

Résistance à la sécheresse et réponses à l'acide abscissique : analyse d'une approche synthétique

Samir El Jaafari, Roger Paul, Philippe Lepoivre, Jean Semal, Éric Laitat

La recherche de plantes résistantes à la sécheresse, en privilégiant le critère de précocité (développement phénologique rapide), est restée empirique pendant longtemps. Une telle approche limite cependant le rendement potentiel des cultures, ce qui a conduit à s'intéresser à d'autres paramètres morpho-physiologiques de cette résistance. L'accent a été mis en particulier sur l'impact du déficit hydrique en matière de photosynthèse, avec des effets stomatiques [1] ou non stomatiques [2], parmi lesquels figurent la fermeture stomatique et la réduction de la surface transpirante qui sont liées à l'augmentation de la concentration endogène en acide abscissique (ABA) durant le déficit hydrique [3, 4]. Toutefois, ces effets bénéfiques sur le plan de l'économie en eau inhibent la photosynthèse et, par conséquent, le rendement.

Nous analyserons les différents mécanismes de résistance à la sécheresse et les méthodes développées pour les sélectionner, en détaillant plus spécialement les effets de l'ABA et ses implications dans l'accroissement de la productivité en conditions de déficit hydrique.

S. El Jaafari, P. Lepoivre, J. Semal : Laboratoire de Pathologie végétale, Faculté des Sciences agronomiques, 5030 Gembloux, Belgique.

R. Paul, E. Laitat : UER de Biologie végétale, Faculté des Sciences agronomiques, 5030 Gembloux, Belgique.

Mécanismes de résistance à la sécheresse

La résistance d'une plante à la sécheresse caractérise sa capacité de survivre ou de produire en conditions de déficit hydrique. Il existe, en la matière, une large gamme de mécanismes qui ne sont pas exclusifs l'un de l'autre et qui peuvent même être complémentaires [5]. Ainsi, l'aptitude du blé à résister à la contrainte hydrique peut être associée à un système racinaire abondant [6, 7], à une fermeture rapide des stomates, à une grande efficacité dans l'utilisation de l'eau [8, 9] ou au maintien d'un potentiel de turgescence élevé [10, 11].

Diverses classifications des mécanismes de résistance à la sécheresse ont été élaborées [12-14] et Turner [14, 15] en a décrit trois grands types (tableau 1).

L'évitement

Certains mécanismes d'évasion permettent à la plante d'effectuer son cycle de développement en dehors des périodes de déficit hydrique. La floraison et la maturité précoces constituent des phénomènes d'évitement et sont souvent utilisées comme critères de sélection de variétés échappant aux effets de la sécheresse.

L'esquive

Les mécanismes d'esquive permettent à la plante de conserver un potentiel hydrique faiblement négatif en conditions de stress, évitant ainsi la déshydratation des tissus. Ceci peut être réalisé par une absorption efficace de l'eau du sol grâce à un système raci-

naire très développé [16], ou par une grande conductivité hydraulique des tissus [12]. La limitation des pertes d'eau peut résulter de la réduction de la surface transpirante (feuilles de petite taille ou abscission) [17], ou encore de la diminution de la radiation interceptée (couche épicuticulaire cireuse ou lipidique) [18]. Chez le blé, l'enroulement foliaire observé chez certaines variétés résistantes (photo 1)

Tableau 1

Mécanismes de résistance à la sécheresse (selon [15])

Évitement

- Précocité

Esquive

- Réduction des pertes d'eau :
 - augmentation des résistances stomatiques et cuticulaires
 - réduction de la radiation interceptée
 - réduction de la surface foliaire
- Absorption plus efficace de l'eau :
 - augmentation de la profondeur et de la densité des racines
 - augmentation de la conductance hydraulique

Tolérance

- Maintien de la turgescence :
 - ajustement osmotique
 - augmentation de l'élasticité membranaire
 - diminution de la taille des cellules
- Tolérance à la dessiccation :
 - résistance protoplasmique

Mechanisms of drought resistance

SIETE
CERROS



Photo 1. Enroulement foliaire chez la variété de blé Siete Cerros sous conduite à sec.

Photo 1. Leaf rolling in the wheat variety Siete Cerros during a withhold water cycle.

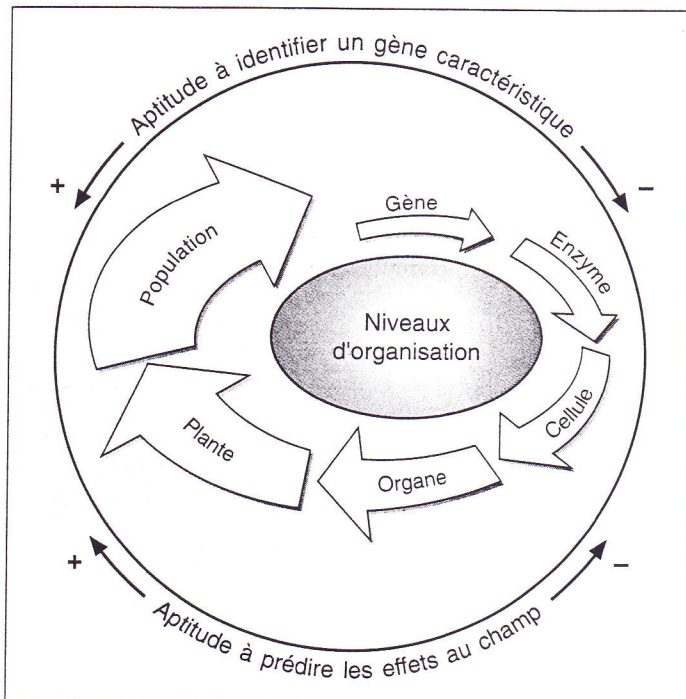


Figure 1. Niveaux d'organisation d'une plante concernés par l'amélioration de la résistance à la sécheresse.

