

L'OBJECTIF DE CETTE ÉTUDE est d'établir un état des lieux des recherches et de la diffusion de plantes cultivées possédant un potentiel d'adaptation à la sécheresse supérieur aux variétés actuelles. En effet, la sécheresse, contrainte environnementale actuelle, risque aussi d'être une des conséquences majeures du changement climatique.

La méthode de travail a consisté en deux étapes principales. D'abord une analyse bibliographique, puis des enquêtes auprès des laboratoires d'organismes publics de recherche et d'entreprises privées. Ces enquêtes se sont déroulées en France et plus largement en Europe, ainsi qu'aux États-Unis et au Kenya. C'est pourquoi les résultats reflètent l'essentiel des travaux en cours en France, aux États-Unis et en Afrique. L'étude a donné la priorité aux céréales cultivées dans les pays développés comme dans les pays en voie de développement (maïs, blé, riz, sorgho et mil), et s'est intéressée aux différentes perspectives de recherche mises en œuvre pour la sélection des plantes, à la sélection classique comme à la transgénèse.

Deux variétés de maïs présentant une meilleure tolérance à la sécheresse seront prochainement commercialisées aux États-Unis, où la demande des agriculteurs est forte. L'une, conventionnelle, est issue d'un processus de sélection classique, l'autre de la transgénèse. Même si ces variétés visent le marché nord-américain, ces recherches pourront bénéficier à l'agriculture africaine, puisqu'un programme international réunissant les entreprises semencières, les recherches publiques nationales et internationales et les fondations américaines, a vu le jour il y a quelques années pour le transfert des avancées réalisées sur le maïs vers les espèces tropicales.

De cette analyse, il ressort que, si les progrès réalisés depuis une trentaine d'années en biologie végétale permettent d'accélérer, cibler et faciliter les processus de sélection, les ressources génétiques restent la clé de voûte des programmes d'amélioration. Il ressort également que ces progrès dépendent de critères économiques et biologiques liés à l'espèce considérée. Ainsi, le maïs concentre actuellement une grande partie des investissements réalisés par la recherche privée pour l'amélioration du caractère de tolérance à la sécheresse. Il est d'ailleurs important de noter que la tolérance à la sécheresse reposant sur des processus biologiques complexes, les recherches continuent et le chemin est long. Enfin, l'exploitation du potentiel des semences améliorées ne pourra se passer d'une amélioration conjointe des pratiques agronomiques associées et des financements dont elles ont besoins – et ce particulièrement dans les pays du Sud.



Adresse postale

Fondation FARM

c/o Crédit Agricole S.A.
91 - 93 boulevard Pasteur
75710 Paris cedex 15

Adresse physique
59 - 61 rue Pernety
75014 Paris
France

Rendez-vous sur notre site internet

<http://www.fondation-farm.org>

Courriel/e-mail : contact@fondation-farm.org



Fondation pour l'agriculture
et la ruralité dans le monde
RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE

Laure GAUFICHON
Jean-Louis PRIOUL
Bernard BACHELIER

Quelles sont les perspectives d'amélioration génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse ?

Novembre 2010





Fondation pour l'agriculture
et la ruralité dans le monde
RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE

Quelles sont les perspectives d'amélioration génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse ?

**Laure GAUFICHON
Jean-Louis PRIOUL
Bernard BACHELIER**

Novembre 2010

Sommaire

INTRODUCTION.....	5
① La sécheresse : les définitions et les enjeux pour l'agriculture	9
A. Définitions de la sécheresse.....	9
B. L'eau douce est une ressource naturelle inégalement répartie sur la planète	10
C. Le changement climatique va augmenter les risques de sécheresse pour les agricultures les plus vulnérables	12
D. De bonnes pratiques agricoles contribuent à la lutte contre la sécheresse	13
E. L'irrigation est indispensable, mais pas suffisante pour nourrir la planète.....	15
F. Des initiatives d'assurance indicelle se développent pour couvrir les risques de sécheresse.....	16
② Mourir de faim ou mourir de soif, pourquoi les plantes ont-elles besoin de beaucoup d'eau ?	17
A. La sensibilité des plantes au stress hydrique est étroitement liée au stade de développement et à l'espèce considérée	17
B. L'efficience de l'eau	19
C. Les plantes, comme tous les organismes terrestres, ont mis au point des mécanismes de limitation des pertes en eau pour maintenir un milieu interne très riche en eau, tout en permettant l'entrée du CO ₂ atmosphérique indispensable pour la photosynthèse et donc la croissance	21
1. La plante est une « pompe à eau » : il faut 300 à 500 litres d'eau pour fixer un gramme de carbone !... 21	
2. La plante ajuste le nombre de grains qu'elle produit à ses capacités de croissance : le début de la phase reproductive est donc particulièrement sensible à tous les stress, il s'agit d'une adaptation naturelle.... 22	
D. Les plantes possèdent de nombreux mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse 22	
1. La croissance des feuilles et des tiges s'arrête, celle des racines est moins touchée..... 23	
2. Dans les feuilles, la conductivité et la disponibilité de l'eau sont modifiées..... 23	
3. Les stomates se ferment et la photosynthèse diminue..... 24	
E. Les mécanismes moléculaires responsables des réponses physiologiques des plantes à la sécheresse... 24	
1. Le stress hydrique entraîne une modification de l'expression de nombreux gènes	24
2. L'acide abscissique est l'hormone végétale la plus souvent impliquée dans les réponses cellulaires au stress hydrique.....	25
3. Les sucres sont impliqués dans le processus d'avortement des grains en cas de stress hydrique.....	26
③ L'amélioration génétique des plantes fait désormais appel à différentes stratégies biotechnologiques.....	26
A. Les trente dernières années ont été marquées par des avancées considérables en biologie moléculaire aboutissant à une meilleure compréhension des mécanismes impliqués dans la tolérance à la sécheresse des plantes, et à une modernisation des outils à disposition pour les sélectionneurs.....	26

1. Déterminer la fonction des gènes : la transgénèse comme outil de connaissance	26
B. Identifier les régions du génome favorables pour un caractère donné	28
C. La sélection génétique classique permet d'obtenir, grâce à des croisements judicieux, les lignées les plus performantes pour le caractère que l'on cherche à améliorer dans un environnement donné ...	29
D. La sélection assistée par marqueurs permet de cibler et d'accélérer le travail de sélection.....	30
E. La transgénèse permet de transférer des gènes pouvant améliorer le caractère souhaité.....	30

④ État des lieux des recherches sur l'amélioration de la tolérance à la sécheresse des plantes cultivées : résultats obtenus et progrès espérés 30

A. Le maïs 30

1. Le maïs est une espèce qui utilise l'eau de façon efficace, mais qui est très sensible au manque d'eau à certains moments de son cycle de développement.....	31
2. La sensibilité du maïs au déficit hydrique lors du stade reproducteur est associée à un retard de la floraison femelle	31
3. L'avortement des grains est aussi une conséquence fâcheuse d'un stress hydrique au moment de la floraison	32
4. Le stress hydrique a également des conséquences importantes sur le développement végétatif du maïs.....	32
5. Les critères génétiques retenus par les sélectionneurs pour améliorer la tolérance à la sécheresse du maïs.....	33
6. D'une manière générale l'amélioration du maïs par sélection génétique classique a fourni des hybrides plus tolérants à la sécheresse.....	33
7. Les programmes de sélection ciblés sur l'amélioration de la tolérance à la sécheresse dépendent de l'accès à des ressources génétiques aussi larges que possible.....	34
8. Les progrès réalisés en biologie moléculaire permettent désormais d'accélérer la sélection grâce à la sélection assistée par marqueurs	35
9. La commercialisation aux États-Unis, en 2012, d'un maïs OGM est le premier résultat de voies de recherche utilisant la transgénèse.....	36
10. Les ressources génétiques, clé de voûte des programmes de recherche sur le maïs	38
11. De nouveaux marchés émergent aussi en Afrique, en Asie et en Amérique du Sud	38
12. Conclusion : l'amélioration de la tolérance à la sécheresse chez le maïs n'en est qu'à ses débuts	39

B. Le riz 40

1. Le riz, céréale la plus cultivée dans le monde, est aujourd'hui soumis à des contraintes environnementales fortes	40
2. Le riz est devenu une plante modèle, et de nombreux projets de recherche visent, à travers le monde, à identifier les QTL et les gènes pouvant être utilisés pour améliorer sa tolérance à la sécheresse....	41
3. Même si de nombreux gènes ou QTL ont été identifiés chez le riz comme pouvant intervenir dans la réponse à la sécheresse, les critères génétiques à cibler pour améliorer sa tolérance au stress hydrique ne sont pas encore clairement définis	41

4. Des chercheurs ont décidé de prendre le problème par la racine.....	42
5. De la sélection participative à la sélection assistée par marqueurs, de nombreux projets visent à améliorer la tolérance du riz aux stress environnementaux	43
C. Le sorgho	43
1. Le sorgho est un proche cousin du maïs, mais il est moins sensible que ce dernier au stress hydrique.....	43
2. Plus résistant à la sécheresse que le maïs, mais moins que le mil, le sorgho entre souvent en compétition avec ces deux espèces.....	44
3. Le photopériodisme et le Stay-Green sont les caractères ciblés par les programmes de recherche visant à améliorer la tolérance à la sécheresse du sorgho	44
4. L'amélioration génétique du sorgho pourra bénéficier de la sélection assistée par marqueurs, pas encore de la transgénèse.....	45
D. Le mil	46
1. Le mil, une espèce bien armée contre la sécheresse et très appréciée en Afrique.....	46
2. Cependant, le mil est sensible au stress hydrique lors du stade reproducteur	46
3. Le raccourcissement de la durée des saisons des pluies en Afrique entraîne un raccourcissement de la durée du cycle de développement du mil	47
4. Les programmes d'amélioration du mil se développent, mais manquent de moyens humains et financiers...	47
E. Le blé	48
1. Le blé est une espèce au génome complexe	48
2. Le séquençage du génome du blé représente un défi de taille pour les scientifiques et sera d'une importance capitale pour les programmes d'amélioration génétique le concernant	48
3. La sélection variétale du blé est en pleine mutation.....	49
4. L'augmentation de l'efficacité de l'eau chez le blé, un bel exemple australien d'amélioration de la tolérance à la sécheresse.....	50
⑤ Conclusion	51
A. Optimiser l'utilisation de l'eau par les plantes : deux piliers indissociables, les pratiques agricoles et l'amélioration génétique	51
1. Préserver l'eau du sol au profit des plantes cultivées.....	51
2. L'amélioration génétique utilise les mécanismes naturels d'adaptation des plantes à la sécheresse et la variabilité génétique existant au sein de chaque espèce.....	52
B. L'amélioration génétique des plantes bénéficie désormais de l'essor des biotechnologies	52
1. L'apport des biotechnologies dans la connaissance des bases génétiques de la tolérance à la sécheresse...	50
2. La sélection assistée par marqueur accélère et rend plus précis le processus d'amélioration.....	53
3. La transgénèse apporte une contribution supplémentaire	53
4. Les progrès dépendent de l'espèce considérée.....	53
5. Une stratégie intégrant progrès techniques et socio-économiques est un gage de réussite ; la marge de progression est plus grande dans les pays du Sud que dans ceux du Nord.....	54
BIBLIOGRAPHIE	55

Quelles sont les perspectives d'amélioration génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse ?

L'étude qui est présentée ici tente de répondre à la question : quelles sont les perspectives d'amélioration génétique de plantes cultivées tolérantes à la sécheresse ? Son objectif est d'établir un état des lieux des stratégies et des travaux de recherche, de développement et de diffusion qui visent à mettre à la disposition des agriculteurs des plantes cultivées possédant un potentiel d'adaptation à la sécheresse supérieur à celui des variétés actuelles.

Introduction

L'approche est factuelle et prospective. Elle est factuelle, car les auteurs s'attachent à rendre compte aussi précisément que possible des informations qu'ils ont recueillies. Elle est prospective, car la recherche sur la tolérance à la sécheresse n'en est qu'à ses débuts. Lorsque l'étude a été lancée, aucune variété nouvelle se prévalant principalement de cet avantage n'était commercialisée. En revanche, c'est un thème qui mobilise des investissements scientifiques considérables dans la recherche publique comme dans la recherche privée.

Ce thème a été retenu en raison de son importance pour l'agriculture. La sécheresse risque d'être une des conséquences majeures du changement climatique pour une grande partie de la planète, qu'il s'agisse des tropiques ou des régions tempérées d'Europe ou d'Amérique du Nord. Mais la sécheresse est aussi la contrainte la plus lourde de conséquences à laquelle se heurtent chaque année la plupart des agriculteurs du monde. Depuis qu'il s'est lancé dans l'agriculture, l'homme sait combien l'eau est la condition de la croissance des plantes, et donc de la production agricole. Il existe plusieurs façons de faire face à la sécheresse. L'étude qui suit s'efforce d'y voir un peu plus clair dans l'une des solutions, celle que pourrait apporter l'amélioration génétique des plantes.

Une enquête dans les laboratoires

Cette étude est le résultat d'une enquête auprès des principaux acteurs travaillant sur les technologies végétales. Certes, l'identification de plantes capables de maintenir leur croissance dans des situations de manque d'eau fait partie des critères d'amélioration depuis que l'homme a commencé à domestiquer des végétaux. De nombreux programmes de recherche visent à élargir les périodes ou les aires de cultures, et à mieux faire face aux aléas climatiques. Or, récemment, les avancées des biotechnologies ont apporté une plus grande puissance d'analyse. C'est pourquoi notre démarche a consisté à aller voir de près, en nous entretenant avec les chercheurs eux-mêmes, où en étaient ces recherches.

L'enquête a été menée par Laure Gaufichon, titulaire d'un doctorat en biologie des plantes, et Jean-Louis Prioul, professeur émérite à l'Institut de biologie des plantes de l'université de Paris Orsay. La méthode de travail a consisté en deux étapes principales. D'abord, une analyse bibliographique recensant et analysant les travaux ayant fait l'objet de publication. Cette analyse bibliographique a permis de cartographier des voies de recherche et de repérer celles qui sont privilégiées, ainsi que leur état d'avancement. La seconde activité principale a consisté à aller enquêter auprès des laboratoires, des équipes, des organismes publics et des entreprises privées. Ces enquêtes se sont déroulées en France, au Kenya et aux États-Unis.

Pour la recherche publique française, les équipes de Farm ont rencontré des chercheurs de l'Institut national de la recherche agronomique (Inra), du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad), de l'Institut de recherche pour le développement (IRD), et, d'une manière générale, du pôle montpellierain d'Agropolis et de ses membres. Les enseignants chercheurs de l'université Paris Sud ont également été interviewés. Pour les sociétés semencières, les enquêtes ont touché BASF, Monsanto, Limagrain-Vilmorin, Pioneer et Syngenta. Outre des entretiens et des visites en Europe, une mission de deux semaines aux États-Unis a permis de pénétrer au cœur des laboratoires privés. Les travaux des centres de recherche agricoles internationaux membres du groupe consultatif international de la recherche agricole (GCRAI) ont également été analysés. Une mission au Kenya a permis de discuter avec les responsables des institutions nationales de recherche et des programmes les associant aux entreprises privées avec le soutien de la Fondation Bill et Melinda Gates.

L'étude porte sur les céréales pour les régions tempérées et les régions tropicales

L'étude présente un large panorama des recherches en cours, et de leurs perspectives de développement. Elle ne prétend pas à l'exhaustivité, mais constitue probablement l'enquête basée sur des visites de terrain la plus à jour. Les résultats reflètent l'essentiel des travaux en France, aux États-Unis et en Afrique, et, à travers les multinationales semencières, l'essentiel des voies de recherche explorées par le secteur privé. Elle dispose de peu d'informations concernant les recherches en Asie, en particulier en Chine et en Inde, ainsi qu'en Amérique latine, hors des publications scientifiques.

L'étude a donné la priorité aux céréales qui forment la base de l'alimentation humaine. En effet, ces espèces bénéficient de la plus grande partie des investissements scientifiques. Et, au sein de la liste - maïs, blé, riz, sorgho et mil -, le maïs est de loin en tête du peloton. Il est notamment une des plantes privilégiées par les entreprises privées.

Du point de vue géographique, l'enquête s'est intéressée à toutes les zones climatiques. De même, elle a pris en compte les pays développés comme les pays en développement. Les conditions écologiques et l'organisation de l'agriculture tiennent une grande place dans les stratégies de recherche. Par ailleurs, les échéances que se fixent les programmes de recherche donnent des indications sur les horizons auxquels on peut espérer la diffusion de nouvelles variétés.

D'une manière générale, l'étude s'efforce de décrire les faits de façon aussi directe que possible. Pour autant, ce qui est présenté ici est un rapport structuré et organisé dans le but d'être lu, et non le verbatim des entretiens. La rédaction s'en tient aux faits scientifiques et techniques et évite de les masquer par des considérations extérieures à la science et à la technologie. Ainsi, l'enquête traite de façon équivalente les différentes voies de sélection des plantes, la sélection classique comme la transgénèse.

Le rapport est présenté en quatre parties

La première partie rappelle les définitions et les enjeux de la sécheresse pour l'agriculture. Elle replace l'amélioration des plantes dans le contexte plus large des différentes voies dont disposent les agriculteurs pour faire face aux risques et aux conséquences de la sécheresse, en particulier des systèmes de cultures robustes ou des apports d'eau par l'irrigation.

La deuxième partie présente les mécanismes biologiques qui expliquent la sensibilité des plantes au stress hydrique. En effet, tous les stades de développement ne présentent pas la même vulnérabilité, et les conséquences qui en découlent sur la croissance végétative, la floraison ou la fructification diffèrent. Mais ces mécanismes confèrent aussi aux plantes une grande capacité d'adaptation. L'étude traite des réactions physiologiques et de la modification de l'expression des gènes avec les précisions scientifiques nécessaires à la compréhension des relations entre les phénomènes.

La troisième partie explique les différentes pistes de recherche qui s'offrent aujourd'hui aux généticiens et aux sélectionneurs. Cette présentation met en relief les progrès qu'ont apportés le séquençage des gènes et le marquage moléculaire. Les biologistes disposent désormais d'une énorme puissance d'analyse des ressources génétiques, qui permet de gagner un temps précieux dans la mise en relation des caractères phénotypiques et du génome des plantes.

La quatrième partie présente l'état des lieux des recherches espèce par espèce, avec les résultats acquis et les perspectives. Ce chapitre peut être lu directement par le lecteur ne souhaitant pas entrer dans les détails des termes techniques des chapitres précédents.

Les faits majeurs

De cette analyse, il ressort plusieurs constats. Le premier constat tient à l'importance des ressources génétiques. La diversité génétique demeure le capital incontournable. L'évaluation de ces ressources par les outils modernes de la biologie moléculaire est une étape majeure.

Le deuxième constat est que le maïs est la plante la plus étudiée. Deux variétés disposant d'un potentiel de tolérance à la sécheresse seront prochainement mises sur le marché, l'une issue de la sélection classique, l'autre de la transgénèse. L'une et l'autre sont destinées au marché américain où existe un débouché potentiel. Toutefois, ces recherches seront utiles à l'agriculture africaine, qui bénéficie d'un programme de recherche spécifique international réunissant les entreprises semencières, les recherches publiques, nationales et internationales, et les fondations américaines.

Le troisième constat est que les avancées seront progressives. Les nouvelles variétés n'apportent pas une solution miracle, mais constituent une étape dans le combat à long terme contre la sécheresse. La création et la diffusion de variétés tolérantes à la sécheresse n'en sont qu'à leurs débuts. Les essais des deux premières variétés prochainement commercialisées aux États-Unis montrent qu'elles permettent des améliorations de 6 à 10 % en conditions de sécheresse. Ces gains ne sont pas négligeables. Il n'en demeure pas moins que les pratiques agronomiques restent essentielles pour valoriser ce potentiel, et que les semences ne constituent qu'un des facteurs des systèmes de cultures.

Le quatrième constat est celui des enjeux globaux de ces recherches. Leur portée pour la sécurité alimentaire et l'adaptation au changement climatique est considérable. Les entreprises privées y consacrent des moyens importants. Elles ciblent principalement les cultures ayant un potentiel économique, même si à terme ces avancées profiteront aussi aux agriculteurs des pays pauvres. Les recherches publiques, du Nord comme du Sud, assument une responsabilité décisive pour des cultures moins commerciales actuellement comme le riz, le sorgho ou le mil. C'est un enjeu international qui relève de leurs missions d'intérêt général. La tolérance à la sécheresse est un des défis majeurs pour l'avenir de la planète. Elle mériterait une approche internationale intégrée et ambitieuse, de l'ordre d'un programme de recherche et de développement mondial soutenu par la communauté internationale.



① La sécheresse : les définitions et les enjeux pour l'agriculture

A. Définitions de la sécheresse

Le terme général de *sécheresse* recouvre des notions différentes. Nous distinguerons donc un manque d'eau ponctuel (sécheresse) d'un déficit d'eau structurel (aridité).

La sécheresse définit un déficit de pluviométrie non systématique, et est caractérisée par l'intensité de sa déviation par rapport aux valeurs moyennes ou normales de pluviométrie, avec des éléments quantitatifs indiquant :

- la durée (sécheresse intermittente ou prolongée) ;
- la période d'occurrence ;
- l'extension géographique ;
- la dynamique de mise en place (brutale ou progressive) ;
- l'époque d'apparition par rapport au cycle cultural s'agissant des conséquences pour l'agriculture.

L'aridité est un déficit systématique de pluviométrie. C'est une situation structurelle. Elle caractérise une partie des surfaces de la planète peu propices aux activités agricoles. Dans les régions dites arides, les précipitations sont inférieures à l'évapotranspiration potentielle. Il existe une multitude d'indices et de formules pour caractériser l'aridité, certains basés sur des critères climatologiques, d'autres biogéographiques.

Une représentation utile de l'aridité est l'indice d'aridité climatique suivant (FAO, 1992) : P/ETP où P est la précipitation, et ETP l'évapotranspiration potentielle, calculée par la méthode de Penman, en tenant compte de l'humidité atmosphérique, du rayonnement solaire et du vent.

Cet indice permet de définir trois types de zones arides : hyperarides, arides et semi-arides.

