Mécanismes d'adaptation à la sécheresse et maintien de la productivité des plantes cultivées

M. DE RAISSAC (1)

RÉSUMÉ – Après un regard sur l'évolution des plantes, une brève revue est faite des mécanismes d'adaptation à la sécheresse et des paramètres de caractérisation du statut hydrique. La distinction d'un état productif et d'un état de survie de la plante amène à discuter la transposition agronomique de certains mécanismes adaptatifs au sens écologique. Il en est déduit que, face à la sécheresse, l'unique issue de la plante cultivée pour sa production est le maintien d'un état hydrique qui préserve l'intégrité des fonctions physiologiques. Cela implique l'utilisation de mécanismes morphologiques d'évitement, qui tendent à équilibrer le bilan hydrique de la plante. La réduction du flux transpiratoire doit s'opérer par une limitation adaptative de la croissance aérienne, associée au maintien de la turgescence, et non par la régulation stomatique, liée à son annulation. Il est émis ici l'hypothèse que la turgescence critique d'élongation joue un rôle fondamental dans ce processus de limitation des surfaces évapotranspirantes, ainsi que dans l'ajustement osmotique et la plasticité morphologique.

Mots clés : sécheresse, adaptation, évitement, tolérance, turgescence, régulation stomatique, ajustement osmotique.

L'eau constitue le milieu à la fois originel et fondamental de tout processus biologique : originel puisque les premiers systèmes vivants sont apparus en milieu aquatique, et fondamental puisque l'eau représente 85 à 90 % du poids frais de la cellule. BEGG (1980) remarque à ce sujet que le chemin évolutif est particulièrement instructif. Les premiers végétaux terrestres à être apparus sont les plantes poïkilohydres — mousses, lichens, champignons —, dont l'activité métabolique est étroitement liée aux conditions hygrométriques du milieu et donc sujette à d'amples fluctuations. Il en résulte une production de biomasse faible, limitée aux seuls écotypes fortement humides. La réponse évolutive à cette contrainte est apportée par la différenciation d'organes et de tissus spécialisés dans la captation de l'eau située dans l'environnement proche de la plante et son acheminement vers les cellules photosynthétiques : racines, tiges et appareil vasculaire. La relative « indépendantisation » vis-à-vis des conditions pluviométriques qui en découle permet aux plantes supérieures homéohydres — c'est-à-dire dont l'état hydrique se maintient relativement constant — de coloniser avec succès la plupart des écotypes terrestres, jusqu'aux régions les plus arides.

Deux faits essentiels marquent donc l'évolution :

– la colonisation terrestre de plantes issues du milieu aquatique se heurte à un facteur limitant prépondérant, la disponibilité en eau. L'adaptation à la contrainte hydrique constitue, de fait, le principal moteur de l'évolution ;

– l'unique réponse évolutive connue est l'homéohydrie.

L'adaptation à la sécheresse

Dans le contexte agronomique, la première étape est de définir de manière satisfaisante les deux termes en jeu : sécheresse et adaptation.

La notion de sécheresse

Une première possibilité est d'attribuer à la sécheresse une valeur absolue, météorologique (LINSLEY *et al.*, cités par SWINDALE et BIDINGER, 1981) : période soutenue sans pluie signifiante. Définition générale et inutilisable puisqu'elle ne précise ni la durée de la période, ni le seuil à partir duquel une pluie devient signifiante. L'adjonction de paramètres descriptifs météorologiques, tels que la pluviométrie totale du cycle, sa distribution, le nombre de jours sans pluie, etc., permet de quantifier et de préciser cette approche.

Une autre possibilité est de donner à la sécheresse un sens résolument relatif, lié au déficit hydrique de l'espèce cultivée. Il y a sécheresse dès lors que l'eau devient facteur limitant de la croissance et du rendement. La sécheresse devient ainsi un phénomène d'occurrence très générale, relatif à une culture donnée. Elle peut être définie, concrètement, en considérant la disponibilité et les besoins en eau de la culture,

(1) IRAT-CNPAF-EMBRAPA, 74000 Goiania, Goias, Brésil.
Adresse actuelle : CIRAD-IRAT (DCV), BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France.

et être quantifiée à partir des différents termes du bilan hydrique : pluviométrie, évapotranspirations potentielle (ETP), maximale (ETM), réelle (ETR), réserve utile racinaire (RUR) déterminée par la capacité de rétention en eau du sol et la profondeur d'enracinement, coefficients culturaux (Kc), etc. La notion d'ISBE, indice de satisfaction des besoins en eau, proposée par FOREST (1984), est fondée sur le calcul pentadaire du rapport ETR/ETM, et peut servir de base à des indicateurs statistiques caractérisant le déficit hydrique de l'espèce cultivée : ISBE moyen du cycle, ISBE de phase critique, ISBE minimal, durée d'ISBE inférieur à 50 %, etc. La conjonction de plusieurs de ces indicateurs permet de décrire d'une manière quantitative le degré et le type de sécheresse s'appliquant sur l'ensemble du cycle : contrainte hydrique modérée ou sévère, uniforme ou circonstancielle.

La notion d'adaptation

TURNER (1979) définit l'adaptation comme « la capacité de la plante à croître et donner des rendements satisfaisants dans des zones sujettes à des déficits hydriques périodiques ». Il ajoute ainsi à la définition écologique de LEVITT *et al.* (1960), « capacité de survie durant des périodes de faible fourniture en eau », l'aspect agronomique de productivité, but final de la culture.

Bien qu'incontestable dans son essence, cette définition demeure assez imprécise par l'emploi des termes « rendements satisfaisants » et « déficits hydriques périodiques ». Il semble possible de pallier ce défaut en évaluant le degré d'adaptation par la diminution relative de productivité par rapport aux conditions hydriques non limitantes et en reliant cette valeur aux caractéristiques de la sécheresse, telles qu'estimées par les indicateurs précités.

Les mécanismes d'adaptation à la sécheresse

La classification la plus largement admise et la plus communément employée est celle proposée par MAY et MILTHORPE (1962), reprise par TURNER (1979) et JONES *et al.* (1981). Elle considère trois grands types de réponse à la sécheresse : l'esquive, la tolérance par maintien d'un potentiel hydrique élevé, ou évitement, et la tolérance à un potentiel hydrique bas, ou tolérance vraie.

L'esquive permet à la plante de ne pas subir directement de contraintes hydriques en réalisant son cycle en dehors des périodes sèches. Ce mécanisme n'est pas systématiquement considéré comme une véritable forme d'adaptation.