Figure 1. Levels of plant organization involved in improvement for drought resistance.

relève de ces mécanismes [19]. Enfin, la fermeture stomatique constitue également un mécanisme réversible contribuant à réduire les pertes en eau.

La tolérance

Les mécanismes de tolérance favorisent le maintien de la turgescence de la plante alors que son potentiel hydrique est très négatif. L'ajustement osmotique constitue le processus majeur permettant à la cellule de maintenir sa turgescence sous contrainte hydrique [15] grâce à l'accumulation active de molécules particulières : alcools (comme le glycérol), polyols (généralement dérivés de l'inositol), sels de potassium [20] et sucres solubles [21, 22]. Cependant, les substances qui ont le plus retenu l'attention des physiologistes et des sélectionneurs sont des composés comprenant de l'azote quaternaire, comme la bêtaïne ou la proline [23-25].

D'autres mécanismes peuvent intervenir dans le maintien de la turgescence cellulaire, comme l'élasticité membranaire, la réduction de la taille des cellules [26] et la résistance protoplasmique. Cette dernière dépend de la capacité des cellules à résister à un dommage mécanique et à la dénaturation des protéines au niveau membranaire ou cytoplasmique [27]. La résistance protoplasmique peut être mesurée par l'observation de la sortie d'électrolytes à partir de segments foliaires exposés à un stress hydrique [28].

La sélection de plantes possédant une résistance à la sécheresse peut s'opérer à différents niveaux d'organisation (figure 1). Les mécanismes les plus complexes sont sous le contrôle de plusieurs gènes et s'expriment globalement chez la plante entière. Il s'agit, par exemple, de la morphologie et de l'anatomie racinaires ou de la capacité de maintenir des flux hydriques au travers du végétal. D'autres mécanismes, par ajustement osmotique, semblent être sous le contrôle de gènes spécifiques. Des plantes transgéniques de tabac synthétisant et accumulant le mannitol ont été obtenues par l'introduction d'un gène bactérien codant pour l'enzyme mannitol 1-phosphate deshydrogénase [29]. Cette accumulation de mannitol permet un ajustement osmotique conférant la résistance

au stress hydrique chez les plantes transformées.

Amélioration des plantes pour la résistance à la sécheresse

Monneveux [30] a proposé une classification des différentes approches utilisées dans la sélection de blés résistants à la sécheresse.

L'approche descriptive

C'est la plus utilisée par les sélectionneurs. Elle privilégie les caractères phénologiques d'adaptation et, en particulier, la précocité (mécanisme d'évitement grâce à un développement phé-

nologique rapide). Les limites de cette approche « empirique » sont connues, notamment la corrélation avec la réduction du développement racinaire et avec la diminution du rendement, essentiels sur le plan agronomique [31].

Il est, toutefois, difficile d'identifier et de caractériser un génotype au travers de l'observation d'un caractère phénotypique complexe et de faible héritabilité comme le rendement.

L'approche analytique

Elle consiste à isoler et à étudier individuellement un mécanisme de résistance donné, en précisant les processus biochimiques ou biophysiques qui le déterminent. Appliquées à l'étude des relations de la plante avec son environnement, les études analytiques ont conduit à une connaissance appro-

fondie des processus en cause : ajustement osmotique, régulations stomatiques et photosynthèse. Plusieurs critères physiologiques et biochimiques ont été développés dans le but de distinguer les variétés sensibles de celles qui sont résistantes au stress hydrique. Une première approche repose sur la corrélation entre des paramètres biochimiques ou biophysiques (viabilité cellulaire, accumulation de substances organiques [24, 29, 32, 33], induction de protéines spécifiques [34, 35], perturbation des photosystèmes [36, 37]) et la résistance à la sécheresse. Une seconde catégorie de mécanismes s'exprime au niveau de l'organisme entier, en général à un stade juvénile (aptitude à la germination ou à la croissance en conditions de stress [38, 39], régulations stomatiques et photosynthétiques [40, 41], efficacité d'utilisation de l'eau [42]).

L'approche analytique peut conduire à une vue partielle et réductrice de la réalité, en séparant artificiellement l'organe de la plante et en dissociant les mécanismes biochimiques élémentaires des fonctions globales du végétal.

L'approche synthétique

Elle tente de sélectionner des « combinaisons de critères » liées à la résistance à la sécheresse. On relie ainsi un ensemble de mécanismes dont l'intégration devrait améliorer le rendement en conditions de déficit hydrique. Cette approche privilégie les interactions entre mécanismes, organes et fonctions [30]. Lorsque les critères combinés sont corrélés positivement, la situation est relativement simple. En revanche, lorsque des corrélations négatives existent entre critères, on envisagera la mise en œuvre de fonctions discriminantes, aboutissant à des indices de sélection intégrant plusieurs critères affectés chacun d'un coefficient de contribution [43].

L'acide abscissique et la résistance à la sécheresse

L'acide abscissique (ABA), synthétisé et accumulé par la plante en réponse à différents types de stress, semble être impliqué dans certains mécanismes de résistance à la sécheresse [44]. C'est

Summary

Drought resistance and responses to abscisic acid : towards a synthetic analysis

S. El Jaafari, R. Paul, P. Lepoivre, J. Semal, E. Laitat

There is a wide range of adaptive mechanisms to water deficits among plants. Many of these favor plant survival rather than high productivity, but some do appear to confer advantages corresponding to an improved yield under conditions of drought, and therefore may be useful in increasing crop productivity when water is scarce.