- la zone hyperaride (indice d'aridité 0,03) : les précipitations annuelles dépassent rarement 100 millimètres ;
- la zone aride (indice d'aridité 0,03-0,20) : les précipitations sont extrêmement variables, avec des quantités annuelles allant de 100 à 300 millimètres ;
- la zone semi-aride (indice d'aridité 0,20-0,50) : la précipitation annuelle varie de 300-600 à 700-800 millimètres, avec des pluies d'été, et de 200-250 à 450-500 millimètres avec des pluies d'hiver.

De la superficie totale des terres mondiales, la zone hyperaride couvre 4,2 %, la zone aride 14,6 %, et la zone semi-aride 12,2 %. Ainsi, près d'un tiers de la superficie totale du monde est constituée de terres arides.

Au-delà du seul déficit pluviométrique, on est amené à distinguer :

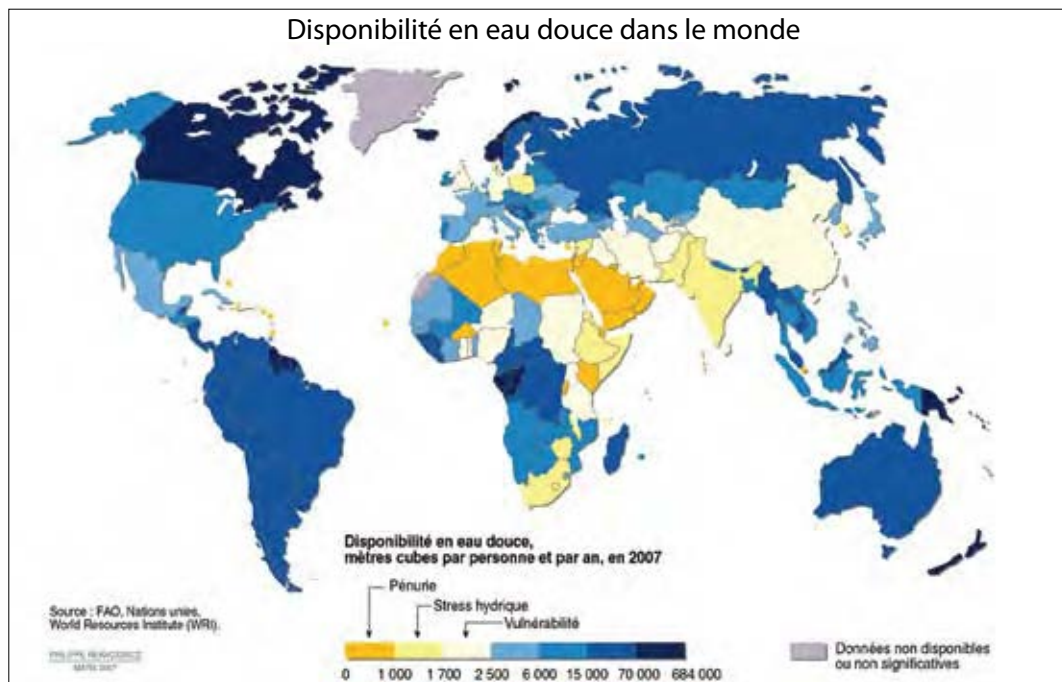
- la sécheresse édaphique, ou agricole, causée par une insuffisance de l'eau dans le réservoir superficiel du sol pendant la saison de culture. **Elle se manifeste lorsque la faible humidité du sol, associée à la rareté de l'eau, arrête la croissance végétale, diminue les rendements et met en danger le bétail.** C'est la sécheresse classique en agriculture, causée par l'insuffisance des pluies pendant la saison de culture ;
- la sécheresse hydrologique, causée par une reconstitution déficiente des réserves hydrographiques, résultant plutôt de l'insuffisance des pluies hors des saisons de culture.

La sécheresse constitue un risque dont la fréquence, l'ampleur, la durée et la date d'apparition ne sont pas prévisibles. La sécheresse est un risque certain dont les manifestations sont imprévisibles. Les agriculteurs ont donc élaboré des stratégies de prévention ou de couverture de ce risque.

B. L'eau douce est une ressource naturelle inégalement répartie sur la planète

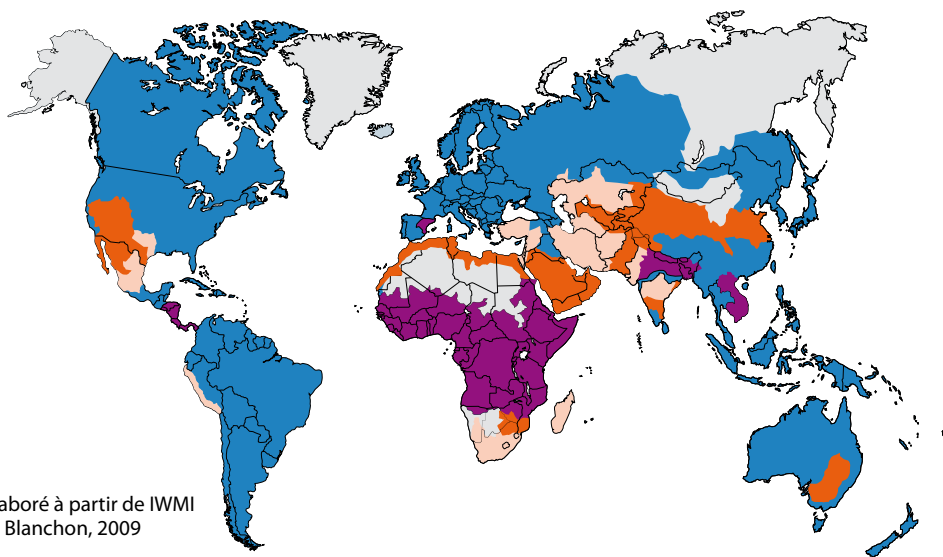
L'eau douce est une ressource naturelle inégalement répartie au niveau mondial, à la fois spatialement et temporellement. En moyenne, la disponibilité de l'eau douce est de 6 500 m³ par habitant et par an à l'échelle du globe, une quantité suffisante pour couvrir les besoins humains et préserver les écosystèmes (Blanchon, 2009). Cependant, il existe de grandes disparités entre les zones géographiques et les pays. On considère qu'une zone est en situation de stress hydrique si la disponibilité est inférieure à 1 700 m³ par habitant et par an, et en situation de pénurie en dessous de 1 000 m³ par habitant et par an.

Ainsi se dessine (cf. figure ci-dessous) une ceinture de la pénurie, du Maroc au Pakistan et à l'Inde, sur la rive sud de la Méditerranée, avec une exten-



Les situations de pénurie d'eau dans le monde

- Peu ou pas de pénurie
- Pénurie par rareté physique de l'eau
- Approchant la pénurie par rareté physique de l'eau
- Situation critique par manque d'investissement



Elaboré à partir de IWMI et Blanchon, 2009

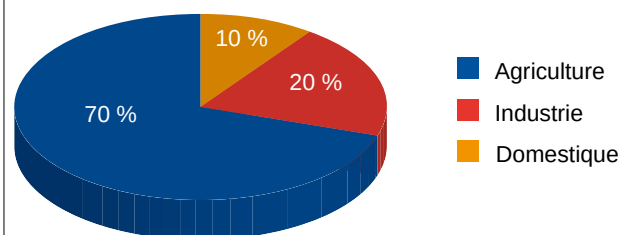
sion sur la façade est de l'Afrique, de la Somalie à l'Afrique du Sud. Le reste de l'Afrique est relativement bien doté, de même que l'Amérique du Nord et du Sud, et l'Océanie. La situation de l'Europe est contrastée avec des États richement dotés (Norvège) et d'autres où la situation est plus difficile (Danemark). La Chine est moins bien pourvue que ses voisins d'Asie du Sud-Est (Thaïlande, Vietnam). L'Asie ne dispose que de 33 % des ressources mondiales, alors qu'elle regroupe 60 % de la population.

La rareté de l'eau est une notion relative plus complexe, qui dépend des conditions d'accès (cf. figure ci-dessus et Troy et al., 2008). Celles-ci varient selon les régions. La rareté physique de la ressource est une réalité en Afrique du Nord où les différents usages prélèvent plus de 75 % des ressources en eaux de surface (Comprehensive assessment, 2007). Certaines régions du monde, dont l'Afrique de l'Ouest, sont confrontées à une rareté économique : l'eau est présente en quantité suffisante, mais son accès est limité par l'absence de moyens pour la mettre en valeur.

De plus, l'eau doit être partagée entre les besoins domestiques – et d'abord l'eau potable pour les êtres humains –, l'agriculture, et les autres usages, notamment industriels.

À l'échelle du monde, l'agriculture est le secteur qui prélève le plus d'eau. Or la répartition des usages de l'eau varie d'un continent à l'autre. Elle reflète le niveau de développement. Ainsi, dans les pays pauvres l'agriculture prélève 82 % des ressources en eau, alors que l'industrie n'en mobilise que 10 %, reflétant le faible développement industriel. Dans les pays à hauts revenus, l'agriculture prélève 30 % des ressources en eau, et l'industrie 59 % (*World water development report, Water for people*, 2002).

Les usages de l'eau dans le monde



Source : Blanchon, 2009

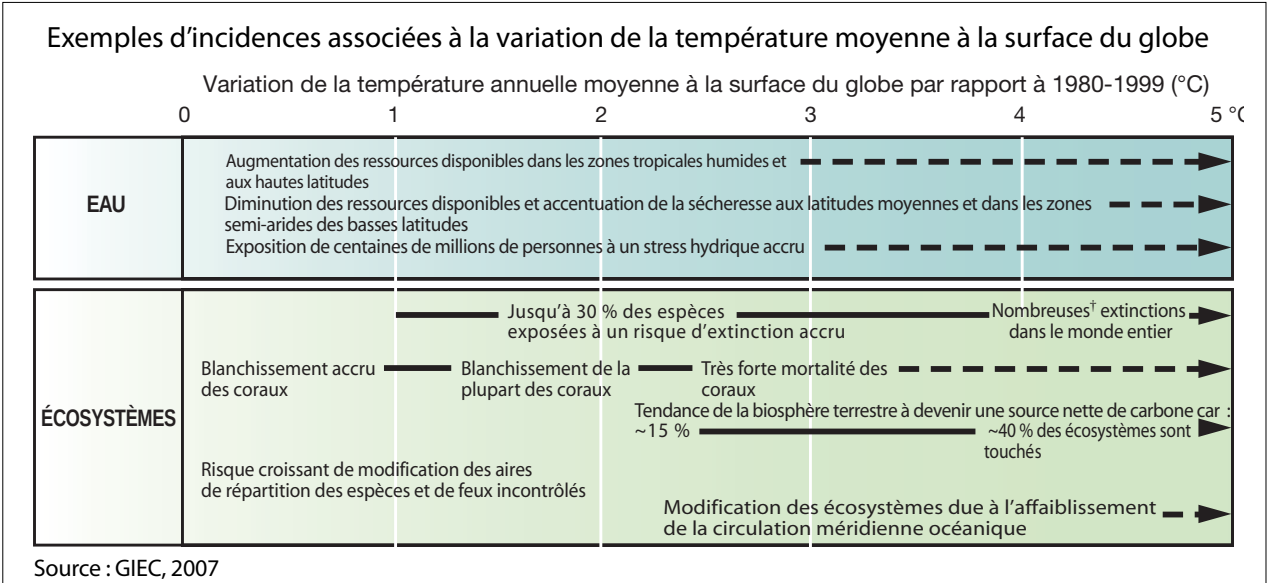
L'eau douce est une ressource rare, mal répartie et coûteuse. L'urbanisation et la croissance économique vont accroître les besoins d'eau domestique, et la dégradation du climat va amplifier les craintes de pénurie. Réduire la consommation d'eau en agriculture devient donc un challenge mondial.

C. Le changement climatique va augmenter les risques de sécheresse pour les agricultures les plus vulnérables

La conséquence majeure du changement climatique pour les agricultures tropicales et méditerranéennes sera l'accroissement des risques de sécheresse. Le consensus est quasi général sur l'existence d'un réchauffement climatique (augmentation de la température moyenne de surface de la Terre). Ses effets sur l'agriculture sont déjà observables : avancement avéré des dates de floraison en verger, de vendange, de moisson... Cette augmentation des températures a des effets directs sur la demande en eau (augmentation de la demande évaporative par accroissement du déficit de saturation de l'air), et des effets indirects par des impacts sur le cycle de développement des cultures (allongement de la période de végétation d'espèces pérennes et raccourcissement du cycle d'espèces annuelles... Amigues et al., 2006).

Concernant les évolutions des niveaux et de la répartition spatiale et temporelle des précipitations, les modèles sont moins assurés que pour l'évolution des températures. Les scénarios disponibles prévoient plutôt une accentuation des différences régionales et saisonnières, accompagnée de risques accrus d'événements extrêmes.

Ainsi, le Giec (2007) prévoit-il une augmentation de température entre +1,1 et 6,4°C au cours de la période 2090-2099 par rapport à la période 1990-1999. Les effets sur l'eau et l'agriculture au niveau mondial sont présentés dans le tableau ci-dessous.



En France, par rapport à l'alimentation hydrique des cultures, le principal facteur d'inquiétude est la baisse prévue de la pluviométrie estivale, particulièrement en zone sud, qui amplifierait les risques de sécheresse

édaphique ; il n'est toutefois guère possible de savoir si la baisse de la pluviométrie sera assez uniformément répartie entre les années, ou si elle se traduira par un plus grand nombre d'années de forte sécheresse que dans le passé (Amigues et al., 2006).

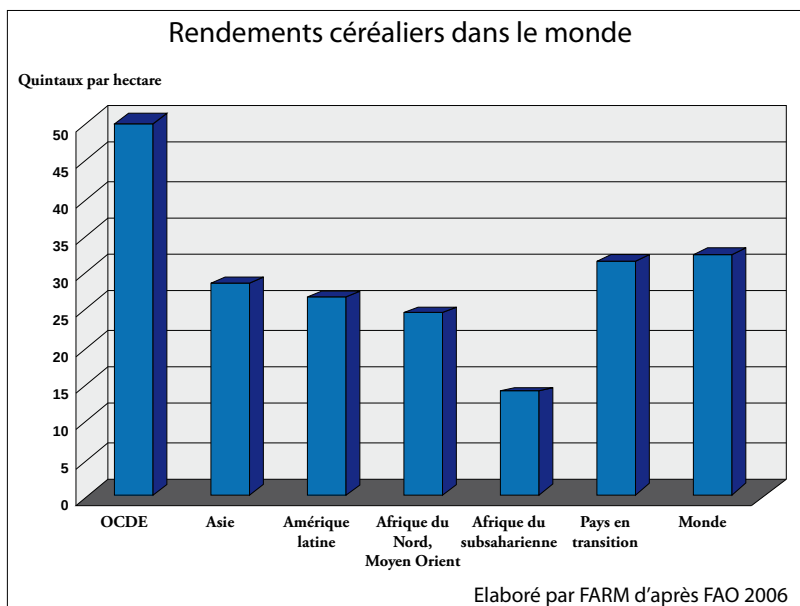
En Afrique, les modèles de circulation globale indiquent que le climat africain sera plus variable au ^{xxi}^e siècle. Les experts craignent l'augmentation de la fréquence d'événements extrêmes, en particulier des périodes de sécheresse. En agriculture, la dégradation du climat impliquerait aussi une plus forte variabilité de la durée et de la date de début de la saison des pluies (Troy et al., 2008). La variabilité du climat est déjà une préoccupation majeure dans de nombreuses régions : ainsi, le débit moyen annuel du fleuve Niger, en Afrique de l'Ouest, a été divisé par deux entre les années 1960 et 1980 (Blanchon, 2009).

L'adaptation au changement climatique des agricultures des pays pauvres doit être considérée comme une responsabilité de la communauté internationale. C'est d'ailleurs un des points des négociations climatiques. Or, cette adaptation passe en priorité par la maîtrise des conséquences de la sécheresse. C'est pourquoi les investissements nécessaires doivent être engagés le plus vite possible, qu'il s'agisse de recherche ou d'aménagement.

D. De bonnes pratiques agricoles contribuent à la lutte contre la sécheresse

Les conséquences de la sécheresse varient beaucoup selon l'intensification de l'agriculture et les pratiques agricoles. Les rendements céréaliers, exprimés en moyenne par continent, vont de 13 quintaux par hectare en Afrique subsaharienne à 50 quintaux par hectare dans les pays industrialisés. Mais ces moyennes cachent des écarts régionaux beaucoup plus grands, de 1 à 10, passant de moins de 10 quintaux par hectare dans des agricultures pluviales du Sahel à plus de 100 quintaux dans certaines régions européennes.

Les pertes provoquées par une absence de pluies pendant la saison de culture peuvent se traduire par une perte de l'ensemble de la récolte en Afrique. À l'inverse, l'utilisation d'intrants et la possibilité d'irriguer pendant des périodes de pluies permettent d'obtenir des rendements corrects. Ainsi, une bonne maîtrise de la culture du maïs au Burkina Faso ou au Mali peut conduire à des rendements de l'ordre de 30 à 50 quintaux. Ces agricultures peu intensifiées atteignent les gains les plus élevés, avec des coefficients multiplicateurs allant de trois à cinq.



Les pratiques agricoles constituent la première couverture du risque face à la sécheresse. Les techniques utilisées visent principalement à renforcer la capacité des sols à maintenir la fertilité en cas de période de sécheresse, d'où :

- la gestion de l'équilibre des sols en fertilisants chimiques et organiques ;
- la lutte contre l'érosion par toutes les techniques qui permettent de protéger les sols et de limiter l'évaporation, notamment le semis direct et les couvertures végétales ;
- les associations de cultures souvent pratiquées par les agricultures de subsistance dans les tropiques, et qui constituent une méthode de couverture du risque de sécheresse par la compensation entre espèces ;
- le choix des dates de semis pour utiliser la période de culture la moins risquée ;

certaines techniques comme le zaï – pratique traditionnelle au Sahel, le zaï reposant sur la création de trous ou poquets remplis de fumure pour retenir l'eau et les éléments fertilisants.

Semis sous couverture végétale

La pratique du semis sous couverture végétal (SCV) diminue les pertes par évaporation et permet la préservation des réserves d'eau dans le sol. La méthode consiste à supprimer le labour, à conserver des résidus de récoltes, ou même à utiliser des plantes de couverture fixatrices de l'azote atmosphérique comme les légumineuses. La couverture du sol constitue une protection qui diminue, voire supprime, le processus érosif. L'infiltration de l'eau est favorisée par rapport au ruissellement. De plus, la couverture végétale améliore l'équilibre organique des sols et accroît sa capacité à maintenir l'humidité. Ces techniques ont commencé à se développer dès 1930 aux USA et en Amérique latine. Elles ont pris un essor considérable depuis les années 2000, puisque l'on est passé de 62 à 100 millions d'hectares en semis sous couverture végétal dans le monde, entre 2000 et 2005 (Bollinger et al., 2006). Ces techniques sont des éléments essentiels de **l'agriculture dite de conservation**. Toutefois, la lutte contre les mauvaises herbes oblige à utiliser des herbicides avec des conséquences de coûts et de dépendance. En fait, le semis direct sous couvert est une pratique agricole complexe. Son adoption nécessite une modification d'ensemble des systèmes de culture et de l'organisation du travail. Elle suppose un bon accès aux intrants. Cette technique peut induire une diminution des rendements durant les premières années, si toutes les conditions ne sont pas réunies. Ces multiples raisons en freinent la diffusion en Afrique.

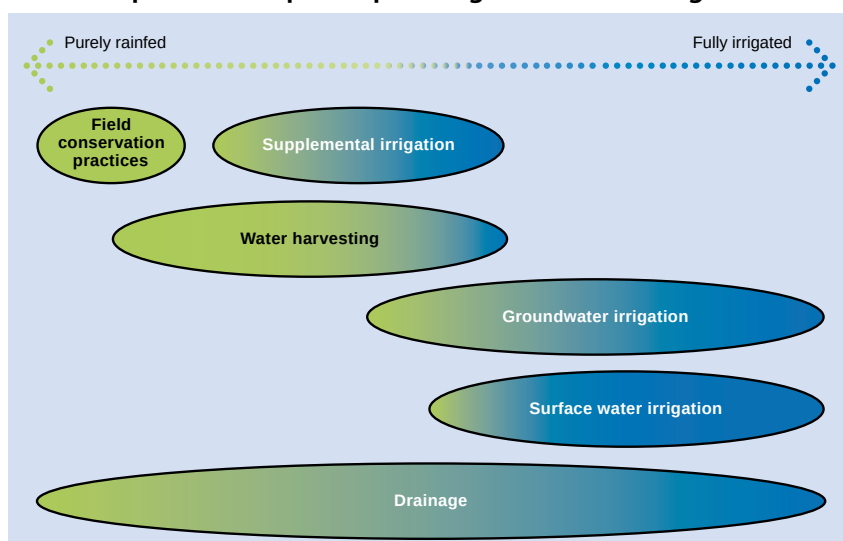
D'une manière générale, les pratiques agricoles contribuent à lutter contre la sécheresse, puisqu'elles visent deux grands objectifs : améliorer le stockage de l'eau dans les sols, et réunir les conditions édaphiques d'une bonne croissance des plantes. Des plantes en « bonne santé » résistent mieux au stress hydrique. Mais le potentiel biologique de celles-ci n'en est pas modifié, et c'est bien là l'objectif de l'amélioration génétique.

E. L'irrigation est indispensable, mais pas suffisante pour nourrir la planète

L'agriculture pluviale (c'est-à-dire sans irrigation) fournit 45 % des productions agricoles sur 1 100 millions d'hectares qui ne disposent d'aucun système, ni d'irrigation ni de drainage. Et 15 % proviennent des 130 millions d'hectares cultivés en agriculture pluviale avec système de drainage.

L'agriculture irriguée occupe 270 millions d'hectares soit 18 % des terres cultivées, mais fournit 40 % de la nourriture mondiale. L'irrigation représente ainsi, en moyenne, 70 % des prélèvements d'eau douce, contre 20 % pour l'industrie, et 10 % pour l'eau potable. Pour faire face à la croissance démographique (9 milliards de personnes prévus en 2050), on estime que les surfaces irriguées dans les pays en développement devront augmenter de 40 millions d'hectares d'ici à 2030 (Troy et al., 2008). Cette augmentation devra se faire principalement en Afrique subsaharienne où les surfaces devraient doubler, et en Amérique latine.

