au contraire d'évaluer les risques d'effets cumulatifs selon le scénario climatique.

## **Références bibliographiques**

- ALMEIDA-RODRIGUEZ A.M., COOKE J.E.K., YEH F., ZWIAZEK J.J.**, 2010. Functional characterization of drought-responsive aquaporins in *Populus balsamifera* and *Populus simonii* × *balsamifera* clones with different drought resistance strategies. *Physiologia Plantarum* 140, 321–33.
- ALSINA M.M., DE HERRALDE F., ARANDA X., SAVE R., BIEL C.**, 2007. Water relations and vulnerability to embolism are not related: Experiments with eight grapevine cultivars. *Vitis* 46, 1–6.
- ALSINA M.M., SMART D.R., BAUERLE T.L., DE HERRALDE F., BIEL C., STOCKERT C., NEGRON C., SAVE R.**, 2011. Seasonal changes of whole root system conductance by a drought-tolerant grape root system. *Journal of Experimental Botany* 62, 99–109.
- BAUERLE T.L., SMART D.R., BAUERLE W.T., STOCKERT C., EISENSTAT D.M.**, 2008. Root foraging in response to heterogeneous soil moisture in two grapevines that differ in potential growth rate. *The New Phytologist* 179, 857–866.
- BECKER N., ZIMMERMANN H.**, 1984. Influence de divers apports d'eau sur des vignes en pots, sur la maturation des sarments, le développement des baies et la qualité du vin. *Bulletin de l'O.I.V.* 641/642, 584–596.
- BERTAMINI M., MUTHUCHELIAN K., NEDUNCHEZHIAN N.**, 2004. Photoinhibition of Photosynthesis in Sun and Shade Grown Leaves of Grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Photosynthetica* 42, 7–14.

## Références bibliographiques (suite)

- BERTAMINI M., ZULINI L., ZORER R., MUTHUCHELIAN K., NEDUNCHEZHIAN N.,** 2007. Photoinhibition of photosynthesis in water deficit leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) plants. *Photosynthetica* 45, 426- 432.
- BOSO S., GAGO P., ALONSO-VILLAVERDE V., SANTIAGO J.L., MENDEZ J., PAZOS I., MARTINEZ M.C.,** 2011. Variability at the electron microscopic level in leaves of members of the genus *Vitis*. *Scientia Horticulturae* 128, 228–238.
- 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.
- BRANDT B., BRODSKY D.E., XUE S., NEGI J., IBA K., KANGASJARVI J., GHASSEMIAN M., STEPHAN A.B., HU H., SCHROEDER J.I.,** 2012. Reconstitution of abscisic acid activation of SLAC1 anion channel by CPK6 and OST1 kinases and branched ABI1 PP2C phosphatase action. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109, 10593-10598.
- BRISSON N., LEVRAULT F.,** 2010. *Le livre vert du projet Climator*. Editions Ademe, Angers. Brodersen C., Lee E., Choat B., Shackel K., McElrone A., Matthews A. 2013. In vivo visualizations of drought-induced embolism spread in *Vitis vinifera*. *Plant Physiology* 161, 1820-1829. Carbonneau A., 1985. The early selection of grapevine rootstocks for resistance to drought conditions.
- AMERICAN JOURNAL OF ENOLOGY AND VITICULTURE** 36, 195-198.
- 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.
- CHAVES M.M.,** 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42, 1-16.
- CHAVES M.M., PEREIRA J.S., MAROCO J., RODRIGUES M.L., RICARDO C.P.P., OSORIO M.L., CARVALHO I., FARIA, T., PINHEIRO C.,** 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth*. *Annals of Botany* 89, 907-916.
- CHOUZOURI A., SCHULTZ H.R.,** 2005. Hydraulic anatomy, cavitation susceptibility and gas exchange of several grapevine cultivars of different geographic origin. *Acta Horticulturae* 689, 325-332.○
- COMSTOCK J.P.,** 2002. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 53, 195–200.
- COUPEL-LEDRU A., LEBON E., CHRISTOPHE A., DOLIGEZ A., CABRERA-BOSQUET L., PECHIER P., HAMARD P., THIS P., SIMONNEAU T.,** 2014. Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs Grenache X Syrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. *Journal of Experimental Botany*, sous presse.
- CRAMER G.R., ERGÜL A., GRIMPLET J., TILLET R.L., TATTERSALL E.R., BOHLMAN M.C., ET AL.,** 2007. Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Functional & Integrative Genomics* 7, 111–34.
- CRAMER G.R., VAN SLUYTER S.C., HOPPER D.W., PASCOVICI D., KEIGHLEY T., HAYNES P.,** 2013. Proteomic analysis indicates massive changes in metabolism prior to the inhibition of growth and photosynthesis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) in response to water deficit. *BMC Plant Biology* 13, 49.
- DAI Z.W., VIVIN P., BARRIEU F., OLLAT N., DELROT S.,** 2010. Physiological and modelling approaches to understand water and carbon fluxes during grape berry growth and quality development: a review. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 70–85.
- DAI Z.W., VIVIN P., ROBERT T., MILIN S., LI S.H., GENARD M.,** 2009. Model-based analysis of sugar accumulation in response to source-sink ratio and water supply in grape (*Vitis vinifera*) berries. *Functional Plant Biology* 36, 527–540.
- DELUC L.G., QUILICI D.R., DESCENDIT A., GRIMPLET J., WHEATLEY M.D., SCHLAUCH K.A., MERILLON J.M., CUSHMAN J.C., CRAMER G.R.,** 2009. Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics* 10, 212.
- DUCHENE E., JAEGLI N., SALBER R., GAUDILLERE, J.P.,** 2003. Effects of ripening conditions on the following season's growth and yield components for pinot noir and Gewurztraminer grapevines (*Vitis vinifera* L.) in a controlled environment. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 37, 39–49.
- DÜRING H., DRY P.R.,** 1995. Osmoregulation in water-stressed roots - Responses of leaf conductance and photosynthesis. *Vitis*, 34, 15-17.
- DÜRING H.,** 1984. Evidence for osmotic adjustment to drought in grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* 23,1- 10.