The selection of plants for drought resistance has long been empirical, and based on criteria of earliness. The limitations of this approach have led to increasing attention being paid to criteria of morphological and physiological resistance (analytical approach). Another line of research consists in selecting « criteria combinations » binding a group of mechanisms whose integration might improve yield under conditions of water deficit (synthetic approach).

Concentrations of the hormone abscisic acid (ABA) increase markedly in plants subjected to drought. Treating plants with ABA has many effects on stomata and photosynthesis, similar to those associated with drought. This indicates that endogenous ABA could play an important role in the natural regulation of plant responses to drought. Such results suggests that an increase in ABA content might reduce photosynthesis and yield, while decreased sensitivity to ABA might benefit photosynthetic drought tolerance. Accordingly, the selection of a cellular resistance to ABA might contribute to improve the whole plant's resistance to drought.

The in vitro and in vivo relationships between the type of varietal adaptation to drought and the response to ABA is described. The main developmental stages and criteria to be combined within a synthetic approach of the process are analyzed and discussed.

Cahiers Agricultures 1993 ; 2 : 256-63.

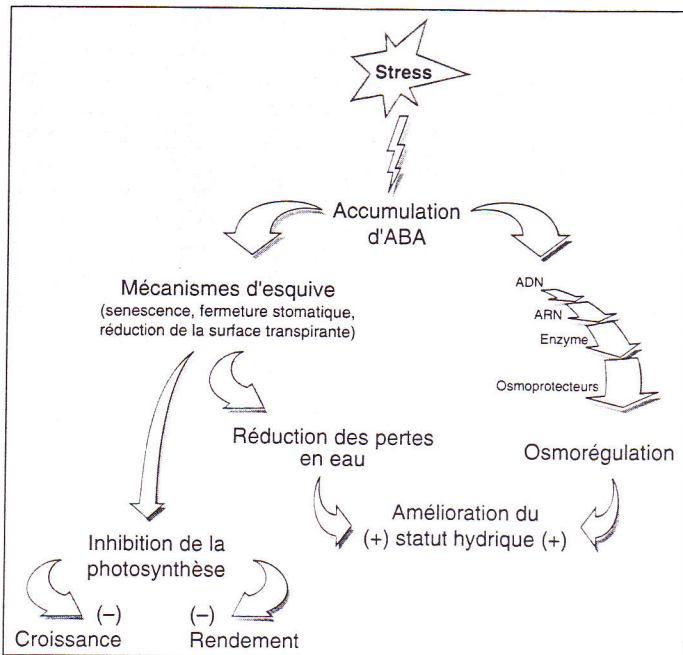


Figure 2. Effets physiologiques de l'acide abscissique (ABA) liés à la résistance à la sécheresse et conséquences sur le statut hydrique et le rendement.

Figure 2. Physiological effects of abscisic acid (ABA) related to drought resistance, and consequences on water status and yield.

ainsi que de nombreux mécanismes d'esquive (abscission, fermeture stomatique, enroulement foliaire) peuvent être induits, en absence de stress hydrique, par l'application d'ABA. La concentration endogène de cette hormone augmente durant un déficit hydrique [3, 45], ce qui provoque des changements physiologiques (figure 2) limitant les pertes en eau mais diminuant, par ailleurs, le rendement en accélérant la sénescence [46, 47] et en réduisant l'activité photosynthétique [48]. C'est le cas de la réduction de la conductance stomatique induite par l'ABA, qui limite la disponibilité en CO₂ dans la feuille et inhibe ainsi la photosynthèse [40, 41]. D'autres travaux ont rapporté des inhibitions non stomatiques de la photosynthèse sous l'effet de l'ABA [48-50]. Pour notre part, nous avons mis en évidence, chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.), une relation entre, d'une part, le niveau et le type de résistance variétale à la sécheresse et, d'autre part, les réponses photosynthétiques à l'ABA (10 mg/l) appliqué sur feuilles excisées (figure 3). Cette étude a porté sur trois variétés de blé présentant différents

niveaux et mécanismes de résistance à la sécheresse, déterminés en fonction de l'évolution de leur statut hydrique (encadré 1) sous conduite à sec [51] : la variété Sabine « sensible », la variété 1723 « tolérante » et la variété Siete Cerros « esquivante » (tableau 2). D'autres travaux se sont intéressés aux réponses stomatiques lors d'application exogène d'ABA. Henson [52] a trouvé des différences hautement significatives dans la réponse stomatique de génotypes de riz à l'ABA (0,26 mg/l), à la fois au niveau des feuilles excisées et à celui des plantes entières. Il a montré que la conductance stomatique est réduite de 47 % chez les génotypes insensibles à l'ABA, et de 77 % chez ceux sensibles à l'ABA. Quarrie [3] a rapporté que les stomates du cultivar du blé « *Highbury* » sont plus sensibles à l'application exogène de 1 mg/l d'ABA que ceux du cultivar « TW269/9 ».

Pour déterminer si la sensibilité des embryons à l'ABA est liée à l'aptitude à la germination des semences du blé, Walker-Simmons [53] a mesuré l'effet de plusieurs concentrations d'ABA (0,13 à 13 mg/l) sur la germination. Il a trouvé des différences marquées entre cultivars. Lercari [54] montre que le blé est sensible à l'ABA, avec 30 % et 40 % de réduction de l'élongation de coléoptile, sous l'effet, respectivement, de 0,26 et 2,6 mg/l d'ABA. Quarrie [55] a examiné les effets de l'ABA sur vingt-quatre génotypes de blé et a identifié des différences très significatives de réduction de la surface foliaire et du rendement. Cet auteur conclut que l'apport exogène d'ABA, en vue de sélectionner des génotypes dont les composantes du rendement sont les moins sensibles vis-à-vis de cette hormone, pourrait aboutir à une amélioration de la productivité en conditions de déficit hydrique.