Le spectre des options pour la gestion de l'eau agricole



Source : Comprehensive assessment 2007

L'utilisation de l'eau agricole est un continuum qui va de l'agriculture pluviale jusqu'aux grands périmètres irrigués, en passant par les systèmes irrigués par les eaux de surface ou souterraines, l'irrigation de complément, les techniques de water harvesting et le drainage (Comprehensive assessment, 2007).

La gestion des bassins versants et les aménagements locaux tels que les retenues collinaires ouvrent des possibilités à la petite irrigation villageoise. De même, le recours à l'irrigation d'appoint, en cas de poches de sécheresse pendant la saison de culture, peut permettre de sauver une récolte.

Par ailleurs, il existe des potentiels importants à travers une gestion plus efficace de l'eau entre les différents usagers. Celle-ci peut passer par la mise en place d'accords sur l'allocation de l'eau, à l'échelle du bassin versant, négociés entre parties prenantes. La mise en place d'associations d'irrigants est une démarche importante pour structurer la gestion des besoins en eau pour l'agriculture, au niveau des bassins versants.

F. Des initiatives d'assurance indicielle se développent pour couvrir les risques de sécheresse

Les conséquences de la sécheresse ne sont pas les mêmes selon que l'agriculteur est riche ou pauvre. La gestion des aléas climatiques varie selon le contexte économique et institutionnel. Les inégalités qui séparent les agricultures des pays développés et celles des pays pauvres se traduisent en termes d'accès aux informations, d'accès aux intrants, d'accès aux capitaux, et d'existence de filets de sécurité. Au-delà de leur disponibilité, la mobilisation des ressources en eau résulte d'abord des moyens pour les mettre en valeur. En outre, les agriculteurs européens et américains disposent d'un ensemble d'informations sur le climat et de conseils techniques.

C'est aussi l'existence de dispositifs de couverture des risques climatiques qui sépare les pauvres et les riches. Les pays développés sont capables de déclencher des mesures exceptionnelles d'indemnisation publique en cas de catastrophes naturelles. Il existe, en outre, de plus en plus d'assurances récolte relevant de la gestion privée et d'une décision individuelle et volontaire des agriculteurs.

L'absence de tels systèmes a conduit différents acteurs à lancer des initiatives d'assurance individuelle dans les pays du Sud. L'assurance indicielle est une assurance liée à un indice, tels la pluie, la température, l'humidité ou les rendements des cultures. L'application la plus courante dans les pays en développement est l'utilisation d'un index des totaux pluviométriques pour s'assurer contre les pertes de récoltes liées à la sécheresse. D'après Olav Kjørven, administrateur adjoint et directeur du bureau des Politiques de développement du PNUD, « seule une fraction de trois pour cent de la population mondiale est aujourd'hui couverte par l'assurance. (...) Les pauvres du monde ont été complètement délaissés, alors que ce sont précisément les individus les plus vulnérables, ceux qui ont le plus besoin d'être protégés. Les sécheresses, les inondations, les ouragans dépouillent souvent des communautés entières de leurs ressources et de leurs biens. L'assurance indicielle pourrait enfin permettre à des millions de personnes pauvres de se préparer de manière plus adaptée aux catastrophes climatiques et de s'en relever plus rapidement. »

Dans ce contexte, quelques projets d'assurances basées sur des index climatiques sont développés dans le Sud.

Les assurances indicielles présentent plusieurs avantages. Elles sont accessibles aux petits producteurs des pays en développement. Elles peuvent être gérées par des assureurs privés et bénéficier de subventions publiques. Elles reposent sur des données objectives et disponibles pour tous, et améliorent la diffusion de l'information. Enfin, elles permettent l'accès au crédit.

Ces dispositifs sont des outils de couverture des risques. Par là même, ils contribuent à la diffusion des innovations qui présentent toujours un risque supplémentaire. Leur diffusion constituerait une avancée considérable qui faciliterait l'investissement dans les autres technologies, qu'il s'agisse de l'irrigation, de la fertilité ou des variétés améliorées.

Exemples d'assurances indicielles

Basix, institution de microfinance indienne, a mis en place une microassurance sécheresse en 2003. Elle permet de couvrir les frais dégagés pour une récolte annuelle. En 2008, près de 10 000 polices d'assurances ont été vendues. Les indemnités, plafonnées à une trentaine d'euros, sont payées par Ici (banque indienne) et Lombard (compagnie d'assurance canadienne). Les produits bénéficiant d'assurance sont principalement l'arachide et le ricin. Les primes étaient comprises, en 2004, entre 6,9 et 8,6 euros par hectare.

La Fondation Syngenta a lancé l'initiative Kilimo Salama. Kilimo Salama est un produit d'assurance des intrants agricoles, qui a été développé au Kenya depuis 2008 pour protéger les producteurs contre la sécheresse et les inondations. 200 en 2009, puis 11 500 producteurs en ont bénéficié en 2010. Ils se fournissent auprès d'un magasin du programme pour acheter leurs intrants en payant une majoration de 5 % qui constitue la prime d'assurance. Les remboursements sont déclenchés automatiquement à partir des données collectées dans les stations météorologiques, et transférés grâce à un système électronique de paiement sur un téléphone portable approprié, donné lors de la souscription à l'assurance (The mobil payment system M-pesa).

Un mécanisme de microassurance indiciaire au Malawi est mis en place à travers les travaux du Commodity Risk Managment group (CRM) et sert à préfinancer des semences. Si la pluviométrie est insuffisante, les producteurs ne doivent pas rembourser le crédit intrant. La prime est de l'ordre de 4,9 euros par hectare, pour un crédit d'intrant assuré de 25 euros. En 2006, 1 700 producteurs étaient concernés par ce mécanisme, démarré à l'origine pour assurer les cultures de café et d'arachide, puis de maïs. Le mécanisme assure à la fois le producteur et le fournisseur de semences.

Harita est un projet pilote établi dans le nord de l'Éthiopie et financé par Oxfam America. Face au manque de données climatiques et au fait que les plus pauvres ne pouvaient pas payer la cotisation d'assurance, le projet Harita permet aux producteurs de travailler quelques jours de plus pour payer la prime. L'assurance porte sur le teff, une céréale locale, et couvre les risques de la sécheresse. Les producteurs bénéficient également d'un accès accru aux produits de la microfinance locale.

Il existe donc quatre façons principales, pour les agriculteurs, de se prémunir contre la sécheresse. Les pratiques agricoles, l'apport d'eau par l'irrigation, les assurances indicielles constituent les trois premières. Le recours à l'utilisation de variétés améliorées pour ce caractère est une quatrième voie à laquelle la suite de ce rapport est consacrée.

② Mourir de faim ou mourir de soif, pourquoi les plantes ont-elles besoin de beaucoup d'eau ?

Ce chapitre présente les mécanismes biologiques qui expliquent la sensibilité des plantes au stress hydrique et leur capacité d'adaptation. Les besoins en eau diffèrent selon les espèces, et selon les stades de développement considérés.

A. La sensibilité des plantes au stress hydrique est étroitement liée au stade de développement et à l'espèce considérée

De manière générale, et au cours de leur développement végétatif, la consommation en eau des cultures est proche entre espèces cultivées

lorsqu'elles sont soumises à un même climat. Ainsi, la consommation d'eau des cultures dépend majoritairement de la durée de leur cycle de développement et des événements climatiques survenus pendant ce cycle. Cependant, la sensibilité des espèces végétales à la sécheresse est inégale. Elle dépend à la fois du fonctionnement général des plantes, du stade de développement auquel le stress hydrique survient, et des méthodes culturales mises en œuvre par les agriculteurs. Dans le cadre de cette étude, nous avons choisi de nous pencher sur le cas des céréales. Il est possible de les classer en fonction de leur sensibilité ou, à l'inverse, de leur tolérance vis-à-vis de la sécheresse :

- certaines espèces comme le blé – qu'il soit d'hiver ou de printemps – ne sont pas particulièrement tolérantes au déficit hydrique, mais leur cycle cultural se déroulant pour l'essentiel pendant les périodes automnale et hivernale, le risque de déficit hydrique – et donc de stress hydrique – est faible. Elles sont considérées comme utilisant l'eau de manière efficace, puisque la demande climatique est faible pendant leur cycle de développement ;
- d'autres espèces dont le cycle cultural couvre le printemps et l'été (en climat tempéré) ont une tolérance intrinsèque forte au stress hydrique, que ce soit pendant le développement de leur appareil végétatif, ou lors de la mise en place des organes reproducteurs. C'est le cas de l'orge ou du sorgho, qui peuvent être cultivés sans nécessité d'irrigation ;
- enfin, le cas du maïs est à considérer en marge des autres céréales. Bien qu'il possède une efficacité d'utilisation de l'eau élevée, grâce à ses capacités performantes de croissance et à des mécanismes de réponses particulièrement efficaces lorsqu'il est soumis au stress hydrique au cours de son développement végétatif, le maïs est extrêmement sensible à la sécheresse au moment de la floraison et de la formation des grains. C'est ce paradoxe qui justifie à la fois l'irrigation de cette culture en cas de risque fréquent, et l'effort de recherche concentré sur l'amélioration de sa tolérance à la sécheresse.

L'impact d'une sécheresse sur le rendement d'une culture dépend donc, à la fois, de l'espèce considérée, donc de son potentiel génétique, et des techniques culturales souvent associées aux conditions locales de culture et de scénario climatique subi. Au cours de l'évolution, les plantes ont élaboré des stratégies afin de se protéger d'un stress hydrique modéré en mettant en place une série de réponses leur permettant tout simplement de survivre et d'assurer leur descendance. Ces réponses reflètent trois stratégies différentes :

- **l'esquive** est une adaptation à l'environnement qui permet aux plantes d'éviter les périodes critiques pour leur bon développement. Les agriculteurs utilisent cette stratégie des plantes pour placer le cycle cultural pendant des périodes où les conditions sont favorables. Il s'agit, par exemple, d'éviter les cultures d'été ou de développer des variétés à cycle de développement plus court dans le but d'éviter les périodes de l'année les plus stressantes pour les plantes. L'esquive ne peut se raisonner qu'à l'échelle de l'exploitation agricole et des systèmes de culture ;
- **l'évitement** permet aux plantes de limiter les effets du stress, grâce à des adaptations comme le flétrissement, ou encore l'enroulement des feuilles. Cette stratégie permet la survie au dépend de la productivité ;

- **la tolérance** permet un maintien des fonctions cellulaires indispensables à la survie, grâce à des réponses spécifiques et ciblées.

De manière générale, on ne voit que rarement les plantes mourir de sécheresse en situation agricole. L'agriculteur connaît le risque moyen dans une parcelle et sous un climat donné, et adapte les espèces cultivées et ses pratiques culturales à ce risque. Cependant, la volonté d'étendre la culture des plantes au-delà des zones géographiques réunissant les conditions environnementales optimales, et l'intensification des événements de sécheresse dans certaines régions du globe nécessitent une évolution des techniques culturales et le développement de variétés adaptées aux conditions locales de culture.

B. L'efficience de l'eau

On définit l'efficience de l'eau de la plante comme le rapport entre la biomasse produite et l'eau transpirée. L'efficience est variable en fonction des espèces et des climats, notamment. Les cultures ayant la plus forte efficience en eau sont le maïs et le sorgho.

Cette notion est voisine de celle de la productivité de l'eau : par définition, la productivité de l'eau est le rapport entre le produit et l'eau consommée dans le processus de production. Le produit est, dans le sens le plus strict, la biomasse comestible produite, exprimée en masse, en contenu énergétique ou en valeur marchande.

Le tableau suivant donne la consommation en eau de plusieurs plantes pour produire un kilogramme de matière sèche, c'est-à-dire l'inverse de l'efficience de l'eau.

**Besoins totaux en eau de quelques plantes
(pluies plus irrigation), en litres par kilo de matière sèche**

Culture	Consommation (L/kg MS)
Maïs fourrage*	238
Banane	346
Maïs grain*	454
Orge*	524
Pomme de terre*	590
Blé*	590
Soja	900
Riz pluvial	1600
Riz inondé	5000

**en zones tempérées*

Source: CNRS cité dans AGPM-Info Technique - N°353, Décembre 2006

Pour accroître la productivité de l'eau, l'un des leviers les plus puissants est l'augmentation des bas rendements (i.e. inférieurs à 2 tonnes par hectare, Schultz et.al., 2008), par exemple par une meilleure fertilisation. Si tous les rendements étaient supérieurs à 2 à 3 tonnes par hectare, à production mondiale constante, l'utilisation de l'eau à l'échelle mondiale serait réduite de 1 500 km³ par an (à comparer aux prélèvements en eau, tous secteurs confondus : 4 000 km³ en 2000). La réduction est liée à une meilleure couverture du sol par les feuilles, donc une meilleure récupération de l'eau par la plante, et à une réduction de l'évaporation. Les bas rendements sont une cible prioritaire, car la productivité de l'eau pour les céréales augmente plus quand on gagne une tonne de rendement par hectare dans les bas rendements (inférieurs à 2 tonnes par hectare) que dans des gammes de rendements plus élevés.

**Le potentiel de gain de productivité de l'eau
est plus élevée dans les régions à bas rendements :**



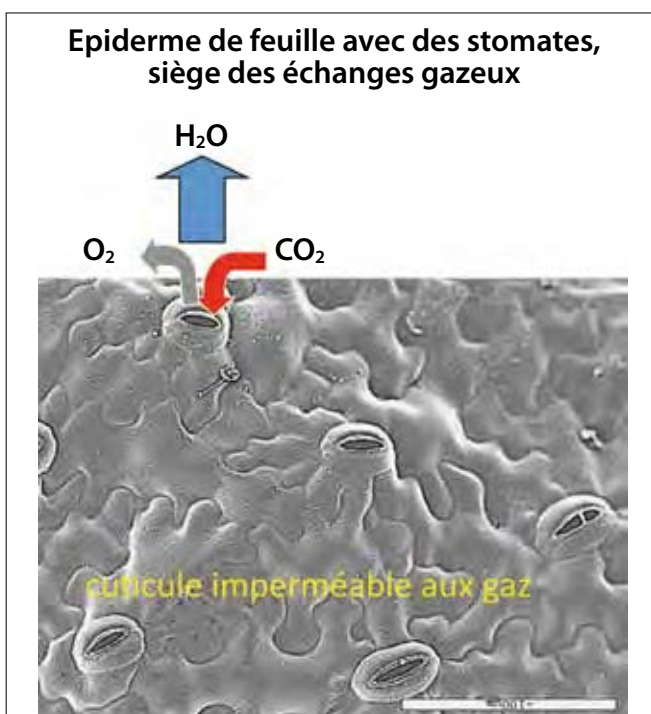
Comprehensive assessment 2007

C. Les plantes, comme tous les organismes terrestres, ont mis au point des mécanismes de limitation des pertes en eau pour maintenir un milieu interne très riche en eau, tout en permettant l'entrée du CO_2 atmosphérique indispensable pour la photosynthèse et donc la croissance

1 La plante est une « pompe à eau » : il faut 300 à 500 litres d'eau pour fixer un gramme de carbone !

Les tissus végétaux sont majoritairement constitués d'eau. Les teneurs en eau peuvent varier d'une espèce à l'autre : de 78 % de la masse totale pour la pomme de terre à 95 % pour la laitue. Les plantes puisent l'eau dans le sol, avec les nutriments nécessaires à leur croissance, grâce à leurs racines. Contrairement aux animaux, les plantes ne disposent d'aucun système de pompe centrale permettant de faire circuler l'eau au travers des tissus, mais des pompes ioniques membranaires et des transporteurs contribuent aux mouvements d'eau. L'eau et les nutriments constituent la sève primaire, dite brute, qui est acheminée des racines aux organes aériens, dans les vaisseaux du xylème, grâce au processus de transpiration foliaire. La transpiration est une « évaporation » de l'eau propre à la plante, au travers de pores disséminés à la surface des feuilles, les stomates, et permet de faire monter l'eau des racines aux tiges et aux feuilles. Ce phénomène provoque une aspiration puissante qui dépend de la différence entre les potentiels hydriques du sol et de l'air. Le potentiel hydrique caractérise l'énergie de liaison de l'eau. Plus simplement, il s'agit de l'énergie qu'il faut apporter à une unité de volume d'eau pour l'amener à un état libre, c'est-à-dire liquide et pure. Elle est exprimée en unités de pression (MPa). Ainsi, à l'échelle de la plante, l'eau circule du sol, où le potentiel hydrique est peu lié, c'est-à-dire que l'eau est presque libre, jusqu'aux organes aériens où elle est évacuée. L'intensité du processus de transpiration est telle que les quantités d'eau stockées par la plante ou utilisées par son métabolisme sont infimes au regard de celles qu'elle absorbe : la masse d'eau présente dans une plante à un instant t est faible devant le flux d'eau qui la traverse en une journée.

La transpiration foliaire est réalisée au travers de pores microscopiques, les stomates. Les stomates sont constitués de deux cellules, appelées cellules de garde, qui délimitent un pore, l'ostiole. Ils sont répartis inégalement sur les faces inférieures et supérieures des feuilles, et leur densité varie d'une espèce végétale à l'autre (de 50 à 500 par mm^2 de feuille). L'ostiole permet les échanges gazeux entre la plante et l'air. Ainsi, **les stomates sont le siège de la sortie d'eau, mais aussi de l'entrée du dioxyde de carbone (CO_2)**. Dans les feuilles, le CO_2 - forme minérale du carbone -



est utilisé pour la photosynthèse, processus aboutissant à la synthèse de composés carbonés, comme les sucres, utilisables par les cellules pour leur fonctionnement. Cet ensemble de réactions est appelé assimilation du carbone. Il est aisé de comprendre que la sortie d'eau et l'entrée de CO_2 dans les feuilles étant réalisées au travers des stomates, la transpiration et la fixation du carbone sont deux processus étroitement liés. Il faut ajouter que le flux entrant de CO_2 est très faible vis-à-vis du flux d'eau sortant, puisqu'il faut perdre environ 500 grammes d'eau pour fixer un gramme de CO_2 .

2. La plante ajuste le nombre de grains qu'elle produit à ses capacités de croissance : le début de la phase reproductive est donc particulièrement sensible à tous les stress, il s'agit d'une adaptation naturelle

Les plantes sont des organismes statiques. Derrière cette vérité simple se cachent une complexité de fonctionnement et une nécessité d'adaptation, puisque les plantes ne peuvent échapper aux contraintes environnementales qui leur sont imposées. Ainsi, les plantes se doivent d'adapter leur métabolisme et leur physiologie à la disponibilité des nutriments dans le sol, à la salinité de ce sol, ou encore, parmi d'autres contraintes abiotiques, aux stress thermiques et à la sécheresse. Les capacités de croissance d'une plante dépendent de ses conditions de culture.

Les plantes ont évolué en privilégiant la formation de graines viables pour la perpétuation de l'espèce. Il est important ici de définir les notions d'organes puits et d'organes sources. Chez les plantes, le développement d'un nouvel organe (une racine, un bourgeon, par exemple) nécessite une importation de composés carbonés, comme les sucres, ou azotés, comme les acides aminés, en provenance d'organes dits sources, comme les feuilles adultes. Les grains sont des importateurs, ce sont donc des organes puits. Cela signifie que, en cas de stress provoquant une diminution de la photosynthèse (fonction source), la priorité de la plante est de préserver sa capacité à produire au moins une graine viable. Elle met donc en œuvre un processus d'avortement des graines qui ne pourront pas être remplies faute de ressources suffisantes. Ainsi, puisque le nombre de grains que produit une plante est lié à ses capacités de croissance, le rendement dépend en grande partie des conditions environnementales auxquelles est soumise la plante, que ce soit au cours de son développement végétatif (développement des tiges et feuilles) ou lors de la mise en place de ses organes reproducteurs.

D. Les plantes possèdent de nombreux mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse

Les plantes sont capables de mettre en place toute une série de réponses physiologiques leur permettant d'agir sur leur propre état hydrique dans le but de s'adapter aux conditions environnementales, de limiter les effets du stress sur leur métabolisme, et tout simplement d'assurer leur survie et leur reproduction. Après imposition de la sécheresse sont observées, dans l'ordre : une diminution de la croissance, une modification des mouvements d'eau associée à des réorientations du métabolisme, et enfin une fermeture des stomates.

1. La croissance des feuilles et des tiges s'arrête, celle des racines est moins touchée

Le stress hydrique se concrétise, chez la plupart des espèces, par un ralentissement de la mise en place de nouveaux organes aériens, c'est-à-dire des feuilles et des tiges, et par une réduction de la croissance des organes préexistants. Ces modifications résultent d'une diminution de la vitesse de division des cellules constituant les tissus végétaux (Granier et al., 2000) et d'une modification des propriétés physico-chimiques des parois entourant les cellules, qui deviennent plus rigides, ce qui empêche leur croissance (Cosgrove et al., 2005). Ces processus, à plus long terme, limitent les surfaces d'échange entre la plante et l'air, et donc les pertes d'eau par transpiration. Les données récentes montrent que la réduction de croissance n'est pas une conséquence passive du manque d'eau dans les cellules, mais une réponse contrôlée et programmée de la plante, dont le résultat est d'anticiper les événements sévères de stress hydrique. Cette réponse est donc préventive et non subie.

Si la croissance des parties aériennes est altérée en cas de stress hydrique, celle des racines est moins touchée. En effet, la mise en place de racines profondes est privilégiée pour permettre à la plante d'accéder à des ressources en eau du sol plus profondes (Wu et Cosgrove, 2000).

2. Dans les feuilles, la conductivité et la disponibilité de l'eau sont modifiées

Si, à l'échelle de la plante, l'eau est acheminée des racines aux feuilles par les vaisseaux du xylème, à l'échelle des tissus, l'eau circule de cellule en cellule grâce à deux mécanismes :

- en passant librement à la surface des parois entourant les cellules végétales : il s'agit de la voie apoplastique ;
- par un mécanisme de transport permettant son passage au travers des membranes, on parle, dans ce cas, de la voie symplastique.