## Références bibliographiques (suite)

- DÜRING H.**, 1992. Low air humidity causes non uniform stomatal closure in heterobaric leaves of *Vitis* species. *Vitis* 31, 1-7.
- DÜRING H., LOVEYS B.R.**, 1996. Stomatal patchiness of field-grown Sultana leaves: Diurnal changes and light effects. *Vitis* 35, 7-10.
- ESCALONA J.M., FUENTES S., TOMAS M., MARTORELL S., FLEXAS J., MEDRANO H.**, 2013. Responses of leaf night transpiration to drought stress in *Vitis vinifera* L. *Agricultural Water Management* 118, 50-58.
- ESCALONA J.M., TOMAS M., MARTORELL S., MEDRANO H., RIBAS-CARBO M., FLEXAS J.**, 2012. Carbon balance in grapevines under different soil water supply: importance of whole plant respiration. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 18, 308-318.
- ESCALONA J.M., FLEXAS J., MEDRANO H.**, 1999. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology* 26, 421-433.
- FLEXAS J., GALMES J., GALLE A., GULIAS J., POU A., RIBAS-CARBO M., TOMAS M., MEDRANO H.**, 2010. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 106-121.
- FLEXAS J., BARON M., BOTA J., DUCRUET J.-M., GALLE A., GALMES J., ... MEDRANO H.**, 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. Berlandieri* x *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany* 60, 2361-77.
- FLEXAS J., ESCALONA J.M., MEDRANO H.**, 1998. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 893-900.
- FOUQUET R.**, 2005. Les aquaporines de la vigne : identification, études d'expression en conditions de contraintes abiotiques et approches de caractérisation fonctionnelle. Université de Bordeaux 1.
- GAMBETTA G.A., MANUCK C. M., DRUCKER S.T., SHAGHASI T., FORT K., MATTHEWS M.A., WALKER M.A.**, 2012. The relationship between root hydraulics and scion vigour across *Vitis* rootstocks: what role do root aquaporins play? *Journal of Experimental Botany* 63, 6445-6455.
- GAMBETTA G., FEI J., ROST T.L., KNIPFER T., MATTHEWS M., SHACKEL K., ET AL.**, 2013. Water uptake along the length of grapevine fine roots: developmental anatomy, tissue-specific aquaporin expression, and pathways of water transport. *Plant Physiology* 163, 1254-65.
- 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. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier.
- GARCIA DE CORTAZAR-ATAURI I., BRISSON N., GAUDILLERE J.P.**, 2009. Performance of several models for predicting budburst date of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *International Journal of Biometeorology* 4, 317- 326.
- GAUDILLERE J.-P., VAN LEEUWEN C., OLLAT N.**, 2002. Carbon isotope composition of sugars in grapevine, an integrated indicator of vineyard water status. *Journal Experimental of Botany* 53, 757-763.
- GIBBERD M.R., WALKER H.J., BLACKMORE D.H., CONDON A.G.**, 2001. Transpiration efficiency and carbon-isotope discrimination of grapevines grown under well-watered conditions on either glasshouse or vineyard. *Australian Journal of Grape and Wine research* 7, 110-117.
- GOMEZ-ALONSO S., GARCIA-ROMERO E.**, 2009. Effect of irrigation and variety on oxygen ( $\delta^{18}O$ ) and carbon ( $\delta^{13}C$ ) stable isotope composition of grapes cultivated in a warm climate. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16, 283-289.
- GUILPART N., METAY A., GARY C.**, 2014. Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year. *European Journal of Agronomy* 54, 9-20.
- GUO C., GUO R., XU X., GAO M., LI X., SONG J., ET AL.**, 2014. Evolution and expression analysis of the grape (*Vitis vinifera* L.) *WRKY* gene family. *Journal of Experimental Botany* 65, 1513-28.
- HOCHBERG U., DEGU A., FAIT A., RACHMILEVITCH S.**, 2013. Near isohydric grapevine cultivar displays higher photosynthetic efficiency and photorespiration rates under drought stress as compared with near anisohydric grapevine cultivar. *Physiologia Plantarum* 147, 443-52.
- HOPPER D.W., GHAN R., CRAMER G.R.**, 2014. A rapid dehydration leaf assay reveals stomatal response differences in grapevine genotypes. *Horticulture Research* 2, doi:10.1038/hortres.2014.2
- 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.
- JONES G., WHITE M., COOPER M., STORCHMANN K.**, 2005. Climate change and global wine quality. *Climate Change* 73, 319-343.