L'évitement consiste, pour la plante, à maintenir un état hydrique interne satisfaisant en présence d'une contrainte hydrique externe.

La tolérance enfin permet à la plante d'assurer normalement ses fonctions physiologiques malgré une dégradation de son état hydrique interne consécutive à la sécheresse (tableau).

TURNER (1986) conserve intégralement l'ensemble des mécanismes décrits, mais remanie sensiblement la classification en ne considérant plus le potentiel hydrique comme paramètre de référence. La déshydratation, ou déficit hydrique interne, n'est plus assimilée à un potentiel hydrique bas. Il s'ensuit que certains mécanismes comme l'ajustement osmotique et l'augmentation de l'élasticité sont alors inclus dans la réponse d'évitement. La troisième rubrique ne concerne plus que la tolérance protoplasmique à la dessiccation (tableau).

La place ainsi laissée aux processus d'évitement s'avère prépondérante, surtout si l'on admet que l'esquive n'est qu'une forme phénologique d'évitement et que la résistance protoplasmique, exclusivement présente chez les plantes poïkilohydres, n'offre actuellement aucune application agronomique. Dans ces conditions, la définition précise du statut hydrique de la plante se révèle indispensable à l'estimation de son état physiologique et à la consécutive évaluation de sa capacité d'adaptation aux conditions sèches.

La caractérisation de l'état hydrique de la plante

La connaissance précise de l'état d'hydratation d'un tissu, et notamment de l'appareil foliaire, se heurte au problème majeur de l'inexistence d'un paramètre unique de caractérisation. Le choix du paramètre utilisé peut influencer la nature de la relation étudiée et conduire le physiologiste à des conclusions différentes, voire opposées.

Le paramètre le plus simple, la teneur en eau (WC, *water content*), est défini par la relation :

$$WC = \frac{PF}{PS}$$

où :

– PF = poids frais ;

– PS = poids sec.

Etant donné le biais induit par les variations journalières ou saisonnières du poids sec, il n'est plus guère utilisé que pour l'étude du grossissement du grain (BARLOW *et al.*, 1980 ; BROOKS *et al.*, 1982 ; SINGH et JENNER, 1982).

La teneur relative en eau (RWC, *relative water content*) est définie par la relation :

$$RWC = \frac{PF - PS}{PFSH - PS} \times 100$$

où :

– PF = poids frais ;

– PS = poids sec ;

– PFSH = poids frais à saturation hydrique.

Cette formule résout le problème posé par les fluctuations du poids sec et demeure l'un des principaux paramètres de caractérisation. Il constitue, comme l'indiquent SINCLAIR et LUDLOW (1985), un paramètre simple de mesure du volume relatif cellulaire, déterminant important sinon majeur de l'activité métabolique. Ainsi les travaux de KAISER (1982), effectués sur diverses espèces xéro, méso et hygrophytes, montrent-ils que l'inhibition de la photosynthèse intervient à différentes valeurs de la pression osmotique du milieu, mais pour une valeur commune du volume relatif cellulaire. De même, le flétrissement permanent des feuilles est obtenu chez 27 espèces en C4 pour des potentiels hydriques compris entre – 7,5 et – 13 MPa mais pour une RWC extrêmement constante de 25 ± 1 % (FLOWER et LUDLOW, 1986). Un autre avantage de la teneur relative en eau est qu'elle reflète le bilan « transpiration-absorption » du tissu (SINCLAIR et LUDLOW, 1985). En effet, en l'absence de croissance, la variation instantanée de volume — qui dirige la variation de RWC — peut s'écrire :

$$\frac{dV}{dt} = T - A$$

où :

V = volume ;

T = transpiration ;

A = absorption d'eau.

Cependant, ces vingt dernières années ont vu l'essor rapide et l'adoption généralisée du potentiel hydrique, ψ, comme référence de l'état hydrique. Introduit de la notion thermodynamique de potentiel chimique par SLATYER et TAYLOR (1960), ψ est une quantification de l'état énergétique de l'eau cellulaire et tissulaire. Malgré une reconnaissance universelle, la question a été récemment soulevée du bien-fondé de son emploi dans le domaine physiologique (PASSIOURA, 1984 ; SINCLAIR et LUDLOW, 1985).

Les travaux de JORDAN et RITCHIE (1971), sur coton, ont par exemple montré que la fermeture des stomates intervient à des valeurs de ψ variables selon les conditions de culture, observation qui a été depuis confirmée sur l'ensemble des plantes étudiées. Les résultats précédemment cités concernant le flétrissement foliaire chez 27 espèces en C4 vont dans le même sens. Dans les deux cas, qu'il s'agisse de la fermeture des stomates ou du flétrissement de la feuille, un état physiologique donné ne correspond pas à une valeur unique de potentiel hydrique. L'utilisation d'autres paramètres de caractérisation, tels que la teneur relative en eau ou la pression de turgescence, permet de résoudre ce problème.

Il se révèle en fait que la pertinence physiologique revient non au potentiel hydrique mais à ses deux composantes, la pression osmotique, π, et la pression de turgescence, P, qui sont liées par la relation : $\psi = \pi + P$.

On considère alors avec PASSIOURA (1982) que le potentiel matriciel n'est pas négligé mais que sa mesure est incluse dans celle de π.

Le rôle de la turgescence dans la plupart des processus physiologiques essentiels est aujourd'hui établi. La fermeture complète des stomates qui, par coupure des échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère, est le facteur inhibiteur initial de la photosynthèse sous contrainte hydrique, intervient pour

Classification des mécanismes d'adaptation à la sécheresse.

❑ Selon Turner (1979) et Jones *et al.* (1981)	❑ Selon Turner (1986)
Esquive	**Esquive**
● Développement phénologique rapide	● Développement phénologique rapide
● Plasticité du développement	● Plasticité du développement
Tolérance par maintien d'un potentiel hydrique élevé	**Evitement de la déshydratation**
● Maintien de l'absorption d'eau	● Maintien de la turgescence
– système racinaire augmenté – conductance hydraulique augmentée	– maintien de l'absorption d'eau • augmentation de la profondeur et de la densité racinaires • augmentation de la conductance hydraulique
● Réduction des pertes d'eau	– réduction des pertes d'eau • réduction de la surface foliaire • augmentation de la résistance stomatique et cuticulaire • réduction de la radiation absorbée
– diminution de la conductance stomatique et cuticulaire – réduction de la radiation absorbée – réduction des surfaces évaporantes	– ajustement osmotique
Tolérance à un potentiel hydrique bas	● Maintien du volume
● Maintien de la turgescence	– augmentation de l'élasticité
– ajustement osmotique – augmentation de l'élasticité	**Tolérance à la déshydratation**
● Tolérance à la dessiccation	● Tolérance protoplasmique
– tolérance protoplasmique	

une turgescence nulle des cellules de garde, elle-même liée à la perte de turgescence des tissus environnants (BOYER, 1976). A ce stade, l'activité photochimique des chloroplastes n'est que légèrement altérée (BOYER et POTTER, 1973).

