

Tolérance des plantes à la sécheresse, des solutions existent dans la nature

L'eau d'irrigation sera plus rare dans les prochaines décennies. Une grande diversité génétique existe dans la plupart des espèces et permettra, si on l'exploite, d'augmenter les rendements tout en limitant les apports d'eau. Mais elle ne permettra pas d'obtenir une production agricole importante sans un minimum d'eau.

© D. GRILL/BSIP

L'auteur

François Tardieu
INRA Laboratoire d'écophysiologie
des plantes sous stress
environnementaux
Montpellier

Les modèles de changement climatique prédisent des pluies moins intenses et plus variables (1,2). Ces changements climatiques sont d'ores et déjà une cause probable de la réduction des rendements de plusieurs cultures (3). Une réduction qui se produit alors même que les ressources en eau pour l'irrigation seront probablement réduites, au mieux maintenues, dans les prochaines décennies, du fait de la compétition avec d'autres usages de l'eau (maintien du cours des rivières, usages industriels ou urbains...), et que la demande en produits agricole augmente. La sécurité alimentaire nécessite donc des investissements importants pour le développement de variétés pouvant au minimum maintenir une production acceptable malgré une moindre disponibilité en eau.

UNE TRANSPIRATION NÉCESSAIRE

La transpiration des plantes est élevée et peut atteindre deux fois le poids de la plante un jour d'été, contre 2 à 4 % du poids chez un animal. Le besoin en eau est imposé aux plantes par les condi-

tions climatiques (rayonnement solaire, humidité relative de l'air, vitesse du vent). Il dépend de plus de la surface de feuilles par unité de surface du sol, et devient maximal quand chaque m² de sol est couvert par 4 m² de feuilles. Les différences de transpiration entre espèces passent par ces sources de variation de climat et de surface foliaire. Si 1 m² de maïs transpire plus chaque jour qu'1 m² de blé, c'est parce qu'il croît en été avec un rayonnement et une sécheresse de l'air plus forts. Il n'y a donc rien à attendre de la génétique (sélection ou OGM) pour réduire les besoins des plantes en transpiration.

Pourquoi les plantes ont-elles évolué vers d'aussi fortes demandes en transpiration (figure p. 43) ? Premièrement, la transpiration permet à la plante de ne pas s'échauffer au soleil, comme le fait une voiture en stationnement. L'évaporation de l'eau rafraîchit les feuilles et les maintient ainsi à une température compatible avec leur métabolisme. Deuxièmement, la transpiration est nécessaire à la croissance et à la photosynthèse. Le gaz carbonique (CO₂) pénètre dans les feuilles par des pores microscopiques, les

stomates. C'est par ces mêmes stomates que l'eau est transpirée par la plante, si bien que toute réduction de transpiration s'accompagne d'une réduction de photosynthèse. Il n'y a aucun moyen connu d'éviter cet échange « eau contre carbone ». Cependant, le rapport entre photosynthèse et transpiration (efficacité de l'eau transpirée) n'est pas constant, si bien qu'il peut être manipulé génétiquement. Par exemple, une variété de blé a été développée en Australie, qui a une meilleure efficacité et des rendements augmentés de 10 % dans les conditions très sèches du sud australien (4).

Que se passe-t-il si la plante ne peut pas prélever la quantité d'eau « demandée » par le climat ? D'abord, elle ralentit sa transpiration en fermant partiellement ou totalement ses stomates. Cela évite la déshydratation des feuilles, mais cause leur échauffement et réduit la photosynthèse. À plus long terme, la plante réduit sa surface foliaire, si bien que sa transpiration est réduite et la photosynthèse également. D'autres adaptations existent, qui dépendent des espèces considérées : l'enroule-

ment ou l'orientation des feuilles, un développement racinaire plus rapide, des ajustements du métabolisme... Toutes ces adaptations ont un coût élevé pour la plante en terme d'accumulation de biomasse. La recherche d'une tolérance à la sécheresse est donc celle d'un optimum entre des protections, qui ont un coût élevé mais permettent à la plante de continuer à produire, et un objectif de production, qui est associé à une forte consommation d'eau au travers de grandes surfaces foliaires et l'ouverture des stomates. Il serait donc plus juste de parler d'une optimisation que d'une tolérance à la sécheresse.