## Références bibliographiques (suite)

- JOSHI-SAHA A., VALON C., LEUNG J.,** 2011. Abscisic acid signal off the STARTing block. *Molecular Plant* 4, 562-580.
- KIDMAN C.M., OLARTE MANTILLA S., DRY P.R., MCCARTHY M.G., COLLINS C.,** 2014. Effect of water stress on the reproductive performance of Shiraz (*Vitis vinifera* L.) grafted to rootstocks. *American Journal of Enology and Viticulture* 65, 96-108.
- LEBON E., PELLEGRINO A., LOUARN G., LECOEUR J.,** 2006. Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Annals of Botany* 98, 175–85.
- LOUARN G., LECOEUR J., LEBON E.,** 2008. A three-dimensional statistical reconstruction model of grapevine (*Vitis vinifera*) simulating canopy structure variability within and between cultivar/training system pairs. *Annals of Botany* 101, 1167–84.
- LOVISOLO C., SCHUBERT A.,** 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany* 49, 693-700.
- LOVISOLO C., PERRONE I., CARRA A., FERRANDINO A., FLEXAS J., MEDRANO H., SCHUBERT A.,** 2010. Drought- induced changes in development and function of grapevine (*Vitis spp.*) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level : a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology* 37, 98–116.
- LOVISOLO C., TRAMONTINI S., FLEXAS J., SCHUBERT A.,** 2008. Mercurial inhibition of root hydraulic conductance in *Vitis spp.* rootstocks under water stress. *Environmental and Experimental Botany* 63, 178–182.
- LUND S.T., PENG F.Y., NAYAR T., REID K.E., SCHLOSSER J.,** 2008. Gene expression analyses in individual grape *Vitis vinifera* L.) berries during ripening initiation reveal that pigmentation intensity is a valid indicator of developmental staging within the cluster. *Plant Molecular Biology* 68, 301–315.
- MARCHADIER E., HETHERINGTON A.M.;** 2014. Involvement of two-component signalling systems in the regulation of stomatal aperture by light in *Arabidopsis thaliana*. *The New Phytologist*, doi:10.1111/nph.12813.
- 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, 416–29.
- MCELRONE A.J., BRODERSEN C.R., ALSINA M., DRAYTON W.M., MATTHEWS M.A., SHACKEL K.A. et AL.,** 2012. Centrifuge technique consistently overestimates vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevines as confirmed with high-resolution computed tomography. *New Phytologist* 196, 661-665.
- MEDRANO H., POU A., TOMAS M., MARTORELL S., GULIAS J., FLEXAS J., ESCALONA J.M.,** 2012. Average daily light interception determines leaf water use efficiency among different canopy locations in grapevine. *Agricultural Water Management* 114, 4–10.
- MEDRANO H., ESCALONA J.M., BOTA J., GULIAS J., FLEXAS J.,** 2002. Regulation of photosynthesis of C-3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89, 895-905.
- MOUTINHO-PEREIRA J., MAGALHÃES J.M., CORREIA C., TORRES-PEIREIRA J.M.,** 2003. Effects of NW-SE row orientation on grapevine physiology under Mediterranean field conditions. *Agricultura Mediterranea* 133, 218–225.
- MOUTINHO-PEREIRA J., MAGALHÃES N., GONÇALVES B., BACELAR E., BRITO M., CORREIA C.,** 2007. Gas exchange and water relations of three *Vitis vinifera* L. cultivars growing under Mediterranean climate. *Photosynthetica* 45, 202–207.
- MOUTINHO-PEREIRA J.M., CORREIA C.M., GONCALVES B.M., BACELAR E.A., TORRES-PEREIRA J.M.,** 2004. Leaf gas exchange and water relations of grapevines grown in three different conditions. *Photosynthetica* 42, 81-86
- OSORIO M.L., OSORIO J., PEREIRA J.S., CHAVES M.M.,** 1995. Responses of photosynthesis to water stress under field conditions in grapevines are dependent on irradiance and temperature. In: *Photosynthesis: from light to biosphere*, Mathis P (eds), pp. 669-672, Kluwer Academic Publishers, Londres.
- PALLAS B., LOI C., CHRISTOPHE A., COURNEDE P.H., LECOEUR J.,** 2011. Comparison of three approaches to model grapevine organogenesis in conditions of fluctuating temperature, solar radiation and soil water content. *Annals of Botany* 107, 729-45.
- PALLIOTTI A., CARTECHINI A., FERRANTI F.,** 2000. Morpho-anatomical and physiological characteristics of primary and lateral shoot leaves of Cabernet Franc and Trebbiano Toscano grapevines under two irradiance regimes. *American Journal of Enology and Viticulture* 51, 122-130.
- PANTIN F., RENAUD J., BARBIER F., VAVASSEUR A., LE THIEC D., ROSE C., ... SIMONNEAU T.,** 2013. Developmental Priming of Stomatal Sensitivity to Abscisic Acid by Leaf Microclimate. *Current Biology* 23, 1805-1811.
- PATAKAS A., NOITSAKIS B.,** 1999. Mechanisms involved in diurnal changes of osmotic potential in grapevines under drought conditions. *Journal of Plant Physiology* 154, 767-774.

