



CR000751

Revue bibliographique
(juin 1996)

Effets de la sécheresse sur le
cotonnier et amélioration génétique de
son adaptation au déficit hydrique

CENTRE D'ETUDES REGIONAL
POUR L'AMELIORATION
DE L'ADAPTATION A
LA SECHERESSE.

J.-M. Lacape

ISRA - CNRA
B.P. 53 EAMBEY SENEGAL
TEL. (221) 73.61.97 - X3.60.50
FAX (221) 73.61.97 - 73.60.52

CERAAS

LACA
AGRO 2

SOMMAIRE

i INTRODUCTION	3
A. GENERALITES	3
1 • Effets des stress environnementaux	3
2 • Sécheresse et stress	3
3 • Stress hydrique et mécanismes d'adaptation	3
B. AMELIORATION DE LA PRODUCTION EN CONDITIONS DE SECHERESSE	4
1 • Facteurs non génétiques de l'amélioration de la production	4
2 • Amélioration génétique par sélection Indirecte sur le rendement	4
3 • Conditions environnementales et sélection	4
4 • Approche physiogénétique de l'adaptation à la sécheresse	4
C. LE COTONNIER	4
1 • Rappels	4
2 • Theme général des effets du déficit hydrique sur le cotonnier et son adaptation	5
II. LES EFFETS DE LA SECHERESSE SUR LE COTONNIER: REPONSES INDUITES	5
A. SECHERESSE ET PRODUCTIVITE	5
1 • Effet global de la sécheresse sur le rendement	5
2 • Stades critiques de sensibilité au déficit hydrique	5
3 • Effets qualitatifs sur la fibre et la graine	
4 • Interactions et parallèles avec d'autres stress environnementaux	5
B. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT	
1 • Effets induits sur la croissance végétative	
2 • Effets induits sur la morphologie du système racinaire	
3 • Effets sur les organes reproducteurs	
C. FONCTIONNEMENT DES SYSTEMES AERIEN ET RACINAIRE	8
1 • Etat hydrique	8
2 • Stomates et échanges gazeux	8
3 • Conductance hydraulique racinaire	
4 • Niveau cellulaire	
5 • Réponse osmotique	10
D ASPECTS BIOCHIMIQUES ET METABOLISME HORMONAL	10
1 • Balance hormonale	11
2 • Protéines et enzymes	10
3 • Amidon	11
4 • Ethylène	11
5 • Osmotum osmoprotectants	11
6 • Lipides et acides gras	11
7 • Phosphate inorganique	12
III. MECANISMES PHYSIOLOGIQUES CARACTERES GENETIQUES D'ADAPTATION	11
A. ESQUIVE DE LA SECHERESSE	11
1 • Précocité de floraison et de production	11
2 • Mise en place de la plante, déterminisme de la floraison	11
B. EVITEMENT DE LA SECHERESSE	12
1 • Réduction des pertes en eau morphologie et anatomie foliaire	12
2 • Réduction des pertes en eau contrôle des échanges stomatiques	12
3 • Contrôle non stomatique des pertes en eau	13
4 • Maintien de l'absorption : morphologie et croissance du système racinaire	13
C. TOLERANCE A LA SECHERESSE	14
1 • Evitement de la déshydratation par ajustement osmotique	14
2 • Tolérance à la dessiccation	14
3 • Maintien de la photosynthèse et réserves glucidiques	15
IV AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION A LA SECHERESSE DU COTONNIER	15
A APPROCHE AGRONOMIQUE	15
1 • Facteurs non génétiques d'amélioration de la production	15
2 • Indicateurs de stress	16
3 • Sélection sur le rendement interactions génotype x sécheresse	16
4 • Modélisation	16
B. EXEMPLES DE PROGRAMMES D'AMELIORATION PHYSIO-GENETIQUE DU COTONNIER	18
C DEVELOPPEMENTS RECENTS DES BIOTECHNOLOGIES	18
1 • Introduction	18
2 • Biologie cellulaire	18
3 • Biologie moléculaire/Génie génétique	18
BIBLIOGRAPHIE	19

I. INTRODUCTION

A. GENERALITES

1. - Effets des stress environnementaux

Face à différentes contraintes **environnementales**, les plantes développent un certain nombre de **symptômes**, que l'on peut regrouper sous le terme de syndrome de stress et on parle de maladie physiologique (Impens, PH024, 1990). De façon synthétique, Baker (in Mauney, OUV14, 1986), dans un schéma dit "unified theory of plant stress", donne une analyse des effets des stress intégrés aux différents niveaux de la plante, et souligne en particulier les interconnexions des mécanismes physiologiques qui régissent les réponses au déficit hydrique, aux manques d'azote et de carbohydrates. Il est reconnu que les stress environnementaux interviennent de façon prépondérante sur les processus liés à la croissance plutôt que sur ceux liés au développement de la plante. Deux plantes sont citées par Hodges (PH068, 1992) comme **faisant en partie exception** à cette règle, il s'agit de la pomme de terre (avec la tubérisation) et du cotonnier (avec le rapport des productions **végétatives** et fructifères et de l'influence de l'environnement sur ce rapport).

2. - Sécheresse et stress

Pour les **cultures** conduites en conditions pluviales sous climat tropical, la disponibilité en eau détermine le **début** et la fin de la saison de culture. Un déficit de cet apport d'eau avec les fluctuations du régime des pluies peut se manifester de diverses façons, et différents types de sécheresse climatique peuvent être rencontrés. On pourra schématiquement **distinguer** deux situations. Dans un cas c'est la longueur du cycle des pluies qui sera un facteur limitant pour la plante et la culture, et dans un autre cas, la plante aura à surmonter des périodes de sécheresse au cours de son cycle de développement. L'intensité de la sécheresse, ou encore sa durée, sont aussi **importantes** à prendre en considération que sa période de manifestation.

3. - Stress hydrique et mécanismes d'adaptation

A une situation de sécheresse, communément acceptée comme une donnée climatique et météorologique, sont associés des **effets** liés à la **contrainte** subie par la plante. La quantification du niveau de **stress hydrique** et l'analyse de la réponse de la plante peut se conduire dans un cadre écologique et la capacité de survie de la plante est alors prise en considération. Dans un contexte agronomique l'aptitude de la plante à répondre à une demande d'évapotranspiration se traduit par un effet sur la **production** et l'impact de la sécheresse peut s'évaluer par le pourcentage de pertes subies par rapport à une plante n'ayant pas subi de stress (Blum in Turner, OUV02, 1980 ; Richards, RS172, 1991).

Les réponses de type pathologique développées par les plantes, doivent être distinguées de celles de nature **adaptative**. Selon la terminologie communément acceptée de Levitt (OUV1 1, 1980), différentes stratégies, **ou mécanismes**, d'adaptation à la sécheresse sont distingués

L'esquive (ou "escape" en anglais) permet à la plante de terminer son cycle avant qu'un déficit en eau du sol et de ses tissus ne se développe. Un développement phénologique rapide, ou encore une plus grande plasticité environnementale seront alors **mis en jeu**.

L'évitement ("avoidance") est défini comme "a drought endurance with high tissue water potential". Il **correspond** donc à la capacité pour la plante d'éviter le dessèchement, en **maintenant** dans ses tissus une turgescence et une hydratation élevées. Les **mécanismes** d'évitement impliqueront, soit une réduction des pertes en eau au niveau des feuilles, soit un maintien de l'absorption hydrique par des adaptations du système racinaire. A ces deux types de comportements, on associe des stratégies dites conservatrice et dépensière (en anglais "water **savers**" et "water spenders").

La **tolérance** sera l'aptitude pour la plante à surmonter des périodes de sécheresse en tolérant une **baisse** de teneur en eau de ses tissus. On peut **distinguer** dans ce cas la tolérance avec un maintien de la turgescence d'une part, et la tolérance à la **dessiccation** d'autre part. L'ajustement osmotique ainsi que l'élasticité cellulaire contribueront au maintien du potentiel de **turgescence**. L'ajustement osmotique s'assimile ainsi à un processus d'évitement de la déshydratation (Turner, XX02, 1986). A un **niveau** cellulaire la tolérance à la **dessiccation** résulte d'une capacité à atténuer les effets de dégradation et de dénaturation des structures cellulaires et membranaires ; elle est appelée le plus souvent tolérance protoplasmique.

Ludlow (RS282, in OUV16 1989) tente de situer les espèces cultivées par rapport à ces stratégies. Il place le coton, au même titre que l'arachide, le blé ou la plupart des plantes C4 parmi les **espèces** développant une stratégie de tolérance à la déshydratation, tandis que parmi les autres cultures tropicales, le niébé et le sorgho sont des espèces à stratégie dite **d'évitement**.

Passtoura (RS358, 1986) recommande que l'analyse de tout caractère adaptatif présumé ne soit conduite que dans le cadre de son incidence sur l'un ou l'autre des 3 facteurs définissant l'expression du rendement final : l'indice de récolte, l'efficacité d'utilisation de l'eau, ou la quantité d'eau transpirée.