TOLÉRANCE OU PERFORMANCE

L'amélioration de la tolérance à la sécheresse est une voie étroite puisque la demande en transpiration est imposée par le climat, et que toute réduction de transpiration par réduction de surface foliaire ou par fermeture des stomates s'accompagne d'une réduction de la production de biomasse. La recherche dans ce domaine a abordé la question avec plusieurs méthodes génétiques.

La plus médiatisée est celle des plantes agronomiques génétiquement modifiées pour être tolérantes grâce à des transferts de gènes de plantes originaires de déserts. Ceci a effectivement permis d'améliorer la survie lors de sécheresses marquées, mais pas d'améliorer les rendements. L'application pratique de ces recherches est l'obtention de plantes qui survivent, pour améliorer la pérennité d'une prairie ou éviter l'érosion, et non de plantes assurant une production importante en conditions sèches.

Ce n'est que récemment que des organismes génétiquement modifiés (OGM) ont été développés pour améliorer les performances (et non la survie) de plantes soumises à des déficits hydriques. Elles sont menées par des compagnies semencières et des groupes publics, souvent en collaboration. Une seule variété d'OGM tolérante (maïs MON 87460) a été mise sur le marché après son autorisation aux États-Unis en décembre 2011. Son gain de production, d'environ 10 % par rapport à la variété d'origine en conditions sèches, est non négligeable. Il s'agit cependant

d'une amélioration, pas d'une transformation radicale permettant à la plante de produire en conditions de sécheresse intense.

La voie la plus utilisée jusqu'à présent par les firmes semencières est l'amélioration des performances des plantes en conditions habituelles de champ sans stress notable. Ceci a été efficace, avec un progrès génétique des rendements d'environ 1 % par an (3,5). Les progrès en matière de rendement ont été similaires pour des plantes bien irriguées ou en déficit hydrique. Ceci a abouti à une amélioration spectaculaire des rendements du maïs en conditions sèches, avec un doublement entre 1950 et 2005, dans des essais comparant des variétés de différentes générations soumises à un même déficit hydrique (6). L'analyse de ce progrès révèle qu'il ne concerne pas spécifiquement la réponse à la sécheresse. Il a été réalisé via des caractères simples, généralistes et relativement faciles à sélectionner. Il est probable que cette stratégie ne pourra pas être maintenue pendant une longue période car la marge de progrès se réduit.

La dernière voie consiste à rechercher des sources de tolérance à la sécheresse dans la

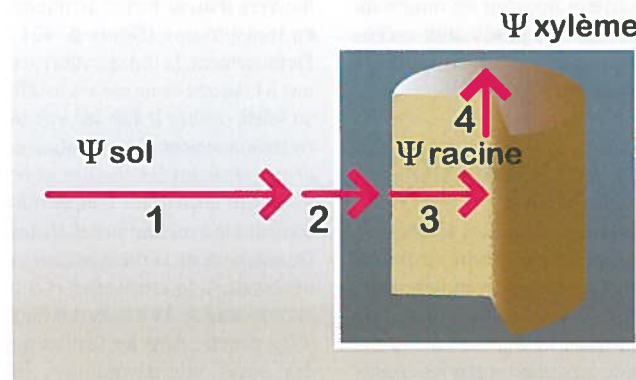
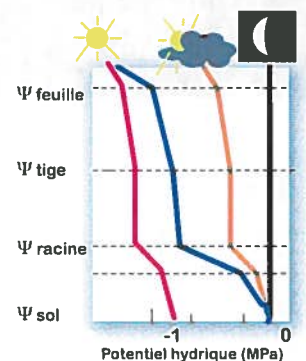
diversité naturelle existant à l'intérieur de chaque espèce. Chacun des gènes d'une espèce a plusieurs modalités, appelées allèles, qui déterminent les caractéristiques des plantes. Il s'agit donc de rechercher, parmi la diversité existante, les allèles qui confèrent aux plantes des caractéristiques favorables en conditions de sécheresse. Ceci nécessite d'établir de grandes collections de plantes avec des origines diverses (issues de régions sèches en particulier), d'analyser la séquence du génome de chacune des plantes analysées et d'associer certains allèles avec des caractères d'intérêt. Ces allèles sont ensuite intégrés dans des variétés élités en vue d'une commercialisation.