Selon HSIAO (1973), l'élongation cellulaire est directement dirigée par la turgescence P, probablement parce que cette pression est nécessaire à l'écartement des microfibrilles de la paroi pectocellulosique. ZIMMERMANN (1978) réaffirme cette hypothèse et ajoute que la turgescence contrôle aussi l'absorption des solutés nécessaires à la croissance en régulant les échanges membranaires de K^+. BOYER (1968, 1970) met en évidence un seuil critique de turgescence positive au-dessous duquel l'élongation cellulaire est inhibée, ce que confirment CLELAND (1971) et GREEN *et al.* (1971). La division cellulaire, intrinsèquement moins sensible, n'en reste pas moins dépendante des variations de turgescence, puisque l'élongation est préalable à toute division cellulaire (HSIAO, 1973).

Le rôle de la turgescence dans le contrôle de l'expansion cellulaire a été récemment remis en cause par divers auteurs. TERMAAT *et al.* (1985), GOLAN *et al.* (1986) et PASSIOURA (1988) observent une réduction de la croissance ou même une fermeture des stomates malgré le maintien de la turgescence foliaire. Cependant, les conditions expérimentales particulières (pression exercée sur le compartiment racinaire) laissent présager de notables modifications artificielles du métabolisme, principalement au niveau de la synthèse racinaire de cytokinines et d'acide abscissique, et remettent difficilement en cause le rôle de la turgescence en conditions naturelles. TURNER (1986) rapporte aussi des exemples où la croissance n'est pas linéairement liée à la turgescence. A nos yeux, l'ensemble de ces travaux suggère qu'il n'y a pas de relation d'équivalence entre la turgescence et la croissance. Autrement dit, une turgescence positive constitue une condition nécessaire mais non suffisante de la croissance. Dans le cadre qui nous intéresse, l'alimentation hydrique de la plante reste, par définition, le premier facteur limitant ; et la perte de turgescence, la cause originelle de l'inhibition de la croissance.

Les relations de P avec RWC et ψ confirment la pluralité du potentiel hydrique pour un état physiologique donné. Ainsi les travaux relatifs à l'ajustement osmotique sur le riz et sur diverses espèces fourragères montrent-ils que l'annulation de P se réalise à des potentiels hydriques différents chez les plantes stressées et non stressées, mais pour des teneurs relatives en eau identiques (CUTLER *et al.*, 1980 ; WILSON *et al.*, 1980 ; WILSON et LUDLOW, 1983). Ces résultats rejoignent ceux de KAISER (1982) et FLOWER et LUDLOW (1986). Ils s'expliquent par la relation directe existant entre RWC et P :

$$dP = \varepsilon \frac{dV}{V}$$

où :

V = volume ;

ε = module d'élasticité volumétrique.

Une autre utilisation apparemment justifiée du potentiel hydrique concerne l'étude de la circulation d'eau dans le système sol-plante-atmosphère, par application du modèle électrique à la plante (VAN DEN HONERT, 1948) :

$$\Delta\psi = rQ$$

où :

– $\Delta\psi$ = différence de potentiel hydrique ;

– r = résistance hydraulique ;

– Q = flux d'eau.

Cependant, PASSIOURA (1984) montre l'inadéquation du modèle dès lors que des quantités substantielles de composés organiques ou minéraux se trouvent solubilisées dans l'eau. Le flux de sève peut alors s'effectuer contre un gradient de potentiel. En réalité, et conformément à la théorie du flux de masse *(mass flow)* émise par MUNCH, le transfert de sève est dirigé par un gradient de pression hydrostatique (SINCLAIR et LUDLOW, 1985). Reprenant la théorie du flux de masse, LANG (1983) exprime l'idée que la translocation est directement régulée par la turgescence et que l'ion potassium y joue un rôle central.

Toutes ces données se recoupent d'une manière cohérente et révèlent une signification biologique faible, sinon inexistante, du potentiel hydrique. En revanche, la turgescence, et RWC, qui lui est liée, interviennent d'une manière prépondérante dans tous les processus physiologiques liés à la croissance : photosynthèse, élongation cellulaire, transport des substances.

Ambivalence de quelques mécanismes d'adaptation

KRAMER (1980) définit l'adaptation comme une modification héréditaire de structures ou fonctions, qui augmente la probabilité de l'organisme à survivre et se reproduire dans un environnement particulier. Dans une optique agronomique, la simple perpétuation de l'espèce n'est pas suffisante et il convient de prendre en compte sa capacité à produire. Un mécanisme adaptatif à la sécheresse est donc pour nous tout caractère qui tend à minimiser la perte de croissance et de rendement lorsque l'eau devient limitante. Cela nous amène à définir deux états fondamentaux de la plante : l'état productif, pour lequel les facteurs de production sont fonctionnels, et l'état de survie, caractérisé par une altération plus ou moins avancée des facteurs de production et par la mise en place de dispositifs de survie.

Les mécanismes d'esquive et de maintien de l'absorption d'eau (tableau) sont étroitement associés à la préservation de l'état productif. En revanche, d'autres mécanismes, adaptatifs au sens écologique de KRAMER (1980), ne semblent pas automatiquement transposables dans le cadre agronomique. Il s'agit de la réduction des pertes d'eau, de l'ajustement osmotique et de la tolérance à la dessiccation.

La réduction des pertes d'eau

La régulation stomatique constitue le principal mécanisme de contrôle instantané des pertes en eau. La chute de la transpiration, qui suit la fermeture stomatique, favorise le rééquilibrage du bilan hydrique de la plante. Néanmoins, cet effet bénéfique n'est pas sans contreparties. A la chute de la transpiration correspond une inhibition de l'assimilation chlorophyllienne, qui affecte la productivité (JONES *et al.*, 1981). D'autre part, comme il a déjà été signalé, la fermeture complète des stomates intervient à la perte de turgescence foliaire, seuil à partir duquel les principales fonctions physiologiques sont altérées. De plus, la fermeture des stomates s'accompagne d'une accumulation d'acide abscissique (PIERCE et RASCHKE, 1980 ; ZEEVAART et CREELMAN, 1988), signal d'entrée en vie latente de la feuille. Chez le blé, cet acide abscissique foliaire migre vers l'épi, où il induit la stérilité des épillets, même lorsque l'épi est encore turgescent (MORGAN et KING, 1984). Enfin, la fermeture prolongée conduit, par l'élévation de la température foliaire, à des dégradations parfois irréversibles du matériel cellulaire : altération de la structure des thylakoïdes chloroplastiques (JONES *et al.*, 1981), rupture des membranes protoplasmiques (COWAN et FARQUHAR, 1977).