## Références bibliographiques (suite)

- PATAKAS A., NIKOLAOU N., ZIOZIOU E., RADOGLU K., NOITSAKIS B., 2002.** The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science* 163, 361-367.
- PECCOUX A., 2011.** Molecular and physiological characterization of grapevine rootstock adaptation to drought. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux.
- PELLEGRINO A., GOZE E., LEBON E., WERY J., 2006.** A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy* 25, 49-59.
- PONGRACZ D.P., BEUKMAN E.F., 1970.** Comparative root anatomy of *Vitis* rootstocks. *Agroplanta* 2, 83- 94.
- PONI S., LAKSO A.N., TURNER J.R., MELIOUS R.E., 1993.** The effects of pre- and post- veraison water stress on growth and physiology of potted Pinot Noir grapevines at varying crop levels. *Vitis* 32, 207- 214.
- POU A., MEDRANO H., TOMAS M., MARTORELL S., RIBAS-CARBO 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.
- 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.
- PRIETO J.A., LOUARN G., PEREZ PEÑA J., OJEDA H., SIMONNEAU T., LEBON E., 2012.** A leaf gas exchange model that accounts for intra-canopy variability by considering leaf nitrogen content and local acclimation to radiation in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Cell and Environment* 35, 1313–28.
- PRIETO J.A., LOUARN G., PEREZ-PEÑA J., OJEDA H., SIMONNEAU T., LEBON, E., 2013.** Impact of training system on gas exchanges and water use efficiency : a 3D-modelling study with topvine. *Journal of Viticulture and Enology* 28 (In 18th International Symposium GiESCO Porto, Portugal.), 563–567.
- RIAHI L., ZOGLAMI N., DEREPPER A., LAUCOU V., MLIKI A., THIS P., 2013.** Single nucleotide polymorphism and haplotype diversity of the gene *NAC4* in grapevine. *Industrial Crops and Products* 43, 718–724.
- ROGIERS S.Y., HOLZAPFEL B.P., SMITH J.P., 2011.** Sugar accumulation in roots of two grape varieties with contrasting response to water stress. *Annals of Applied Biology* 159, 399–413.
- SADE N., VINOCUR B.J., DIBER A., SHATIL A., RONEN G., NISSAN H., ET AL., 2009.** Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin S1TIP2;2 a key to isohydric to anisohydric conversion? *The New Phytologist* 181, 651-661.
- SADE N., GEBREMEDHIN A., MOSHELION M., 2012.** Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress- resistance trait. *Plant Signaling & Behavior* 7, 767-70.
- SADRAS V.O., 2009.** Does partial root-zone drying improve irrigation water productivity in the field? A meta-analysis. *Irrigation Science* 27, 183-190.
- SALLEO S., TRIFILO P., ESPOSITO S., NARDINI A., LO GULLO M.A., 2009.** Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? *Functional Plant Biology* 36, 815-825.
- SANTESTEBAN L. G., MIRANDA C., ROYO J.B., 2009.** Effect of water deficit and rewatering on leaf gas exchange and transpiration decline of excised leaves of four grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* 121, 434-439.
- SANTESTEBAN L. G., MIRANDA C., URRETAVIZCAYA I., ROYO J. B., 2012.** Carbon isotope ratio of whole berries as an estimator of plant water status in grapevine (*Vitis vinifera* L.) cv. “Tempranillo.” *Scientia Horticulturae* 146, 7-13.
- 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.
- 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.
- SMART D., SCHWASS E., LAKSO A., MORANO L., 2006.** Grapevine rooting patterns: A comprehensive analysis and a review. *American Journal of Enology and Viticulture* 57, 89-104.
- SMART R.E., 1974.** Photosynthesis by grapevines canopies. *Journal of Applied Ecology* 11, 997-1006.
- SOAR C.J., DRY P.R., LOVEYS B.R., 2006.** 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., LOVEYS B.R., 2004.** Gradients in stomatal conductance, xylem sap ABA and bulk leaf ABA along canes of *Vitis vinifera* cv. Shiraz: molecular and physiological studies investigating their source. *Functional Plant Biology* 31, 659-669.

## Références bibliographiques (suite)

- SOUTHEY J.M., ARCHER E.**, 1988. The effect of rootstock cultivar on grapevine root distribution and density. In: Van Zyl JL, (Comp.) Eds. The grapevine root and its environment. Pretoria.
- SPEIRS J., BINNEY A., COLLINS M., EDWARDS E., LOVEYS B.**, 2013. Expression of ABA synthesis and metabolism genes under different irrigation strategies and atmospheric VPDs is associated with stomatal conductance in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon). *Journal of Experimental Botany* 64, 1907-16.
- STOLL M., LOVEYS B., DRY P.**, 2000. Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 51, 1627-34.
- SZABADOS L., KOVACS H., ZILBERSTEIN A., BOUCHEREAU A.**, 2011. Plants in Extreme Environments: Importance of Protective Compounds in Stress Tolerance. *Advances in Botanical Research* 57,105- 150.
- 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., SIMONNEAU T.**, 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49, 419-432.
- TOMAS M., MEDRANO H., ESCALONA J. M., MARTORELL S., POU A., RIBAS-CARBO M., FLEXAS J.**, 2014. Variability of water use efficiency in grapevines. *Environmental and Experimental Botany* 103, 148-157.
- TOMAS M., MEDRANO H., POU A., ESCALONA J.M., MARTORELL S., RIBAS-CARBO M., FLEXAS J.**, 2012. Water- use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: effects of water stress at the leaf and whole-plant level. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 18, 164-172.
- VAN ZYL J.L.**, 1988. The grapevine root and its environment. Department of Agriculture and Water Supply, Pretoria.
- VANDELEUR R.K., MAYO G., SHELDEN M.C., GILLIHAM 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, 445-60.
- WILLIAMS L.E., AYARS J.E.**, 2005. Water use of Thompson Seedless grapevines as affected by the application of gibberellic acid (GA3) and trunk girdling - practices to increase berry size. *Agricultural and Forest Meteorology* 129, 85-94.
- ZUFFEREY V., COCHARD H., AMEGLIO T., SPRING J.-L., VIRET O.**, 2011. Diurnal cycles of embolism formation and repair in petioles of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Chasselas). *Journal of Experimental Botany* 62, 3885-3894.