Il a été démontré récemment que, chez les végétaux tout comme chez les animaux, les échanges d'eau transmembranaires sont réalisés au travers de pores formés par des protéines présentes dans les membranes des cellules et appelées aquaporines (Luu et Maurel, 2005). En cas de stress hydrique, l'ouverture et la répartition des aquaporines dans les membranes sont modifiées, ce qui permet de moduler le trajet de l'eau au sein des tissus ou organes (Zhu et al., 2006), et d'adapter la conductivité hydrique, au sein de la plante, à l'eau dont elle dispose dans le sol.

Pour le bon fonctionnement des cellules végétales, l'eau doit y être sous pression. On appelle ce phénomène la turgescence. En cas de déficit hydrique dans le sol, les tissus de la plante peuvent perdre de l'eau. Cependant, la plante est capable de maintenir la turgescence de ses cellules grâce à l'accumulation contrôlée de molécules appelées osmoprotectants. Il s'agit entre autres d'acide aminés, de sucres ou encore d'ions (Zhang et al., 1999, Abebe et al., 2003). Ce phénomène est l'ajustement osmotique, il permet le maintien d'un volume cellulaire correct, malgré les pertes d'eau engendrées par le stress hydrique.

3. Les stomates se ferment et la photosynthèse diminue

En cas de stress hydrique, un mécanisme signalétique permet à la plante de fermer ses stomates. Il en résulte instantanément une réduction des pertes d'eau par transpiration, et ainsi une amélioration de l'état hydrique des cellules, puisque les racines peuvent, si le stress est modéré, continuer à absorber de l'eau à partir du sol. Cependant, puisque les stomates permettent aussi l'entrée de dioxyde de carbone utilisé, via la photosynthèse, pour la synthèse des composés carbonés organiques, cette réponse adaptative des plantes au stress hydrique a inévitablement un impact important sur le métabolisme général des plantes et, si le stress persiste, sur la production de biomasse, et donc la productivité des plantes.

E. Les mécanismes moléculaires responsables des réponses physiologiques des plantes à la sécheresse

Les recherches menées depuis des années au sujet des réponses des plantes face à la sécheresse permettent d'identifier petit à petit les mécanismes moléculaires actifs à la base de ces adaptations.

1. Le stress hydrique entraîne une modification de l'expression de nombreux gènes

Les modifications physiologiques présentées dans les paragraphes précédents reposent sur la mise en place de réponses cellulaires coordonnées face à un stress spécifique, le stress hydrique. Ces réponses impliquent une signalétique permettant, dès la détection du stress par les récepteurs de la plante, la régulation de la fabrication des protéines qui y participent.

Les protéines sont codées par des gènes, c'est-à-dire qu'une séquence d'ADN (acide désoxyribonucléique) donnée contient l'information nécessaire à la synthèse d'une protéine donnée. La synthèse des protéines résulte de deux lectures successives de l'information génétique : la transcription de l'ADN en ARN messager (acide ribonucléique), puis la traduction de l'ARN messager en protéine constituée d'acides aminés. L'ensemble des gènes d'un organisme constitue son génome, et le nombre de gènes varie d'un organisme à l'autre mais, pour les animaux et plantes dits supérieurs, ce nombre est de 20 à 30 000. L'expression des gènes peut être modifiée en fonction des conditions environnementales (disponibilité de l'eau et des nutriments dans le sol, température de l'air...), sous l'action d'attaques de pathogènes (virus, bactéries, champignons...), mais varie d'abord au cours du cycle de développement des plantes. Depuis une dizaine d'années, les progrès réalisés en biologie moléculaire permettent de quantifier les ARN messagers ou les protéines codées par chacun des gènes d'un génome. Ces techniques à haut débit sont appelées respectivement la transcriptomique et la protéomique. Il est alors possible de déterminer les gènes dont l'expression est augmentée ou diminuée, et donc d'identifier les protéines potentiellement impliquées dans les réponses cellulaires de la plante au cours d'un stress hydrique (Seki et al., 2002, Shinozaki et al., 2003). Plusieurs centaines, sinon milliers, de gènes ont une expression modifiée par le stress hydrique (Harb et al., 2010).

2. L'acide abscissique est l'hormone végétale la plus souvent impliquée dans les réponses cellulaires au stress hydrique

L'expression des gènes est contrôlée par des facteurs de transcription, protéines capables de se fixer sur les promoteurs des gènes (séquences d'ADN en amont de la partie codante) dans le but de réguler leur transcription. Ces facteurs de transcription sont eux-mêmes synthétisés par les cellules en réponse à différents stimuli perçus par la plante et vont, de façon « stress-spécifique », permettre de débloquer ou bloquer l'expression de gènes codant des protéines impliquées dans les réponses adaptées à la situation.

Des facteurs de transcription impliqués dans la réponse à la sécheresse ont été identifiés et ont permis de mettre au jour deux voies de signalisation principales. L'une implique une hormone appelée acide abscissique (ABA), produite lorsqu'une plante subit un stress hydrique. L'acide abscissique va initier, au niveau cellulaire, une cascade de signalisations impliquant des facteurs de transcription nommés AREB (ABA Responsive Element Binding, Abe et al., 1997, Uno et al., 2000). L'autre voie est indépendante de cette hormone, et implique d'autres facteurs de transcription (DREB, pour Drought Responsive Element Binding, Yamagushi-Shinozaki and Shinozaki, 2005). Les gènes dont l'expression est régulée par ces deux voies de signalisation codent des protéines ayant des fonctions biologiques variées, mais toutes impliquées dans la mise en place ou le maintien des réponses au stress hydrique (Shinozaki et al., 2010). Par exemple, l'acide abscissique est un effecteur de la fermeture des stomates ou de la synthèse d'osmoprotectants (Tardieu et Davies, 1993).

Une voie de signalisation est initiée par la perception d'un stress et aboutit à l'adaptation du comportement de la plante

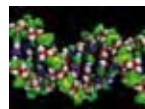
Perception de la sécheresse par les cellules de la plante



Synthèse de facteurs de transcription (protéines)



Modification de l'expression de gènes



Modification de la synthèse des protéines impliquées dans les réponses au stress hydrique



Réponses morphologiques, physiologiques et métaboliques



3. Les sucres sont impliqués dans le processus d'avortement des grains en cas de stress hydrique

Certaines céréales dont le riz et, de façon plus importante, le maïs sont très sensibles au stress hydrique au moment de la floraison. En effet, une sécheresse à ce moment du cycle de développement entraîne un avortement des grains. Même si le ou les mécanismes responsables de ce processus ne sont pas encore complètement identifiés, il apparaît que le défaut d'approvisionnement des épis en sucres, et notamment en saccharose, est impliqué dans l'arrêt de développement des grains (Boyle et al., 1991, Zinselmeier et al., 1995). Cependant, le signal cellulaire déclencheur de la carence en sucre et de l'avortement reste à identifier.

En cas de stress hydrique, la plante se trouve confrontée à une situation délicate et contradictoire. En effet, la perception d'un déficit hydrique du sol par la plante aboutit à la mise en place de nombreuses réponses cellulaires ayant des conséquences importantes sur son fonctionnement. La plante doit se protéger des effets du stress en modifiant considérablement son métabolisme, tout en essayant de maintenir ses capacités de croissance et de production. Ces réponses adaptatives des plantes au stress hydrique sont multiples, et reposent sur des mécanismes cellulaires complexes impliquant de nombreuses protéines, donc de nombreux gènes. Il est important de comprendre que chacun de ces mécanismes peut être considéré comme une piste de recherche, et que les gènes identifiés comme intervenant dans ces mécanismes sont autant de gènes candidats potentiels pour l'amélioration génétique de la tolérance à la sécheresse.

③ L'amélioration génétique des plantes fait désormais appel à différentes stratégies biotechnologiques

A. Les trente dernières années ont été marquées par des avancées considérables en biologie moléculaire aboutissant à une meilleure compréhension des mécanismes impliqués dans la tolérance à la sécheresse des plantes, et à une modernisation des outils à disposition pour les sélectionneurs

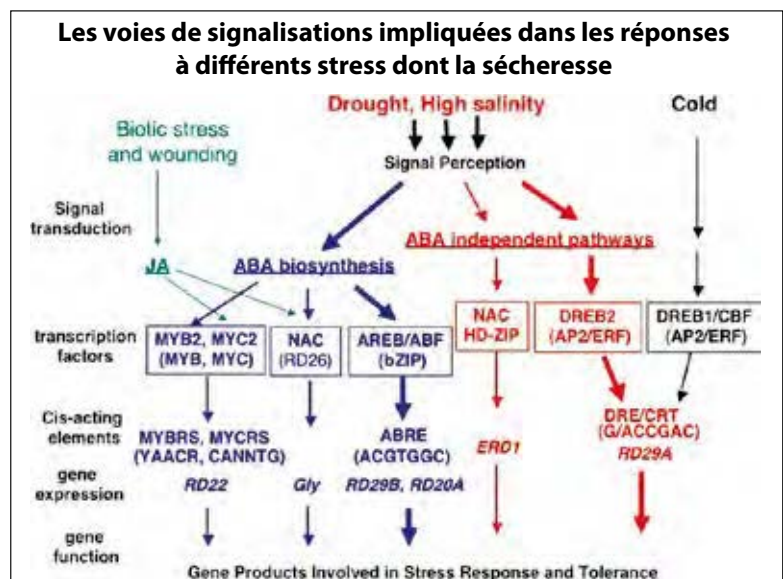
1. Déterminer la fonction des gènes : la transgénomique comme outil de connaissance

La possibilité de séquencer leur génome constitue un progrès fondamental pour la compréhension du fonctionnement des plantes, que ce soit en conditions normales de culture ou en conditions de stress. Le séquençage d'un génome consiste en la lecture complète des séquences d'ADN qui le constitue, puis en l'identification de tous les gènes présents le long de ces séquen-

ces. La première espèce végétale dont le génome a été entièrement séquencé, en 2000, est l'Arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*). Le riz l'a rejointe en 2005, puis le peuplier, la tomate, le maïs (2009), la pomme de terre, et enfin la vigne. *Arabidopsis thaliana*, petite crucifère parente du colza, est ce que l'on appelle une espèce modèle. Elle est devenue le centre d'intérêt de nombreux laboratoires de recherche qui l'utilisent pour la compréhension des mécanismes à la base du fonctionnement des plantes, de leur métabolisme, ou encore de leurs réponses aux contraintes biotiques ou abiotiques.

Suite au séquençage et à l'identification des séquences correspondant aux gènes dans un génome, les scientifiques ont maintenant pour objectif d'attribuer à chacun d'entre eux une fonction biologique, c'est-à-dire de déterminer à quoi sert la protéine qu'il code dans le fonctionnement de l'organisme. Ce travail repose sur les connaissances déjà acquises sur d'autres organismes puisque, de manière générale, certaines parties de séquences des gènes sont conservées au travers des règnes, mais il repose aussi sur l'étude de l'impact de l'absence ou de la surexpression de ces gènes sur le fonctionnement des plantes. Expliquons-nous. Les scientifiques sont désormais capables, grâce à la transgénèse, d'inactiver ou de faire exprimer en quantité plus importante n'importe quel gène du génome d'une plante, puis d'évaluer l'impact de ces modifications sur le comportement de celle-ci dans une condition de culture donnée, sur son métabolisme, ou encore sur l'expression d'autres gènes impliqués dans le même processus cellulaire. Cette approche, appelée génomique fonctionnelle, est aujourd'hui utilisée à grande échelle pour *Arabidopsis thaliana*, mais aussi pour le riz – ce qui a permis de déterminer la fonction de nombreux gènes parmi les 30 000 environ que comportent les génomes de ces deux plantes. Elle est bien évidemment appliquée à la compréhension des mécanismes de tolérance à la sécheresse. C'est de cette façon que les facteurs de transcription AREB et DREB présentés dans le chapitre précédents ont été identifiés, puisque l'absence et la surexpression de ces gènes entraînent respectivement un moins bon et un meilleur comportement, en conditions de stress hydrique, chez *Arabidopsis thaliana* et chez le riz. C'est aussi le cas des gènes codant les aquaporines, ou encore des gènes codant des enzymes impliquées dans la synthèse des osmoprotectants pour le maintien d'une pression cellulaire suffisante et le bon fonctionnement des cellules.

L'intérêt de travailler sur des plantes modèles est d'avoir à disposition les outils génétiques et moléculaires les plus performants pour comprendre les mécanismes cellulaires et physiologiques à la base du fonctionnement des plantes. À plus long terme, les connaissances acquises peuvent être transférées à d'autres espèces végétales proches. *Arabidopsis thaliana* est, par exemple, un excellent modèle pour le colza, alors que le riz constitue un modèle pour la plupart des autres céréales.



Source ; d'après Shinozaki et al. 2007

B. Identifier les régions du génome favorables pour un caractère donné

Grâce au séquençage, il est possible d'étiqueter les régions du génome des plantes leur conférant les caractères agronomiques souhaités. Cette technique repose sur l'identification de séquences d'ADN, appelées marqueurs moléculaires, qui ont des positions connues dans le génome, grâce à l'établissement préalable de cartes chromosomiques. Les marqueurs moléculaires permettent de déterminer la forme du gène, c'est-à-dire l'allèle, présente dans les individus étudiés. En couplant, chez un ensemble d'individus, une analyse génétique des marqueurs moléculaires et une analyse de leur phénotype (caractères observables et/ou mesurables), on va chercher à détecter les relations statistiquement fiables entre la présence d'un marqueur et la valeur du caractère mesuré (par exemple, le nombre de grains). Il sera alors possible de conclure à la proximité de certains marqueurs moléculaires avec de petites régions du génome codant pour certains des caractères étudiés et appelés QTL (Quantitative Trait Locus). Cette analyse reposant sur les différences entre individus pour les caractères étudiés (taille du grain, par exemple), elle va également permettre de déterminer si ces individus portent une forme du QTL plus ou moins favorable au caractère étudié.

Les QTL peuvent être identifiés grâce à l'analyse génétique d'individus issus de croisements choisis, mais aussi grâce à une approche appelée génétique d'association. La génétique d'association consiste à rechercher des corrélations entre des marqueurs moléculaires et le caractère d'intérêt dans une large collection de plantes représentant au mieux la diversité existant dans l'espèce (Thornberry et al., 2001).

Il faut noter que l'identification et la localisation des QTL ne renseignent pas sur la fonction du ou des gènes présents à ces QTL. Mais elle peut être une étape préalable à l'identification de gènes candidats et aux études de génomique fonctionnelle. Comme nous le verrons plus loin, ces informations pourront d'autre part être utilisées en amélioration variétale grâce à la sélection assistée par marqueurs.

La détection de QTL pour l'amélioration d'un caractère donné est aujourd'hui une voie de recherche privilégiée par de nombreux laboratoires. C'est notamment le cas pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse. Les premiers travaux ont commencé chez le maïs il y a une vingtaine d'années mais que ce soit chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, le riz, ou encore le blé, de nombreuses études sont en cours pour identifier les régions du génome et les allèles favorables à ce caractère. Pour exemple, citons l'identification, chez le maïs d'un QTL de teneur en ABA associé au développement des racines (Tuberosa et al. 1998), chez *Arabidopsis thaliana*, d'un QTL lié à une forte accumulation d'ABA dans les feuilles et associée à une augmentation de rendement en conditions de stress hydrique (Landi et al., 2001), ou encore chez le maïs, l'identification de QTL favorisant le maintien de la croissance foliaire même en cas de déficit hydrique (Reymond et al., 2003).

Alors que le séquençage du génome d'un seul individu d'une espèce donnée était, il y a quelques années encore, un exploit technologique, l'explosion des technologies de séquençage permet aujourd'hui d'avoir

accès à la séquence du génome de nombreux individus par espèce, rapidement et à relativement faible coût. Accompagnée par le développement des méthodes de traitement de données par la bioinformatique, cette avancée renouvelle notre capacité d'exploration de la diversité génétique du vivant et notre compréhension de son fonctionnement.

Les gènes qui ont été sélectionnés au cours de la domestication des plantes cultivées et de leur adaptation à de nouveaux milieux présentent une diversité organisée différemment de celle des autres gènes. Le génome des organismes vivants garde ainsi une empreinte de leur histoire évolutive. En étudiant la diversité des plantes cultivées au niveau très fin qu'est celui des séquences d'ADN, il est possible de détecter cette empreinte. La détection de zones du génome sélectionnées au cours de l'adaptation à des conditions environnementales particulières, et qui sont donc impliquées dans le déterminisme génétique de caractéristiques particulières, est une approche différente et complémentaire des approches de recherche de QTL, pour se rapprocher de l'identification des gènes réellement impliqués dans ces adaptations.

C. La sélection génétique classique permet d'obtenir, grâce à des croisements judicieux, les lignées les plus performantes pour le caractère que l'on cherche à améliorer dans un environnement donné

L'amélioration variétale consiste à combiner, chez un ensemble d'individus appelé variété, les caractéristiques souhaitées. Elle n'est pas l'apanage de la recherche publique ou privée car, de tous temps, les agriculteurs du monde ont fait évoluer leurs variétés ou en ont créé d'autres. Ceci continue dans les agrosystèmes, pour lesquels les systèmes semenciers sont essentiellement fondés sur l'utilisation de variétés locales (par opposition aux variétés dites améliorées).

La sélection que nous appellerons ici classique (bien que reposant parfois sur des méthodologies innovantes) est la stratégie la plus utilisée pour la plupart des espèces végétales cultivées. La création d'une variété tolérante à une contrainte de l'environnement particulière nécessite de croiser deux variétés judicieusement choisies. L'une fournit le fond génétique, c'est-à-dire l'ensemble des gènes favorables à une bonne productivité, et l'autre apporte des caractères de tolérance à la contrainte ciblée. Après un premier croisement, les descendants présentant tous les caractères recherchés sont sélectionnés grâce à l'évaluation de critères phénotypiques, dans des conditions de culture favorisant les plantes tolérantes au stress considéré. Ces descendants sont par la suite croisés, en moyenne de six à huit fois, avec la variété parentale à fort rendement.

Cette sélection repose sur l'exploitation de la variabilité naturelle existant au sein d'une espèce, et requiert un accès à des ressources génétiques aussi vastes que possible, c'est-à-dire à la biodiversité. Elle est désormais facilitée par l'acquisition de nouvelles connaissances sur les caractères ciblés et les bases moléculaires sur lesquelles ils reposent, ainsi que par le développement de techniques s'aidant des avancées considérables réalisées en biologie moléculaire ces trente dernières années.

D. La sélection assistée par marqueurs permet de cibler et d'accélérer le travail de sélection

L'identification de QTL favorables pour un caractère donné, et celle de gènes impliqués dans des réponses d'adaptation des plantes à une contrainte environnementale donnée sont autant d'outils biotechnologiques permettant aux sélectionneurs de cibler et d'accélérer les processus de sélection pour l'amélioration génétique des plantes.

La sélection assistée par marqueurs ajoute une évaluation génétique à l'évaluation phénotypique à la base du processus de sélection classique des plantes. Elle s'appuie sur la variabilité génétique de l'espèce ciblée, et les travaux de détection de QTL, pour accélérer le processus de sélection en orientant de façon raisonnée le choix des génotypes qui combinent le maximum de caractères favorables. Lorsqu'un QTL a été détecté, l'allèle favorable pour le caractère étudié peut être transféré dans le génome d'une plante élite grâce à une succession de croisements. À chaque étape, les individus ayant hérité de l'allèle favorable sont identifiés et sélectionnés grâce aux marqueurs moléculaires qui lui sont associés. Cette approche permet de réduire le nombre de croisements (de six à huit) à quatre.

E. La transgénèse permet de transférer des gènes pouvant améliorer le caractère souhaité

La transgénèse (obtention d'OGM) consiste à transférer vers une plante un gène dont la fonction ou les données d'expression font supposer qu'il est favorable pour le caractère étudié. L'origine biologique des gènes utilisés peut être diverse. Il est ainsi possible de faire exprimer un gène issu d'une autre espèce végétale ou d'un tout autre organisme (champignon, bactérie) par la machinerie de transcription et de traduction des cellules de la plante hôte, donc d'élargir considérablement les ressources génétiques. Les avancées biotechnologiques réalisées ces dernières années permettent maintenant d'introduire plusieurs gènes à la fois. Cela est important à noter dans le contexte de l'amélioration de la tolérance à la sécheresse, puisque ce processus complexe repose sur des réponses impliquant de nombreux gènes.

④ État des lieux des recherches sur l'amélioration de la tolérance à la sécheresse des plantes cultivées : résultats obtenus et progrès espérés



Cet état des lieux présente l'avancée des recherches pour le maïs, le riz, le sorgho, le mil et le blé.

A. Le maïs

Le maïs fait partie des trois céréales les plus cultivées dans le monde, avec le blé et le riz. La moyenne mondiale des rendements en maïs

dans les pays industrialisés tempérés est de 8,2 tonnes par hectare, contre 3,5 tonnes par hectare dans les pays tropicaux moins développés (Rapport ISAAA, *Tolérance à la sécheresse chez le maïs : une nouvelle réalité*). Toutefois, ces rendements plafonnent à une tonne par hectare dans beaucoup de régions tropicales peu intensifiées, notamment une grande partie de l'Afrique sub-saharienne. Dans les deux types de pays, la sécheresse est une des contraintes environnementales les plus importantes auxquelles se heurtent les producteurs de maïs (pour mémoire, un maïs irrigué produit plus de 20 tonnes par hectare). La capacité des agriculteurs à maîtriser ce risque explique en bonne partie les différences de rendements entre les agricultures tempérées et tropicales.