QUELS CARACTÈRES POUR QUELS SCÉNARIOS DE SÉCHERESSE ?

La principale difficulté rencontrée dans ces approches est la variabilité du climat entre années et entre sites. Une plante bien adaptée à un scénario climatique ne l'est pas nécessairement à un autre. Un caractère, favorable dans un scénario, peut se révéler sans intérêt ou même nuisible dans un autre (7) (tableau p. 44).

L'eau est d'autant plus transpirée par la feuille que la demande climatique est élevée (courbes en noir, orange et bleu). L'eau « coule » depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique*, ψ_{sol}) vers les feuilles où elle est davantage retenue (faible potentiel hydrique, $\psi_{feuille}$). Chez une plante en déficit hydrique (courbe rouge), les stomates sont partiellement fermés. Ceci diminue le flux d'eau, et donc la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines. Les feuilles peuvent ainsi garder un potentiel hydrique acceptable bien que le sol soit sec. Cette fermeture stomatique est un processus adaptatif nécessaire à la survie de la plante. Elle a l'inconvénient de ralentir la photosynthèse et de causer l'échauffement de la feuille.

* Mesure de mesure de « l'avidité » en eau d'un compartiment du sol ou de la plante



Une durée de cycle réduite est un caractère qui a été sélectionné depuis longtemps par l'évolution. Beaucoup d'espèces qui croissent dans le désert ont un cycle très court, qui leur permet de profiter d'une pluie pour produire rapidement des graines, lesquelles pourront attendre la prochaine pluie. Chez les plantes agronomiques, la réduction de durée du cycle (esquive) permet de terminer le cycle en conditions encore humides, même si l'année est sèche. Cependant, elle engendre une perte de biomasse en conditions relativement humides, puisque cette biomasse s'accumule pendant une période plus courte. Le choix de la durée du cycle est donc un pari sur le climat de l'année à venir, entre esquive (cycle court) et rendement potentiel maximum (cycle long).

Une longueur ou une biomasse du système racinaire augmentée peut apparaître comme un caractère favorable en conditions de sécheresse. C'est effectivement le cas en sol profond : les variétés qui ont un système racinaire profond captent davantage d'eau, ce qui leur permet d'accumuler plus de biomasse. Si le sol est peu profond en revanche, cette stratégie est néfaste parce qu'elle consiste à investir du carbone dans les

racines sans que l'absorption d'eau soit améliorée. Il est intéressant de noter que trois programmes d'amélioration génétique de plantes soumises à la sécheresse ont abouti, *in fine*, à diminuer la biomasse du système racinaire (5). Augmenter cette dernière n'a donc d'intérêt que dans certains milieux à sol profond.

Réduire la transpiration par voie génétique est possible en jouant sur la sensibilité des stomates au déficit hydrique. Il est notamment possible de manipuler la synthèse d'hormones (par exemple l'acide abscissique) qui servent de signalétique du stress entre les racines et les parties aériennes. Ceci permet d'économiser de l'eau, mais réduit la photosynthèse. Là encore, c'est une protection qui a un coût, et n'a d'intérêt que si le climat est particulièrement sec.

À l'opposé, des allèles ont été identifiés par voie génétique, qui permettent aux feuilles de continuer à grandir même en cas de déficit hydrique prononcé (8). Ils ne sont pas encore localisés précisément sur le génome, mais ils permettent de sauvegarder la capacité de photosynthèse de la plante. Ils peuvent aussi causer la mort de celle-ci par épuisement rapide de l'eau du sol si la sécheresse se prolonge.

Chaque caractère de tolérance est ainsi associé à des scénarios précis de sécheresse. Dans une région donnée, le climat est imprévisible d'une année sur l'autre. Il faut au moins une dizaine d'années pour tester une plante et étudier ses caractères sous les climats les plus fréquents dans une région donnée, ce qui est bien sûr impossible. Pour remédier à ce problème, on peut recourir à des modèles de simulation qui permettent de prévoir le comportement d'un génotype dans n'importe quel scénario climatique, et donc de tester sur un grand nombre d'années si un génotype est plus adapté qu'un autre (9).