L'intérêt agronomique du contrôle stomatique des pertes d'eau est donc équivoque. Si la fermeture des stomates permet une réduction effective de la transpiration, elle signe l'entrée en état de survie de la plante, avec une altération plus ou moins irréversible de la machinerie productive. D'une manière pratique, une fermeture stomatique précoce ne doit pas être vue comme une protection efficace contre la déshydratation — puisqu'elle est au contraire symptomatique d'une dégradation avancée du statut hydrique —, mais comme une incapacité de l'espèce ou de la variété à maintenir un état d'hydratation des tissus favorable à la productivité.

D'autres mécanismes reconnus de limitation des pertes d'eau présentent la même ambiguïté. L'accélération de la sénescence foliaire réduit les surfaces transpirantes au cours du cycle cultural, mais provient d'une accumulation intense d'acide abscissique et résulte de la mise en vie latente prolongée de la plante. Si une sensibilité élevée à l'abscission peut être retenue comme critère adaptatif, la question demeure cependant posée quant à la stratégie générale de la plante : fort développement foliaire associé à une sensibilité élevée à l'abscission ou développement réduit sans recours aux mécanismes de survie ?

De même, l'enroulement foliaire, notamment chez le riz, constitue un moyen de limiter les pertes d'eau en réduisant la radiation absorbée (TURNER, 1986). Cependant, chez le riz, on observe une forte corrélation négative entre RWC et la note d'enroulement (RAISSAC et MOREIRA, 1985) ou entre ψ et la note d'enroulement (HSIAO *et al.*, 1984). L'enroulement s'effectue consécutivement à une dégradation de l'état hydrique, et suit la perte de turgescence des cellules bulliformes (BOIS *et al.*, 1987). Comme les autres mécanismes déjà cités, il intervient trop tardivement pour être de réel intérêt agronomique. Son apparition précoce est symptomatique d'un déséquilibre rapide du bilan absorption-transpiration d'eau de l'espèce ou de la variété, et non d'une hypothétique prévention.

L'ajustement osmotique

De la relation $\psi = \pi + P$ il vient que toute décroissance de π parallèle à celle de ψ permet le maintien de la turgescence P. L'ajustement osmotique consiste, lorsque ψ décroît, en une accumulation active de solutés dans les cellules, distincte du simple phénomène de concentration passive due à la perte d'eau (JONES *et al.*, 1981).

L'abondante littérature sur le sujet conclut que l'ajustement osmotique permet le maintien de la turgescence à des potentiels hydriques inférieurs, ce qui en soi est exact, mais qui n'implique pas une amélioration de la tolérance, comme il est généralement admis. En effet, si l'on décompose l'abaissement de π en ses deux facteurs — concentration passive par perte d'eau et active par accumulation de solutés —, il est naturel de constater que l'annulation de la turgescence ait lieu à des ψ inférieurs, puisque le processus d'ajustement osmotique, en s'ajoutant à la simple perte d'eau, accélère la diminution de π et provoque donc un abaissement supplémentaire de ψ. Si l'on utilise RWC comme référence de l'état hydrique, on observe que la relation RWC/π est biphasique et qu'il y a, durant la phase d'accumulation active de solutés, un maintien complet de RWC avec l'abaissement de π (WRIGHT *et al.*, 1983*b*). Autrement dit, l'ajustement osmotique intervient dans ce cas sans modification de l'état hydrique.

De plus, rien n'autorise à affirmer que l'ajustement osmotique permet le maintien de la turgescence. Il est beaucoup plus probable que le lien de cause à effet s'établisse dans le sens opposé, c'est-à-dire que le maintien d'une turgescence partielle soit responsable de l'accumulation de solutés. Les arguments qui étayent cette hypothèse sont les suivants :

– dans l'intervalle entre la turgescence nulle, P = 0, qui marque la chute de la photosynthèse par fermeture des stomates, et la turgescence critique d'élongation, Pc, valeur minimale de turgescence nécessaire à l'élongation, apparaissent des conditions particulières. Il y a maintien de l'assimilation chlorophyllienne, de l'absorption d'eau et des minéraux, du transport des assimilats, mais il y a inhibition partielle ou totale de la croissance. On est donc en présence d'un système ouvert sans expansion, dans lequel le bilan entrées-sorties est largement positif, ce qui résulte obligatoirement en une accumulation de composés minéraux et/ou organiques. Un contre-exemple vient à l'appui de cette hypothèse : chez le niébé, à une fermeture stomatique plus sensible au déficit hydrique que ne l'est la croissance foliaire (NAGARAJAH et SCHULZE, 1983) correspond une absence d'ajustement osmotique (SHACKEL et HALL, 1983). En revanche, chez les espèces cultivées qui présentent le mécanisme d'ajustement osmotique (blé, riz, tournesol, etc.), la

réduction de la croissance foliaire est antérieure à la fermeture des stomates. Dans le premier cas, Pc = 0, dans le second cas, Pc a une valeur supérieure à 0 (strictement) ;

– MUNNS et WEIR (1981) calculent que, chez le blé, l'accumulation de sucres solubles ne peut provenir d'une hydrolyse des réserves. En effet, la baisse de 0,1 MPa de la pression osmotique correspondrait à l'hydrolyse de 4 % de la matière sèche, et la réduction de l'utilisation des carbohydrates, due à la diminution du taux de croissance, explique pleinement l'élévation des teneurs en sucres ;

– WILSON *et al.* (1980), FORD et WILSON (1981) et WILSON et LUDLOW (1983), travaillant sur quatre espèces fourragères, observent que l'ajustement osmotique n'intervient pas au début du cycle de dessèchement mais seulement dans la seconde moitié de ce cycle, lorsque la croissance est ralentie ou inhibée. De plus, l'accumulation de solutés atteint un plateau après 22 jours, alors que la réhydratation n'est effectuée qu'au 37e jour. Les auteurs concluent que « la limitation de l'ajustement osmotique est associée à l'inhibition de la plupart des fonctions métaboliques qui suivent la perte permanente de la turgescence ».