1. Le maïs est une espèce qui utilise l'eau de façon efficace, mais qui est très sensible au manque d'eau à certains moments de son cycle de développement

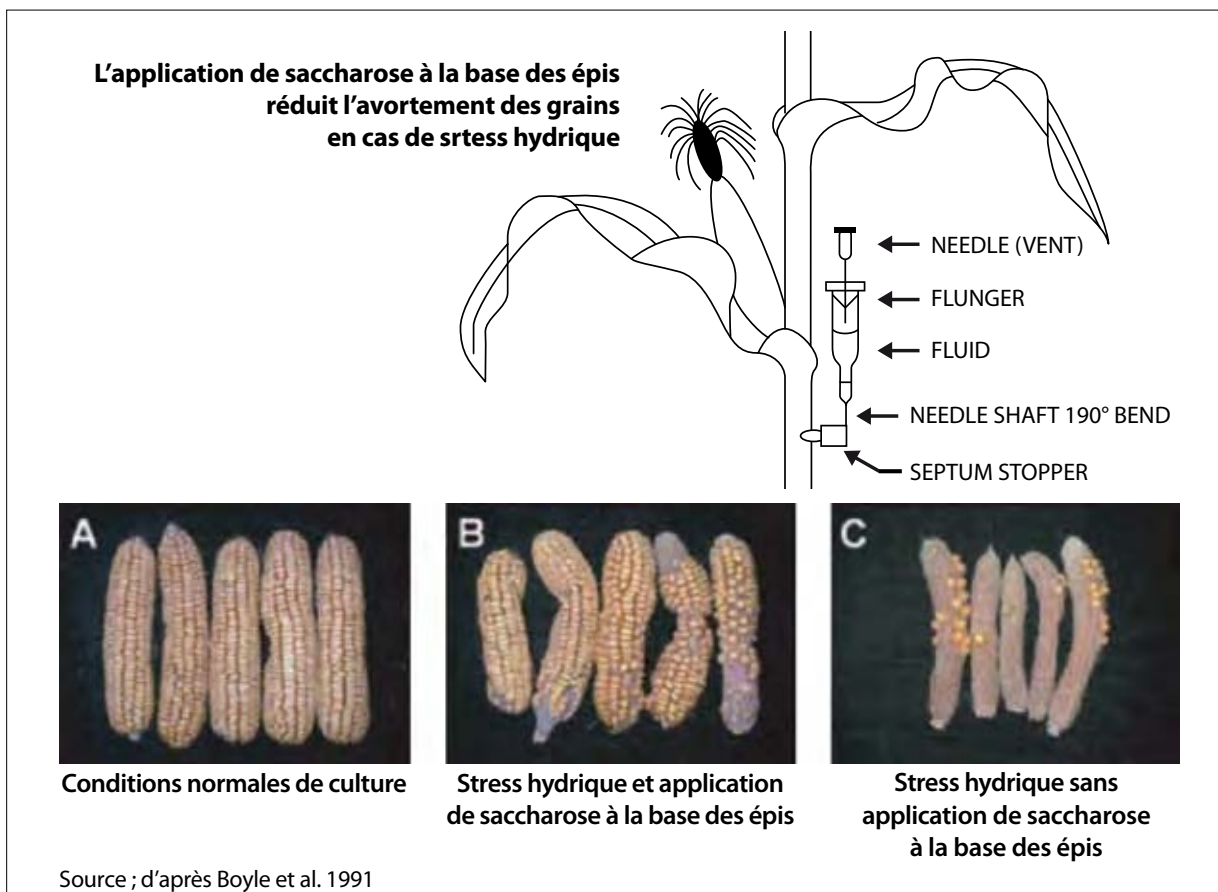
Le maïs a un comportement complexe vis-à-vis de l'eau et du stress hydrique. C'est une espèce dite C4 qui dispose, au cours de la photosynthèse, d'un mécanisme de fixation du carbone particulier, et différent de la plupart de ceux des autres espèces cultivées, comme le blé, le riz ou encore le tournesol. Ce mécanisme est considéré comme une adaptation, entre autre, au stress hydrique, et confère au maïs une utilisation de l'eau optimale et des capacités de croissance élevées, puisqu'il dispose de mécanismes de régulation très efficaces, et d'un contrôle fin de l'ouverture de ses stomates en fonction des conditions environnementales auxquelles il est soumis. La quantité d'eau consommée par gramme de carbone fixé est ainsi beaucoup plus faible que chez les graminées d'origine tempérées (blé, orge...). Cependant, le maïs reste très sensible au stress hydrique, notamment au cours de sa période de floraison puisqu'un déficit hydrique à ce moment du cycle entraîne un avortement des grains, donc des pertes de rendements importantes. Ainsi, le caractère plus ou moins indispensable de l'irrigation des cultures de maïs dans la plupart des régions du monde provient plus de la grande sensibilité de celui-ci à la sécheresse, spécialement lors de la floraison, que d'un besoin de grandes quantités d'eau pour son développement végétatif.

2. La sensibilité du maïs au déficit hydrique lors du stade reproducteur est associée à un retard de la floraison femelle

Contrairement à d'autres espèces de céréales comme le blé ou l'orge, l'effet néfaste d'une sécheresse sur la production de grains n'est pas dû, chez le maïs, à une stérilité des grains de pollen (Westgate and Boyer, 1986b). Chez le maïs, comme chez le sorgho, le stress hydrique a pour conséquence d'augmenter le délai entre floraison mâle et femelle. Cela limite le nombre d'événements de fécondation, et donc la production de grains. Ainsi, le décalage de maturité entre fleurs mâles et fleurs femelles, appelé en anglais *anthesis-silking interval* ou ASI, est un critère génétique extrêmement important pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse du maïs, notamment en ce qui concerne les espèces tropicales soumises à des déficits hydriques souvent forts au moment de la floraison.

3. L'avortement des grains est aussi une conséquence fâcheuse d'un stress hydrique au moment de la floraison

En cas de déficit hydrique, il est fréquent que, dans les quelques jours suivant la fécondation, le développement de l'ovule fécondé s'arrête. Ce phénomène, conséquence d'un stress hydrique sévère, semble se produire de manière aléatoire sur un même épi. Bien que la différence visuelle entre les grains qui vont avorter et les grains sains ne soit détectable qu'une dizaine de jours après la fécondation, il apparaît expérimentalement que l'avortement est initié très tôt, avant même que l'embryon ait eu le temps de se développer. Les mécanismes qui conduisent à cet avortement sont encore mal décrits. Le signal induisant l'arrêt du processus reste notamment à déterminer, même si de nombreuses études semblent mettre en évidence l'implication des sucres (Boyle et al., 1991 ; Zinselmeier et al., 1995).



4. Le stress hydrique a également des conséquences importantes sur le développement végétatif du maïs

Si la sensibilité du maïs au déficit hydrique est maximale lors de la phase reproductive, une sécheresse au cours de la croissance végétative de la plante n'est pas anodine et peut avoir de lourdes conséquences sur le rendement. L'un des mécanismes adaptatifs mis en place par les plantes, et notamment par le maïs, pour lutter contre le stress hydrique est la limitation de la transpiration foliaire. Cela passe par une diminution de la croissance foliaire pour réduire au maximum les surfaces d'échange

avec l'atmosphère, et par une fermeture partielle et contrôlée des stomates pour limiter les pertes d'eau. En revanche, la croissance racinaire est, elle, moins affectée, puisque le développement du système racinaire permet de maintenir l'accès aux ressources en eau. Ces processus, visant à conserver le plus longtemps possible l'eau prélevée dans le sol, participent à la stratégie d'évitement mise en place par la plante. Cependant, si cette stratégie permet de protéger la plante et de réduire son niveau de stress, elle pénalise de façon importante la photosynthèse, qui est strictement couplée aux pertes d'eau par transpiration, puisqu'elle dépend de la surface foliaire et de l'état d'ouverture des stomates. De ce fait, ces réponses adaptatives des plantes à un stress hydrique survenant au cours du développement végétatif peuvent avoir des conséquences importantes sur la productivité, puisqu'elles affectent de façon irréversible (1) les caractéristiques du système racinaire, (2) la biomasse totale de la plante et la surface des feuilles, (3) la mise en place et le développement des organes reproducteurs.

5. Les critères génétiques retenus par les sélectionneurs pour améliorer la tolérance à la sécheresse du maïs

Les pertes de rendement engendrées par le stress hydrique sont une conséquence directe des réponses physiologiques mises en place par les plantes pour se protéger, et minimiser les effets de ce stress sur leur développement et leur capacité à se reproduire. L'étude de ces réponses permet aux sélectionneurs de déterminer les mécanismes endogènes à cibler, et ainsi sélectionner les critères génétiques les plus intéressants pour améliorer la tolérance à la sécheresse. Chez le maïs, il s'agit principalement du maintien de la croissance reproductive (ASI), du maintien de la conductance stomatique, de la croissance foliaire, et de l'amélioration du système racinaire. Pour identifier les lignées les plus résistantes au stress hydrique, les plantes sont cultivées en conditions de stress, et des critères dits phénotypiques sont mesurés : ils correspondent à la manifestation visible pour l'agronome des changements métaboliques et physiologiques. Il s'agit principalement du délai entre les maturités mâle et femelle (ASI), de l'enroulement et de la sénescence des feuilles (jaunissement), de la taille des feuilles et des composantes du rendement (nombre d'épis par plante et nombre de grains par épi).

6. D'une manière générale l'amélioration du maïs par sélection génétique classique a fourni des hybrides plus tolérants à la sécheresse

Les méthodes traditionnelles de sélection mises en œuvre depuis 1930, moment de l'introduction des premiers hybrides, ont permis d'améliorer les rendements du maïs en conditions d'irrigation normales, mais également en conditions de déficit hydrique. Des essais multilocaux réalisés sur des hybrides développés par la compagnie semencière Pioneer, entre 1953 et 2001, ont montré une augmentation constante des rendements de 189 kilogrammes par hectare et par an pour le maïs irrigué, et de 146 kilogrammes par hectare et par an lorsque les plantes sont cultivées en conditions de sécheresse modérée (Campos et al., 2004). D'une façon générale, la sensibilité au stress hydrique au moment de la floraison des génotypes les plus récents apparaît moins importante que celle observée

pour les génotypes les plus anciens. Ce caractère ne faisait pas forcément partie des objectifs de sélection, et cette amélioration provient sans doute en partie d'un effet indirect résultant d'une meilleure vigueur des plantes due à l'hybridation.

7. Les programmes de sélection ciblés sur l'amélioration de la tolérance à la sécheresse dépendent de l'accès à des ressources génétiques aussi larges que possible

Pioneer est la première compagnie semencière à avoir commercialisé des hybrides de maïs dans les années 1930. Les tout premiers travaux concernant l'amélioration de la tolérance au stress hydrique ont été le résultat d'une très forte sécheresse en 1930, dans l'Iowa, aux États-Unis, où la compagnie est installée. L'anecdote est amusante puisque, la quasi-totalité des hybrides testés en champs à ce moment-là n'ayant pas résisté au manque d'eau, ceux qui ont survécu ont servi de matériel génétique de base pour le premier projet visant à améliorer le caractère. Dans les années 1950, les programmes se sont intensifiés et ont permis de développer, au fur et à mesure des années, des collections de plantes toujours plus performantes vis-à-vis du stress hydrique, montrant une amélioration constante de rendements en conditions de sécheresse d'environ 1 % par année.

Le Centre international d'amélioration du maïs et du blé (Cimmyt, <http://www.cimmyt.org>) a engagé, depuis une trentaine d'années, des programmes de sélection en Afrique, en Amérique du Sud et en Inde, ayant pour but d'identifier et de commercialiser les lignées de maïs les mieux adaptées aux conditions de culture locales. Cette sélection a été menée sur le rendement, mais aussi sur des caractères considérés comme conférant une bonne tolérance au déficit hydrique, en particulier l'ASI (Edmeades et al., 1999 ; Bruce et al., 2002). En Afrique, le Cimmyt, l'Institut international de l'agriculture tropicale (IITA), et les compagnies semencières privées ont collaboré pour évaluer, puis diffuser, les graines des variétés développées au sein de ces instituts. La plus prometteuse de ces nouvelles variétés tolérantes à la sécheresse, ZM521, est maintenant cultivée sur plus d'un million d'hectares en Afrique du Sud et de l'Est. Le succès de cette sélection combinée et du schéma d'évaluation et de distribution des graines a été la force motrice du développement et du financement, par la Fondation Bill et Melinda Gates, du projet Drought Tolerant Maize for Africa (DTMA). Le projet a pour objectif de créer, d'ici à cinq ou dix ans, une collection de lignées de maïs tolérantes à la sécheresse. Les responsables du projet annoncent un objectif d'augmentation de rendement d'une tonne par hectare, ou d'augmentation de la productivité de 20 à 30 % par rapport aux moyennes actuelles des agricultures peu intensifiées (1 tonne à 1,5 tonne par hectare).

Ces programmes de sélection classique, mis en œuvre par de nombreuses compagnies semencières et instituts nationaux ou internationaux de recherche, explorent la variabilité génétique naturelle du maïs pour la sélection des génotypes les plus favorables vis-à-vis de la tolérance à la sécheresse. Ils ont permis de recenser la variabilité génétique locale, pour la mise en place de collections de lignées conservées et exploitées dans la plupart de ces programmes, mais également d'enrichir cette variabi-

lité génétique locale. Il est important de souligner que cette sélection dite classique est basée uniquement sur des caractères phénotypiques (visibles au champ). Le principe étant d'utiliser la variation naturelle existant au sein de l'espèce. Elle suppose donc l'accès à des banques de ressources génétiques aussi exhaustives que possible. Le Cimmyt a ainsi constitué une banque de semences à Mexico représentative de la diversité génétique mondiale du maïs. Il en est de même des sélectionneurs privés.

Le Groupe consultatif pour la recherche agricole internationale (GCRAI)

Le Groupe consultatif pour la recherche agricole internationale (GCRAI) est un partenariat entre 15 centres internationaux de recherche agricole, les Cira, répartis sur l'ensemble de la planète, et les bailleurs de fonds bilatéraux et multilatéraux qui les financent. Les missions des centres concernent les productions végétales, les productions animales, la forêt et la pêche. Le budget 2009 s'élevait à 629 millions de dollars, dont neuf millions de dollars provenant des fondations, et le reste de crédits publics.

Parmi eux, deux centres sont spécialisés dans les recherches sur le riz : l'Institut international de recherche sur le riz (Irri), basé à Los Banos, aux Philippines, avec un mandat mondial ; et Africa Rice Center – ou Centre du riz pour l'Afrique, ex Association pour le développement de la riziculture en Afrique de l'Ouest (Adrao) –, basé à Cotonou, et dont la mandat est régional. Le Cymmit, dédié au blé et au maïs, est basé au Mexique.

La mission de ces quatre centres porte sur des zones écologiques : (1) le Centre international de recherche agricole dans les zones arides (Icarda), dédié aux régions arides, basé à Alep, en Syrie ; (2) l'Institut international de recherche sur les cultures des zones tropicales semi-arides (Icrisat) pour les régions semi-arides, basé à Patancheru, près d'Hyderabad, en Inde ; (3) l'Institut international d'agriculture tropicale (Iita) pour les régions tropicales, basé à Ibadan, au Nigéria ; et (4) le Centre international d'agriculture tropicale (Ciat) pour les régions d'altitude, basé à Cali, en Colombie. Trois autres centres remplissent des missions transversales sur les ressources génétiques (Bioversity International, basé à Rome), la gestion de l'eau (International Water Management Institut, IWMI, basé au Sri Lanka), et les politiques agricoles à Washington. Les Cira conduisent des programmes innovateurs et communs sur des questions majeures, appelés Challenge Programs.

Depuis sa création en 1971, le GCRAI a accordé une grande place à l'amélioration génétique et à la création variétale. La diffusion de variétés à haut potentiel de riz, de blé et de maïs est à l'origine de la révolution verte. Plus récemment, le programme Nouveaux Riz pour l'Afrique, appelé Nerica, conduit par le Centre pour le riz en Afrique, associe les hauts rendements du riz asiatique à la résistance des variétés africaines aux maladies et aux ennemis des cultures. Onze centres du CGIAR administrent des banques internationales de gènes, assurant ainsi la préservation et la diffusion d'une large gamme de ressources phylogénétiques.

8. Les progrès réalisés en biologie moléculaire permettent désormais d'accélérer la sélection grâce à la sélection assistée par marqueurs

Un exemple de cette stratégie est fourni par l'utilisation des QTL de retard de floraison femelle (ASI) par le Cimmyt, pour obtenir des variétés tropicales plus tolérantes à la sécheresse (Ribaut et al., 1996, 1997, 2002). L'introduction de ces régions chromosomiques (introgression), dans du matériel génétique est un des exemples de réussite pour l'obtention de génotypes plus tolérants à la sécheresse. La sélection assistée visant l'introgression d'autres caractères tels que l'ouverture des stomates et leur sensibilité aux hormones, la modification de l'architecture racinaire, ou encore le maintien de la croissance foliaire au cours d'un stress hydrique ont été tentés, mais la complexité de ces mécanismes n'a pas permis de résultats directement exploitables en sélection (Collins et al., 2008).

La sélection assistée par marqueurs est utilisée à grande échelle par les compagnies semencières pour le développement de variétés de maïs conventionnelles plus tolérantes à la sécheresse. Au travers de son programme Drought Tolerance I (DTI), faisant appel à la sélection classique et à la sélection assistée par marqueurs, Pioneer commercialisera l'année prochaine, aux États-Unis, une variété de maïs permettant un gain de 6 % de rendement en conditions de stress hydrique. La compagnie suisse Syngenta met en place, elle aussi, la commercialisation aux États-Unis, courant 2011, d'un maïs conventionnel promettant une augmentation de 15 % des rendements, en cas de sécheresse, par rapport aux meilleurs hybrides actuellement sur le marché. Ces programmes nécessitent des laboratoires extrêmement performants pour l'analyse moléculaire des génotypes en grand nombre, et la sélection des meilleures lignées pour les croisements, dans de nombreuses parcelles d'essai (environ 200, pour certaines). Les compagnies semencières ont développé des plates-formes de génotypage et de phénotypage permettant de réaliser ces analyses à très haut débit.

9. La commercialisation aux États-Unis, en 2012, d'un maïs OGM est le premier résultat de voies de recherche utilisant la transgénèse

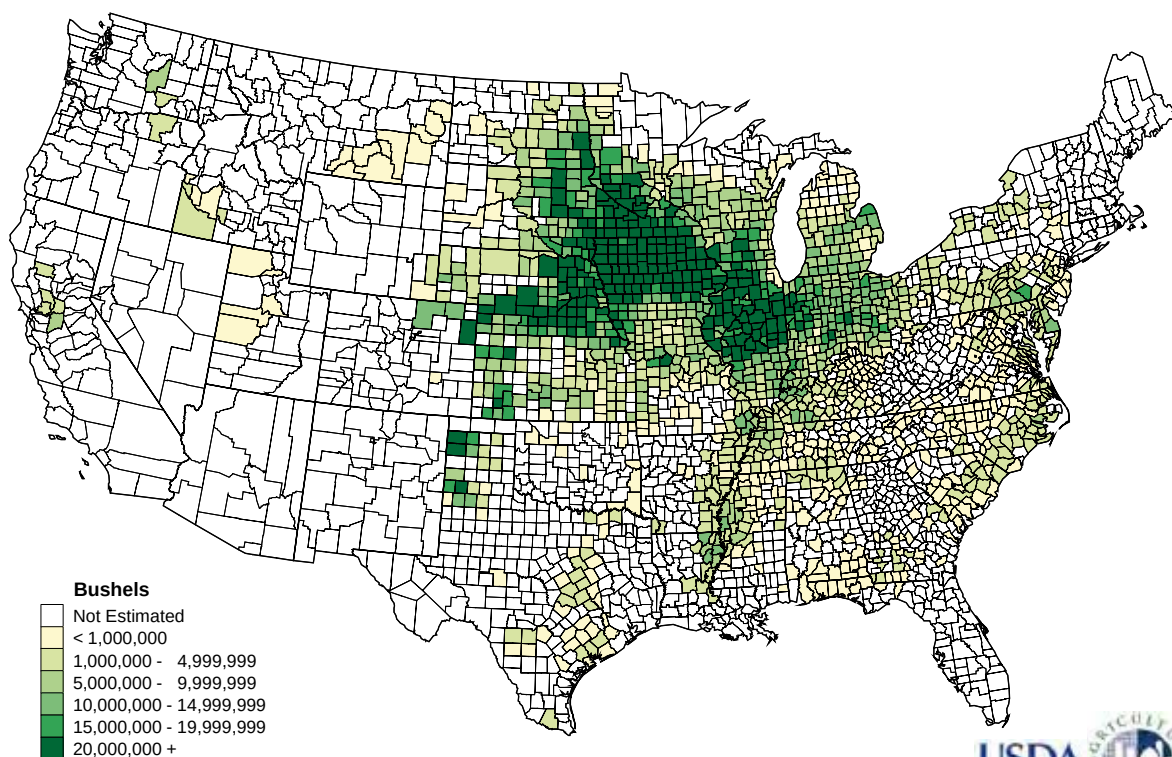
La transgénèse consiste à transférer, vers un génotype cible, un ou plusieurs gènes, dont la fonction ou les données d'expression font supposer qu'ils sont favorables pour le caractère ciblé. De nombreux travaux sont actuellement en cours, au sein des sociétés semencières, pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse du maïs grâce à la transgénèse, en recherchant de nouveaux gènes par un criblage systématique de tous les gènes connus pour intervenir dans les réponses au stress, dans le règne vivant, mais aussi grâce à des approches plus ciblées s'appuyant sur la connaissance des mécanismes d'adaptation.

Monsanto, en collaboration avec BASF, annonce depuis déjà quelques années la commercialisation du premier maïs transgénique présentant un meilleur comportement vis-à-vis du stress hydrique. Cette variété, résultat d'une dizaine d'années de travail, devrait être mise sur le marché américain en 2012. Le gène sélectionné est un gène issu de la bactérie *Bacillus subtilis*, et est appelé *cspB* pour Cold Shock Protein B. Il a été introduit avec une séquence n'autorisant son expression sous forme de codage d'une protéine qu'en cas de stress hydrique. La protéine codée par le gène *cspB* est une protéine qu'on appelle chaperonne, et qui porte le même nom, *cspB*, que le gène correspondant. Elle facilite les assemblages des édifices protéiques complexes. En cas de stress hydrique, la plante met en place de nombreuses réponses cellulaires pour minimiser les effets du stress. L'une de ces réponses est un ralentissement global du métabolisme. La plante se met en veille grâce, entre autres, à une diminution de la traduction des ARN messagers en protéines. Cette diminution est le résultat d'un changement de conformation des ARN qui se « recroquevillent » et ne sont plus accessibles pour la machinerie de traduction. La chaperonne, *cspB*, se lie aux ARN messagers de façon à les maintenir déroulés, et ainsi permettre la synthèse des protéines qu'ils codent, comme ce serait le cas en l'absence de stress. Ainsi, l'expression de ce gène chez le maïs permet un maintien de la photosynthèse, et donc de la croissance, au stade végétatif comme au stade reproducteur, lors-

que les plantes sont soumises à un déficit hydrique. Monsanto annonce des augmentations de rendements de l'ordre de 6 à 10 % par rapport aux hybrides les plus performants actuellement sur le marché. Pour faciliter sa commercialisation, un système d'assurance garantissant un gain minimum de 5 % va être mis en place.