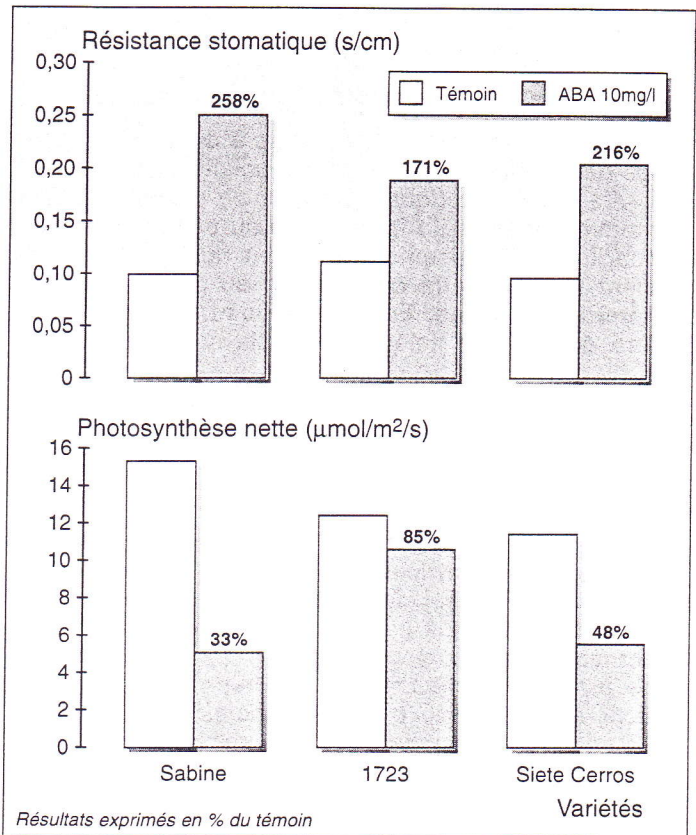


Figure 3. Réponses photosynthétiques de trois variétés de blé (Sabine, 1723, Siete Cerros) à une application exogène d'ABA (10 mg/l).

Figure 3. Photosynthetic responses of three varieties of wheat (Sabine, 1723, and Siete Cerros) to application of exogenous ABA (10 mg/l).

Encadré 1.

Définitions des paramètres hydriques

L'eau dans la plante est soumise à différentes forces qui sont induites par l'influence d'une phase solide, d'une phase gazeuse externe et d'agents osmotiques. L'ensemble de ces effets est exprimé quantitativement dans la formulation du potentiel chimique de l'eau. Pour quantifier plus aisément le statut hydrique, on utilise plus couramment un paramètre qui découle du potentiel chimique de l'eau : le potentiel hydrique. En chaque point du système, ce potentiel peut être décomposé selon la formule suivante :

$$P_h = P_t + P_o + P_m$$

où : P_h est le potentiel hydrique,
 P_o est le potentiel osmotique,
 P_t est le potentiel de turgescence,
 P_m est le potentiel matriciel.

Le potentiel matriciel résulte des interactions entre l'eau et la matrice, régies par des forces de capillarité et d'imbibition moléculaire associées aux parois cellulaires et aux surfaces colloïdales présentes dans le cytoplasme.

Le potentiel hydrique total est représenté par l'énergie nécessaire pour extraire l'eau du tissu étudié.

Le potentiel osmotique est créé par la présence de solutés dissous ; il est égal, au signe près, à la pression osmotique du jus cellulaire.

Le potentiel de turgescence est induit par la pression agissant vers l'extérieur des parois et des membranes cellulaires.

D'autres paramètres caractérisent le statut hydrique d'une plante :
— l'hydratation (H), qui traduit la quantité d'eau présente dans le tissu, est déterminée à partir de la formule :

$$H = 100 - 100 (\text{poids sec/poids frais}) \%$$

— le contenu relatif en eau (CRE), qui rend compte non seulement des variations de la quantité d'eau présente dans les tissus, mais aussi des modifications de leur capacité à incorporer de l'eau pendant la phase expérimentale de saturation des tissus, est calculé à partir de la formule :

$$\text{CRE} = (\text{poids frais} - \text{poids sec}) / (\text{poids saturé} - \text{poids sec})$$

Definitions of water parameters

Possibilités d'utilisation de l'ABA comme agent de sélection

Les implications de l'ABA dans une large gamme de mécanismes de résistance à la sécheresse ont été démontrées et des travaux se sont intéressés à la relation entre l'aptitude à accumuler l'ABA endogène, ou la réactivité vis-à-vis de l'ABA exogène, et la résistance à la sécheresse. Durlay [56] a

comparé neuf variétés de sorgho et a trouvé une corrélation positive hautement significative entre le taux de réduction du rendement en grains due à la sécheresse et la concentration moyenne en ABA dans les feuilles. Il a conclu qu'une fermeture stomatique excessive, liée aux teneurs élevées en ABA endogène, limite fortement les échanges gazeux. Lu [57] a constaté, pour sa part, une corrélation négative entre la sensibilité du blé à l'ABA et le rendement en grains sous stress hydrique. En fonction de ces considérations, il apparaît possible de manipuler les réponses à la sécheresse par

des modifications génétiques portant sur les niveaux d'accumulation d'ABA endogène ou sur la sensibilité vis-à-vis de l'ABA exogène. A cet effet, la mutagenèse a été utilisée avec succès chez la pomme de terre [58], le maïs [59], l'orge [60] et chez le blé. Degani et Itai [61] ont irradié des semences de blé avec un rayonnement gamma (70 krad) et ont sélectionné, au sein de la descendance M1, des individus croissant plus lentement et dont les feuilles contiennent deux à trois fois plus d'ABA que les plantules non irradiées. Ho *et al.* [60] ont rapporté que des mutants d'orge insensibles à l'ABA ont été obtenus avec une fréquence de 0,82 %, après un traitement des semences avec 2 mM d'azoture de sodium pendant deux heures. Un autre mutant d'orge, dont les stomates sont insensibles à une application exogène de 1 mM d'ABA, a été isolé par Ladyman et Raskin [62].