Ces résultats signifient que l'ajustement osmotique se réalise par le maintien d'une turgescence partielle (Pc > P > 0), qui implique la préservation de l'assimilation chlorophyllienne et la réduction plus ou moins marquée de la croissance. Sa limite est définie par l'inhibition de la photosynthèse et des principales fonctions physiologiques associées à la fermeture complète des stomates, lorsque la turgescence s'annule. Cette approche permet d'expliquer aussi pourquoi l'ajustement osmotique ne se manifeste pas lors d'un dessèchement rapide (JONES et RAWSON, 1979) : la phase très brève pendant laquelle la plante se situe dans l'intervalle de turgescence [0, Pc] n'autorise pas l'expression du phénomène.

Les travaux de WRIGHT *et al.* (1983*a*), WRIGHT et SMITH (1983) et WRIGHT *et al.* (1983*b*) apportent quelques informations complémentaires. Ces auteurs, comparant deux variétés de sorgho (E 57 et TX 671) soumises à la contrainte hydrique, observent au champ les comportements suivants :

– un ajustement osmotique plus marqué chez E 57 ;

– une plus forte allocation d'assimilats aux racines chez E 57 ;

– un système racinaire plus profond et plus dense à toutes les profondeurs chez E 57 ;

– une chute du rapport ETR/ETM, qui intervient lorsque 90 % de la réserve utile est épuisée chez E 57, et à seulement 55 % d'utilisation de la réserve utile chez TX 671.

En revanche, lorsque les plantes sont cultivées en pots, les auteurs n'observent aucune différence dans l'ajustement osmotique des deux variétés. Cela signifie que la culture en pots de dimensions réduites, en réprimant l'expression de différences intervariétales au niveau racinaire, supprime l'avantage de E 57, qui se comporte alors comme TX 671. Au champ, le système racinaire plus performant de E 57 permet un approvisionnement prolongé en eau, un maintien plus tardif de la turgescence, d'où un ajustement osmotique plus accentué.

La puissance du système racinaire ne suffit pas à expliquer tous les cas de différences intervariétales d'ajustement osmotique, comme le montrent les résultats de MORGAN *et al.* (1986) et JOHNSON *et al.* (1984) obtenus sur des variétés de blé cultivées en pots. Les auteurs ne donnent malheureusement pas d'information sur les croissances aériennes des variétés et leurs possibles répercussions sur l'économie de l'eau. Ici pourrait intervenir la valeur de la turgescence critique d'élongation, Pc. Si cette valeur est élevée, la feuille se situera fréquemment dans l'intervalle [0, Pc] et il en résultera un fort ajustement osmotique. Si Pc tend vers 0, l'accumulation de solutés en phase de croissance réduite ne peut s'effectuer et l'ajustement osmotique tend lui aussi vers 0 (cas du niébé). Des différences intervariétales de Pc peuvent donc expliquer les comportements variétaux divers observés dans des cultures en pots.

Finalement, chez des espèces ou variétés présentant une turgescence critique élevée (Pc), il y aura, outre un ajustement osmotique marqué, une rapide réduction de l'expansion foliaire sous conditions hydriques précaires. Il en résultera une limitation des surfaces transpirantes de nature véritablement adaptative, puisque associée au maintien de la turgescence et non à son annulation. De plus, l'accumulation aérienne de solutés peut profiter à la croissance du système racinaire, dont la turgescence reste probablement supérieure à celle de la feuille. Les résultats de SHARP et DAVIES (1979) et de WRIGHT *et al.* (1983*a*) sur la modification du rapport partie aérienne/racines associée à l'ajustement osmotique vont dans ce sens. Dans ces conditions, l'ajustement osmotique, dont l'ampleur est définie par le seuil de turgescence critique, Pc, pourrait être corrélé non seulement à une réduction adaptative des surfaces transpirantes mais aussi à une forme de plasticité morphologique.

La tolérance à la dessiccation

Sous stress hydrique sévère, la plante devient incapable d'équilibrer le bilan absorption-transpiration d'eau. Les stomates demeurent en permanence fermés, excepté pendant de très courtes périodes matinales et vespérales. La plante s'expose alors aux risques de chocs osmotiques et surtout thermiques. La perte d'eau, élevée, entraîne une surconcentration en ions et composés solubles des compartiments cellulaires. Dans le même temps, la thermorégulation n'est plus assurée par la transpiration stomatique et l'échauffement excessif conduit à une dénaturation des protéines, notamment enzymatiques, et à une rupture des membranes cellulaires (VIEIRA DA SILVA, 1976). Dans de telles conditions, le recours à des espèces ou variétés présentant une forte résistance protoplasmique peut constituer un caractère adaptatif intéressant. Il convient cependant de remarquer que cet ultime mécanisme de protection n'intervient que lors de sécheresses extrêmes, qui plongent la plante en état de survie prolongé et

qui affectent profondément les facteurs de productivité. Dans des situations agronomiques qui imposent à la plante la mise en jeu de tels processus, la probabilité d'un rendement satisfaisant est très faible. Il semble alors plus sensé d'admettre l'inadaptation agricole — et non écologique — de l'espèce ou de la variété aux conditions données. Notons enfin que la résistance protoplasmique est présente à un haut degré chez les plantes peu évoluées poïkilohydres. L'introduction de ce caractère chez les plantes supérieures homéohydres constitue une véritable régression évolutive.

Stratégie de la plante face à la sécheresse

Les recherches menées sur l'adaptation à la sécheresse se sont concentrées sur les relations hydriques et ont quelque peu délaissé l'étude d'une stratégie générale de la plante. Il est symptomatique que soient classées comme mécanismes adaptatifs des réponses aussi opposées que la fermeture stomatique, provenant de la perte de turgescence, et l'ajustement osmotique, lié au maintien de cette turgescence. La question finalement essentielle, et peu souvent abordée, est de savoir si l'adaptation passe par la préservation de la croissance ou par son arrêt, ou si la réponse peut être modulée en fonction des types de sécheresse.

Différents éléments sont à considérer pour répondre à cette question.

Evolution, homéohydrie et évitement

Comme il a déjà été signalé, l'unique réponse évolutive du règne végétal à la contrainte hydrique est l'homéohydrie.

Chez les plantes peu évoluées poïkilohydres, le statut hydrique fluctue en étroite dépendance avec les conditions hygrométriques du milieu. Toute période de sécheresse se traduit par une forte déshydratation des cellules et un arrêt de l'activité métabolique. Il en résulte une croissance lente et fractionnée. En outre, la tolérance à la dessiccation présente chez ces plantes ne concerne que la mise en place de protections contre une dégradation irréversible du matériel cellulaire, et nullement une capacité à fonctionner et croître sans l'apport d'eau (comme le laisserait supposer l'emploi du terme tolérance).