Pioneer développe également un programme visant à améliorer la tolérance à la sécheresse du maïs : Drought Tolerance II (DTII). De nombreux gènes candidats ont été identifiés et sont actuellement testés dans les lignées les plus performantes. L'objectif est de trouver le plus rapidement possible la meilleure des combinaisons de gènes pour une commercialisation de la variété contenant donc plusieurs transgènes, dans cinq à sept ans, aux États-Unis. Il semblerait que, dans ce cas, ce soit plus la vigueur de la plante que la tolérance à la sécheresse elle-même qui est améliorée, l'effet sur cette dernière étant indirect. Pioneer, bien qu'ayant longtemps travaillé sur l'avortement des grains sous l'influence de la carence en sucres, semble avoir abandonné ce caractère pour le maintien d'un métabolisme performant même en conditions de stress hydrique, au travers des voies de signalisation dépendantes des hormones végétales acide abscissique et éthylène. Syngenta et la compagnie française Limagrain mènent le même type de programme et annoncent des échéances similaires.

Production de maïs en grains en 2009 aux États-Unis



U.S. Department of Agriculture, National Agricultural Statistics Service



10. Les ressources génétiques, clé de voûte des programmes de recherche sur le maïs

Si la transgénèse est un outil puissant des biotechnologies permettant d'accélérer l'amélioration génétique de la tolérance au stress hydrique pour le maïs, la base de ces travaux reste l'exploitation de la diversité des ressources génétiques collectées depuis des décennies. En effet, les programmes développés depuis une dizaine d'années par les compagnies semencières visent à introduire, dans les lignées conventionnelles les plus performantes, des gènes ou des allèles identifiés comme conférant une meilleure tolérance à la sécheresse dans une condition de culture donnée.

Par exemple, le maïs transgénique développé par Monsanto/BASF, et devant être commercialisé en 2012, cible une région précise des États-Unis : l'ouest de la Corn Belt, soient les états du Nebraska, du Colorado et du Kansas, qui subissent chaque année des événements de sécheresse de plus ou moins importants. Ainsi, le gène *cspB* a été introduit dans les hybrides les plus adaptés aux conditions de culture rencontrées dans cette région. L'histoire est la même pour la variété transgénique développée au sein du programme DTII mené par Pioneer, qui sera commercialisée pour les agriculteurs des plaines du Grand Ouest américain.

Pour mener à bien ces programmes lourds d'investissements, Monsanto, Pioneer et Syngenta s'appuient sur leurs collections de lignées, leur expertise en sélection assistée par marqueurs, leurs banques de gènes, et leur importante capacité de phénotypage. Les essais en champ permettent d'évaluer, dans les différentes régions cibles, les gains réels de rendements engendrés par les différents événements de transformation génétique. Ces compagnies disposent de nombreux sites de tests dans les régions du monde auxquelles elles s'intéressent pour le développement des programmes Tolérance sécheresse (près de 200 sites). Sur ces sites, de nombreux gènes ont été et sont encore testés dans les lignées les mieux adaptées aux conditions locales de culture. Les gènes sélectionnés pour le développement de variétés commerciales sont ceux conférant une meilleure résistance au stress hydrique au plus grand nombre de lignées, dans le but d'optimiser les investissements engagés dans ces programmes, et le nombre de marchés potentiels à travers le monde.

11. De nouveaux marchés émergent aussi en Afrique, en Asie et en Amérique du Sud

L'Afrique sub-saharienne est une région où Monsanto et Pioneer en particulier considèrent qu'il n'y a pas de marché pour l'instant. Cependant ils participent, en association avec des ONG, à des programmes sans but lucratif pour proposer aux agriculteurs des variétés améliorées pour des caractères aussi importants que la tolérance à la sécheresse, ou l'efficacité d'utilisation de l'azote. Des essais ont lieu, par exemple, en Afrique de l'Est – région intéressante, car la pluviométrie annuelle y est assez semblable à celle que connaît le Middle West, mais les rendements en maïs y sont en moyenne 10 fois moins élevés, surtout pour les petits agriculteurs qui récoltent rarement plus d'une tonne par hectare. Ces différences sont dues principalement à (i) une répartition inégale des pluies au cours de l'année, (ii) la faible utilisation d'hybrides (13 %, contre 100 % aux États-Unis) et (iii) un accès limité aux intrants. Le projet Water Efficient

Maize for Africa (Wema) a été initié en Afrique du Sud et en Afrique de l'Est en 2008, sous l'impulsion de la Fondation Bill et Melinda Gates. Il vise à délivrer le plus rapidement possible, sur le marché africain, des variétés de maïs tropicaux adaptées aux conditions locales de culture et montrant une meilleure tolérance à la sécheresse. Il rassemble différents acteurs de la recherche en biologie végétale et en agronomie, dont le Cimmyt et Monsanto, qui mettent à disposition leurs ressources génétiques. Le projet a pour objectif de proposer aux agriculteurs des variétés de maïs améliorées leur permettant d'augmenter de 20 à 35 % leurs rendements en conditions de sécheresse d'ici à 2017. Ces variétés pourront être obtenues par sélection classique et assistée par marqueurs. La voie transgénique sera aussi explorée, puisque Monsanto met à disposition du projet le gène *cspB* et d'autres gènes identifiés aux États-Unis comme conférant une meilleure tolérance à la sécheresse. L'introduction de ces gènes sera réalisée dans les lignées adaptées localement, et développées depuis des années par le Cimmyt et par Monsanto en Afrique du Sud.

Les compagnies semencières se tournent également vers l'Europe de l'Est, l'Amérique du Sud (notamment le Mexique, le Brésil et l'Argentine) et l'Inde, la Chine et le Sud-Est asiatique pour le développement de programmes Amélioration de la tolérance sécheresse.

Wema

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes rendus au Kenya, l'un des cinq pays participant à Wema, pour y rencontrer des chercheurs et sélectionneurs travaillant au sein des différents laboratoires impliqués dans le projet, aux alentours de Nairobi (le Cimmyt, Monsanto et l'Institut agronomique de recherche kenyan, le Kari). Le projet, financé par la Fondation Bill et Melinda Gates, est ambitieux, et nécessite un excellent dialogue entre les différents acteurs impliqués. L'espoir suscité par Wema est grand pour les gouvernements, mais aussi et surtout pour les agriculteurs. Outre la mise sur le marché de variétés de maïs améliorées conventionnelles (objectif 2012) et/ou transgéniques (objectif 2017), le projet permet le développement de la recherche nationale des pays impliqués. C'est d'ailleurs une composante majeure de Wema, puisque le Cimmyt et Monsanto contribuent activement à la formation des scientifiques des instituts de recherche avec lesquels ils collaborent. L'African Agriculture Technology Foundation (AATF, <http://www.aatf-africa.org>) chapote le projet, et a pour mission d'aider les gouvernements à mettre en place une législation permettant la culture des plantes transgéniques. Parmi les cinq pays impliqués dans Wema, seule l'Afrique du Sud dispose d'une législation complète. Le processus est achevé en Ouganda ; en cours, mais très avancé, au Kenya, en Tanzanie et au Mozambique. Ces pays pourront certainement effectuer les premiers tests des lignées transgéniques développées au sein du projet dès 2011. L'homogénéité des lots de semences fournies aux agriculteurs est une condition indispensable à l'adoption de ces variétés par les agriculteurs, notamment les plus pauvres, qui ne peuvent prendre de risques. Les pays impliqués œuvrent pour la mise en place de filières fiables de production de ces semences en faisant appel, notamment, aux compagnies semencières locales et aux instituts nationaux qui ont déjà la capacité de multiplier les graines.

12. Conclusion : l'amélioration de la tolérance à la sécheresse chez le maïs n'en est qu'à ses débuts

La tolérance à la sécheresse fait intervenir de nombreux acteurs moléculaires. Cette complexité est d'autant plus importante chez le maïs que sa sensibilité, à certaines périodes de son cycle de développement, complique encore le travail des sélectionneurs. Cela explique en grande partie les difficultés rencontrées au sein des programmes de recherche, et les délais importants avant la mise sur les marchés. Il n'existe et n'existera pas de solution miracle

matérialisée par l'introduction d'un seul gène ou l'introgression d'un seul QTL. Les solutions viendront de l'introduction de plusieurs caractères par transgénèse et/ou sélection classique. Les sélectionneurs parlent de plus en plus d'empilement de gènes. De plus, les objectifs de sélection sont définis par les systèmes de culture auxquels ils s'adressent. Les résultats des recherches devront être appréciés en fonction de leur réussite locale – ce qui d'ailleurs pose la question des délais de transfert d'améliorations obtenues pour des pays développés vers des régions en développement.

Le maïs transgénique commercialisé prochainement par Monsanto et BASF aux États-Unis ne contient qu'un seul transgène. Toutefois, les deux compagnies continuent activement l'identification et les tests d'autres gènes impliqués dans l'amélioration de la tolérance à la sécheresse, et annoncent la publication prochaine d'un autre candidat moléculaire sérieux. La prochaine génération de plantes transgéniques tolérantes au stress hydrique sera le résultat de programmes de recherche comme celui-ci, ou encore DTII mené par Pioneer, visant à trouver la meilleure combinaison de gènes (de deux à cinq, probablement) pour optimiser les rendements en conditions de déficit hydrique. Il est important de noter que ces maïs transgéniques auront aussi intégré les gènes de résistance aux herbicides et à aux insectes, technologies déjà commercialisées par la plupart des grands semenciers depuis quelques années.



B. Le riz

1. Le riz, céréale la plus cultivée dans le monde, est aujourd'hui soumis à des contraintes environnementales fortes

Le riz est l'une des céréales les plus cultivées à travers le monde. Elle est la principale source d'énergie pour plus de la moitié de la population mondiale, notamment en Asie où elle constitue la base de l'alimentation. En Amérique du Sud et en Afrique, la consommation du riz augmente d'année en année, au détriment de celle du maïs, du sorgho ou encore du mil. Domestiquée il y a près de 10 000 ans en Asie, et probablement en même temps en Afrique, cette céréale appartient au genre botanique *Oryza*, qui comprend 23 espèces. Parmi elles, deux espèces sont cultivées aujourd'hui : *Oryza glaberrima*, originaire d'Afrique de l'Ouest, et *Oryza sativa*, originaire d'Asie. Cette dernière, la plus répandue, se subdivise en deux sous-espèces, *indica* et *japonica*. Les variétés de ces deux sous-espèces sont adaptées à des modes de culture différents, puisque les riz *indica* sont plutôt cultivés dans les zones tropicales, en riziculture irriguée ou inondée, alors que les variétés *japonica* sont utilisées pour la riziculture irriguée en zones tempérées ou d'altitude, et en riziculture pluviale dans les régions tropicales. En Afrique, la culture historique d'*Oryza glaberrima* a été très largement supplantée par celle d'*Oryza japonica*.

Le riz illustre la formidable diversité génétique sélectionnée par l'homme chez les plantes cultivées, depuis leur domestication. Ce sont ainsi les semences de dizaines de milliers de variétés qui sont aujourd'hui conservées dans des banques de gènes nationales ou internationales. L'Institut international de recherche sur le riz (Irri), établi aux Philippines, conserve à lui seul plus de 100 000 échantillons des deux espèces de riz cultivé.

Si le riz doit son succès à sa grande capacité à s'adapter à une large gamme de conditions de culture, la riziculture est aujourd'hui soumise à de fortes contraintes environnementales. Le mode de culture irrigué, majoritaire puisque concernant plus de 55 % de la surface récoltée, exige de grandes quantités d'eau douce, dont la disponibilité diminue partout. Et la riziculture pluviale est soumise à des épisodes de sécheresse de plus en plus fréquents, notamment dans les régions tropicales. Or, les estimations de croissance démographiques communiquées par les Nations unies montrent la nécessité d'augmenter d'au moins 40 % la production de riz d'ici à 2030. Cet objectif ne pourra être atteint sans le développement de nouvelles variétés capables d'assurer des rendements supérieurs aux variétés actuelles, quelles que soient les conditions environnementales subies.

2. Le riz est devenu une plante modèle, et de nombreux projets de recherche visent, à travers le monde, à identifier les QTL et les gènes pouvant être utilisés pour améliorer sa tolérance à la sécheresse

En raison de son intérêt économique et de la taille relativement petite de son génome, la communauté scientifique internationale a choisi de faire du riz l'une des plantes modèles de la génétique végétale. Le séquençage de son génome s'est terminé en 2005 grâce à un effort de recherche international, et à la création, en 1999, du consortium Projet international de séquençage du génome du riz (IRGSP).

Son statut de plante modèle confère au riz une attention toute particulière de la part des scientifiques pour décortiquer les mécanismes cellulaires et moléculaires de sa réponse au stress hydrique. Comme nous l'avons décrit précédemment, une partie des réponses cellulaires mises en place lors d'un stress hydrique est initiée par deux voies de signalisations, l'une dépendante de l'acide abscissique, l'autre indépendante de l'hormone. De nombreux gènes intervenant dans ces voies de signalisation ont été identifiés chez le riz. L'un d'entre eux code pour le facteur de transcription DREB1A, qui, de manière indépendante de l'acide abscissique, favorise l'expression de gènes impliqués dans la tolérance à la sécheresse des plantes. La surexpression de ce gène, que ce soit chez le riz ou chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, semble augmenter de façon significative la résistance au stress hydrique (Dubouzet et al., 2003 ; Ito et al., 2006). Si ce travail constitue un bel exemple d'identification d'une protéine candidate pour l'amélioration de la tolérance à la sécheresse du riz ou d'autres céréales, comme le maïs, l'absence de validation des résultats en champ et en conditions agronomiques freine l'exploitation de la découverte pour le développement de variétés améliorées.

3. Même si de nombreux gènes ou QTL ont été identifiés chez le riz comme pouvant intervenir dans la réponse à la sécheresse, les critères génétiques à cibler pour améliorer sa tolérance au stress hydrique ne sont pas encore clairement définis

Le riz réagit de la même façon que la plupart des céréales au stress hydrique et met en place, en fonction du type de sécheresse subie, une stratégie d'esquive, d'évitement ou de tolérance. Comme chez le maïs, la phase de développement la plus sensible au stress hydrique

au cours du cycle de développement du riz correspond aux quelques jours qui précèdent et suivent la floraison. Cependant, pour le moment, les projets de recherche visent des critères génétiques variés tels que : (i) la modification de la croissance racinaire en cas de stress hydrique, notamment pour les riz aquatiques (riziculture inondée), (ii) l'ajustement osmotique, (iii) l'enroulement foliaire (pour la régulation de la surface foliaire et la limitation de la transpiration stomatique), (iv) l'efficacité d'utilisation de l'eau et (v) la synchronisation des cycles culturaux pour laquelle il existe, même si elle est encore mal définie chez le riz, une grande variabilité. Des QTL ont été identifiés pour chacun de ces caractères. Pour exemple, une jolie corrélation a été observée entre le maintien de la croissance foliaire et un QTL d'ajustement osmotique (accumulation de solutés dans la cellule), (Zhang et al., 1999). Les nombreux travaux réalisés sur le riz sont résumés dans la revue « Candidate genes for drought tolerance improvement in rice (*Oryza sativa*) », Vinod, 2006.

À ce jour, si les bases génétiques de tous ces caractères d'adaptation du riz à la sécheresse sont explorées pour, à plus long terme, améliorer sa tolérance au stress hydrique, aucune voie n'est favorisée. Les nombreux travaux menés depuis une trentaine d'années ont généré une masse d'informations extrêmement importante qu'il est maintenant nécessaire de croiser pour comprendre les mécanismes complets de la tolérance à la sécheresse du riz, et proposer des candidats moléculaires validés aux sélectionneurs.

4. Des chercheurs ont décidé de prendre le problème par la racine

Chez le riz, les variétés pluviales ont un système racinaire dense pouvant atteindre, dans certaines conditions, plus d'un mètre de profondeur. Cette caractéristique, qui n'est pas retrouvée chez les riz irrigués qui poussent dans un sol saturé en eau, permet à la plante d'accéder à des ressources d'eau plus profondes dans le sol. Le Cirad a choisi de s'intéresser à ce caractère morphologique au travers de différents projets de recherche étroitement liés. L'un d'entre eux vise à décrire et simuler le comportement des plantes grâce au développement d'un modèle écophysiologique, appelé Eco-Méristème. L'objectif est de modéliser la croissance des racines lorsque les plantes sont cultivées en conditions hydriques normales ou sous sécheresse pendant leur développement végétatif, grâce à des logiciels permettant de prédire le développement architectural des plantes dans des conditions agronomiques, écologiques et climatiques variées (<http://amap.cirad.fr/fr/equipe2>). Un autre projet s'appuie sur l'identification des gènes impliqués dans le fonctionnement du méristème racinaire, zone cellulaire à partir de laquelle se différencient les tissus racinaires et la formation des nouvelles racines. Le gène *CROWN ROOTLESS1* est l'un d'entre eux. Pour préciser son mode d'action, les liens sont recherchés entre les différents allèles de ce gène et les caractères architecturaux du système racinaire au sein de différentes variétés de riz (Courtois et al., 2009). L'objectif est de déterminer quels sont les allèles favorisant la croissance de la plante en cas de stress hydrique pour, à plus long terme, les transférer dans des variétés receveuses, soit par sélection assistée par marqueurs, soit par transgénèse.

5. De la sélection participative à la sélection assistée par marqueurs, de nombreux projets visent à améliorer la tolérance du riz aux stress environnementaux

En Afrique, la consommation de riz est de plus en plus importante. Cependant, même si la riziculture s'intensifie, le continent est encore loin de l'autosuffisance. C'est dans ce contexte que le centre de recherche Africa Rice, en Afrique de l'Ouest et du Sud, développe, depuis des années déjà, de nouvelles variétés de riz adaptées aux conditions africaines de culture. Historiquement, l'espèce majoritairement cultivée en Afrique est *Oryza glaberrima*. Cette espèce pluviale constitue, pour les chercheurs d'Africa Rice, un réservoir de gènes conférant une bonne résistance aux stress environnementaux auxquels est soumise la riziculture en Afrique – soit la sécheresse, la salinité des sols et les hautes températures. Grâce à des croisements judicieux entre *Oryza glaberrima* et *Oryza sativa*, espèce à plus fort rendement, Africa Rice a pu développer des variétés de riz effectuant leur cycle de développement plus rapidement (30 à 50 jours de moins que les variétés non améliorées), donc évitant les périodes critiques de sécheresse. Ces nouvelles variétés sont appelées Nerica (New Rice for Africa) et connaissent un succès grandissant auprès des agriculteurs africains, puisqu'elles leur permettent des augmentations de rendements de près de 50 % lorsque les plantes sont cultivées sans engrais, et de plus de 200 % lorsqu'elles le sont avec apports d'intrants (http://www.warda.org/nerica_flyer/technology-fr.htm).

Depuis quelques années, des projets intégrant les récentes avancées biotechnologiques en termes de sélection, et les nombreuses identifications de gènes ou d'allèles conférant potentiellement une meilleure tolérance au stress hydrique, ont vu le jour. Parmi eux, le projet Stress tolerant rice for poor farmers in Africa and South Asia (Strasa) a pour objectif de développer en Afrique et en Asie du Sud, grâce à la sélection assistée par marqueurs et/ou la transgénèse, des variétés de riz compilant une résistance à plusieurs stress environnementaux majeurs, dont la sécheresse et la salinité des sols - problématique tout aussi importante que la tolérance au stress hydrique, pour le riz. Ce projet, financé par la Fondation Bill et Melinda Gates implique Africa Rice, mais également l'Irri. S'il laisse la part belle aux biotechnologies, il fait aussi appel à la diversité variétale locale recensée dans chacun des pays participant, grâce à l'aide des agriculteurs pour adapter au mieux les solutions proposées à l'agrosystème considéré (<http://beta.irri.org>).

C. Le sorgho

1. Le sorgho est un proche cousin du maïs, mais il est moins sensible que ce dernier au stress hydrique

Le sorgho est caractérisé, comme d'autres espèces d'été telles que le tournesol ou l'orge, par une tolérance intrinsèque forte à la sécheresse qui permet une production acceptable, même en l'absence d'irrigation. Le sorgho est une espèce qui dispose d'un métabolisme C4, comme le maïs, qui lui permet de réguler de manière très efficace l'ouverture de ses stomates en fonction des conditions environnementales auxquelles il



est soumis. Mais si le maïs est très sensible à la sécheresse au cours du stade reproducteur, le sorgho est au contraire caractérisé par une forte tolérance au stress hydrique à ce moment de son cycle.

2. Plus résistant à la sécheresse que le maïs, mais moins que le mil, le sorgho entre souvent en compétition avec ces deux espèces

Le sorgho est une espèce adaptée aux régions soumises à une pluviométrie faible ou subissant des saisons des pluies de courtes durées, et plus généralement aux régions arides. En Afrique, par exemple, il est cultivé dans les zones recevant entre 600 et 900 mm de pluies par saison humide. Le sorgho est souvent considéré comme une culture de remplacement du maïs lorsque la pluviométrie est trop faible. C'est particulièrement le cas dans les régions tropicales, notamment en Afrique et Amérique centrale, mais ce phénomène est aussi observé aux États-Unis ou en Europe.

Souvent cultivé en rotation, puisqu'il est capable de se contenter des reliquats d'engrais laissés par la culture précédente (souvent le coton), le sorgho souffre, dans certains pays d'Afrique, d'une mauvaise réputation, et la culture du mil, lorsqu'elle est possible, lui est souvent préférée.