La culture *in vitro* en présence d'ABA, en vue de la sélection de génotypes moins sensibles à cette hormone, présente l'avantage d'un contrôle des conditions de culture, tout en permettant la manipulation d'un grand nombre de cellules, ce qui augmente la probabilité d'obtention de génotypes pouvant être sélectionnés. Wong et Sussex [63, 64] ont traité des cellules de tabac avec de l'éthylméthane sulfonate (EMS) et ont sélectionné, sur un milieu gélosé contenant 26,4 mg/l d'ABA, des clones résistants à cette hormone. Borkird et Sung [65] ont isolé, chez la carotte, sept lignées insensibles à l'ABA par culture d'embryons sur milieu contenant 0,1 mg/l d'ABA. Ces lignées ont été capables de se développer en plantes en présence d'ABA exogène.

Pour notre part, nous avons étudié, pour trois variétés de blé, les effets de l'application de différentes doses d'ABA sur la croissance des cals d'embryons matures (figure 4). Les résultats obtenus traduisent une corrélation positive entre réponse à l'ABA *in vitro* et *in planta*, ce qui suggère que la sélection pour la résistance vis-à-vis de l'ABA au niveau cal pourrait fournir des plantes y réagissant moins. Il apparaît, dès lors, que la réponse à l'apport d'ABA exogène pourrait constituer un critère intéressant en vue de la sélection pour la résistance à la sécheresse.

Tableau 2

Évolution des paramètres hydriques au cours d'une conduite à sec de trois variétés de blé (Sabine, 1723, Siete Cerros)

Variété	Ph (MPa)	Po (MPa)	Pt (MPa)	Cre (%)	H (%)	Durée de la conduite à sec (jours)
Sabine	0,65	1,59	0,86	55,9	78,7	0
	1,52	1,93	0,41	49,2	79,5	4
	2,23	2,51	0,28	30,5	71,7	8
	2,93	3,17	0,24	22,3	58,4	12
1723	0,62	1,49	0,87	53,5	80,2	0
	0,98	1,66	0,68	49,1	81,0	4
	1,93	2,49	0,56	46,9	79,4	8
	2,60	3,20	0,60	50,4	74,1	12
Siete Cerros	0,63	1,56	0,93	49,3	78,2	0
	0,93	1,71	0,78	48,7	79,1	4
	1,45	2,10	0,65	37,0	71,4	8
	1,80	2,49	0,69	32,3	70,4	12

Ph = potentiel hydrique, Po = potentiel osmotique, Pt = potentiel de turgescence, Cre = contenu relatif en eau, H = hydratation.

Changes in water parameters of three varieties of wheat (Sabine, 1723, and Siete Cerros) during a withhold water cycle

Les principales étapes et les critères à combiner dans le cadre d'une approche synthétique du processus de sélection par l'ABA sont résumés dans le tableau 3. L'intégration des paramètres photosynthétiques dans cette approche répond à un objectif global, visant à

sélectionner des individus capables de maintenir une photosynthèse active en conditions de déficit hydrique [66]. A cet égard, l'utilisation des paramètres de la fluorescence chlorophyllienne devrait permettre d'évaluer la résistance des photosystèmes à la sécheresse [36].

Tableau 3

Paramètres physiologiques et sélection d'une résistance photosynthétique à la sécheresse

Objectifs	Paramètres physiologiques	Technique d'étude
Sélection de variants insensibles à l'ABA	— Croissance des cals	— Culture <i>in vitro</i> de cellules ou tissus en présence d'ABA
Caractérisation de la résistance photosynthétique à l'ABA et à la sécheresse	— Résistance stomatique	— Mesure d'échanges gazeux
	— Fluorescence de la chlorophylle	— Fluorimétrie
Caractérisation du statut hydrique sous l'effet de l'ABA et de la sécheresse	— Potentiel hydrique	— Bombe à pression
	— Potentiel osmotique	— Osmométrie
	— Hydratation	— Pesées
	— Contenu relatif en eau	— Pesées

Physiological parameters and selection of photosynthetic resistance to drought

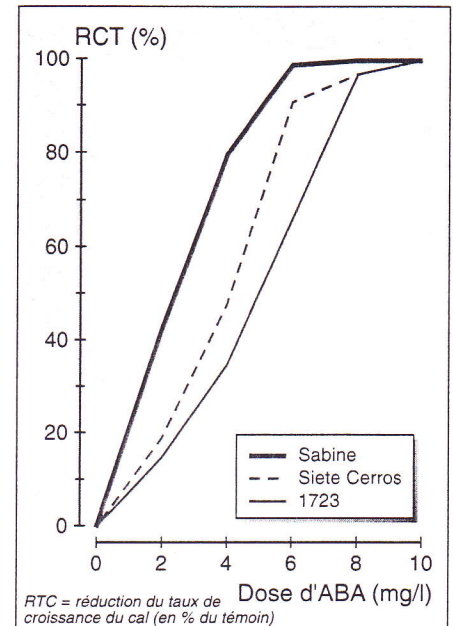


Figure 4. Effets de l'acide abscissique (ABA) sur la croissance de cals d'embryons matures de trois variétés de blé (Sabine, 1723, Siete Cerros).