En revanche, chez les plantes homéohydres, dont font partie toutes les plantes supérieures cultivées, les variations de l'état hydrique interne sont minimisées par rapport aux fluctuations hygrométriques externes. En l'absence de pluie, et jusqu'à une certaine limite, la teneur en eau cellulaire se maintient assez constante et favorable au déroulement normal de l'activité métabolique, ce qui permet une croissance soutenue et continue, même dans les écotypes soumis à la sécheresse. Cette adaptation est due au développement de structures spécialisées dans l'approvisionnement en eau (racines, tiges, appareil vasculaire). BEGG (1980) fait justement observer que, tandis que très peu de changements sont intervenus dans les processus métaboliques au cours des deux derniers milliards d'années — et que, notamment, 93 % des enzymes des eucaryotes sont présentes chez les protocaryotes —, les profondes différenciations morphologiques apparues durant cette même période indiquent un champ de recherches beaucoup plus prometteur pour l'adaptation aux conditions sèches.

Ainsi, la réponse adaptative à la sécheresse est caractérisée par l'homéohydrie. Elle s'exprime par les mécanismes morphologiques d'évitement, qui tendent à équilibrer l'offre et la demande en eau sous stress hydrique afin de protéger les cellules de la déshydratation et de favoriser le maintien de la croissance.

Croissance et productivité

Dans le cadre agronomique, l'adaptation écologique à la sécheresse — qui ne concerne que la survie et la perpétuation de l'espèce — est insuffisante. L'objectif de la culture est la production rentable d'un produit consommable ou commercialisable.

Sous stress hydrique, lorsque la plante perd la capacité d'équilibrer son bilan hydrique et que sa turgescence s'annule, elle passe de l'état productif à l'état de survie. Si la phase est brève, la conséquence est un arrêt momentané de la croissance. Si la phase est plus longue, la plante souffre d'une véritable asphyxie, puisque les échanges avec le milieu sont coupés et les fonctions physiologiques inhibées. Outre l'arrêt de croissance, il en résulte une altération irréversible du matériel cellulaire ainsi qu'une modification de l'équilibre hormonal, qui va affecter la croissance et le développement ultérieurs de la plante : accumulation d'acide abscissique et inhibition de la synthèse d'auxines et cytokinines, qui s'effectue dans les méristèmes aériens et racinaires actifs.

D'autre part, le rendement est défini par la relation :

$$R = RB \times IR$$

où :

- R = rendement ;
- RB = rendement biologique ;
- IR = indice de récolte.

La croissance pondérale (estimée par le rendement biologique RB) est donc une composante essentielle du rendement, puisque l'indice de récolte est un caractère spécifique et variétal relativement stable en conditions normales. Toute réduction de la croissance a un effet proportionnel sur le rendement, lorsque l'indice de récolte n'est pas modifié. De plus, le ralentissement de la croissance peut affecter l'indice de récolte lui-même, par l'intermédiaire du déséquilibre hormonal qu'il engendre.

En définitive, le recours à l'état de survie présente deux aspects fondamentalement négatifs :

– d'un point de vue évolutif, il révèle l'inadaptation de l'espèce ou de la variété cultivée homéohydre aux conditions sèches ;

– d'un point de vue agronomique, il est le facteur responsable des pertes de rendement sous déficit hydrique.

La stratégie du maintien de la turgescence

L'adaptation agronomique à la sécheresse doit donc être considérée comme l'aptitude de la plante à minimiser le recours à l'état de survie sous conditions hydriques limitantes, soit plus précisément comme la capacité à maintenir une turgescence positive.

L'hypothèse que nous avons émise sur le rôle de la turgescence critique d'élongation, Pc, nous amène à définir, d'une manière très schématique, trois états distincts de l'appareil aérien de la plante suivant la valeur de sa turgescence P.

• P > Pc : état productif, croissance et développement actifs.

• Pc > P > 0 : état semi-productif, domaine de l'ajustement osmotique pour lequel la croissance est ralentie ou inhibée tandis que l'ensemble des fonctions physiologiques reste intact.

• P = 0 : état de survie, avec inhibition des fonctions physiologiques et, à long terme, asphyxie de la plante.

La réponse de la plante à la sécheresse sera donc conditionnée par la valeur de la turgescence critique d'élongation, Pc. Si Pc est proche de 0, la plante passera quasiment sans transition d'une phase de pleine croissance à l'état de survie. Si Pc est au contraire de valeur élevée, un léger déficit hydrique suffira à ralentir la croissance sans affecter l'ensemble des fonctions physiologiques. Il y aura, dans ce cas, une limitation véritablement adaptative des surfaces transpirantes (les feuilles étant les premiers organes exposés au déficit hydrique).

La turgescence critique se comporte finalement comme un « sensor » de la sécheresse. Plus Pc sera élevée, plus le détecteur sera sensible. Le choix d'un détecteur plus ou moins sensible sera fonction du type de sécheresse s'appliquant au cours du cycle cultural. Considérons, par exemple, deux régimes hydriques, A et B.

– A : pluviométrie du cycle très limitante, distribution régulière, sol sableux à faible capacité de rétention (réserve utile basse) ;

– B : pluviométrie du cycle excédentaire, distribution irrégulière, sol argileux à forte capacité de rétention (réserve utile élevée).

Dans le régime A, l'eau est déficitaire tout au long du cycle. L'ajustement de la demande transpiratoire à une offre très réduite passe par une forte limitation de l'expansion foliaire et nécessite donc un seuil Pc élevé.

Dans le régime B, l'eau est largement disponible tout au long du cycle, hormis durant quelques périodes plus ou moins longues. L'ajustement de la demande transpiratoire à une offre variable passe plus ici par l'exploitation maximale d'une réserve en eau du sol importante (volant de sécurité) que par une limitation des surfaces foliaires, qui réduit la potentialité productive. Dans ces conditions, une valeur élevée de Pc n'est pas nécessaire.

L'approche physiologique de l'adaptation à la sécheresse décrite ici peut être traduite en termes agroclimatologiques. Il s'agira alors de maximiser les rapports pentadaires ETR/ETM au cours du cycle, en jouant sur la valeur de l'un et l'autre des éléments de ce rapport. Dans le régime A, l'eau étant faiblement disponible d'une manière continue, l'ETR ne pourra jamais être élevée et l'on cherchera donc à réduire l'ETM en limitant les surfaces transpirantes. Dans le régime B, on cherchera au contraire à soutenir une ETR élevée pendant les périodes sèches, en maximisant la réserve utile racinaire, c'est-à-dire en favorisant la croissance en profondeur du système racinaire.