Certains mécanismes adaptatifs **pourront** avoir un coût associé en terme de production (Turner, RS010, 1979). De Raissac (RS201, 1992) souligne en particulier le rôle **équivoque** des mécanismes de limitation des pertes en eau, tels que la régulation stomatique ou les **ajustements** jouant sur la surface foliaire. Une contradiction apparente apparaît également entre une stratégie de limitation des pertes en eau par la fermeture stomatique d'une part, et la capacité à maintenir la turgescence et donc l'ouverture **stomatique** plus longtemps grâce à l'ajustement osmotique.

La **réponse** de la plante à une **contrainte** doit aussi considérer le passé de celle-ci. Le phénomène d'endurcissement au stress hydrique de plantes ayant déjà subi une telle contrainte a été fréquemment montré (Biolorai, RS01 5, in OUV1 9, 1983).

B. AMELIORATION DE LA PRODUCTION EN CONDITIONS DE SECHERESSE

1. - Facteurs non génétiques de l'amélioration de la production

Une fois reconnu l'impact d'un facteur environnemental sur le rendement, et avant d'aborder l'amélioration du matériel végétal, une première approche consiste à atténuer ou retarder les effets du déficit hydrique sur la productivité par différentes techniques et adaptations du système de production et de la conduite de la culture. Cette approche relève souvent d'une recherche d'esquive de la sécheresse au niveau de la culture et de la plante. Un certain nombre de ces techniques utilisées en culture cotonnière sont données au chapitre IV. 1.

2. - Amélioration génétique par sélection indirecte sur le rendement

Blum (Ouv09, 1988) rappelle que l'approche la plus largement utilisée d'une sélection pour le rendement et sa stabilité environnementale est empirique et biométrique. Cette méthode, qui n'est pas associée à une définition précise de l'environnement, s'appuie essentiellement sur la mise en évidence d'interactions génotype x environnement (GxE). Les sélectionneurs utilisent différents modèles d'interprétation, qui permettent d'évaluer la performance des variétés au travers de leur stabilité et de leur adaptabilité. Les génotypes montrant une forte Interaction GxE, ou encore une stabilité verticale importante, présenteront une moindre baisse de rendement sous des conditions environnementales défavorables. Des formules permettant de calculer des index de sensibilité génotypique sont rappelées par Fernandez (RS366, 1993). Celles-ci intègrent dans leur calcul les productions relatives d'un génotype sous différentes conditions environnementales.

3. - Conditions environnementales et sélection

La conduite d'un programme d'amélioration génétique pour une meilleure adaptation à la sécheresse, et les conditions environnementales imposées durant le processus de sélection peuvent répondre à différentes approches, ou "breeding philosophies", rappelées par Blum (RS307, 1979). La recherche de l'expression du rendement potentiel sous conditions optimales n'apparaît pas toujours contradictoire avec la recherche d'une bonne adaptation à des conditions de stress. Blum souligne néanmoins qu'il y a une limite biologique à la recherche d'une large adaptation, et qu'il existe certainement une contradiction entre le rendement potentiel et l'adaptation.

4. - Approche physiogénétique de l'adaptation à la sécheresse

La nécessité d'une approche associant la physiologie à la génétique a souvent été soulignée (Quisenberry in Mauney, Ouv14 1986 ; Richards, RS172, 1991 ; Blum, RS380, 1992). Cette démarche physiogénétique, encore rarement conduite, devra répondre à un certain nombre de questions rappelées par Annerose (TH002, 1990) et Khalfaoui (RS108, 1990). Celles-ci portent sur : la définition des formes de sécheresse rencontrées, les stades critiques de sensibilité de l'espèce considérée, la variabilité génétique de ou des caractères physiologiques adaptatifs, la mise au point de tests de sélection simples, la génétique des caractères (variabilité mode d'hérédité et corrélations génétiques), et enfin les méthodes de sélection appropriées. L'importance des conditions expérimentales d'étude a été montrée par Davies (RS117, 1977) et Radin (RS189, 1992) qui notent par exemple la différence de sensibilité stomatique de cotonniers en fonction des conditions de culture en pots ou en champ.

Une approche pour une sélection de type récurrente a été développée par plusieurs auteurs (Khalifaoui, RS004, 1985 ; Blum, Ouv09, 1988 ; Fousseil, RS143, 1991). Un schéma de sélection récurrente dite divergente - convergente est décrit par Khalfaoui (RS108, 1990), dans lequel les phases de screening sur la productivité au champ d'une part, et sur les caractères physiologiques adaptatifs en conditions contrôlées d'autre part, sont dissociées.

L'élaboration d'un index de sélection associé à la conduite d'une sélection multicritères portant aussi bien sur des caractères morphologiques que physiologiques, apparaît être la meilleure démarche pour une amélioration de l'adaptation à la sécheresse. Blum (Ouv09, 1988) donne les exemples de tels programmes conduits sur le blé en Israël, sur le maïs au CIMMYT au Mexique ou sur le riz aux Philippines.

C LE COTONNIER

1. - Rappels

Les cotonniers cultivés appartiennent au genre *Gossypium* et sont rattachés à 4 espèces : *G. hirsutum*, *G. barbadense*, *G. arboreum* et *G. herbaceum*. Il existe une trentaine d'espèces sauvages, ainsi que de nombreux types et races.

Les centres d'origine et de diversification des deux espèces (tétraploïdes) les plus cultivées *G. hirsutum* et *G. barbadense* se trouvent sur le continent Centre et Sud américain. La répartition géographique des types exotiques apparentés à ces deux espèces correspond à des environnements très variables, souvent caractérisés par des situations extrêmes de température, de sécheresse ou de salinité. Beaucoup de ces types, prospectés de façon systématique ces dernières années, ont été trouvés dans des environnements qui peuvent être qualifiés de xérophytiques.

Les deux espèces diploïdes *G. arboreum* et *G. herbaceum* cultivées sur le continent asiatique ont des potentiels de production bas mais montrent par différents caractères des aptitudes à mieux résister à la sécheresse, que les deux espèces tétraploïdes *G. hirsutum* et *G. barbadense*. Il s'agit par exemple de la pilosité foliaire ou de la capacité de développer un enracinement profond. Des exemples de comparaisons entre *G. arboreum* et *G. hirsutum* sont donnés par Potlike (SR044, 1988) et Reddy (SR074, 1989).

Hearn (RS048 in Ouv05, 1984) cite 3 caractères intrinsèques au genre *Gossypium* qui lui confèrent une capacité d'adaptation à de fortes conditions environnementales. Il s'agit : d'une croissance par nature indéterminée, d'une capacité importante d'ajustement osmotique, et d'un système racinaire avec un pivot robuste et de faible résistance hydraulique axiale.

À l'échelle de quelques décennies, les progrès accomplis par l'amélioration variétale ont été considérables. Néanmoins, les variétés modernes hautement productives et de haute qualité technologique, ont perdu de leurs ancêtres la capacité à résister à un certain nombre d'agressions du milieu. Le potentiel apporté par les types sauvages et exotiques comme source génétique potentielle de caractères intéressants est encore peu utilisé.

Les travaux de sélection conduits actuellement au Texas ou au Brésil (voir chapitre IV.B) visent à exploiter la meilleure tolérance à la sécheresse de types exotiques pérennes (Mc Michael, RS022, 1983 ; Vieira Da Silva, RS001, 1984).

2. - Thème général des effets du déficit hydrique sur le cotonnier et son adaptation

Les deux chapitres suivants traitent, d'une part de l'analyse des effets induits de la sécheresse sur le cotonnier à différents niveaux d'organisation et d'autre part des réponses de type adaptatives développées face à un déficit hydrique ainsi que des caractères génétiques identifiés.

Une importante documentation existe sur la physiologie du cotonnier, et l'ouvrage récent "cotton physiology" des auteurs américains Mauney et Stewart, avec près de 2200 références bibliographiques, en témoigne. Aux USA, comme en Israël, en Espagne ou en Australie les thèmes de recherche traitant des relations entre la plante et le facteur hydrique sont le plus souvent abordés en rapport à la gestion de l'irrigation.

Sous conditions tropicales des équipes de recherche d'Inde, du Pakistan et du Brésil principalement, contribuent aux recherches conduites sur ce thème. En Afrique francophone, les travaux sur la physiologie du cotonnier sont restés relativement limités. On peut citer les travaux de Cognée (TH015, 1975) sur l'abscission et sa relation avec l'état physiologique et hormonal, et les contributions de Vieira Da Silva en relation avec l'université Paris 7.

Le Centre d'Etudes Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse (CERAAS), créé en 1989 à Bambey au Sénégal permet à des chercheurs de pays africains d'avoir accès à une infrastructure régionale parfaitement équipée et spécialisée dans le domaine de l'adaptation à la sécheresse des espèces cultivées (Annerose, RS381, 1992).