EXPLORER LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE NATURELLE

Cette démarche comporte deux étapes qui répondent à deux questions séparées. Quels sont les gènes et leurs allèles qui déterminent un caractère donné ? Dans quels scénarios climatiques ces caractères (et les allèles qui les déterminent) sont-ils les plus favorables ? Si on arrive à répondre à ces deux questions, on génère ainsi des « kits » de gènes

... suite page 46

Intérêts et inconvénients de plusieurs caractères impliqués dans la tolérance à la sécheresse.



CARACTÈRES	AVANTAGES	INCONVÉNIENTS	SCÉNARIO MAXIMISANT LES AVANTAGES	SCÉNARIO MAXIMISANT LES INCONVÉNIENTS
Une durée de vie plus courte ("esquive")	Les plantes terminent leur vie avant que le sol ne soit trop sec	La biomasse s'accumule pendant une durée plus courte	Année très sèche	Fin du cycle en conditions favorables
Réduction de transpiration par fermeture stomatique ("évitement")	La plante garde de l'eau pour la fin de la saison	La plante produit moins de biomasse et de rendement	Stress en fin de saison	Fin du cycle en conditions favorables
Plus de racines	Si le sol est profond, les plantes peuvent extraire plus d'eau	Les racines coûtent cher en carbone, inutile si le sol est peu profond	Sol profond et année sèche	Sol peu profond ou année humide
Poursuivre la croissance en sécheresse	La plante produit plus de biomasse	Risque de mort de la plante par manque d'eau	Saison modérément sèche ou fin de saison humide	Saison très sèche

Plateforme de phénotypage PhenoArch. Les 1 650 plantes sont situées sur des convoyeurs qui leur permettent de se déplacer vers des balances (mesure de la transpiration) et des stations d'imagerie (évaluation de la surface foliaire, de la biomasse et de l'architecture de la plante). Notez les capteurs (cylindres en hauteur) qui mesurent le rayonnement, la température et l'humidité relative de l'air toutes les minutes.



© F. TARDIEU

qui déterminent les caractères d'intérêt. Les sélectionneurs associent ensuite ces allèles pour créer des variétés adaptées à une région donnée du monde. Une partie importante de la sélection se fait alors *in silico*, par simple connaissance des allèles testés. Seules les combinaisons les plus prometteuses sont testées au champ. Cette stratégie évite la manipulation de millions de plantes, et permet ainsi d'accélérer le progrès génétique (10). Elle est développée dans plusieurs projets actuels, européens ou nationaux, comme le projet UE FP7 Drops^{*1}, qui associe des équipes de recherche publique de neuf pays et cinq compagnies semencières.

La première étape consiste à associer des gènes et leurs allèles à des comportements de la plante (sensibilité de la croissance foliaire ou des stomates au déficit hydrique...). L'association entre allèles et comportements se fait avec des méthodes statistiques, ce qui nécessite de grandes collections de plantes, de l'ordre de 250 lignées. Plusieurs types de collections sont utilisés, soit des croisements entre des lignées d'origines différentes, soit des collections de lignées génétiquement très diverses provenant de différentes régions du monde. Il faut d'abord caractériser le génome de toutes les lignées, ce qui est facilité par les progrès rapides des techniques de génotypage. Ceci permet de déterminer quelles lignées portent quels allèles. Il faut ensuite caractériser le comportement des plantes, dans des conditions aussi reproductibles que possible. On utilise pour cela des plateformes permettant de mesurer automatiquement la transpiration et la croissance de milliers