Conclusion

Les idées exprimées ici possèdent une implication agronomique simple : face à la sécheresse, l'unique issue offerte à la plante cultivée est la préservation d'un état hydrique compatible avec le maintien de l'ensemble des fonctions physiologiques. La plante doit procéder par évitement et maintenir une turgescence non nulle.

La conséquence directe est que le flux transpiratoire, qui doit être réduit sous contrainte hydrique, doit l'être par une limitation des surfaces évaporantes et non par la régulation stomatique. Il est émis ici l'hypothèse que cette limitation de l'expansion foliaire est dirigée par le seuil de turgescence d'élongation cellulaire, qui pourrait aussi jouer un rôle important dans l'établissement du rapport partie aérienne/système racinaire.

Dans cette optique, l'amélioration variétale pour la résistance à la sécheresse pourrait être menée en trois étapes qui feraient appel aux compétences de l'agroclimatologiste, du physiologiste et du sélectionneur.

• Description des conditions agroclimatologiques de sécheresse et prédiction d'une disponibilité probable en eau au cours des différentes phases du cycle.

• Définition d'une stratégie de développement de la plante, qui ajuste de manière optimale la demande évapotranspiratoire à la disponibilité en eau précédemment déterminée. Caractérisation d'un idéotype de plante.

• Choix des croisements et sélection des lignées à partir des critères physiologiques et agronomiques favorables retenus.

Reçu le 25 février 1991.
Accepté le 5 mai 1991.

Références bibliographiques

BARLOW E.W.R., LEE J.W., MUNNS R., SMART M.G., 1980. Water relations of the developing wheat grain. Aust. J. Plant Physiol., 7 (5) : 519-525.

BEGG J.E., 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. *In :* Adaptation of plants to water and high temperature stress, N.C. Turner, P.J. Kramer Eds, New York, Wiley Interscience, p. 33-42.

BOIS J.-F., DIZES J., LASCEVE G., 1987. Réponse du riz à l'application d'acide abscissique exogène. Fermeture stomatique et enroulement foliaire. C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III, 305 (3) : 449-452.

BOYER J.S., 1968. Relationship of water potential to growth of leaves. Plant Physiol., 43 (7) : 1056-1062.

BOYER J.S., 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol., 46 (2) : 233-235.

BOYER J.S., 1976. Water deficits and photosynthesis. *In* : Water deficits and plant growth, T. Kozlowski Ed., New York, Academic Press, p. 153-189.

BOYER J.S., POTTER J.R., 1973. Chloroplast response to low leaf water potentials. I. Role of turgor. Plant Physiol., 51 : 989-992.

BROOKS A., JENNER C.F., ASPINAL D., 1982. Effects of water deficit on endosperm starch granules and on grain physiology of wheat and barley. Aust. J. Plant Physiol., 9 (3) : 423-436.

CLELAND R., 1971. Cell wall extension. Ann. Rev. Plant Physiol., 22 : 197-222.

COWAN I.R., FARQUHAR G.O., 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *In :* Actes Symp. Soc. Exp. Biol., 31 : 471-505.

CUTLER J.M., SHAHAN K.W., STEPONKUS P.L., 1980. Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. Crop Sci., 20 (3) : 307-310.

FLOWER D.J., LUDLOW M.M., 1986. Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeon pea (*Cajanus cajan*) leaves. Plant, Cell Environ., 9 : 33-40.

FORD C.W., WILSON J.R., 1981. Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. Aust. J. Plant Physiol., 8 (1) : 77-91.

FOREST F., 1984. Simulation du bilan hydrique des cultures pluviales. Présentation et utilisation du logiciel BIP. Montpellier, IRAT, 62 p.

GOLAN T., PASSIOURA J.B., MUNNS R., 1986. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. Aust. J. Plant Physiol., 13 : 459-464.

GREEN P.B., ERICKSON R.O., BUGGY J., 1971. Metabolic and physical control of cell elongation rate. *In vivo* studies in *Nitella*. Plant Physiol., 47 (3) : 423-430.

HSIAO T.C., 1973. Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol., 24 : 519-570.

HSIAO T.C., O'TOOLE J.C., YAMBAO E.B., TURNER N.C., 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Physiol., 75 (2) : 338-341.

JOHNSON R.C., NGUYEN H.T., CROY L.I., 1984. Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Sci., 24 (5) : 957-963.

JONES M.M., RAWSON H.M., 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. Physiol. Plant., 45 : 103-111.

JONES M.M., TURNER N.C., OSMOND C.B., 1981. Mechanisms of drought resistance. *In :* The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. L.G. Palegg, D. Aspinall Eds, New York, Academic Press, p. 15-37.

JORDAN W.R., RITCHIE J.T., 1971. Influence of soil water stress on evaporation, root absorption, and internal water status of cotton. Plant Physiol., 48 (6) : 783-788.

KAISER W.M., 1982. Correlation between changes in photosynthetic activity and changes in total protoplast volume in leaf tissue from hygro-meso and xerophytes under osmotic stress. Planta, 154 : 538-545.

KRAMER P.J., 1980. Drought, stress and the origin of adaptations. *In :* Adaptation of plants to water and high temperature stress. N.C. Turner, P.J. Kramer Eds, New York, Wiley Interscience, p. 7-20.

LANG A., 1983. Turgor-regulated translocation. Plant Cell Environ., 6 (9) : 683-689.

LEVITT J., SULLIVAN C.Y., KRULL E., 1960. Some problems in drought resistance. Bull. Ress. Counc. Isr., Sect. D, 8 : 173-180.

MAY L.H., MILTHORPE F.L., 1962. Drought resistance of crop plants. Field Crop Abstr., 15 (3) : 171-179.

MORGAN J.M., 1980. Possible role of abscisic acid in reducing seed set in water-stressed wheat plants. Nature, 285 (5767) : 655-657.

MORGAN J.M., KING R.W., 1984. Association between loss of leaf turgor, abscisic acid levels and seed set in two wheat cultivars. Aust. J. Plant Physiol., 11 (3) : 143-150.

MORGAN J.M., HARE R.A., FLETCHER R.J., 1986. Genetic variation in osmoregulation in bread and durum wheats and its relationship to grain yield in a range of field environments. Aust. J. Agric. Res., 37 (5) : 449-457.