II. LES EFFETS DE LA SECHERESSE SUR LE COTONNIER: REPONSES INDUITES

A. SECHERESSE ET PRODUCTIVITE

L'analyse des effets des stress sur les plantes cultivées, perçus au niveau de la culture par la production, peut se conduire au 3 différents niveaux d'organisation ("layered system" selon Passioura, PH075, 1979) du peuplement jusqu'à la molécule en passant par la plante, l'organe et la cellule.

1. - Effet global de la sécheresse sur le rendement

Des conditions de déficit hydrique induisent le plus souvent un ralentissement global de la croissance végétative et fructifère, et une baisse des productions de matière sèche aérienne et racinaire.

Au niveau de l'appareil aérien, le ratio des productions sèches fructifère et végétative augmente en conditions de sécheresse ainsi que l'indice de récolte (Howell RS185, 1984 ; Alvarez-Reyna, PH100, 1991 ; Sequeira, RS179, 1992). De même, et comme chez beaucoup d'autres plantes, il a été montré dans des études en conditions contrôlées aussi bien qu'en conditions réelles, sur plantes comme sur plantes adultes que la part du système racinaire relative à celle de l'appareil aérien augmente en réponse à un dessèchement du sol (Wanjura, SRO83, 1972 ; Malik, SR105, 1979 ; Ball, RS269, 1991).

Il faut également rappeler que le cotonnier est fortement sensible à l'excès d'eau (Hearn RS048 in OUV05, 1984).

Le calcul de l'efficacité de l'utilisation de l'eau (en anglais "water use efficiency", WUE) rapporte le rendement en coton graine ou en fibre à la quantité d'eau consommée. Les WUE du cotonnier cités dans la littérature varient le plus souvent entre 0.1 et 0.4 kg de fibre par m³ d'eau (Jordan in Mauney, OUV14, 1986).

Le niveau de stress subi par la plante et la culture peut être évalué par différents indicateurs rappelés au chapitre IV.A).

3. - Stades critiques de sensibilité au déficit hydrique

Les publications définissant des périodes critiques de sensibilité à un déficit hydrique chez le cotonnier, en fonction de son cycle de développement, font état de résultats souvent contradictoires.

Un effet favorable de la sécheresse est relevé dans certaines situations comme par exemple dans le cas de déficits modérés précoces intervenant pendant la formation des boutons floraux et avant la floraison (Howell, RS185, 1984), ou encore dans le cas d'une sécheresse tardive intervenant après l'arrêt de la floraison (De Kock, RS160, 1990 ; Munk, RS278, 1993).

Les phases citées comme étant les plus sensibles en terme de productivité, sont celle de croissance végétative (Anac RS335 1995), de préfloraison (Fowler, RS032, 1985 ; Prieto, RS336, 1995), de début de floraison (Fowler RS032, 1985 ; Reddell, RS044, 1987 ; Nour El Din, RS302 1990), celle correspondant au pic de floraison (Grimes, RS165, 1970), ou encore la phase de capsulaison (De Kock, RS160 1990).

Marani (RS253, 1971) compare différents régimes d'irrigation et souligne qu'un stress intervenant en début de cycle de floraison affectera davantage le nombre de fleurs et de capsules, tandis qu'un stress plus tardif réduira le taux de rétention et la taille des capsules puis les aspects qualitatifs, en même temps qu'il augmentera la vitesse de maturation. Ces aspects sont développés dans les chapitres suivants.

Le caractère indéterminé de la croissance du cotonnier autorise, si les conditions environnementales redeviennent favorables après une période limitante, un redémarrage de la croissance et de la production de sites fructifères.

3. - Effets qualitatifs sur la fibre et la graine

Les caractéristiques technologiques de la fibre et de la graine de cotonnier sont déterminées principalement par le génotype, et dans une moindre mesure par les conditions environnementales.

Les effets d'un déficit hydrique sur ces caractéristiques sont difficiles à étudier en raison de la présence sur une même plante à une même date de capsules et de fibres à différents stades de maturation. Les résultats présentés dans la bibliographie sont souvent divergents.

Sur un plan physiologique, il est reconnu que les fruits sont beaucoup moins sensibles au déficit hydrique que les feuilles. Par exemple les carpelles des capsules vertes transpirent très peu et sont beaucoup moins sensibles à la déshydratation que les feuilles (Stewart in Mauney, OUV14, 1986).

Traité au niveau d'un organe fructifère individuel, la fenêtre de sensibilité la plus grande pour la fibre et la graine correspond à la période comprise entre 15 et 25 jours après l'anthèse (Vigil, RS343, 1995).

En fonction des auteurs et des expérimentations, les effets sur la qualité de la fibre peuvent être marqués (Sequeira, RS263, 1991), faibles (Redell RS044 1987), voir nuls (Malik RS310, 1994). Stewart (in Mauney, OUV14, 1986) rappelle que c'est d'abord la température que le facteur hydrique qui affecte le développement de la capsule et de la fibre. Les deux phases de développement de la fibre, celle d'élongation et celle de dépôts secondaires, ont des températures optimales différentes, respectivement entre 15°C et 23°C et supérieures à 25°C.

Globalement les résultats de plusieurs auteurs s'accordent pour mettre en évidence une baisse de longueur moyenne de la fibre, jusqu'à 2-3 mm dans le cas de stress intervenant pendant la période de floraison (Wanjura, PH043, 1990 ; Cook, RS262, 1991 ; Marur, RS144, 1991 ; Sequeira, RS263, 1991 ; Grimes, RS346, 1994).

Les effets sur la ténacité de la fibre peuvent être négatifs (Wanjura, PH043, 1990 ; Cook, RS262, 1991), ou positifs (Wanjura, RS264, 1991). D'après Grimes (RS346, 1994) qui compare sur *G. barbadense* des niveaux extrêmes de régimes d'irrigation, la ténacité n'est pas affectée.

L'allongement à la rupture est augmenté chez *G. barbadense* (Garrott, RS148, 1990), avec des niveaux croissants de sécheresse au champ.

La maturité et l'indice micronaire sont en général réduits (Sequeira, RS263, 1991).

Les caractéristiques de la graine sont plus sensibles au déficit hydrique que celles de la fibre. Les graines produites par des plantes stressées sont plus petites et moins lourdes (Vigil, RS237, 1992). La teneur en huile est mieux corrélée à la quantité d'eau reçue pendant la phase d'accumulation que la teneur en protéines (Stewart in Mauney, OUV14, 1986). Vigil (RS343, 1995) note que la période de maturation de la graine entre 15 à 20 jours après anthèse, est la plus sensible au déficit hydrique.

Le fait que le poids des graines soit plus sensible au déficit hydrique que celui de la fibre, peut se traduire par une augmentation du pourcentage de fibre avec des conditions de sécheresse (Alvarez-Reyna, PH100, 1991). Grimes (RS346, 1994) note que le pourcentage de fibre baisse dans le cas de situations extrêmes, de fort et de faible niveaux d'irrigation.

La présence de fibres immatures (Vigil RS272 1991) et de graines mal formées sont des causes de défauts ultérieurs pendant les processus de filature et de teinture.

Il est également important de noter qu'une sécheresse accusée pendant la phase de maturation des graines aura une incidence sur leur capacité germinative (Vigil, RS353, 1994 ; Vigil, RS343, 1995).

En conclusion, Stewart (in Mauney OUV14, 1986) souligne que les conditions environnementales les plus optimales pour la croissance de la plante le seront aussi pour la croissance de la fibre.

4. - Interactions et parallèles avec d'autres stress environnementaux

Les différents facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement ont une incidence sur les paramètres de la croissance et du développement. Le facteur hydrique agit ainsi en interaction avec les autres facteurs limitants de la production. La sensibilité relative de plantes en état de stress hydrique face à des attaques de maladies ou d'insectes peut se trouver modifiée, par exemple dans le cas d'une sensibilité accrue à la fusariose (Ragazzi RS362, 1995), ou d'une moindre attractivité de plants stressés pour certains insectes piqueurs (Hake, PH005, 1990).

Il y a des similitudes entre les effets, des hautes températures et ceux de la sécheresse sur les plantes (Ritchie, RS156 in Turner, OUV02 1980) et il est souvent difficile de séparer les effets discrets de ces deux facteurs environnementaux. De même, les mécanismes adaptatifs réduisant les effets du déficit hydrique et améliorant l'efficacité de l'utilisation de l'eau, réduiront souvent aussi les effets de stress dus aux hautes températures.

Parmi les éléments minéraux, l'azote joue un rôle majeur dans l'expression de la production. La déficience azotée montre des similitudes avec le déficit hydrique par ses effets aux différents niveaux d'organisation, jusqu'aux niveaux cellulaires et moléculaires. De nombreux auteurs ont montré les interactions existant entre ces deux facteurs. L'effet positif de l'apport d'azote sur le rendement du cotonnier est plus marqué en conditions hydriques non limitantes (Radin, RS040, 1985). De même, l'azote améliore l'efficacité de l'utilisation de l'eau (Scarsbrook, RS064 1959 ; Staggenborg, RS180, 1992), en particulier par un effet marqué sur la sensibilité stomatique (Radin RS077 1981). L'apport d'azote retarde la fermeture des stomates sans que la concentration en azote foliaire n'intervienne.