Figure 4. Effects of abscisic acid (ABA) on the growth of mature embryo calli of three wheat varieties (Sabine, 1723, and Siete Cerros).

Conclusion

L'ABA endogène synthétisé par une plante en réponse à un stress hydrique a des effets sur une large gamme de processus physiologiques conduisant à l'esquive à la sécheresse (réduction de la conductance stomatique et de la surface transpirante) avec, comme conséquence, la réduction de la photosynthèse et la limitation du rendement. Par ailleurs, l'ABA peut induire l'accumulation de substances organiques intervenant dans l'ajustement osmotique et le maintien de la turgescence cellulaire. L'existence d'une variabilité génétique chez le blé, tant pour ce qui est de l'accumulation endogène d'ABA en conditions de stress que pour ce qui concerne la sensibilité à l'apport d'ABA exogène, suggère la possibilité de sélectionner des géotypes ayant des réponses particulières vis-à-vis de cette hormone.

La recherche de géotypes capables de maintenir une photosynthèse active sous contrainte hydrique repose sur la limitation des mécanismes d'esquive induits par l'ABA (résistance stomatique, sènes-

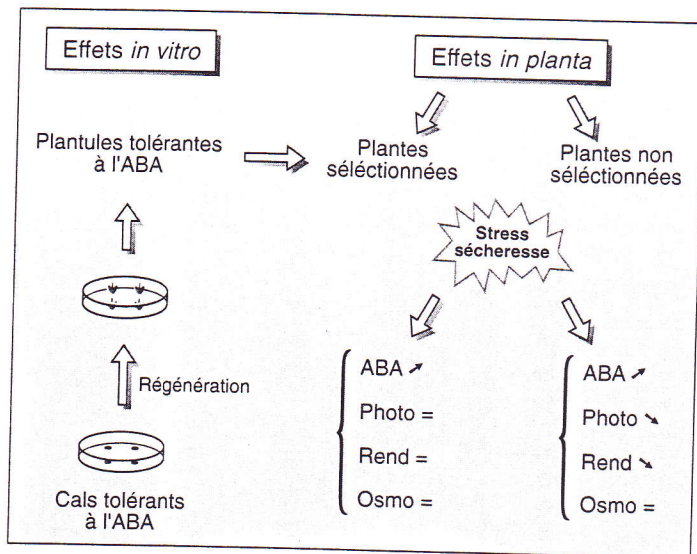


Figure 5. Caractéristiques potentielles des plantules de géotypes sélectionnés pour leur tolérance *in vitro* vis-à-vis de l'acide abscissique (ABA). Photo : photosynthèse ; Rend : rendement ; Osmo : osmorégulation.

Figure 5. Model of potential plantlet characteristics of genotypes selected for their *in vitro* tolerance to abscisic acid (ABA). Photo : photosynthesis ; Rend : yield ; Osmo : osmoregulation.

Références

1. Caemmerer SV, Farquhar GD. Effects of partial defoliation, changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced $p(\text{CO}_2)$ on the photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* 1981 ; 160 : 320-9.
2. Havaux M, Erne M, Lannoye R. Correlation between heat tolerance and drought tolerance in cereals demonstrated by rapid chlorophyll fluorescence tests. *J Plant Physiol* 1988 ; 133 : 555-60.
3. Quarrie SA. Genetic differences in leaf water potential, abscisic acid and proline concentrations in spring wheat during drought stress. *Ann Bot* 1980 ; 46 : 383-94.
4. Quarrie SA. The role of abscisic acid in regulating water status in plant. *Biol Vestn* 1991 ; 39 : 67-76.
5. Jones MM, Osmond B, Turner NC. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. *Aust J Plant Physiol* 1980 ; 7 : 193-205.
6. Hurd EA. Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric Meteorol* 1974 ; 14 : 39-55.
7. Passioura JB. Roots and drought resistance. *Agriculture and Water Management* 1983 ; 7 : 265-80.
8. Green DG, Read DWL. Water use efficiency of corn, sunflower and wheat with limiting soil moisture. *Can J Plant Sci* 1983 ; 63 : 747-9.
9. Kaul R, Growle WL. An index derived from photosynthetic parameters for predicting grain yield of drought stressed wheat cultivars. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 1974 ; 71 : 42-51.
10. Keim DL, Kronstad WE. Drought response of winter wheat cultivars under field stress conditions. *Crop Sci* 1981 ; 21 : 11-5.
11. Morgan JM, Gordon AG. Water use, grain yield and osmoregulation in wheat. *Aust J Plant Physiol* 1986 ; 13 : 523-32.
12. Levitt J. Responses of plant to environmental stresses. *Water, radiation, salt and other stresses*. New York : Academic Press, 1980 : 25-186.
13. Parsons LR. Plants responses to water stress. In : Christiansen MN, Lewis CF, eds. *Breeding plants for less favorable environments*. New York : Wiley, 1980 : 175-92.
14. Turner NC. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In : Mussel H, Staples RC, eds. *Stress Physiology in Crop Plants*. New York : Wiley, 1979 : 343-72.
15. Turner NC. Adaptation to water deficits ; a changing perspective. *Aust J Plant Physiol* 1986 ; 13 : 175-90.
16. Hsiao TC, Acevedo E. Plant responses to water deficits, water use efficiency and drought resistance. *Agric Meteorol* 1974 ; 14 : 59-84.
17. Begg JE, Turner NC. Crop water deficits. *Adv Agron* 1976 ; 28 : 161-217.
18. Anderson WH, Gellerman JL, Schlenk H. Effect of drought on Phytol wax esters in *Phaseolus* leaves. *Phytochemistry* 1984 ; 23 : 2695-6.
19. Clarke JM. Effect of leaf rolling in leaf water loss in *Triticum* spp. *Can J Plant Sci* 1986 ; 66 : 885-91.
20. Ford CW, Wilson JR. Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *J Plant Physiol* 1981 ; 8 : 79-91.

cence, réduction de la surface transpirante). Cet objectif pourrait être atteint en sélectionnant les géotypes qui accumulent le moins d'ABA en conditions de stress ou ceux qui présentent une moindre réactivité vis-à-vis de l'ABA induit.