MUNNS R., WEIR R., 1981. Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. Aust. J. Plant Physiol., 8 (1) : 93-105.

NAGARAJAH S., SCHULZE E.D., 1983. Responses of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. to atmospheric and soil drought. Aust. J. Plant Physiol., 10 (4-5) : 385-394.

PASSIOURA J.B., 1982. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. *In* : Physiological Plant Ecology, II, O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, Ziegler Eds, Berlin, Springer-Verlag, New Series, Vol. 12 B, p. 5-34.

PASSIOURA J.B., 1984. Hydraulic resistance of plants. I. Constant or variable ? Aust. J. Plant Physiol., 11 (5) : 333-339.

PASSIOURA J.B., 1988. Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil. Aust. J. Plant Physiol., 15 : 687-693.

PIERCE M., RASCHKE K., 1980. Correlation between loss of turgor and accumulation of abscisic acid in detached leaves. Planta, 148 (2) : 174-182.

RAISSAC (DE) M., MOREIRA J.A.A., 1985. Agrophysiologie du riz pluvial. Rapport annuel CNPAF-EMBRAPA, Goiania, Brésil, 43 p.

SHACKEL K.A., HALL A.E., 1983. Comparison of water relations and osmotic adjustment in sorghum and cowpea under field conditions. Aust. J. Plant Physiol., 10 (4-5) : 423-435.

SHARP R.E., DAVIES W.J., 1979. Solute regulation and growth by roots and shoots of water stressed maize plants. Planta, 147 (1) : 43-49.

SINCLAIR T.R., LUDLOW M.M., 1985. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. Aust. J. Plant Physiol., 12 (3) : 213-217.

SINGH B.K., JENNER C.F., 1982. Association between concentrations of organic nutrients in the grain, endosperm cell number, and grain dry weight within the ear of wheat. Aust. J. Plant Physiol., 9 (1) : 83-95.

SLATYER R.O., TAYLOR S.A., 1960. Terminology in plant-soil-water relations. Nature, 187 : 922-924.

SWINDALE L.D., BIDINGER F.R., 1981. The human consequences of drought and crop research priorities for their alleviation. *In* : The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. L.G. Palegg, D. Aspinall Eds, New York, Academic Press, p. 2-13.

TERMAAT A., PASSIOURA J.B., MUNNS R., 1985. Shoot turgor does not limit shoot growth of NaCl-affected wheat and barley. Plant Physiol., 77 (4) : 869-872.

TURNER N.C., 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. *In* : Stress physiology of crop plants. H. Mussel, R.C. Staples Eds, New York, Wiley Interscience, p. 343-372.

TURNER N.C., 1986. Crop water deficits: a decade of progress. Adv. Agron., 39 : 1-51.

VAN DEN HONERT T.H., 1948. Water transport in plants as a catenary process. Faraday Discuss. Chem. Soc., 3 : 146-153.

VIEIRA DA SILVA J., 1976. Water stress, ultrastructure and enzymatic activity. *In* : Water and plant life. Lange, Kappen, Schulz Eds, Berlin, Springer-Verlag, p. 208-224.

WILSON J.R., LUDLOW M.M., FISCHER M.J., SCHULZE E.D., 1980. Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. Aust. J. Plant Physiol., 7 (2) : 207-220.

WILSON J.R., LUDLOW M.M., 1983. Time trends of solute accumulation and the influence of potassium fertilizer on osmotic adjustment of water-stressed leaves of three tropical grasses. Aust. J. Plant Physiol., 10 (6) : 523-537.

WRIGHT G.C., SMITH R.C.G., 1983. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. II. Root uptake and water use. Aust. J. Agric. Res., 34 (6) : 627-636.

WRIGHT G.C., SMITH R.C.G., MCWILLIAM J.R., 1983*a*. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. I. Crop growth and yield responses. Aust. J. Agric. Res., 34 (6) : 615-626.

WRIGHT G.C., SMITH R.C.G., MORGAN J.M., 1983*b*. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. III. Physiological responses. Aust. J. Agric. Res., 34 (6) : 637-651.

ZEEVAART J.A.D., CREELMAN R.A., 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. Ann. Rev. Plant Physiol., 39 : 439-473.

ZIMMERMANN U., 1978. Physics of turgor- and osmoregulation. Ann. Rev. Plant Physiol., 29 : 121-148.

Summary

RAISSAC (DE) M. – **Mechanisms of drought adaptation and maintenance of productivity in crop plants.**

After a glance over evolution the author briefly reviews the mechanisms of drought adaptation and the characterization parameters of the water status. The distinction between a productive state and a survival state of the plant leads to discuss the agronomic transposition of some adaptative mechanisms in the ecological sense. It is deduced that for its production the unique way of a crop plant faced with drought is to maintain a water status preserving the integrity of its physiological functions, thereby implying the use of avoidance morphological mechanisms which ensure the plant water balance. The reduction of the transpiration flow must be brought about by an adaptive limitation of the shoot growth, associated with turgor maintenance, and not by a stomatal regulation linked to its suppression. It is assumed here that the critical elongation turgor plays a major role in the process of evapotranspiring area limitation as well as in the osmotic adjustment and morphological plasticity.

Key words: drought, adaptation, avoiding, tolerance, turgor, stomatal regulation, osmotic adjustment.

Resumen

RAISSAC (DE) M. – **Mecanismos de adaptación a la sequía y mantenimiento de la productividad de las plantas cultivadas.**

Después de un breve análisis de la evolución, se hace una reseña de los mecanismos de adaptación a la sequía y los parámetros de caracterización del estado hídrico. La distincción entre el estado productivo y el estado de sobrevivencia de la planta lleva a examinar la transposición agronómica de ciertos mecanismos de adaptación en el sentido ecológico. De ello se deduce que, ante la sequía, la planta cultivada por su producción no tiene más remedio que mantener un estado hídrico que preserve la integridad de sus funciones fisiológicas, lo cual implica la utilización de mecanismos morfológicos de prevención que tienden a equilibrar el balance hídrico de la planta. La reducción del flujo transpiratorio tiene que darse mediante una limitación adaptativa del crecimiento aéreo, asociada con el mantenimiento de la turgencia, y no mediante la regulación estomática, ligada a su anulación. Se propone como hipótesis que la turgencia crítica de la elongación desempeña un papel fundamental en el proceso de limitación de las superficies evapotranspirantes, así como en el ajustamiento osmótico y la plasticidad morfológica.

Palabras-clave : sequía, adaptacíon, prevención, tolerancia, turgencia, regulación estomática, ajustamiento osmótico.