Un ratio optimal de 0,2 kg d'N/ha/mm d'eau est donné par Morrow (AG010, 1990) pour une efficacité d'utilisation de l'eau maximale. Radin (PH019 1991) souligne l'importance des conditions expérimentales, et montre que la déficience en azote augmente la conductance hydraulique totale de cotonniers cultivés en champ, contrairement à ce qu'il observe en conditions contrôlées. De façon contradictoire Begonia (RS051, 1986) ne met pas en évidence d'interaction entre l'apport d'azote et le déficit hydrique.

Saxena (RS124, 1980) passe en revue les effets du potassium chez les végétaux, et souligne que cet élément peut également améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau.

Shalevet (RS127, 1986) met en parallèle les effets des stress salin et hydrique, et Bar-Tsur (RS012, 1992) rappelle qu'une réponse de nature adaptative par l'ajustement osmotique intervient pour les 2 types de stress, avec un degré moindre dans le cas du stress hydrique. L'exposition de cotonniers cultivés en conditions de champ ou en conditions contrôlées à un stress salin modéré, induit une meilleure résistance à la carence hydrique grâce à l'ajustement osmotique (Boutellier, RS037, 1986).

L'ozone comme agent de pollution de l'atmosphère (Temple, RS045, 1988) agit aussi en interaction avec le facteur hydrique. Le degré de réduction de la sensibilité à l'ozone de plants ayant subi un stress hydrique, est fonction du niveau de déficit hydrique.

Huhac (RS035 in CIRAD-ISRA, OUV12 1984 ; RS221, 1990) associe une résistance accrue à la carence hydrique à des photopériodes de jours courts ainsi qu'à la présence de radiations rouges pendant la nuit. Ce comportement est expliqué par des modifications physico-chimiques, des membranes, et par une augmentation du degré de saturation des acides gras.

B. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT

1. - Effets induits sur la croissance végétative

La germination de la graine est optimale en conditions de température de sol de 34°C (Hearn RS048 in OUV05, 1984), et elle est ralentie par une baisse de la disponibilité en eau dans le sol.

En conditions de sécheresse, la réduction de la croissance et de l'accumulation de poids sec dans les différentes parties végétatives de la plante se traduit par des baisses de la hauteur des plants, du nombre et de la surface des feuilles. Les sensibilités relatives des organes aériens et racinaires ne sont pas les mêmes, et l'expansion foliaire est plus sensible que l'élongation racinaire (Ball, RS325, 1994).

Bielorai (RS015, in OUV19, 1983), note que le diamètre de la tige, plus sensible que la croissance foliaire, diminue avec un déficit hydrique.

Krieg (RS018, 1983 ; PH143, 1991) souligne que globalement chez le cotonnier, la croissance foliaire est fortement sensible au déficit hydrique, avec des effets plus marqués sur l'initiation et le nombre de feuilles plutôt que sur leur taille individuelle. Cet auteur fait une distinction entre les variétés de croissance plus indéterminée, chez lesquelles l'effet sur le nombre de feuilles est plus marqué, et les variétés de croissance plus déterminée chez lesquelles l'effet sur la surface individuelle est plus marqué. Il existe une flexibilité de l'ajustement de la taille des feuilles en fonction de la disponibilité en eau (Mutsaers, PH037, 1983 ; Hake PH005, 1990). Rosenthal (RS200, 1987) sur la croissance foliaire de cotonniers en pots en fonction des variations de l'eau disponible dans le sol. Le taux de croissance foliaire commence à baisser à partir d'un niveau de 50% de l'eau disponible. Cette observation est confirmée par Turner (RS003, 1986) qui note également que la baisse de l'expansion foliaire est antérieure à celle de l'activité photosynthétique.

Marani (RS021, 1985) rappelle que l'arrêt de la croissance végétative, au travers de la hauteur de la tige ou de la surface foliaire, intervient pour un seuil de potentiel hydrique foliaire variable selon la littérature ; lui-même situe ce seuil entre -2 et 2.5 MPa. Cutler (RS230, 1977) souligne l'influence du passé des plantes. Il constate une altération dans la réponse de cotonniers suite à un préconditionnement par un traitement de sécheresse. La croissance foliaire de plants préconditionnés est maintenue à des niveaux de potentiel hydrique foliaire plus bas.

L'abscission des feuilles concerne les feuilles plus âgées, et elle est plus forte dans le cas d'un stress rapide que dans le cas d'un stress graduel. Elle intervient habituellement après un retour à des conditions normales (Mc Michael, RS166, 1973).

La réponse de parahélianastie des feuilles intervient peu chez le cotonnier. Elle est néanmoins citée, en même temps que d'autres caractéristiques, par Quisenberry (RS075, 1986) dans le cas du génotype T25 résistant à la sécheresse (voir résultats complets sur ce programme en IV.B).

Oosterhuis (RS141, 1991) observe qu'un déficit hydrique augmente l'épaisseur de la cuticule de 33%, ainsi que le teneur totale en cires dont la composition est altérée. Ce résultat permet d'expliquer la moindre efficacité des défoliants utilisés en conditions sèches.

Comparativement aux feuilles vraies, les bractées sont moins sensibles au déficit hydrique (Hake, PH065, 1989).

2. - Effets induits sur la morphologie du système racinaire

La croissance et le fonctionnement racinaires sont affectés par le statut physiologique de la plante, mais aussi directement par un certain nombre de facteurs caractérisant le sol (Russell, SR008, 1977). En dehors du facteur hydrique, les facteurs qui ont une influence sur la croissance racinaire sont en particulier la température du sol, le pH, l'impédance, l'aération et les éléments minéraux (Huck, SR079, 1970 ; Pearson, SR082, 1970 ; Wanjura, SR083, 1972 ; Gregory, SR024, 1987 ; Mc Michael, SR077, 1993). La température du sol agit par exemple de façon significative sur le taux d'élongation racinaire et sur la conductance hydraulique (Boiger, SR095, 1992). La température optimale pour la croissance racinaire du cotonnier se situe entre 28°C et 35°C (Mc Michael in Mauney, OUV14, 1986 ; Boiger, SR095, 1992).

D'après Bail (RS147, 1990) l'extension racinaire de 2 traitements stressés, dits léger et sévère, est ralentie mais son taux dépasse celui du témoin bien irrigué après un retour à la normale des premiers. Le même auteur (Ball, RS325, 1994) souligne, à partir d'observations en rhizotrons, le rôle joué par les racines de taille intermédiaire pour leur capacité à maintenir une croissance racinaire pendant une sécheresse ou après un réarrosage. Cette stimulation existe en particulier pour la croissance en profondeur. Bien que moins marquée chez le cotonnier que les céréales, cette capacité de compensation par la redistribution en profondeur du système racinaire, a été mise en évidence dans les travaux souvent cités de Klepper (SR080, 1973) sur des cotonniers cultivés en rhizotrons. Carmi (RS125, 1993), dans des conditions de culture au champ et en observant des cylindres de sol, conclut au contraire à la faible capacité d'ajustement morphologique du système racinaire du cotonnier à des variations de la distribution de l'eau dans des horizons de surface du sol. Cette observation est liée à la lenteur de la croissance racinaire.

Plusieurs auteurs (Patterson, RS061, 1988 ; Bail, RS269, 1991) ont mis en évidence un ratio masse sèche racinaire/masse sèche aérienne plus élevé sous conditions de sécheresse. Wanjura (SR083, 1972) souligne également l'influence de l'impédance du sol sur ce rapport, qui n'est par ailleurs pas affecté par la température du sol.

Selon Malik (SR105, 1979) l'augmentation de la croissance racinaire observée sur des plantules en situation de dessèchement du sol est en accord avec la capacité d'ajustement osmotique de celles-ci.

3. - Effets sur les organes reproducteurs

Les effets de la sécheresse sur la floraison sont variables. Ils sont traduits en général par une baisse de la production de fleurs et de capsules (Guinn, PH092, 1984 ; Fowler RS032, 1985), ainsi que par une réduction de la taille des fruits. Hearn (RS048 in OUV05, 1984) rappelle qu'une stimulation transitoire du rythme de floraison peut être observée sous l'effet d'un déficit hydrique, et Bielorai (RS015, 1983) souligne que la baisse de production de fleurs sous l'effet d'un stress hydrique est perceptible entre 20 et 30 jours plus tard.

Begonia (FS051.1986) et Orgaz (RS256, 1991) attribuent la baisse nette de fruits sous stress à une baisse de la production de sites floraux plutôt qu'à une abscission supérieure. Selon Krieg (RS018, 1983) il y a une baisse du nombre total de fruits par plante mais le nombre de fruits ou le poids sec de fruits par unité de surface foliaire augmente (Sequeira, RS179, 1992), expliquant ainsi un indice de récolte souvent supérieur en conditions de sécheresse. En d'autres termes, en conditions de sécheresse, la croissance des capsules est maintenue plus longtemps que la croissance foliaire.