**Article CIAg : « Innovations Agronomiques 38 : Comment la plante Vigne s'adapte à la contrainte hydrique ? »**

## ARCHITECTURE GÉNÉTIQUE DE RÉPONSES AU DÉFICIT HYDRIQUE CHEZ LA VIGNE

*GENETIC ARCHITECTURE OF RESPONSES TO WATER DEFICIT IN GRAPEVINE*

**MARGUERIT E.<sup>1,2</sup>, COUPEL-LEDRU A.<sup>4</sup>, BARRIEU F.<sup>2</sup>, BERT P-F.<sup>2</sup>, DOLIGEZ A.<sup>5</sup>,  
LEBON E.<sup>4</sup>, THIS P.<sup>5</sup>, SIMMONEAU T.<sup>4</sup>, OLLAT N.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Bordeaux Sciences Agro, ISVV, UMR 1287, F-33140 VILLENAVE D'ORNON

<sup>2</sup> Université de Bordeaux, ISVV, UMR 1287, F-33140 VILLENAVE D'ORNON

<sup>3</sup> INRA, ISVV, UMR 1287, F33140 VILLENAVE D'ORNON

<sup>4</sup> INRA, Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux, F-33060 MONTPELLIER

<sup>5</sup> INRA, UMR AGAP, F-34060 MONTPELLIER

Correspondance : [elisa.marguerit@agro-bordeaux.fr](mailto: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

*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<sup>ème</sup> siècle, suite à la crise du phylloxéra, 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'acclimatation 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.

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



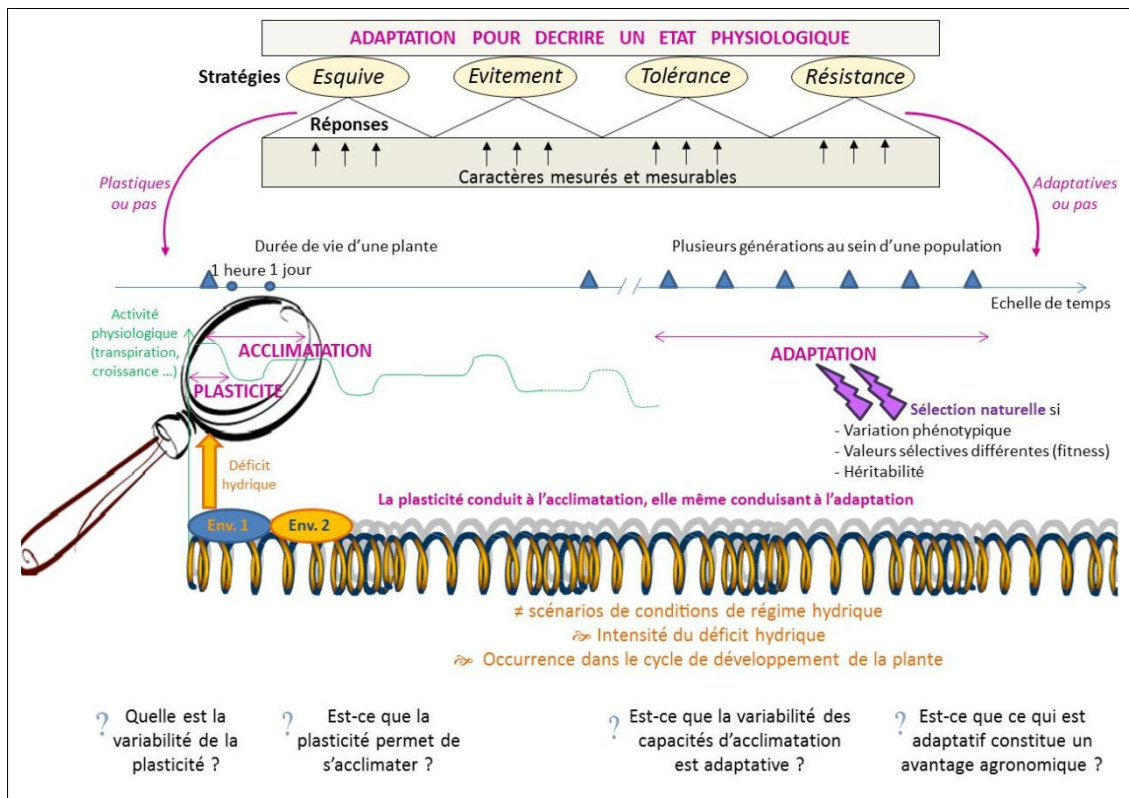


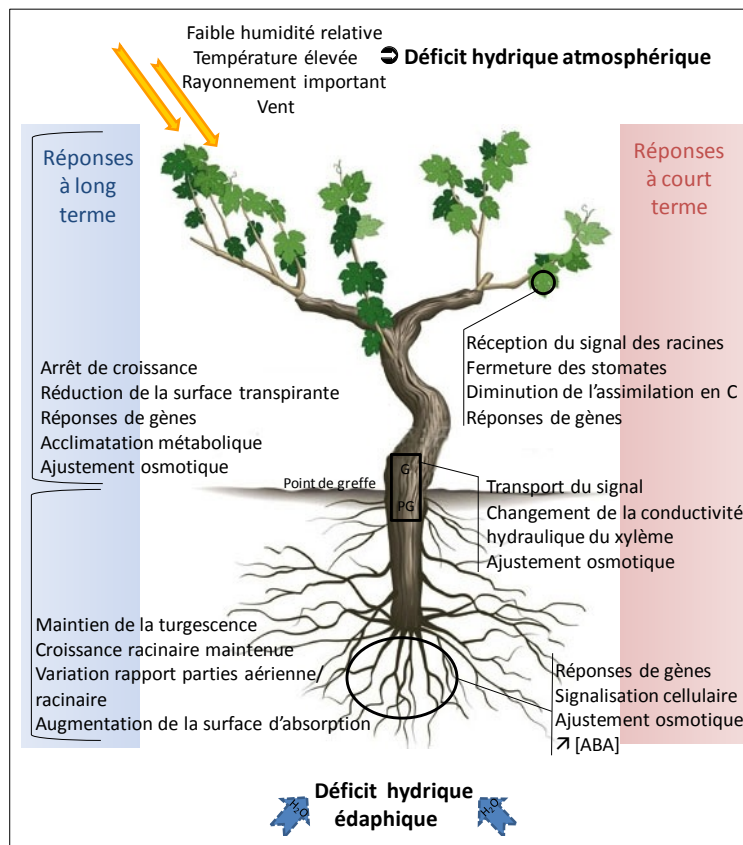
Figure 1. Contexte scientifique et synthèse de la sémantique utilisée (Marguerit, 2010)

### 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 appliqué 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.