de plantes en fonction des conditions climatiques et de la sécheresse du sol. Plusieurs types de plateformes existent, soit en conditions très contrôlées pour des plantes modèles^{*2} (11), soit en conditions fluctuantes qui simulent celles du champ^{*3}. Dans l'exemple de la plateforme PhenoArch^{*4} (photo), 1650 plantes peuvent être suivies conjointement. Les conditions climatiques (lumière, température, sécheresse de l'air) sont suivies en temps réel, ainsi que la teneur en eau du sol. Le dispositif mesure tous les jours l'accumulation de biomasse, la transpiration mais aussi l'interception du rayonnement solaire, l'orientation des feuilles, et le degré de déficit hydrique de chacune des 1650 plantes. Des expériences de ce type permettent d'identifier les régions du génome associées à la résilience de la croissance foliaire, à la sécheresse de l'air ou du sol (8), ou encore à la capacité de la plante à maintenir une surface foliaire en déficit hydrique, au travers de plusieurs mécanismes (division cellulaire, expansion...) (12). Un projet investissement d'avenir, PHENOME^{*5}, vient d'être accepté, qui permettra à la France de s'équiper d'un réseau cohérent de plateformes de phénotypage au champ et en conditions contrôlées.

La seconde étape consiste à simuler le comportement des plantes à partir de leurs allèles. On utilise pour cela des modèles numériques qui prévoient la transpiration, la croissance et le développement des plantes à partir des conditions environnementales (13,14).

Ces modèles servaient traditionnellement à prédire les rendements de variétés de référence en fonction des conditions climatiques. Ce

n'est que récemment qu'ils ont été améliorés pour prendre en compte les caractéristiques génétiques des plantes dans la prévision de la transpiration et du rendement. Un article récent simule l'effet de gènes qui affectent la sensibilité de la croissance foliaire au déficit hydrique (15). Des plantes virtuelles, dotées de différents allèles dans des régions génomiques données, ont été testées sur une période de 40 ans, selon différentes pratiques culturales. Il a ainsi été possible d'évaluer l'effet des allèles considérés sur le rendement, sur une durée qu'il n'est pas possible d'étudier expérimentalement. Outre la variabilité des effets d'un allèle donné selon les années, il a été observé que les stratégies conservatrices (économie de l'eau) étaient moins favorables en moyenne que celles plus risquées, favorisant la croissance.

UNE STRATÉGIE A HAUTE VALEUR AJOUTÉE

Même si les OGM ont probablement un potentiel pour la tolérance à la sécheresse, ceci n'a pas encore été pleinement démontré et n'est pas pour l'instant accepté par la société. La stratégie fondée sur l'exploration des ressources génétiques naturelles est tout aussi prometteuse. Elle requiert de nouvelles technologies en génomique, en analyse du comportement et en modélisation des plantes. Elle est donc une stratégie à haute valeur ajoutée en termes de connaissances et de technologie. On peut parier que le progrès génétique obtenu en conditions sèches entre 1950 et 2010 pourra continuer au prix de changement de méthodes, impliquant l'analyse des génomes, l'analyse automatisée du comportement des plantes et la modélisation numérique de plantes virtuelles. ■

(1) IPCC (2007) *Fourth Assessment Report: Synthesis*, <http://tinyurl.com/assessment-report>
 (2) Battisti DS, Naylor RL (2009) *Science* 323, 240-4
 (3) Brisson N et al. (2010) *Field Crop Res* 119, 201-12
 (4) Rebetzke GJ et al. (2002) *Crop Sci* 42, 739-45
 (5) Campos H et al. (2006) *Moydica* 51, 369-81
 (6) Cooper M et al. (2009) *Curr Opin Plant Biol* 12, 231-40
 (7) Tardieu F (2012) *J Exp Bot* 63, 25-31
 (8) Welcker C et al. (2011) *Plant Physiol* 157, 718-29
 (9) Tardieu F, Tuberosa R (2010) *Curr Opin Plant Biol* 13, 206-12
 (10) Heffner EL et al. (2010) *Crop Sci* 50, 1681-90
 (11) Granier C et al. (2006) *New Phytologist* 169, 623-35
 (12) Tisne S et al. (2010) *Plant Cell Environ* 33, 1875-87
 (13) Brisson N et al. (2003) *Eur J Agron* 18, 309-32
 (14) Hammer GL et al. (2010) *J Exp Bot* 61, 2185-202
 (15) Chenu K et al. (2009) *Genetics* 183, 1507-23

*1 www.drops-project.eu

*2 <http://bioweb.supagro.inra.fr/phenopsis>

*3 <http://bioweb.supagro.inra.fr/phenodyn>

*4 <http://bioweb.supagro.inra.fr/phenoArch>

*5 <http://tinyurl.com/phenome>