De nombreux facteurs liés à l'état de la plante et aux conditions environnementales peuvent provoquer une abscission d'organes reproducteurs (Hake PH065, 1989 ; Guinn, PH093, 1984). Hake (PH065, 1989) rappelle aussi que l'excès, comme le manque d'eau, peut provoquer une abscission.

Les deux hypothèses, hormonale et nutritionnelle, d'explication du phénomène d'abscission, peuvent aider à analyser les effets du déficit hydrique (Jordan in Mauney, OUV14, 1986).

L'abscission concerne les boutons floraux et les jeunes capsules, tandis que les fleurs et les capsules âgées n'y sont pas sensibles (Grimes RS165, 1970). D'après Stewart (in Mauney, OUV14, 1986) la sensibilité des boutons floraux, ou squares, est la plus grande pendant la 1ère semaine suivant leur apparition.

Une fleur de cotonnier n'est pas sujette à l'abscission. L'expansion des pétales est par exemple maintenue en situation de sécheresse sévère et de flétrissement avance des feuilles (Trolinder, RS301, 1993).

L'abscission des jeunes fruits en réponse à un stress hydrique, est réversible pendant les 3 premiers jours suivant l'anthèse (JAA). Elle est déterminée de façon irréversible entre 3 et 7 JAA, et n'intervient plus au-delà de 14 JAA même en situation de stress sévère (Mc Michael, RS166, 1973 ; Cognée, TH015, 1975 ; Harris, RS239, 1992).

C. FONCTIONNEMENT DES SYSTEMES AERIEN ET RACINAIRE

Un déficit en eau du sol affectera l'état hydrique de la plante, les processus physiologiques liés au comportement stomatique à la régulation des échanges gazeux et à la photosynthèse, déterminant des effets sur la croissance et le développement tels qu'a décrits plus haut.

1. - Etat hydrique

Le statut hydrique de la culture et de la plante, et notamment de son appareil foliaire, se mesure principalement par la teneur en eau relative le potentiel hydrique foliaire et ses composantes, le potentiel de turgescence et le potentiel osmotique.

Mesuré avant l'aube le potentiel hydrique foliaire de base, ou "predawn leaf water potential", est souvent utilisé grâce à sa relation avec le potentiel hydrique du sol, pour quantifier le niveau de contrainte effectivement subi par la plante.

Les variations du potentiel hydrique foliaire du cotonnier mesurées à l'échelle de la journée sont importantes et caractéristiques d'une plante dite anisohydrique (Ackerson, RS330, 1977 ; Ephrath, RS316, 1993). Elles montrent des valeurs maximales avant l'aube, minimales à midi (une valeur de -1.5 MPa au midi solaire est souvent atteinte en conditions non limitantes) et intermédiaires l'après-midi. En conditions de sécheresse, des valeurs plus négatives sont relevées tant dans des suivis journaliers que saisonniers mais les niveaux de potentiel hydrique foliaire sont également sous la dépendance du déficit de pression de vapeur (Guo, PH181, 1994). Le niveau inférieur en conditions de sécheresse avancée peut atteindre -4 MPa (Moreshet, PH098, 1979).

Différents auteurs placent des valeurs seuils à cette variable, pour caractériser les effets d'une sécheresse sur les stomates, l'expansion foliaire, la photosynthèse, etc..

De façon simplifiée, Hearn (RS043 in OUV05, 1984) relie des valeurs de potentiel hydrique foliaire à leurs effets sur les organes reproducteurs : 1) stress léger, valeur de -1.5 à -2 MPa : la photosynthèse et la croissance capsulaire ne sont pas affectées, il y a maximisation de la charge en capsules, 2) stress modéré, valeur de -2 à -2.5 MPa : il y a principalement réduction de la production de boutons floraux et la croissance capsulaire n'est pas affectée, 3) stress sévère, valeur inférieure à -2.5 MPa il y a arrêt de la production de boutons, diminution de la charge et de la croissance capsulaire. Grimes (RS181, 1992 ; RS346, 1994) observe que les seuils de potentiel hydrique foliaire associés au phénomène d'abscission ou à la baisse de croissance capsulaire, sont plus bas chez *G. barbadense* que chez *G. hirsutum*.

La baisse de potentiel hydrique foliaire constatée en réponse à un déficit hydrique modéré n'est pas associée à une baisse de potentiel hydrique au niveau de la paroi capsulaire (Van Iersel, RS268, 1991). Van Iersel (PH169, 1995) montre aussi qu'il existe un gradient inverse de potentiel hydrique entre la jeune capsule et la feuille à son aisselle.

Hearn (PH023, 1980) souligne que c'est plutôt le potentiel de turgescence que le potentiel hydrique foliaire qui détermine le maintien des processus physiologiques importants tels que la régulation stomatique ou la croissance foliaire en conditions de sécheresse. De Raissac (RS201, 1992) conclut dans sa revue à la faible pertinence biologique du potentiel hydrique foliaire.

Ackerson (RS330 1977) observe une relation linéaire entre les variations de teneur en eau relative en fonction du potentiel hydrique foliaire.

2. - Stomates et échanges gazeux

Le facteur environnemental qui affecte le premier la conductance stomatique est le rayonnement photosynthétiquement actif, ou PAR (Ephrath, RS298 1990 Petersen RS217, 1991), mais un déficit hydrique atténue cette réponse stomatique.

Radin (RS189, 1992) note la contradiction souvent constatée dans les résultats des travaux portant sur la réponse stomatique en relation aux différences entre des conditions d'étude en champ ou en conditions contrôlées. Ephrath (RS316, 1993) situe par exemple la réponse de fermeture stomatique en fonction de la baisse du potentiel hydrique foliaire à -3.0 MPa en conditions d'étude en champ, et à 1.6 MPa en conditions de pots.

D'après Davies (RS117 1977) les stomates situés sur la face supérieure sont plus sensibles à une baisse de potentiel foliaire, que ceux de la face inférieure. La réponse stomatique est moins marquée sur des feuilles plus âgées. Les stomates des feuilles dites végétatives à la différence des feuilles dites reproductives, sont insensibles aux variations de potentiel hydrique foliaire.

Selon les auteurs et pour des conditions d'étude en champ, la réponse stomatique par **augmentation** de la **résistance à la diffusion** est observée entre -2 et -3 MPa de **potentiel foliaire** à midi, et la fermeture complète intervient entre -3 et -3.6 MPa (Davies, RS117 1977, Mc Michael, RS017, 1982)

D'après Ackerson (RS210 1977 et RS138, 1977), en conditions de champ, la résistance à la diffusion semble peu affectée par le potentiel hydrique foliaire. pas du tout le matin et peu l'après midi. En conséquence la mesure de la **résistance à la diffusion** de vapeur ne permet pas une bonne **estimation** ni de l'état de stress hydrique, ni des activités physiologiques reliées au stress. Cette relative insensibilité des stomates à l'état hydrique de la feuille serait, selon Ackerson, un mécanisme important de **maximisation** de l'efficacité de l'utilisation de l'eau chez le **cotonnier**.

Radin (PH061, 1989) rappelle que l'analyse de la réponse stomatique à l'environnement peut s'interpréter, soit dans le cadre d'une optimisation de l'efficacité de l'utilisation de l'eau, soit dans le cadre d'une optimisation de la température foliaire, avec l'introduction du concept de fenêtre critique thermique.

Le **taux** de photosynthèse est également sous le contrôle de la radiation, et d'après Ephrath (RS298, 1990 et RS259, 1991), l'écart du **taux** photosynthétique entre traitements irrigué et **stressé** se trouve accentué aux radiations les plus élevées.

Le **taux** de photosynthèse mesuré à l'échelle de la journée ou sur plusieurs jours, baisse en conditions de sécheresse. Peng (SI-154, 1989) obtient un résultat analogue dans le cas de mesures sur feuille isolée ou sur canopée.

La baisse du **taux** de photosynthèse en **relation** à la baisse de potentiel hydrique foliaire est **linéaire** dans la gamme des **radiations** basses (Mc Michael, RS017, 1982) et de type exponentielle dans la gamme des radiations élevées (Ephrath, RS259, 1991).

La relation entre la **photosynthèse** et la conductance stomatique est typiquement asymptotique (Ackerson, RS210, 1977 Ephrath, RS298, 1990, Lerdí, RS300, 1993).

Kreg (RS013 1983) montre que la **photosynthèse** est plus sensible à une sécheresse que les échanges gazeux ou la **conductance** stomatique foliaire. Lerdí (RS300, 1993) confirme cette conclusion, particulièrement aux **valeurs** plus élevées d'ouverture stomatique.