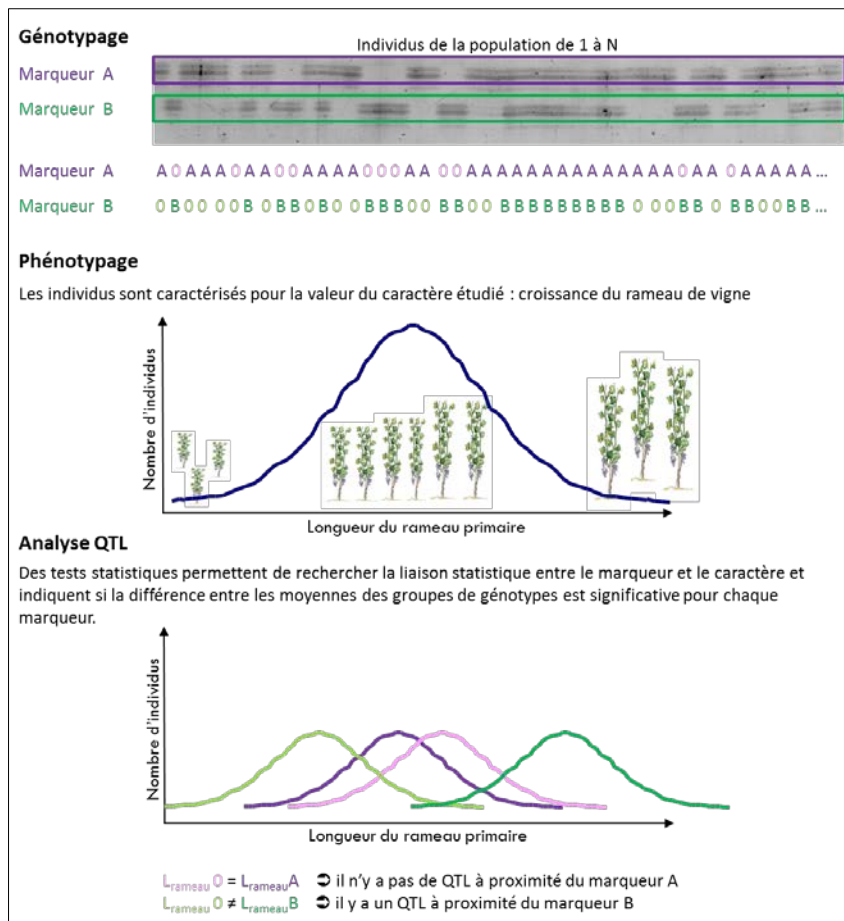


## 2. Apport des approches de génétique quantitative

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 influençant l'expression du caractère (Paterson *et al.*, 1988). La détection de QTL consiste en l'identification de ces loci et est fondée sur la recherche de déséquilibre de liaison entre le locus du marqueur (les marqueurs génétiques) et le locus contrôlant le caractère quantitatif (Figure 3).



**Figure 3.** Détection de QTL. Adapté à partir de Costa *et al.* (1999) dans Marguerit (2010). Lors de la détection QTL, on cherche une liaison statistique entre le polymorphisme d'un marqueur génétique et la variabilité d'un caractère quantitatif. Chaque individu de la population étudiée est caractérisé pour chaque marqueur. L'exemple ci-dessous montre la ségrégation de 2 marqueurs A (allèles A ou 0) et B (allèles B ou 0) d'un fragment d'ADN.

Ceci requiert une population pour laquelle un grand nombre de marqueurs moléculaires ( $\gg 100$ ) est génotypé (Costa, 1999). La recombinaison de cette information sur l'ensemble de la population est ensuite utilisée pour ordonner les marqueurs afin d'obtenir une carte génétique. La comparaison de l'information génétique de tous les individus, avec leur phénotype pour un caractère donné, permet d'identifier des régions de la carte génétique (QTL), qui déterminent une fraction de la variabilité phénotypique observée de ce caractère (Figure 3). Le maximum de vraisemblance (LOD), la position sur la carte génétique, l'effet de la substitution allélique et la variance phénotypique expliquée sont estimés pour chacun des QTL détectés (Parelle *et al.*, 2010). En fonction du logiciel utilisé, la présence d'un QTL est soit déterminée par un seuil de LOD score, soit par une significativité statistique calculée par des tests de permutation. Ensuite, des méthodes de bootstrap permettent d'estimer l'erreur standard de l'ensemble des paramètres énoncés ci-dessus (Parelle *et al.*, 2010).

Chacune de ces méthodes recherchant ces **liaisons statistiques** présente des avantages et des inconvénients qui sont à prendre en compte lors de la mise en place de l'expérience (Prioul *et al.*, 1997). La plupart des paramètres estimés au cours de l'analyse QTL, le nombre de QTL compris, dépendent largement du nombre de génotypes de la population en ségrégation. Des simulations démontrent que les parts de variance phénotypique expliquée sont surestimées et que le nombre de QTL détectés ne correspond pas exactement au nombre de loci réellement impliqués dans le déterminisme génétique du caractère considéré lorsque la taille de la population est inférieure à 1000 individus (Beavis *et al.*, 1994).