Chez le blé, la croissance des cals cultivés *in vitro* en présence d'ABA semble être corrélée positivement à un effet réduit de cette hormone sur les processus photosynthétiques de la plante. Ceci suggère la possibilité de sélectionner, *in vitro*, des géotypes dont l'activité photosynthétique serait moins affectée par l'ABA induit par le stress hydrique. Un tel protocole de sélection devrait être validé en vérifiant que les plantes régénérées à partir de cals sélectionnés *in vitro* en présence d'ABA présentent une réduction moindre de leur activité photosynthétique en conditions de déficit hydrique.

Par ailleurs, une réactivité réduite vis-à-vis de l'ABA peut se traduire par une augmentation des pertes d'eau due à la réduction de la réponse stomatique à cette hormone. Un ajustement osmotique, permettant de maintenir la turgescence cellulaire, pourrait compenser cette réduction de résistance stomatique. L'ensemble de l'approche proposée en vue de sélectionner pour un meilleur rendement en conditions de déficit hydrique (figure 5) se fonde, dès lors, sur la liaison entre un critère de sélection analytique aisé à mettre en œuvre (sensibilité *in vitro* vis-à-vis de l'ABA) et les processus physiologiques

globaux liés à la réponse de la plante vis-à-vis de cette hormone (photosynthèse, ajustement osmotique) ■

Résumé

La sélection pour la résistance des plantes à la sécheresse est restée empirique pendant longtemps, en privilégiant le critère de précocité. Les limites d'une telle approche conduisent à accorder une attention croissante aux critères morphologiques et physiologiques de cette résistance (approche analytique). Une autre voie de recherche consiste à sélectionner des « combinaisons de critères » reliant un ensemble de mécanismes dont l'intégration devrait améliorer le rendement en conditions de déficit hydrique.

L'étude des effets, *in vitro* et *in vivo*, de l'acide abscissique (ABA) exogène sur les plantes, semble révéler l'existence d'une relation entre le type d'adaptation variétale à la sécheresse et la réponse à l'ABA. La sélection d'une résistance cellulaire à l'ABA pourrait, de la sorte, contribuer à identifier les géotypes porteurs de résistance à la sécheresse. Les principales étapes et critères à combiner, dans le cadre d'une approche synthétique du processus, sont analysés et discutés.