De même Huttmacher (RS041, 1983) conclut, dans le cas de stress progressifs, à l'existence de limitations non stomatiques de la **photosynthèse**. Les limitations majeures de l'activité photosynthétique sont d'ordre **biochimique** et se situent au **niveau** du chloroplaste plutôt que du stomate.

Au **niveau** de la feuille les hétérogénéités spatiales de la réponse stomatique ("patchiness") constatées en conditions contrôlées, ont conduit à conclure à l'existence de facteurs non stomatiques d'inhibition de la photosynthèse en conditions de sécheresse. Cette conclusion est contestée par Wise (RS203, 1992) qui souligne l'importance des conditions de culture et n'observe pas ces hétérogénéités sur des cotonniers en conditions de culture au champ.

Rosenthal (RS200, 1987) observe que le **taux** relatif de **transpiration** baisse avec la quantité d'eau disponible dans le sol exprimée en fraction de la quantité d'eau disponible. La baisse de ce **taux** intervient à environ 25% de celle-ci, alors que la croissance foliaire est abaissée **dès 50%**.

La **relation** entre la transpiration et le potentiel hydrique foliaire, est caractérisée par Ackerson (RS138, 1977). Il montre une **décroissance** de potentiel hydrique foliaire avec une augmentation de la transpiration, et une valeur extrapolée d'environ -0.6 MPa à flux transpiratoire nul.

3. • Conductance hydraulique racinaire

Les travaux de Taylor (SR066, 1975) visent à établir un modèle décrivant les relations **hydriques** entre le sol et le **système racinaire**, dans lequel l'absorption d'eau est proportionnelle à la densité racinaire. La part de la résistance radiale (de l'épiderme vers le xylème) représente plus de 75% de la résistance totale (Radin in Mauney, OUV14, 1986), et la voie utilisée par l'eau dans les racines est essentiellement **apoplasmique** (Radin, SR048, 1986).

Bielorai (RS015, 1983) note qu'un **déficit** hydrique augmente la résistance radiale au transport de l'eau dans les racines. La part de ce transport via le symplasme bien qu'inférieure à celle via l'apoplasme, est la plus sensible à des conditions de **sécheresse**. La **conductivité** hydraulique racinaire est influencée par le milieu, elle est 4 à 10 fois supérieure chez de jeunes cotonniers cultivés en **hydroponie** par rapport à une culture sur sable (Brar, SR042, 1990). Elle diminue avec l'âge des plants. Radin (SR046, 1988) montre que des déficiences minérales (P et N) par un abaissement de la conductivité hydraulique, peuvent résulter en un stress hydrique aérien.

D'après Meyer (SR069 1980), sur les cotonniers cultivés en pots de différentes tailles, il existe des ajustements anatomiques, par exemple par le nombre de **vaisseaux** secondaires de xylème, qui permettent de maintenir un équilibre entre la longueur absorbante et la **résistance** longitudinale au transport.

Bolger (SR095, 1992) montre que des températures basses diminuent la conductance racinaire. L'optimum se situe entre 30°C et 35°C . Dans des situations où des températures basses risquent de réduire le **taux** d'élongation, il faudrait, selon cet auteur, favoriser génétiquement des **taux** de ramification supérieurs.

4. • Niveau cellulaire

Les effets du stress hydrique sur la croissance cellulaire sont clairement exprimés par la baisse du **taux** d'élongation foliaire, et la **cessation** de la production de noeuds et de boutons floraux.

A un niveau cellulaire, la déshydratation peut **causer** d'importantes modifications structurales et métaboliques.

Une des altérations ultra structurales observée par Berlin (RS164, 1982) sur des feuilles de cotonniers **stressés** en conditions de culture au champ, concerne la réduction de la taille et du nombre des cellules palissadiques.

Une carence hydrique induite par **traitement** osmotique de disques foliaires a un effet sur l'ultrastructure des chloroplastes et des mitochondries (Pham Thi, RS079, 1975).

L'analyse de la fraction protéique des parois cellulaires montre des variations qualitatives et quantitatives en réponse à une sécheresse (Reinisch, RS153, 1990).

L'augmentation importante de **pH** de la solution apoplasmique en réponse à une déshydratation simulée par pressurisation, est mise en relation avec la libération d'acide abscissique du **mésophylle** dans l'apoplasme (Hartung, RS057, 1988).

5. - Réponse osmotique

La baisse du potentiel osmotique cellulaire résulte à la fois d'un phénomène passif lié à la perte d'eau, mais aussi d'une accumulation active de solutés (chap III, C). Chez les plantes capables d'ajuster osmotiquement la croissance cellulaire est bloquée plus tôt que les activités photosynthétiques, et l'accumulation de solutés est interprétée par le fait que la fourniture d'assimilats excède son utilisation.

Dans un suivi journalier en conditions de champ, Ackerson (RS330, 1977) montre que les potentiels hydrique et osmotique foliaires passent par un minimum à 14h00. La remontée qui suit est beaucoup plus rapide pour le potentiel osmotique de plants non stressés. Les travaux d'Oosterhuis (RS026, 1988) soulignent que la baisse de potentiel osmotique est réversible, et qu'un niveau de potentiel osmotique identique est retrouvé entre une semaine et un mois après retour à des conditions non stressantes. Cette durée est plus longue en conditions de champ qu'en conditions contrôlées.

Les variations de potentiel osmotique sont plus importantes en valeur relative dans les racines que dans les feuilles. Les chiffres cités sont compris entre -0.21 MPa et -0.24 MPa dans les racines, soit une baisse comprise entre 46% et 71% en valeur relative et comparativement dans les feuilles les variations observées sont comprises entre -0.41 MPa et -0.50 MPa, soit une baisse de 22% à 39% (Oosterhuis, RS115, 1984 ; RS026, 1987 ; RS028, 1988 ; et Turner, RS003, 1986).

De façon contradictoire, Ball (RS147, 1990) en situation de stress léger en champ ne note pas d'ajustement osmotique au niveau des extrémités racinaires en croissance.

D'après Girna (RS183, 1992) l'accumulation de solutés peut s'interpréter comme une réponse essentiellement passive, et non active, à la déshydratation et les potentiels osmotiques corrigés à 100% de teneur en eau relative des feuilles de cotonniers irrigués ou stressés sont les mêmes.

D. ASPECTS BIOCHIMIQUES ET METABOLISME HORMONAL

Les effets de la sécheresse traités ci-dessus à des niveaux supérieurs d'organisation, résultent d'effets précoces sur la balance hormonale, les protéines et différentes activités enzymatiques.

Certains composés accumulés chez certaines espèces plus ou moins spécifiquement en réponse à un déficit hydrique, sont ainsi souvent considérés comme des marqueurs de stress. Blum (OUV09, 1988) note à ce propos qu'il est souvent difficile d'analyser les variations de concentration de ces composés, qui peuvent être considérés aussi bien comme des marqueurs de résistance que comme des marqueurs de sensibilité.

1. - Balance hormonale

L'effet le plus largement reconnu du déficit hydrique est la modification de l'équilibre entre les concentrations en acide abscissique (ABA) et en cytokinines. Les rôles antagonistes des 2 composés sont rappelés par Hartung (PH103, 1991). Ces modifications résultent à la fois de redistributions, ainsi que du bilan entre des néosynthèses et des dégradations.

L'existence d'un signal chimique du dessèchement du sol en provenance des racines et passant par le flux transpiratoire, et le rôle évident de l'acide abscissique (ABA) dans ce cadre, ont été rappelés par Davies (RS293, 1994). La sensibilité des stomates à ce signal augmente avec la baisse de potentiel hydrique foliaire (Tardieu, PH076, 1992). Bien que de nombreuses recherches soient conduites sur l'ABA, son mode d'action à un niveau cellulaire reste encore inconnu.

Sur cotonnier, Guinn (PH050, 1985 ; RS059, 1988 ; RS128, 1990 ; PH159, 1993) note une augmentation des teneurs en ABA libre et conjugué en réponse à un stress hydrique dans les feuilles, dans les jeunes fruits, ainsi qu'au niveau de leurs zones d'abscission. L'augmentation de la teneur en ABA dans les fleurs atteint 66%, mais aucune variation n'est observée dans les boutons floraux.

Guinn (RS059, 1988) différencie l'acide indol acétique (IAA) libre et l'IAA conjugué qui respectivement ont leur concentration qui baisse ou augmente dans les zones d'abscission avec un stress. L'IAA conjugué jouerait un rôle à la fin du stress pour retablir la rétention et inhiber l'abscission.

2. - Protéines et enzymes

Var: der Mescht (RS315, 1993) analyse les protéines totales de disques foliaires soumis à un choc osmotique au mannitol par la technique d'incorporation d'un acide aminé radioactif. L'efficacité de la synthèse protéique diminue avec des concentrations croissantes en mannitol.

Bhattacharya (RS270, 1991) caractérise au moins 6 familles de protéines dites HSP (Heat shock proteins) accumulées dans des feuilles de cotonniers cultivés en conditions de températures élevées (35 et 40°C).