## 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  $\delta^{13}C$**  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  $\delta^{13}C$  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  $\delta^{13}C$  (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

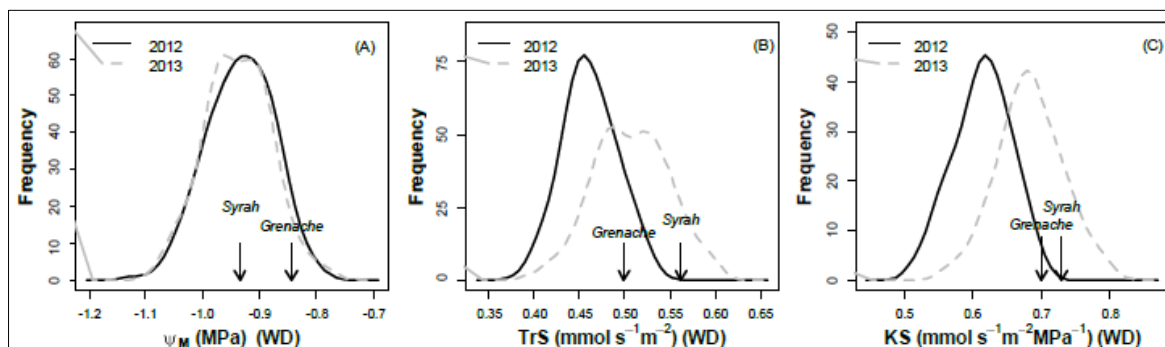
Il existe au sein des cépages de *Vitis vinifera* des capacités variables de réponse à la contrainte hydrique. Cette variabilité a principalement été analysée en termes de régulation des pertes en eau par transpiration et du rapport entre perte en eau et biomasse produite, encore appelé efficacité d'utilisation 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 CO<sub>2</sub>, 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 ( $\psi_M$ ), 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  $\psi_M$  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  $\psi_M$  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  $\psi_M$ , 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 ( $\psi_M$ ), 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  $\psi_M$  le plus négatif. Les génotypes les plus vigoureux présentent le  $\psi_M$  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 (H2 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  $\psi_M$  avec le déficit hydrique édaphique n'est pas seulement déterminée par la variation du taux de transpiration. Une seule colocalisation entre un QTL de  $\psi_M$  et TrS a été identifiée sur le groupe de liaison 10 alors que d'autres QTLs de  $\psi_M$  ont été détectés sur les groupes de liaison 1 et 18. Cela suggère donc que le déterminisme génétique de  $\psi_M$  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  $\psi_M$  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  $\psi_M$ , seul un QTL de KS colocalise avec un QTL de  $\psi_M$  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**

###### **4.1.1. Variabilité génétique pour les caractéristiques propre 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.

###### **4.1.2. 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  $\times$  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)	Fregoni (1977)	Carbonneau (1985)
110 Richter	<i>V. berlandieri</i> Rességuier 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> Rességuier n°2 × <i>V. rupestris</i> du Lot	moyenne	très résistant	très résistant
1 103 Paulsen	<i>V. berlandieri</i> Rességuier 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> Rességuier n°2 × <i>V. longii</i> novo mexicana)	-	-	peu résistant
Rességuier 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  $\delta^{13}C$  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  $\delta^{13}C$  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  $\delta^{13}C$ , 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  $\delta^{13}C$  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).

## CONCLUSION

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 héritable (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 ; Raymond *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., BODENES 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  $\delta^{13}C$  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 adaptative 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., AMEGLIO 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., PECHIER 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.
- DUCHENE 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.



**Références bibliographiques (suite)**

- 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 OOLJEN 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., BRECHET 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 Springer, 241-266.
- PASSIOURA J.**, 2006. Increasing crop productivity when water is scarce-from breeding to field management. *Agricultural Water Management* 80, 176-196.

## Références bibliographiques (suite)

- 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., TOMAS M., MARTORELL S., RIBAS-CARBO 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  $\times$  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.
- RÖNNBERG-WÄSTLJUNG A.C., GLYNN C., WEIH M.,** 2005. QTL analyses of drought tolerance and growth for *Salix dasyclados*  $\times$  *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 JL, (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.

### **Références bibliographiques (suite)**

**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., SHELDEN M.C., GILLIHAM 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., HOLZAPFEL 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.

Photo + titre couverture



Histoire de sa résurrection en Thrace - Turquie

Mensuel  
132<sup>ème</sup> année

<b>Tarifs Insertion Publicitaire</b> (Prix H.T.)			
	<b>1 page</b> (190 x 270 mm)	<b>1/2 page</b> (168 x 130 mm)	<b>1/4 page</b> (85 x 130 mm)
Quadri	921,00 €	545,00 €	344,00 €
Noir	681,00 €	388,00 €	220,00 €

*Pour plusieurs insertions dans l'année : Devis personnalisé*

Retrouvez toutes les actualités viticoles et  
les cahiers scientifiques dans le bulletin « GiESCO-PAV »  
Abonnement annuel 171,40 € HT – **175,00 € TTC**

B o n d e r é s e r v a t i o n

Nom & Prénom : .....

Société : .....

Agissant en qualité de : .....

Téléphone : .....

Email : .....

Souhaite faire une insertion publicitaire dans le bulletin « PAV » du (des) mois de :

- |                           |                                 |                                   |                                   |                               |
|---------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|
| Type d'insertion          | <input type="checkbox"/> 1 page | <input type="checkbox"/> 1/2 page | <input type="checkbox"/> 1/4 page |                               |
|                           | <input type="checkbox"/> quadri | <input type="checkbox"/> Noir     |                                   |                               |
| Nombre d'insertions       | <input type="checkbox"/> 1      | <input type="checkbox"/> 2        | <input type="checkbox"/> 3        | <input type="checkbox"/> plus |
|                           | Combien ? .....                 |                                   |                                   |                               |
| Mois de Parution souhaité | .....                           |                                   |                                   |                               |

Fait à : ..... Le .....