3. Le photopériodisme et le Stay-Green sont les caractères ciblés par les programmes de recherche visant à améliorer la tolérance à la sécheresse du sorgho

Le Cirad s'intéresse au photopériodisme du sorgho. Le photopériodisme est une adaptation de certaines plantes qui ne peuvent fleurir que lorsque la durée de la phase lumineuse (jour) atteint un certain seuil. Ce caractère pouvant être considéré comme une adaptation à la sécheresse intervient en fin de cycle cultural. Il s'agit d'une synchronisation du cycle de développement de la plante avec la saison des pluies et ce, quelle que soit la date de semis, très variable dans certaines régions tropicales puisque associée au début de la saison des pluies. Le photopériodisme permet une floraison synchronisée de la plante avec la fin de la saison humide, et lui évite une fin de cycle difficile en conditions de stress hydrique. Le but de nombreux programmes de sélection, notamment en Afrique de l'Ouest, est de maintenir le photopériodisme dans les variétés locales, en impliquant les agriculteurs pour le choix de ces variétés. Ils sont conduits principalement au Mali et au Burkina Faso, dans le cadre d'un projet financé par l'Agence française pour le développement (AFD) qui implique sur place des ONG et des organisations paysannes chargées de mettre en place la production et la diffusion des semences. Cependant, le photopériodisme ne peut s'appliquer dans les régions les plus sèches.

Le Stay-Green consiste au maintien d'un certain nombre de feuilles vertes après la floraison pour assurer un bon remplissage des grains en composés azotés et en sucres. Ce caractère a été ciblé par des programmes de sélection australiens qui ont permis le développement de sorgho plus petits mais plus vigoureux, et assurant une récolte de qualité. Même s'il n'est pas certain que le Stay Green puisse être adapté aux variétés africaines, le Cirad souhaite cependant s'y intéresser au travers d'un programme de sélection tout juste initié (interview Gilles Trouche, Cirad). Des QTL de Stay Green ont déjà été identifiés grâce à une approche comparative avec le riz (Srinivas et al., 2009).

Sélection participative de nouvelles variétés de sorgho au Burkina Faso et au Mali.

Au Burkina et au Mali, le sorgho représente entre la moitié et le tiers des céréales produites en culture pluviale. Le sorgho possède de nombreux atouts, en particulier la souplesse, la rusticité et des usages multiples. L'Institut d'économie rurale du Mali (IER), l'Institut de la recherche agronomique du Burkina Faso (Inera) et le Cirad ont conduit en plusieurs phases, depuis la fin des années 1990, des recherches en vue de la valorisation de la diversité génétique locale, avec le soutien du Fonds français pour l'environnement mondial.

La culture du sorgho au Burkina Faso joue un rôle essentiel dans l'autosuffisance alimentaire des populations, en particulier dans les zones à pluviométrie moyenne mais erratique. Le sorgho est cultivé dans toutes les zones agro-écologiques, depuis le nord au climat sahélien, jusqu'à l'extrême sud-ouest au climat nord-guinéen – sa zone de prédilection étant toutefois comprise entre les isohyètes 600 et 900 mm (zone nord-soudanienne). Dans une même zone climatique, la variabilité interannuelle et spatiale des précipitations est très importante, notamment en début de saison des pluies, et les pressions parasitaires sont très variables, car fortement dépendantes des conditions climatiques. Dans ce contexte, les agriculteurs burkinabés adoptent une stratégie de minimisation des risques en gérant chacun plusieurs variétés de sorgho.

Or, les variétés améliorées de sorgho produites en station ne se sont pas imposées auprès des agriculteurs africains. Cet échec s'explique par l'inadaptation des variétés améliorées aux écosystèmes rencontrés et aux besoins des ruraux. Il s'explique également par le fait que, contrairement aux variétés locales, les variétés produites par la recherche ont perdu la sensibilité à la durée du jour (photopériodisme) et demandent une date précise de semis pour pouvoir mûrir en conditions favorables. À l'inverse, les variétés traditionnelles adaptent la durée de leur cycle à la durée du jour, de façon à arriver à maturité à une date fixe qui correspond à la fin de la saison des pluies : si elles sont semées tard en saison, leur cycle est court, si elles sont semées plus tôt en saison, leur cycle est plus long.

Il existe une grande diversité biologique dans la région, avec des variétés localisées, pourtant cette biodiversité s'est trouvée menacée par la diffusion d'autres espèces, et notamment du maïs. Le projet de recherche conduit au cours des années 2000 avait comme premier objectif la création, à partir des écotypes locaux, de variétés améliorées répondant à la diversité des agro-écosystèmes et des besoins des producteurs et des utilisateurs. Parmi les objectifs de sélection figurent aux premiers rangs l'adaptation au climat par le photopériodisme, la productivité, et la qualité des grains et des pailles.

La méthode de travail a été basée sur l'utilisation de la sélection récurrente pour une conservation dynamique de la diversité génétique, selon une approche de création variétale participative et décentralisée. La démarche visait à permettre aux agriculteurs de tester, durant plusieurs années, les nouvelles variétés disponibles, dans leurs propres conditions de culture, et par rapport à leurs propres objectifs de production, et leur permettre de sélectionner eux-mêmes les variétés répondant à leurs contraintes. Le projet a permis d'identifier plusieurs variétés ayant des performances améliorées. Ainsi, au Burkina Faso, cinq variétés sont désormais multipliées et commercialisées par des groupements paysans. Cependant, la sélection appliquée spécifiquement à la résistance à la sécheresse s'avère peu concluante car, en raison du caractère très aléatoire de cette contrainte, cela exige des agriculteurs des expérimentations sur plusieurs années pour des résultats qui ne peuvent se juger que sur la durée.

4. L'amélioration génétique du sorgho pourra bénéficier de la sélection assistée par marqueurs, pas encore de la transgénèse

Si le photopériodisme et le Stay-Green sont deux critères génétiques retenus par les sélectionneurs pour améliorer directement ou indirectement les rendements du sorgho en conditions de stress hydrique, d'autres pistes sont explorées, notamment dans le cadre du Generation Challenge Programme.

L'International Crop Research Institute for Semi-Tropics Arid (Icrisat, <http://www.icrisat.org>), localisé en Inde, mais aussi en Afrique (Nairobi, au Kenya, et Niamey, au Niger), mène des programmes de sélection sur le sorgho. L'amélioration de la tolérance à la sécheresse de l'espèce n'est pas une priorité pour l'institut, qui s'oriente plutôt vers le développement de variétés possédant de meilleures qualités nutritives, notamment de meilleures disponibilités en zinc et en fer (interview Said N Silim, Icrisat).

Même si quelques travaux de recherche ont permis l'identification de gènes ou de QTL pouvant être utilisés pour l'amélioration génétique du sorgho, il reste encore à étudier et exploiter la variabilité génétique disponible dans les différentes régions du monde où le sorgho est cultivé.

Generation Challenge Programme (GCP)

Le GCRAI, évoqué plus haut, est un regroupement de 15 instituts internationaux couvrant les principales plantes cultivées, l'élevage, la pêche et la foresterie. Il met en place des programmes limités dans le temps ayant pour objectif de favoriser les partenariats entre la recherche publique et privée. Le Generation Challenge Program (GCP) est l'un de ces projets. Il implique le partenariat de 18 consortiums, soit environ 200 partenaires à travers le monde. L'amélioration de la tolérance à la sécheresse est le cheval de bataille du GCP, et les recherches sont menées de front sur 18 espèces différentes (maïs, sorgho, niébé, mil, riz...). La phase I du programme (2004-2008) a permis la mise en place d'un réseau et de partenariats entre les différents laboratoires au sein des pays du Nord et des pays du Sud. La phase II, en cours, a pour objectif de mettre à disposition de tous des outils fiables pour la sélection assistée par marqueurs. Le GCP est donc en transition. Sa priorité devient la gestion et l'exploitation intelligente des données, ainsi que leur mise en commun entre les différents partenaires. Le programme met actuellement en place une plate-forme de sélection intégrée. Cette plate-forme se concrétisera par un site Web proposant différents services, et facilitant la sélection assistée par marqueurs et l'analyse de données. L'objectif est de promouvoir un accès facilité aux marqueurs, notamment pour les instituts nationaux de recherche et les petites compagnies privées des pays en voie de développement, ou n'importe quel laboratoire de recherche public, national ou international. Cette plate-forme devrait être accessible dès 2012 à un grand nombre d'utilisateurs. Son financement est assuré en grande partie par la Fondation Bill et Melinda Gates, mais le GCP espère que, à l'horizon 2014, elle sera autonome financièrement grâce au développement d'une communauté d'utilisateurs qui payeront un droit d'utilisation (interview Jean-Marcel Ribaut).



D. Le mil

1. Le mil, une espèce bien armée contre la sécheresse et très appréciée en Afrique

Le mil est la céréale qui est cultivée, en Afrique, dans les régions les plus arides et sur les sols les plus pauvres et sablonneux. La limite de culture du mil, au nord de la zone sahélienne, est d'ailleurs la limite des cultures en général. S'il peut se contenter d'une pluviométrie de 250 mm par saison des pluies, il est généralement cultivé dans les régions recevant de 400 à 600 mm de pluies par année. Parfois en compétition avec le sorgho, il est souvent privilégié au détriment de ce dernier. C'est particulièrement le cas en Afrique de l'Ouest, où le mil a une excellente réputation, notamment auprès des femmes, grâce à sa bonne qualité nutritive.

2. Cependant, le mil est sensible au stress hydrique lors du stade reproducteur

Même s'il est considéré comme une espèce tolérante à la sécheresse, puisque nécessitant peu d'eau pour son développement, le mil est sensible au stress hydrique durant les quelques jours qui précèdent et suivent la floraison. Un manque d'eau à ce moment du cycle entraîne un avortement des grains, et peut avoir des conséquences désastreuses sur le rendement.

3. Le raccourcissement de la durée des saisons des pluies en Afrique entraîne un raccourcissement de la durée du cycle de développement du mil

Manifestation du changement climatique, la pluviométrie tend à diminuer de manière constante en Afrique. Pour exemple, la quantité des pluies annuelles a diminué de près de 30 % au Niger au cours de ces 50 dernières années. Si la quantité d'eau reçue est affectée, la durée des saisons des pluies est aussi modifiée, puisqu'elle se raccourcit à ses deux extrémités. Il existe des mils précoces et des mils tardifs. Plus la pluviométrie est faible, plus les mils cultivés sont précoces. Certaines variétés, cultivées près du lac Tchad, sont capables de boucler leur cycle de développement en moins de trois mois, alors que les variétés plus tardives, cultivées plus au Sud, nécessitent plus de quatre mois, du semis à la récolte. Cette belle corrélation entre durée du cycle et quantité d'eau reçue constitue un exemple parfait d'esquive. Conséquence directe de ces phénomènes, les mils cultivés en Afrique sont de plus en plus précoces, et l'effort de recherche en terme d'amélioration de la tolérance à la sécheresse du mil se focalise sur le développement de variétés précoces à floraison synchronisée (interview Yves Vigouroux, IRD ; Thierry Robert, université Paris-Sud ; et visite de Jean-Louis Prioul à l'Icrisat de Niamey).

4. Les programmes d'amélioration du mil se développent, mais manquent de moyens humains et financiers

L'Institut de recherche pour le développement (IRD) identifie actuellement les gènes responsables de la précocité de la floraison du mil grâce à une approche de génétique d'association (Saïdou et al., 2009) et de détection des traces de la sélection (Mariac et al., 2010). Ces gènes sont des candidats moléculaires disponibles pour les sélectionneurs afin de développer de nouvelles variétés. Les programmes de sélection et d'amélioration du mil sont principalement conduits par l'Icrisat en Inde et en Afrique, et par les instituts de recherche agronomique nationaux. Cependant, le nombre de sélectionneurs est de plus en plus faible au sein de ces stations, et les moyens financiers manquent, notamment en Afrique, pour exploiter au mieux les connaissances acquises sur le mécanisme de précocité dans un but concret de développer des variétés améliorées permettant une augmentation, ou tout du moins une stabilisation, des rendements d'une année sur l'autre.

L'Icrisat mène un programme conséquent d'amélioration du mil en direction des agriculteurs. Son siège est en Inde, mais plusieurs de ses stations de recherche et d'essais sont localisées en Afrique. La plus importante se situe près de Niamey, au Niger. L'intérêt d'établir une proximité entre les sélectionneurs et les agriculteurs peut être illustré par l'échec initial de variétés à tiges courtes, développées il y a quelques années par l'Icrisat. En effet, les tiges de mil sont utilisées en Afrique pour la construction de clôtures ou d'abris, et les agriculteurs n'ont pas adopté ces variétés à tiges trop courtes pour cet usage. Dès 2003, cet institut a choisi de pratiquer la sélection participative pour élargir les bases génétiques de la diversité locale. Il s'agit de faire participer les agriculteurs au processus de sélection dans le but de cerner parfaitement la demande, et ainsi de proposer des variétés adaptées au climat, aux conditions de culture, mais aussi aux exigences des consommateurs. Plusieurs variétés résultant de ce processus de sélection

sont maintenant disponibles au Niger (interview Thierry Robert, université Paris-Sud ; et visite de Jean-Louis Prioul à l'Icrisat de Niamey).

L'intérêt que représentent les variétés améliorées pour les agriculteurs dépend en grande partie des zones géographiques et de l'environnement économique. Dans certaines régions d'Afrique, malgré la disparité des pluies, il existe tout de même une certaine stabilité d'une année sur l'autre, l'investissement dans des variétés améliorées peut alors être intéressant, à condition de fournir à l'agriculteur des prêts pour l'achat de semences et d'engrais. L'expérience menée depuis trois ans à DogonDoutchi, au Niger, avec le soutien de l'Association Orsay-DogonDoutchi, et plus récemment du ministère des Affaires étrangères, montre un triplement du rendement par hectare, qui permet aux agriculteurs de rembourser leur prêt et même de réaliser une marge confortable. La réussite de ce système suppose aussi l'existence de sociétés locales de production de semences pour reproduire les variétés de l'Icrisat. En effet, le mil étant une espèce allogame, il existe une très forte probabilité de croisement des mils cultivés avec les mils sauvages qui rend difficile la réutilisation des graines d'une année sur l'autre (interview Thierry Robert, université Paris-Sud).



E. Le blé

1. Le blé est une espèce au génome complexe

Avec une production annuelle mondiale d'environ 600 millions de tonnes, le blé est la céréale la plus cultivée et la plus consommée par l'homme. S'il existe plusieurs types de blés, deux ont une importance économique majeure : le blé dur (*Triticum turgidum* ssp *durum*) est surtout cultivé dans les régions sèches et chaudes, soit au sud de l'Europe et en Afrique du Nord. Riche en gluten, il est utilisé pour les semoules et pâtes alimentaires. Le blé tendre ou froment (*Triticum aestivum*), le plus cultivé, est produit dans les zones plus tempérées comme le nord de l'Europe et du continent américain, pour la confection de la farine panifiable.

Les blés que nous connaissons aujourd'hui sont issus d'un long et complexe processus de sélection par l'homme ayant pour point de départ l'*Aegilops* et des blés diploïdes – céréales rustiques mais peu productives, encore cultivées au Moyen-Orient. Si l'*Aegilops* est diploïde, son génome étant constitué de **deux** lots de sept chromosomes chacun, les blés durs et tendres actuels sont respectivement tétraploïdes (**quatre** lots de sept chromosomes) et hexaploïdes (**six** lots de sept chromosomes). Cette polyploidie explique en grande partie la complexité du génome du blé, dont la taille équivaut à cinq fois celle du génome humain et 40 fois celle du génome du riz.

2. Le séquençage du génome du blé représente un défi de taille pour les scientifiques et sera d'une importance capitale pour les programmes d'amélioration génétique le concernant

Du fait de sa taille très importante en comparaison de celle des autres espèces végétales citées dans ce rapport, le génome du blé n'a pas encore été complètement séquencé, et l'obtention de marqueurs moléculaires est difficile. Le séquençage du génome du blé a été initié il y a déjà quelques années. Il nécessite une large coopération internationale, concrétisée en

2005 par la création d'un consortium appelé IWGSC (International Wheat Genome Sequencing Consortium), et ayant pour objectif de faciliter et coordonner les efforts internationaux pour obtenir le plus rapidement possible la séquence complète du génome du blé. Ce consortium réunit à la fois des laboratoires appartenant à des instituts nationaux de recherche, de nombreuses universités à travers le monde, des organismes de recherche internationaux tels que le Cimmyt, et des compagnies semencières, parmi lesquelles Limagrain et Syngenta. Il est coprésidé par des laboratoires coordinateurs nord-américains, australiens, suisses, japonais et français.

Le séquençage du génome du blé facilitera l'identification des gènes d'intérêt, et le développement d'une carte génétique suffisamment précise et complète pour intensifier les programmes de sélection assistée par marqueurs.

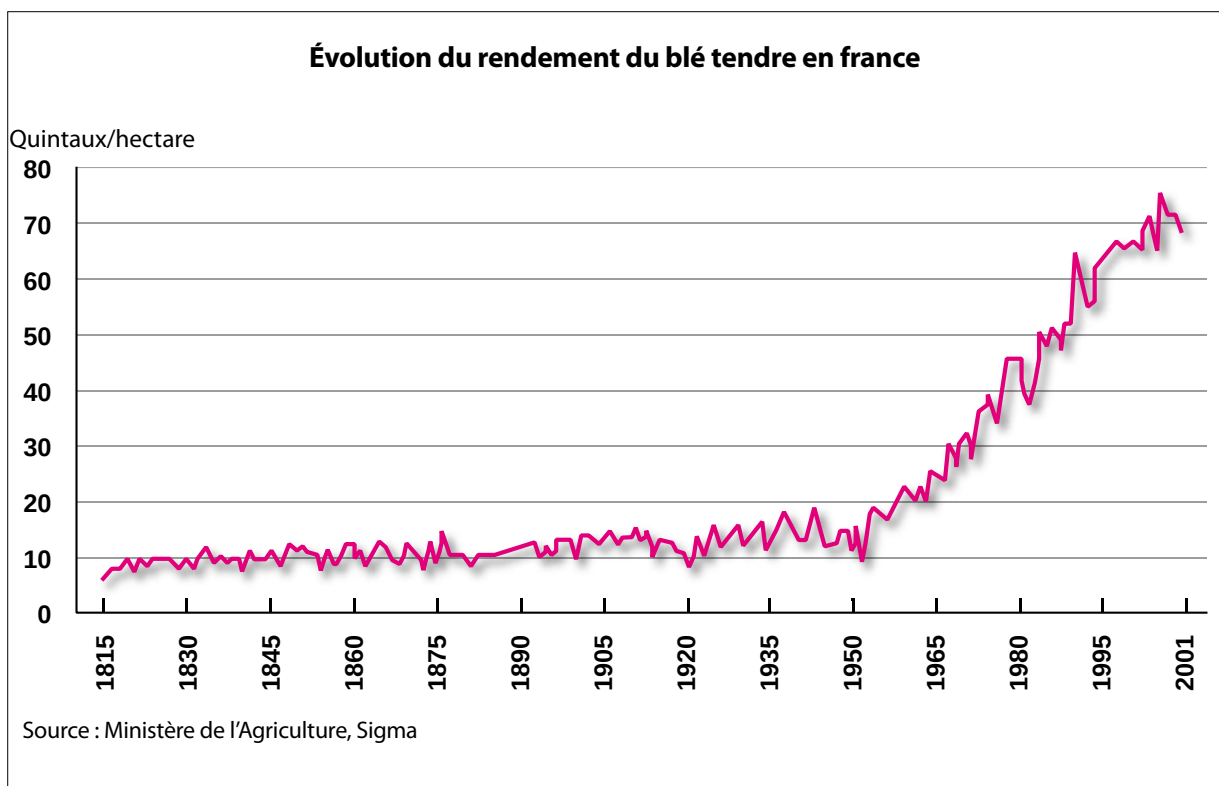
3. La sélection variétale du blé est en pleine mutation

Il existe aujourd'hui une grande diversité des blés cultivés à travers le monde, puisque l'on peut dénombrer plus de 30 000 variétés différentes. Si les programmes d'amélioration génétique du maïs, ou encore du riz, font maintenant presque tous appel à la sélection assistée par marqueurs et/ou à la transgénèse, ceux concernant le blé s'appuient pour l'instant presque uniquement sur la variabilité génétique des populations locales et des espèces apparentées. Ainsi, le Cimmyt dispose d'un germplasm important pour le blé qu'il exploite intensivement pour créer, par simples croisements entre blés cultivés et sauvages, des génotypes de blé dits synthétiques, c'est-à-dire n'existant pas dans la nature, permettant de valoriser le réservoir de diversité des blés sauvages, notamment pour des caractères de tolérance à des stress biotiques ou abiotiques. À l'heure actuelle, environ 15 % des croisements réalisés dans les programmes du Cimmyt font intervenir des blés synthétiques (Reynolds, Rajaram et Sayre, 1999).

Ce retard biotechnologique de l'amélioration génétique du blé est principalement dû à la difficulté que représentent l'obtention de marqueurs génétiques et le séquençage de son génome, et à la difficulté que rencontrent les scientifiques à mettre en place un protocole fiable et stable de transgénèse pour cette espèce. Si ces raisons scientifiques sont fortes, d'autres, économiques et politiques, freinent aussi le développement des projets d'amélioration génétique du blé en général, et la mise sur le marché de blés transgéniques. La première est économique et résulte du fait que la marge bénéficiaire sur le prix des semences de blé est faible, et que les agriculteurs peuvent conserver une partie de leur récolte pour les semis de l'année suivante. En conséquence, dans la plupart de pays producteurs de blé, le développement et la propriété des variétés de blé est publique, ou est le fait de petites sociétés. Les grandes compagnies semencières considéraient jusqu'à présent qu'il était difficile d'amortir des programmes de sélection coûteux mettant en œuvre la sélection assistée par marqueurs ou encore plus la transgénèse (communication personnelle, Monsanto et Limagrain). Un autre frein concernant la transgénèse est la crainte des agriculteurs de produire des blés OGM pour des marchés importants, notamment le marché européen, réfractaires aux cultures et à la consommation de produits issus de plantes transgéniques.