L'analyse électrophorétique des variations de la fraction protéique des parois cellulaires chez 2 géotypes montre que l'hydroxyproline (Reinisch, RS153, 1990) est le seul acide aminé affecté par l'âge de la feuille ou l'irrigation.

De façon générale il est reconnu que de nombreuses activités enzymatiques sont modifiées par des conditions de déficit hydrique. Certaines sont stimulées, enzymes hydrolytiques, protéinases, et d'autres sont inhibées: Rubisco, PEPase.

Vieira Da Silva (RS080, 1970) étudie les variations d'activité de différentes enzymes en réponse, soit à un dessèchement du sol, soit à un traitement osmotique. La sénescence accélérée des tissus foliaires sous contrainte hydrique est mise en relation avec l'augmentation d'activité de certaines hydrolases.

Souza (RS112, 1986) montre aussi qu'un stress stimule l'activité de la β amylase, mais pas celle de l'invertase apportant une explication à la mobilisation de l'amidon des feuilles vers les racines.

La phosphatase acide est libérée des chloroplastes (Souza, RS008, 1984).

L'enzyme super oxyde dismutase (SOD) intervient dans les systèmes de défense contre le stress oxydatif, lui-même induit sous stress hydrique lorsque la disponibilité en CO_2 pour la photosynthèse diminue. L'activité de la SOD est régulée par différents stress environnementaux (Bowler, RS303, 1992). De même l'activité de la glutathione réductase, autre enzyme du système antioxydant cellulaire jouant un rôle comme protecteur des chloroplastes, est stimulée par un stress (Burke, RS192, 1985).

En même temps qu'une accumulation de nitrates, une diminution de l'activité de l'enzyme nitrate reductase est relevée par Ackerson (RS210, 1977) et Bharambe (RS024, 1984).

C'est l'inhibition de l'activité des **ATPases** du plasmalemm qui est à l'origine de l'augmentation du pH de la fraction cellulaire apoplasmique constatée en conditions de stress hydrique (Hartung, PH103, 1992).

3. - Amidon

Souza (RS085 1983) suit les teneurs en amidon et en sucres solubles des feuilles, des tiges et des racines de 2 variétés de cotonniers en réponse à une suspension d'arrosage en pots. La baisse de la teneur en amidon dans les différents types d'organes sous l'effet de la sécheresse est moins marquée chez le cotonnier de type Moco, réputé plus résistant à la sécheresse, que sur la variété SU0450.

4. - Ethylène

La synthèse d'éthylène classiquement observée sur des feuilles détachées en réponse à un stress hydrique, n'est pas observée dans le cas de plantes intactes (De Proft, RS157, 1980).

5. - Osmoticum/osmoprotectants

L'abaissement du potentiel osmotique dans les cellules en situation de stress hydrique ou salin, résulte soit d'un changement de volume cellulaire soit d'une accumulation de solutés. Ceux-ci appartiennent à diverses familles biochimiques : les acides aminés (proline), les amides, les polyamines, les acides organiques, les sucres, les amines quaternaires (glycine bétaine) et les sels minéraux. Le composé qui a été le plus largement étudié est la **proline**. Sa concentration dans les feuilles de cotonniers soumis à une contrainte hydrique en conditions de culture en pots ou en champ, augmente avec une baisse du potentiel hydrique foliaire (Mc Michael, RS 167, 1977 ; Bharambe RS024, 1984). Son taux dans les feuilles de plants stressés peut être de 100 fois supérieur à celui de plantes témoins.

La concentration en **acides organiques** et en **carbohydrates** augmente sous l'effet d'un stress. Timpa (RS023, 1986) étudie les effets d'un séchage sur 4 accessions exotiques manifestant des comportements différenciés de flétrissement sous sécheresse (2 résistants et 2 sensibles). La composition chimique des feuilles varie : les teneurs en acides organiques et carbohydrates augmentent globalement avec un stress et l'augmentation est la plus marquée pour l'acide citrique et le rapport acide citrique/acide malique. Chez les lignées tolérantes ce rapport est supérieur aussi bien en conditions irriguées que stressées.

6. - Lipides et acides gras

Un stress hydrique imposé par suspension d'arrosage de cotonniers cultivés en pots affecte la composition en lipides des feuilles (Pham Thi RS091, 1982). On observe une baisse de la teneur totale en lipides polaires et l'acide gras dont la teneur est la plus affectée est l'acide linoléique tandis que la teneur en triacylglycérols augmente (Pham Thi, RS122, 1984 ; Wilson, RS129, 1987). Ouédraogo (PH104 1984) constate une baisse de la teneur en acides gras dans les racines ainsi que de leur taux de saturation. Dans les boutons floraux la baisse de teneur en acides gras est annulée après imposition de 30 minutes d'éclaircissement Rouge lointain en fin de traitement de stress.

7. - Phosphate inorganique

En situation de déficit hydrique, la production de phosphate inorganique (Souza, RS008, 1984) due à la libération de l'enzyme phosphatase des chloroplastes dans le compartiment cellulaire résulte de l'hydrolyse de composés riches en Phosphate.

III. MECANISMES PHYSIOLOGIQUES/CARACTERES GENETIQUES D'ADAPTATION

A. ESQUIVE DE LA SECHERESSE

1. - Précocité de floraison et de production

Le choix de variétés sur la base de leur phénologie peut permettre, face à certaines situations de sécheresse, decaler dans le temps un cycle de développement par rapport aux apports en eau, ce que résume la phrase de Ludlow (RS373, 1990) "the most important trait: matching the crop phenology to the average water supply of the environment and ensuring that critical developmental stages occur in the periods of higher probability of adequate water supply".

Blum (OUV09, 1986) souligne que la durée du cycle, le plus souvent en corrélation négative avec le rendement potentiel, doit en général être compensée par des densités plus importantes.

Aux USA comme sous les climats tempérés, la précocité du cycle est recherchée également en rapport à des problèmes entomologiques, ou en relation aux températures fraîches en fin de cycle (Hesketh, PH027, 1975).

La précocité des variétés est déterminée par différentes variables qui caractérisent la date de mise en place de la floraison et ce la cap sulaison la cinétique de la floraison, la vitesse de maturation des fruits, ou enfin la réalisation de la production (Bourland, PH126 1991).

Cahangbang (PH072 1989) ne met pas en évidence de relation directe entre les différents index de précocité et les indicateurs morphologiques de l'architecture des plants tels que le nombre et la longueur des noeuds de la tige. Cet auteur, comme Mauney, III (Mauney OUV14 1986) recommande finalement l'utilisation de la date d'apparition de la première fleur comme le meilleur critère de précocité pour la sélection.

2. - Mise en place de la plantule,, déterminisme de la floraison

Une mise en place rapide de la plantule, traitée globalement pour le système racinaire et la croissance foliaire favorisera une stratégie d'esquive de la sécheresse. Les aspects racinaires, en particulier ceux relatifs au stade plantule, sont traités dans le chapitre suivant. Ortiz (PH105 1990) montre une variabilité génétique, par des différences entre lignées, pour la vitesse de développement de la première feuille vraie.

Le caractère indéterminé du développement est cité par Ludlow (RS373, 1990) parmi les caractères favorisant la **plasticité environnementale** recherchée chez les plantes cultivées soumises à des situations de sécheresses intermittentes et imprévisibles. Il existe chez les types de **cotonniers** cultivés une variation dans le degré de déterminisme de la croissance. Cette variation se traduit par l'intervention plus ou moins marquée et plus ou moins précoce de la phase dite de "cut out", qui se caractérise par l'arrêt de la croissance et de la production florale. Quisenberry (RS067, 1976), rapproche ces différences à des variations dans la **précocité** de la maturation de la production ; il suggère qu'une croissance plutôt indéterminée soit recherchée pour une production en conditions sèches.

B. EVITEMENT DE LA SECHERESSE

1. - Réduction des pertes en eau : morphologie et anatomie foliaire

La variation du contrôle des pertes en eau par des plantes placées en situation de sécheresse, peut s'interpréter au travers de caractères **constitutifs intrinsèques** ou passer par la mise en jeu de réponses adaptatives induites,

Il existe une grande variation constitutive de la **surface foliaire** chez le cotonnier. Les types variétaux modernes sont reconnus comme ayant des feuilles de surface réduite par rapport aux cultivars plus anciens.