Signature :

Veuillez renvoyer ce bon de réservation ou photocopie soit par courrier à l'adresse suivante :  
« GiESCO-PAV » Montpellier SupAgro, 2 Place Viala - 34060 MONTPELLIER CEDEX,  
soit par mail : giesco\_pav@yahoo.fr

Règlement par chèque bancaire ou postal à l'ordre de l'Association GIESCO ou par virement  
bancaire sur le compte : (IBAN FR76-1350-6100-0011-6181-5900-34)

Pour toute information, contactez-nous au **06 15 29 60 81**  
du Lundi au Vendredi : de 8h30 à 12h30

## ABONNEMENT / SUBSCRIPTION 2015

A renvoyer à l'Association **GIESCO** / to send back to the *GiESCO Association*

**Veillez sélectionner votre choix / Please select your choice**

- 171,40 € HT= Abonnement Annuel Revue électronique** (12 publications)  
*Subscription annual to the electronic review*
- 210,58 € HT= Abonnement Annuel Revue électronique + Réception Brochure Annuelle** (12 numéros imprimés)  
*Subscription annual to the electronic review + Reception to the annual review (12 printed numbers)*
- 48,97 € HT = Réception Brochure Annuelle** (12 numéros imprimés)  
*Reception to the annual review (12 printed numbers)*
- 97,94 € HT = Membre Cotisant de l'Association GiESCO » pour 2 ans (Pas d'accès à la revue en ligne)**  
*Subscription as Member to the Association GiESCO for 2 years (No access to the on-line review)*

**Utilisateur / User**

**Nom et Prénom de l'utilisateur :** .....  
*Name and first Name of the user*

**Email de l'utilisateur :** .....  
*Email of the user*

**Etablissement / Société :** .....  
*Establishment / Company*

**Profession / Service :** .....  
*Profession / Department*

**Adresse :** .....  
*Address*

**Code Postal :** ..... **Ville :** .....  
*Zip Code City*

**Pays :** .....  
*Country*

**Téléphone / Phone :** ..... / ..... / ..... / ..... / .....

**Télécopie / Fax :** ..... / ..... / ..... / ..... / .....

**Code d'Accès :** (Attribué par le secrétariat dès réception de votre règlement)  
*Access code : (Attributed by the secretarial department from reception of your payment)*



Publications et Actualités Vitivinicoles

## SYNOPSIS

## Chronique

## CARBONNEAU A.

**Joyeux anniversaire à « Hapiwine » .....06**

Le site internet 'HAPIWINE' est en cours de construction au service des consommateurs de vins désireux d'être guidés dans un choix objectif en fonction de leurs goûts et de leurs possibilités d'achat.

Mots thématiques Français :

Œnologie, Filière vitivinicole

Mots-clés Français :

Site internet, base de données, consommateur, qualité, prix

**Happy birthday to "Hapiwine" .....06**

*The 'HAPIWINE' website is under elaboration offering a service to the consumers waiting for an objective guide taking in account their preferences and purchasing possibilities.*

Mots thématiques Anglais :

Œnology, Wine sector

Keywords :

Website, data base, consumer, quality, price

## Articles

**\* SIMONNEAU T., OLLAT N. et al.****Contrôle de l'état hydrique dans la plante et réponses physiologiques de la vigne à la contrainte hydrique .....07**

De nouvelles méthodes de mesure et de modélisation sont apparues pour classer les cépages et les porte-greffes selon leur sensibilité à la contrainte hydrique. Les premières simulations permettent de raisonner le choix du cépage, du porte-greffe ou de leur mode de conduite en fonction de scénarios climatiques probables. Les travaux en cours devraient déboucher sur une prise en compte encore plus complète des nombreuses modifications mises en place par la plante ou apportées par le viticulteur pour minimiser l'impact de la contrainte hydrique. Le prochain défi à relever sera sans doute d'intégrer les effets pluriannuels de la contrainte hydrique sur l'élaboration de la production.

Mots thématiques Français :

Climat, biologie de la vigne

Mots-clés Français :

Sécheresse, transpiration, photosynthèse, efficacité d'utilisation de l'eau, (an)isohydrie

**Control of plant water status and physiological responses of grapevine to drought conditions .....07**

*During the last years, research in ecophysiology evidenced a large diversity in responses to drought, originating from both scions and rootstocks. New methods have been developed for characterising and modelling scions and rootstocks as regard their susceptibility to drought conditions. Model predictions are becoming useful tools to select appropriate scions and rootstocks as a function of likely climate scenarios. Current work should incorporate additional plant modifications either resulting from acclimation of the plant or from management practices. Future works should address the multiyear effects of drought episodes on wine grape production.*

Mots thématiques Anglais :

Climate, grapevine biology

Keywords :

Drought, transpiration, photosynthesis, water use efficiency, (an)isohydry

**\* MARGUERIT E., COUPEL-LEDRU et al.****Architecture génétique de réponses au déficit hydrique chez la vigne .....22**

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.

Mots thématiques Français :

Climat, biologie de la vigne, porte-greffe

Mots-clés Français :

Greffon, porte-greffe, QTL, transpiration, courbe de réponse, potentiel hydrique foliaire

**Genetic architecture of responses to water deficit in grapevine .....22**

*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 behaviour. 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 without necessarily decreasing productivity.*

Mots thématiques Anglais :

Climate, grapevine biology, rootstock

Keywords :

Scion, rootstock, QTL, transpiration, response curve, leaf water potential