21. Acedevo E, Fereres E, Hsiao TC, Henderson DW. Diurnal growth trends, water potential, and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. *Plant Physiol* 1979 ; 64 : 476-80.
22. Ackerson RC. Osmoregulation in cotton in response to water stress. II. Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. *Plant Physiol* 1981 ; 67 : 489-93.
23. Stewart CR. Proline accumulation : biochemical aspects. In : Paleg LG, Aspinall D, eds. *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Sydney : Academic Press, 1981 : 609-35.
24. McCue KF, Hanson AD. Drought and salt tolerance : towards understanding and application. *Tibtech* 1990 ; 8 : 358-62.
25. El Jaafari S, Paul R. Accumulation foliaire de proline et résistance à la sécheresse chez le blé (*Triticum aestivum* L.). *Arch Int Physiol Biochem* 1993 ; 101 : B8.
26. Tyree MT, Jarvis PG. Water in tissues and cells. In : Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H, eds. *Encyclopedia of plant physiology*, New Series, vol. 12B, Physiological plant ecology II., Water relations and carbon assimilation. Berlin : Springer-Verlag, 1982 : 36-77.
27. Gaff DF. Protoplasmic tolerance of extreme water stress. In : Turner NC, Kramer PJ, eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York : Wiley, 1980 : 207-30.
28. Martin U, Palladur SG, Bahari ZA. Dehydration tolerance of leaf tissues of six woody angiosperm species. *Physiol Plant* 1987 ; 69 : 182-6.
29. Mitchell CT, Jensen RG, Bohnert HJ. Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol. *Science* 1993 ; 259 : 508-10.
30. Monneveux Ph. Quelles stratégies pour l'amélioration génétique de la tolérance au déficit hydrique des céréales d'hiver ? In : Chalbi N, Demarly Y, eds. *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. Paris : AUPELF-UREF/John Libbey Eurotext, 1991 : 165-86.
31. Planchon C. Drought avoidance and drought tolerance in crop plants inter and intraspecific variability. In : Monti L, Proveddu E, eds. *Drought resistance in plants. Physiological and genetic aspects*. Luxembourg : CEE, 1987 : 79-94.
32. Yancey PH, Clark MK, Hand SC, Bowlus PD, Somero GN. Living with water stress : evolution of osmolyte systems. *Science* 1982 ; 217 : 1214-7.
33. Morgan JM. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol* 1984 ; 35 : 299-319.
34. Dell'Aquila A. Water uptake and protein synthesis in germinating wheat embryos under the osmotic stress of polyethylene glycol. *Ann Bot* 1992 ; 69 : 167-71.
35. Singh NK, La Rosa C, Handa Ak, Hasegawa PM, Bressan RA. Hormonal regulation of protein synthesis associated with salt tolerance in plant cells. *Proc Nat Acad Sci USA* 1987 ; 84 : 739-43.
36. Havaux M, Lannoye R. Drought resistance of hard wheat cultivars measured by rapid chlorophyll fluorescence. *J Agric Sci Camb* 1985 ; 104 : 501-4.
37. Hetherington SE, Smillie RM, Hardacre AK, Eagles HA. Using chlorophyll fluorescence *in vivo* to measure the chilling tolerance of different populations of maize. *Aust J Plant Physiol* 1983 ; 10 : 247-56.
38. Blum A, Sinmena B, Ziv O. An evaluation of seed and seedling drought tolerance screening tests in wheat. *Euphytica* 1980 ; 29 : 727-36.
39. Ashraf CM, Abu Sharka S. Wheat seed germination under low temperature and moisture stress. *Agron J* 1978 ; 70 : 135-9.
40. Cornic G, Papageorgiou I, Louason G. Effect of a rapid and slow drought cycle followed by rehydration on stomatal and non stomatal components of leaf photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. *J Plant Physiol* 1987 ; 126 : 309-18.
41. Prioul JL, Cornic G, Jones HG. Discussion of stomatal and non stomatal component in leaf photosynthesis decline under stress conditions. In : Sybesma C, ed. *Advances in photosynthesis research*, vol. IV. The Hague : Martinus Nijhoff, 1984 : 375-8.
42. Blum A. Breeding methods for drought resistance. In : Jones HG, Flowers TJ, Jones MB, eds. *Plants under stress*. Cambridge : Society for Experimental Biology, Camb. University Press, 1989 : 197-215.
43. Demarly Y. Introduction aux deuxièmes journées scientifiques du réseau Biotechnologies Végétales, Tunis, 1989. In : Chalbi N, Demarly Y, eds. *L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides*. Paris : AUPELF-UREF/John Libbey Eurotext, 1991 : XI-XIII.
44. El Jaafari S. ABA et sélection de la résistance à la sécheresse. *Annales de Gembloux* 1992 ; 98 : 259-75.
45. Walton DC. Biochemistry and Physiology of abscisic acid. *Ann Rev Plant Physiol* 1980 ; 31 : 453-89.
46. Davies WJ, Mansfield TA. The role of abscisic acid in drought avoidance. In : Addicott FT, ed. *Abscisic Acid*. New York : Praeger Publishers, 1983 : 237-68.
47. Addicott FT. *Abscisic Acid*. New York : Praeger Publishers, 1983 ; 607 p.
48. Bunce JA. Species-specific responses to water stress of gas exchange parameters mimicked by applied abscisic acid. *Can J Bot* 1987 ; 65 : 103-6.
49. Raschke K, Hedrich R. Simultaneous and independent effects of abscisic acid on stomata and the photosynthetic apparatus in whole leaves. *Planta* 1985 ; 163 : 105-18.
50. Ward DA, Bunce JA. Abscisic acid simultaneously decreases carboxylation efficiency and quantum yield in soybean leaves. *J Exp Bot* 1987 ; 38 : 1182-92.
51. El Jaafari S, Paul R. Statut hydrique et adaptations à la sécheresse chez le blé (*Triticum aestivum* L.). *Arch Int Physiol Biochem* 1993 ; 101 : B9.
52. Henson IE. The response of rice (*Oryza sativa* L.) stomata to applied abscisic acid. *ODM Report* 1980 ; 14.
53. Walker-Simmons M. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos or sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiol* 1987 ; 84 : 453-89.
54. Lercari B, Tognoni F, Lorenzi R, Manetti A. Growth response of coleoptile sections from four Italian cultivars of wheat to some growth regulator. *G Bot Ital* 1978 ; 112 : 147-56.
55. Quarrie SA. Abscisic acid and water relations. *Breeding institute of Cambridge. Annual report* 1978 : 141-3.
56. Durley RC, Kannangara T, Seetharama N, Simpson GM. Drought resistance of *Sorghum bicolor*, 5. Genotypic differences in the concentrations of free and conjugated abscisic, phaseic and indol-acetic acids in leaves of field grown drought-stressed plants. *Can J Plant Sci* 1983 ; 63 : 131-45.
57. Lu DB, Sears RG, Paulsen GM. Increasing stress resistance by *in vitro* selection for abscisic acid insensitivity in wheat. *Crop Sci* 1989 ; 29 : 939-43.
58. Quarrie SA. Droopy : a wilted mutant of potato deficient in abscisic acid. *Plant Cell and Envir* 1982 ; 5 : 23-6.
59. Robichaud CS, Wong J, Sussex IM. Control of *in vitro* growth of viviparous embryo mutants of maize by abscisic acid. *Develop Genet* 1980 ; 1 : 325-30.
60. Ho THD, Shih SC, Kleinhofs A. Screening for barley mutants with altered hormone sensitivity in their aleurone layers. *Plant Physiol* 1980 ; 66 : 153-7.
61. Degani N, Itai C. The effect of radiation on growth and abscisic acid in wheat seedling. *Environ and Exp Bot* 1978 ; 18 : 113-5.
62. Ladyman JAR, Raskin I. Isolation of barley mutant with ABA-insensitive stomata. *Plant Physiol* 1987 ; 83 (sup) : 132.
63. Wong JR, Sussex IM. Isolation of abscisic acid-resistant variants from tobacco cell culture. I. Physiological bases for selection. *Planta* 1980 ; 148 : 97-102.
64. Wong JR, Sussex IM. Isolation of abscisic acid-resistant variants from tobacco culture. II. Selection and characterization. *Planta* 1980 ; 148 : 103-7.
65. Borkird C, Sung ZR. Isolation and characterization of ABA-insensitive cell lines of carrot. *Plant Physiol* 1987 ; 84 : 1001-6.
66. El Jaafari S, Paul R, Laitat E, Lannoye R. Indices photosynthétiques de la résistance à la sécheresse chez le blé (*Triticum aestivum* L.). *Belgian J of Botany* 1993 (sous presse).