Cependant, si, de 1956 à 1995, le développement de nouvelles variétés a permis une amélioration constante d'en moyenne 1,2 quintal par hectare et par an en France, les augmentations de rendement annuel sont depuis une

quinzaine d'années presque nulles. Cette stagnation est également observée en Amérique du Nord et en Australie, et est à l'origine d'un abandon de la culture du blé au profit de celle du maïs dans certaines régions, notamment à l'ouest des États-Unis, et d'un mécontentement des agriculteurs qui désirent de plus en plus le développement de variétés plus performantes, qu'elle que soit la manière dont elles sont obtenues. La compagnie française Limagrain vient d'ailleurs d'annoncer la commercialisation, en 2016, du premier blé transgénique en Amérique du Nord. Dans le cas de cette variété, le travail n'a pas porté sur l'amélioration de la tolérance à la sécheresse mais sur l'efficacité d'utilisation de l'azote, caractère considéré par les semenciers comme étant le plus pertinent pour la mise sur le marché des premiers blés OGM (communication personnelle, Monsanto et Limagrain).



4. L'augmentation de l'efficacité de l'eau chez le blé, un bel exemple australien d'amélioration de la tolérance à la sécheresse

Le blé est une espèce d'hiver ou de printemps. Dans les deux cas, même si les semis n'ont pas lieu au même moment, la récolte se fait avant l'été. Le blé voit donc son cycle cultural se dérouler pour l'essentiel pendant la période de l'année où le risque de déficit hydrique est faible. Il s'agit donc d'une stratégie d'esquive. Le blé présente une bonne tolérance globale, et une bonne efficacité de l'eau liée au fait que la demande transpiratoire est faible pendant son cycle végétatif. Cependant, pour des régions de culture soumises à de fortes sécheresses, comme l'Australie, l'efficacité de l'eau est un critère génétique retenu pour améliorer la tolérance à la sécheresse du blé.

En Australie, la sélection visant à augmenter l'efficacité de l'eau a conduit le plus souvent à sélectionner des plantes présentant une faible conductance sto-

matique dans le but de limiter les pertes d'eau par transpiration et ce, tout au long de leur développement végétatif. Ainsi, comme dans le cas d'une stratégie d'évitement, la photosynthèse cumulée est réduite, et l'eau du sol est économisée pour être utilisée en fin de cycle. Cependant, ce type de démarche a abouti le plus souvent à une diminution de la biomasse produite, et à une réduction du rendement lorsque les conditions de culture sont favorables et que le stress hydrique est limité (Condon et al., 2002). Un autre programme de sélection, mené aussi en Australie, a permis la sélection, grâce à l'utilisation de la discrimination isotopique du processus photosynthétique comme critère phénotypique, de blés présentant à la fois une conductance stomatique et une efficacité de l'eau élevées ((Rebetzke et al., 2002) conférant des gains de rendements appréciables en conditions particulièrement sèches.

Selon une étude menée par Arvalis et l'Inra, les stagnations de rendements observées depuis plus d'une décennie en Europe pourraient être la conséquence de la multiplication de courtes périodes de chaleur entre mars et juin, et de fins de printemps de plus en plus sèches, qui affectent irréversiblement le remplissage des grains de blé. Cette conclusion pourrait être décisive dans l'intensification des programmes d'amélioration de la tolérance à la sécheresse du blé, notamment en Europe et aux États-Unis. Monsanto, Syngenta et Limagrain ont d'ailleurs déjà communiqué leur volonté de délivrer sur le marché d'ici à une dizaine d'années, des blés transgéniques montrant une meilleure résistance au stress hydrique et thermique.

⑤ Conclusion

A. Optimiser l'utilisation de l'eau par les plantes : deux piliers indissociables, les pratiques agricoles et l'amélioration génétique

1. Préserver l'eau du sol au profit des plantes cultivées

Le manque d'eau est l'un des principaux facteurs environnementaux pouvant limiter la croissance et la productivité des plantes, car la photosynthèse ne peut se réaliser qu'au prix de pertes d'eau considérables (300 à 500 litres d'eau pour un gramme de carbone). Si l'amélioration génétique du caractère de tolérance au stress hydrique est une réponse donnée par l'homme pour augmenter les rendements en conditions de sécheresse, elle doit être couplée, pour un résultat optimal, à l'amélioration des pratiques agricoles. En effet, certaines techniques culturales telles que l'absence de labour avant le semis associée au désherbage, l'adaptation de la densité au type de sol et à la variété utilisée, ou encore le maintien de la teneur en matière organique du sol sont autant de pratiques à la base d'une préservation des réserves d'eau du sol. L'histoire des progrès en agriculture montre que l'amélioration des techniques culturales va toujours de pair avec l'amélioration génétique, c'est-à-dire l'utilisation raisonnée des ressources génétiques de chaque espèce pour exploiter au mieux le contexte cultural – l'une des approches profitant de l'autre, et réciproquement.

2. L'amélioration génétique utilise les mécanismes naturels d'adaptation des plantes à la sécheresse et la variabilité génétique existant au sein de chaque espèce

Tout au long de l'évolution, les plantes ont mis en place des mécanismes d'adaptation au stress hydrique leur permettant de survivre en cas de sécheresse modérée, et de se maintenir dans leur niche écologique en adaptant leurs exigences en eau à l'offre climatique locale. Ces mécanismes, contrôlés génétiquement, reposent sur une grande variété de réponses morphologiques et physiologiques, puisque la sécheresse est un phénomène pouvant survenir de façon imprévisible au cours du cycle de développement des plantes, et dont la durée est variable et aléatoire. Si la gamme de réponses est large, il est possible cependant de les classer en trois catégories, reflétant trois stratégies différentes : l'esquive, l'évitement et la tolérance.

L'homme a, depuis des siècles et même des millénaires, utilisé ces mécanismes d'adaptation de façon d'abord inconsciente puis consciente, en sélectionnant les variétés naturelles capables de produire les plus gros grains et le plus de grains, de façon régulière et dans chaque environnement. Cette approche a permis d'étendre les zones de culture des grandes espèces cultivées hors de leur aire d'origine. Elle s'est basée, par exemple, sur le choix d'espèces à cycle court effectuant leur cycle de développement au cours de la saison humide dans les régions tropicales (mil), ou encore sur des croisements de variétés possédant des stratégies efficaces d'évitement ou de tolérance avec des variétés plus productives. Grâce aux connaissances génétiques, la sélection orientée a permis de mieux exploiter la biodiversité génétique de l'espèce étudiée et des espèces sauvages apparentées, et a abouti au développement de variétés toujours plus performantes dans un contexte environnemental donné. Cette biodiversité, représentée pour chaque gène par le nombre de variants, nommés allèles, qui confèrent la même propriété mais avec une efficacité plus ou moins importante, constitue les ressources génétiques. Le caractère essentiel de la préservation du patrimoine génétique a conduit à la constitution, pour les espèces cultivées, de banques publiques de graines regroupant des dizaines de milliers de variétés locales grâce à des efforts internationaux, comme le Groupe consultatif pour la recherche agricole internationale, (GCRAI). Ces banques sont localisées, entre autres, au Mexique pour le blé et le maïs (Cimmyt), et aux Philippines pour le riz (Irri).

B. L'amélioration génétique des plantes bénéficie désormais de l'essor des biotechnologies

1. L'apport des biotechnologies dans la connaissance des bases génétiques de la tolérance à la sécheresse

La variabilité, au sein d'une espèce, de l'efficacité des réponses au stress hydrique repose sur la présence ou non des formes de gènes, les allèles, les plus favorables pour ce caractère. Les progrès réalisés depuis une trentaine d'années en biologie moléculaire dans le domaine de l'identification, de l'expression et du séquençage des gènes, permettent de découvrir progressivement les mécanismes moléculaires impliqués dans l'adaptation à la sécheresse. Les progrès du séquençage ont aussi permis de mieux décrire les ressources génétiques. Dans cette approche de recherche fondamentale, la transgénèse est un outil de connaissance

essentiel, car elle permet de faire la preuve de l'intervention d'un ou plusieurs gènes candidats dans la réponse bénéfique à la sécheresse. Cette démonstration suppose des essais en champ pour valider complètement le résultat.

2. La sélection assistée par marqueur accélère et rend plus précis le processus d'amélioration

Les progrès en biologie moléculaire ont fait progresser considérablement la connaissance des variations alléliques des gènes. Il est maintenant possible de localiser, à l'aide de marqueurs génétiques neutres, les régions chromosomiques qui contrôlent la valeur quantitative de tout caractère mesurable (masse et nombre des grains, nombre de feuilles...). Cela a ouvert la voie à une biotechnologie très puissante, la sélection assistée par marqueur, qui permet, de façon prédictive, de sélectionner dans une descendance les individus qui combinent le maximum d'allèles favorables pour chaque gène. Dans le cas de la résistance à la sécheresse, un des premiers succès de cette technique a été obtenu par le Cimmyt, centre de recherche international, membre du GCRAI. Des maïs tropicaux plus résistants à la sécheresse ont ainsi été créés. Les techniques de séquençage à haut débit qui donnent maintenant accès à la connaissance de l'ensemble des gènes d'une espèce et de leurs variations ont encore renforcé la puissance de cette technologie, qui est maintenant largement utilisée par toutes les grandes sociétés semencières.

3. La transgénèse apporte une contribution supplémentaire

La transgénèse a fait une entrée retentissante en amélioration des plantes, car elle apporte la possibilité d'introduire des gènes que n'existent pas dans l'espèce que l'on veut améliorer. Il en est ainsi des gènes de tolérance à des herbicides, ou de synthèse de molécule insecticide. Dans le cas de la résistance à la sécheresse, un maïs porteur d'un gène d'origine bactérienne de résistance à ce stress va être commercialisé en 2012 pour le marché américain. Cependant, les effets de la transgénèse ne se substituent pas à ceux de la sélection assistée par marqueur, le transgène ne prenant sa valeur que dans une variété déjà adaptée, et le progrès attendu n'est pas de type « tout ou rien », mais de type incrémental. Cela est particulièrement vrai pour les caractères aussi polygéniques que la résistance à la sécheresse.

4. Les progrès dépendent de l'espèce considérée

Le degré d'avancement dans l'utilisation de ces biotechnologies diffère selon les espèces. Pour des raisons à la fois biologiques et économiques, le maïs est de loin l'espèce sur laquelle le plus d'efforts sont portés. Biologiquement, chez le maïs et comme chez la plupart des espèces à fécondation croisée (allogames), le croisement de deux lignées pures donne un hybride beaucoup plus grand et productif que ses deux parents (c'est le phénomène de vigueur hybride). Cette propriété, utilisée depuis 1930 aux USA, puis partout dans le monde, a aussi permis de faire progresser la connaissance génétique de cette espèce. La recherche privée a joué un rôle très important dans l'intensification des recherches sur le maïs grâce aux bénéfices initiés par la vente annuelle des semences hybrides. En revanche, le blé et le riz, espèces qui s'autofécondent (autogames), présentent peu de

vigueur hybride et génèrent des marges commerciales beaucoup plus faibles. Cela explique que, pour le riz, les progrès ont été générés jusqu'à présent essentiellement par la recherche publique. S'agissant du blé, la situation est en train d'évoluer, à la demande des agriculteurs américains.

5. Une stratégie intégrant progrès techniques et socio-économiques est un gage de réussite ; la marge de progression est plus grande dans les pays du Sud que dans ceux du Nord

Actuellement, toutes les grandes entreprises semencières font appel aux biotechnologies pour le développement de la plupart de leurs nouvelles variétés. Ces progrès génétiques reposent sur deux premiers piliers : l'accès à des ressources génétiques aussi larges que possible, et la sélection assistée par marqueurs. Un troisième pilier est représenté par la transgénèse, qui permet d'augmenter encore la diversité génétique en faisant appel à des gènes issus d'autres espèces, et qui ne peuvent pas être introduits par croisement conventionnel. L'obtention de plantes plus tolérantes à la sécheresse doit recourir à l'ensemble de ces ressources biotechnologiques, ce qui implique des investissements humains et matériels dont le coût est augmenté par le fait que le caractère local, multiforme et aléatoire, de la sécheresse nécessite de trouver des solutions adaptées à chaque région climatique. Il n'y aura pas de solution globale. Il ne s'agit pas de créer une seule variété améliorée, mais une série de variétés adaptées localement. Le souci de rentabilité des investissements impose d'accéder à des marchés solvables, ce qui implique une différence d'approche et de mode de financement entre pays du Nord et du Sud.

Dans les pays du Sud, les organisations internationales comme le GCRAI entretiennent des banques publiques de ressources génétiques, et donnent accès à bas coût aux biotechnologies telles que la sélection assistée par marqueurs, grâce au Generation Challenge Programme. Ces pays disposent, ou disposeront prochainement, des mêmes outils que ceux du Nord. En outre, l'une des conditions du bon déroulement des programmes de sélection est la présence, au sein de leurs instituts nationaux de recherche, de sélectionneurs en nombre suffisant et formés à ces techniques modernes. De plus, l'appropriation de ces techniques et l'utilisation des semences améliorées par les agriculteurs n'a de chance de réussir que si cette démarche s'accompagne d'une réflexion et d'une action prenant en compte l'ensemble de la filière agricole, depuis l'amélioration des pratiques agronomiques, jusqu'à l'accès au crédit et à la commercialisation. Cela doit se faire dans le but d'améliorer les revenus des agriculteurs, et dans le respect des demandes des populations. Quand ces conditions sont réunies, la valorisation des progrès techniques y est beaucoup plus élevée que dans les pays du Nord, tout simplement parce que l'on est encore loin d'avoir atteint le potentiel maximum de l'espèce.



bibliographie

- Abe H., Yamagushi-Shinozaki K., Urao T., Iwasaki T., Hosokawa D., Shinozaki K., 1997. Role of Arabidopsis MYC and MYB homologs in drought-and abscissic acid-regulated gene expression. *Plant Cell*, 9, 1859-1868.
- Abebe T., Guenzi A.C., Martin B., Cushman J.C., 2003. Tolerance of mannitol-accumulating transgenic wheat to water stress and salinity. *AGPM-Info Technique-N°353*, Décembre 2006.
- Amigues, J., Debaeke, P., Itier, B., Lemaire, G., Seguin, B., Tardieu, F., et al., 2006. Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise collective scientifique, INRA.
- Blanchon, D., 2009. Atlas mondial de l'eau. Editions autrement 2009.
- Boyle M.G., Boyer J.S., Morgan P.W., 1991. Stem infusion of liquid culture medium prevents reproductive failure of maize at low water potential. *Crop Science*, 31, 1246-1252.
- Bruce W.B., Edmeades G.O., Barker T.C., 2002. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 53, 13-25.
- Campos H., Cooper M., Habben J.E., Edmeades G.O., Schussler J.R., 2004. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field Crops Research*, 90, 19-34.
- Changements Climatiques, 2007. Rapport Giec.
- Comprehensive Assessment of Water Management in Agriculture*, 2007. *Water for Food, Water for Life: A Comprehensive Assessment of Water Management in Agriculture*.
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar G.D., 2002. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. *Crop Science*, 42, 122-131.
- Courtois B., 2009. Rice root genetic architecture : Meta-analysis from a drought QTL database. *Rice*, 2, 15-34.
- Dubouzet J.G., Sakuma Y., Ito Y., Kasuga M., Dubouzet E.G., Miura S., Seki M., Shinozaki K., Yamagushi-Shinozaki K., 2003. Os DREB genes in rice *Oryza sativa* L. encode transcription activators that function in drought, high salt and cold responsive gene expression. *Plant Journal*, 33, 751-763.
- Edmeades G.O., Bolanos J., Chapman S.C., Lafitte H.R., Bazinger M., 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gains in biomass, grain yield, and harvest index. *Crop Science*, 39, 1306-1315.
- Gosgrove D.J., 2005. Growth of the cell wall. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 6, 850-861.

- Granier Ch., Inzé D., Tardieu F., 2000. Spatial distribution cell division rate can be deduced from that of P34^{cdc2} kinase activity in maize leaves grown in contrasting conditions of temperature and water status. *Plant Physiology*, 124, 1393-1402.
- Harb A., Krishnan A., Ambavaram M.M., Pereira A., 2010. Molecular and physiological analysis of drought stress in arabidopsis reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology*, 154, 1254-1271.
- Ito Y., Katsura K., Maruyama K., Taji T., Kobayashi M., Seki M., Shinozaki K., Yamagushi-Shinozaki K., 2006. Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice. *Plant Physiology*, 47, 141-153.
- L'état de l'insécurité alimentaire dans le monde, 2006. Rapport FAO.
- Landi P., Sanguineti M.C., Conti S., Tuberosa R., 2001. Direct and correlated responses to divergent selection for leaf abscissic acid concentration in two maize populations. *Crop Science*, 41, 335-344.
- Luu DT., Maurel, C., 2005. Aquaporins in challenging environment : molecular gears for adjusting plant water status. *Plant Cell and Environment*. 28, 85-96.
- Mariac C., Jehin L., Saïdou A.A., Thuillet A.C., Couderc M., Sire P., Jugdé H., Adam H., Bezançon G., Pham J.L., Vigouroux Y., 2010. Genetic basis of pearl millet adaptation along an environmental gradient investigated by a combination of genome scan and association mapping. *Molecular ecology*.
- Rebetzke G.J., Condon A.G., Richards R.A., Farquhar G.D., 2002. Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Science*, 42, 739-745.
- Reymond M., Muller B., Leonardi A., Charcosset A., Tardieu F., 2003. Combining quantitative trait loci analysis and an ecophysiological model to analyse the genetic variability of the responses of leaf growth to temperature and water deficit. *Plant Physiology*, 131, 664-675.
- Reynolds M.P., Rajaram S., Sayre K.D., 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science*, 39, 1611-1621.
- Ribaut J.M., Hoisington D.A., Deutsch J.A., Jiang C., Gonzale-de-Leon D., 1996. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics*, 92, 905-914.
- Ribaut J.M., Jiang C., Gonzalez-de-Leon D., Edmeades G.O., Hoisington D.A., 1997. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 887, 896.
- Ribaut J.M., Banziger M., Betran J.A., Jiang C., Edmeades G.O., Dreher K., Hoisington D.A., 2002. Use of molecular markers in plant breeding : drought tolerance improvement in tropical maize. *Quantitative*

- Genetics, Genomics, and plant breeding, M.S. Kang (ed). CABI publishing, Wallingford, UK, 85-99.
- Seki M., Narusaka M., Ishida J., Nanjo T., Fujita M., Oono Y., Kamiya A., Nakajima M., Enju A., Sakurai T., Satou M., Akiyama K., Taji T., Yamaguchi-Shinozaki K., Carninci P., Kawai J., Hayashizaki Y., Shinozaki K., 2002. Monitoring the expression profiles of 7000 *Arabidopsis* genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *Plant Cell*, 13, 61-72.
- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., Seki M., 2003. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 410-417.
- Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58, 221-227.
- Srinivas G., Satish K., Murali Mohan S., Nagaraja Reddy R., Madhusudhana R., Balakrishna D., Venkatesh Bhat B., Howarth C.J., Seetharama N., 2009. Development of genic-microsatellite markers for sorghum staygreen QTL using a comparative genomic approach with rice.
- Tardieu F., Davies W.J., 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*, 16, 341-349.
- Thornberry J.M., Goodman M.M., Doebley J., Kresovich S., Nielsen D., Buckler E.S., 2001. Dwarf polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nature Genetics*, 28, 286-289.
- Troy, B., Bachelier, B., Jaskulké, E., Mangé, P., 2008. Document d'orientation stratégique de la fondation FARM sur l'eau 2008-2010. FARM.
- Tuberosa R., Sanguineti M.C., Landi P., Salvi S., Casarini E., Conti S., 1998. RFLP mapping of quantitative trait loci controlling abscisic acid concentration in leaves of drought-stressed maize (*Zea mays* L.). *Theor Appl Genet*, 97, 744-755.
- Uno Y., Furihata T., Abe H., Yoshida R., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., 2000. *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependant signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 97, 11632-11637.
- Vinod M.S., Sharma N., Manjunatha K., Kanbar A., Prakash N.B., Shashidhar H.E., 2006. Candidate genes for drought tolerance improvement in rice (*Oryza sativa*). *J. Biosci.*, 31, 69-74.
- Wesgate M.E., Boyer J.S., 1986a. Silk and pollen water potential in maize. *Crop Science*, 26, 947-951.
- Wu Y., Cosgrove D.J., 2000. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1543-1553.
- Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., 2005. Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic and cold-stress-responsive promoters. *Trends Plant Science*, 10, 88-94.

- Zhang J., Nguyen H.T., Blum A., 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, 50, 291-302.
- Zhu C., Schraut D., Hartung W., Schaffner A.R., 2005. Differential responses of maize MIP genes to salt stress and ABA. *Journal of Experimental Botany*, 56, 2971-2981.
- Zinselmeier C., Lauer M.J., Boyer J.S., 1995a. Reversing drought-induced losses in grain yield : sucrose maintains embryo growth in maize. *Crop Science*, 95, 1390-1399.
- Zinselmeier C., Westgate M.E., Schussler J.R., Jones R.J., 1995b. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize (*Zea mays* L.) ovaries. *Plant Physiology*. 107, 385-391.
- Zwart S.J., Bastiaanssen G.M., 2004. Review of measured crop water productivity values for irrigated wheat, rice, cotton and maize. *Agricultural Water Management*, 69, 115-133.
- 1st United Nations *World water development report*. “*Water for people, water for life*”, 2002.

Remerciements

La fondation FARM et les auteurs de l'étude remercient les instituts ou institutions de recherche publiques (Cirad, Inra, IRD, Icrisat, Cimmyt, Kari, la Fondation Agropolis) ainsi que les compagnies semencières (BASF, Limagrain/Biogemma, Monsanto, Pioneer, Syngenta, l'association DEBA) qui ont accepté de leur ouvrir les portes de leurs infrastructures de recherche et ont permis un contact direct avec les chercheurs et sélectionneurs impliqués dans les programmes de recherche visant la tolérance à la sécheresse. Les auteurs souhaitent également remercier le ministère de l'agriculture kényan et la fondation Bill et Melinda Gates pour leur accueil.