La forme de feuille dite **Okra** est caractérisée par des feuilles à lobes **étroits** et profondément découpés, dont la surface est réduite de 25% (type Okra) à 50% (type Super Okra), et des plants dont la canopée est plus ouverte à la pénétration des rayons solaires. Ce caractère est à **déterminisme génétique** simple, et présente plusieurs séries alléliques. Il est prouvé que les types **Okra** produisent plus de positions florifères mais subissent une abscission supérieure (Kerby, PH084, 1976 ; Landivar, PH006, 1983). Le caractère est associé en général à une plus grande précocité (Karami, RS120, 1980). Le potentiel de rendement de variétés Okra s'exprime mieux en culture dense, dite "narrow row", et serait mieux exploité si une sélection de types moins prolifiques en positions florifères était faite. Meredith (PH073, 1984) et Heitholt (AG035, 1993) soulignent l'intérêt d'un type **intermédiaire**, dit **Sub Okra**, qui a l'avantage de présenter, contrairement aux types Okra et Super Okra, une expression tardive du caractère de canopée ouverte et des stades précoces à feuillage normal. Un avantage moyen de 5% en rendement est obtenu en faveur d'une série de 8 lignées **quasi isogéniques** à feuilles Sub Okra par rapport aux 8 lignées à feuillage normal.

L'avantage éventuel des types **Okra** pour la production en conditions de sécheresse n'a pas été montré de façon nette, même si le comportement physiologique de ces types de Cotonniers se caractérise parfois par un retard dans l'expression d'indicateurs de **stress hydrique**. Par exemple Karami (RS120, 1980) observe qu'un type Okra maintient un potentiel hydrique foliaire plus élevé. Pettigrew (PH157, 1993) met en **évidence** des taux d'échange de **CO₂** supérieurs chez les types Okra et Super Okra, qu'il relie à des épaisseurs de feuille supérieures de 42% chez ces types par rapport à l'isolignée à feuille normale.

Hu (RS175, 1989) constate des différences entre variétés pour le **nombre de stomates**. Il associe le ratio plus **élevé** des nombres de stomates sur les faces supérieure et inférieure à une meilleure tolérance à la sécheresse.

D'après Roark (RS072, 1973) les cultivars modernes possèdent davantage de stomates par unité de surface foliaire, ainsi qu'un ratio plus élevé des cellules de garde par rapport aux cellules de l'épiderme.

D'autres différences constitutives entre génotypes et portant sur l'**anatomie** foliaire sont citées, il s'agit de l'épaisseur de la cuticule et de la **densité** de stomates (Hampton RS026, 1988), de l'épaisseur de la lamina et de la hauteur du tissu **palissadique** (Morey, PH099, 1974).

Le **niveau** de la **pilosité** du limbe foliaire varie beaucoup entre des variétés complètement glabre et des types très pileux. Ce caractère est généralement pris en compte en rapport à certains problèmes entomologiques comme caractère génétique d'antixénose (Vaissayre, AG056 1995). Dans le contexte de la résistance à la sécheresse, et d'une diminution de la charge **radiative** au **niveau** du feuillage des variétés à feuilles pileuses devraient être recherchées (Blum, OUV09, 1988).

Mc Michael (PH077, 1984) caractérise une variabilité de types de cotonniers cultivés et exotiques pour différents paramètres de la **croissance foliaire** : le taux d'initiation, la taille et le taux d'accumulation de matière sèche, avec une influence **environnementale**.

2. - Réduction des pertes en eau : contrôle des échanges stomatiques

Selon Wulischleger (PH111, 1991) la contribution des fruits, par les bractées et les parois carpellaires des capsules vertes, aux **échanges gazeux** (photosynthèse nette, taux de **transpiration** et efficacité d'utilisation de l'eau) est faible relativement à celle des feuilles. En proportion des échanges en eau totaux, celle-ci ne dépasse pas 6%.

Roark (RS116, 1977), à partir de la comparaison de 2 lignées parentales et de leurs descendances, montre des différences **héréditaires** du **comportement des stomates**. La résistance stomatique totale a révélé des **variances** d'additivité et de **dominance** et une **héritabilité** de 25% ce caractère serait ainsi utilisable en sélection.

Quisenberry (RS068, 1982) rappelle l'utilisation possible des courbes de déshydratation de feuilles détachées. Le **taux de transpiration** de feuilles détachées est mesuré en même temps que leur contenu relatif en eau (CRE). On peut déterminer ainsi par exemple le CRE au point de fermeture stomatique. Il existe des différences génétiques et ce critère est corrélé au **taux de croissance** sous sécheresse, mais pas à celui sous conditions optimales. De la même façon, Vieira Da Silva (RS036, 1967) propose la prise en compte d'un indice de contrôle de la transpiration à partir de pesées de feuilles détachées, et de sélectionner pour des valeurs **élevées** de cet indice.

Hutnacher (RS041, 1983) et Krieg (RS018, 1983), après avoir mis en évidence l'existence d'une variabilité génotypique, proposent l'utilisation du rapport photosynthèse par **unité** de conductance stomatique comme critère possible de sélection (pour des valeurs **élevées**), en vue d'une amélioration de l'**efficacité** d'utilisation de l'eau.

Quisenberry en conditions de culture au champ (RS066, 1981), ainsi qu'en conditions de culture en pots (RS220, 1991), caractérise une **variabilité** génétique pour le **WUE**, exprimé par le ratio de la matière **sèche** produite à la quantité d'eau **transpirée**, dans un **groupe** de cotonniers exotiques. Cette variabilité serait aussi importante que pour d'autres caractères quantitatifs.

La technique de discrimination isotopique du carbone, par la détermination du rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, noté δ , est utilisée depuis quelques années par sa liaison avec l'efficacité de la transpiration ou la capacité photosynthétique (Ludlow, RS373, 1990). Le rapport δ est théoriquement inversement proportionnel au WUE, et Blum (Ouv09, 1988) rappelle que δ présente l'avantage de pouvoir être mesuré indépendamment du régime hydrique. Blum souligne néanmoins que l'intérêt de cette mesure est fortement dépendant de la validation du comportement stomatique comme un critère d'adaptation. Le coût de la mesure reste élevé, et son application à un screening d'échantillons nombreux encore improbable.

Sur des cotonniers en conditions de culture en champ et à partir de la descendance d'un croisement entre *G. barbadense* et *G. hirsutum* Nc Daniel (PH180, 1994) montre la relation de δ avec le WUE, et met en évidence des effets génotypiques et environnementaux sur δ . Gerik (PH183, 1994) montre une corrélation entre le rendement et le δ mesuré à l'apparition des premiers fruits.

Rosenthal (PH016, 1991) établit sur 3 variétés une relation, d'une part entre le rayonnement Incident (PAR) et l'indice foliaire (LAI) à différentes dates, et d'autre part entre la production de matière sèche et le PAR absorbé. Cette deuxième relation est linéaire, et les pentes des courbes, correspondant à l'efficacité d'utilisation de la radiation, diffèrent entre les variétés.

Gutierrez (KS31 1 1994), pour des conditions de sécheresse terminale, recommande la recherche de génotypes possédant une activité photosynthétique élevée pendant l'ensemble du cycle. Cornish (PH013, 1991) observe des différences entre des génotypes de *G. barbadense*. La sélection pour de meilleurs rendements des variétés récentes s'est traduite par des taux de photosynthèse par feuille supérieurs.

La température de feuillage, et la différence de température entre le feuillage et l'air, le plus souvent mesurées par l'électrométrie infrarouge, apportent des informations sur le statut hydrique de la plante. Blum (Ouv09, 1988) rappelle la relation de la température de la feuille avec l'aptitude à éviter la déshydratation, et sélectionne des génotypes de blé sur ce caractère (feuilles "plus fraîches"). Sur d'autres espèces, Ludlow (RS373 1990) cite des résultats inverses avec la même méthode.

La température de feuillage a révélé une variabilité génétique parmi des types de cotonniers cultivés et exotiques (Hatfield, RS187, 1987), ou entre descendances et parents issus de croisements entre 61 lignées et 3 variétés commerciales (Love, RS182, 1988). De même, Cook (RS053, 1988) explique la variabilité du rendement de 6 variétés cultivées au champ en conditions irriguées par la mesure de la température de feuillage à une date donnée pendant la floraison.

3. - Contrôle non stomatique des pertes en eau

Le contrôle non stomatique des pertes en eau fait intervenir la cuticule par des caractères tels que la perméabilité hydraulique et la radiation nette, qui eux-mêmes sont affectées par des caractères génétiques simples tels que la pubescence ou la teneur en cires.

4. - Maintien de l'absorption : morphologie et croissance du système racinaire

Comparé à d'autres plantes le cotonnier développe des densités racinaires faibles dans les horizons les plus superficiels du sol. Cassman (SY043, 1990) explique ainsi la relative sensibilité du cotonnier à la déficience en potassium.

Mise en place de la plantule et germination

La mise en place rapide de la culture, en particulier par le développement racinaire, est étudiée dans le cadre de situations de déficit hydrique (Cook, RS227, 1992), ou encore en relation à des températures fraîches de début de cycle (Wayne Smith, PH095, 1984). Eissa (SR017, 1983) met en évidence une variabilité pour le taux de croissance racinaire et le poids relatif de plantules de 20 jours. Il étudie l'hérédité, conclut à l'intérêt de ces caractères pour une germination à température basse (18°C), et propose un schéma de sélection récurrente sur plantes F3 ou F4. De même Bourland (GS010, 1985) caractérise à partir d'un croisement diallele 8x8, des différences sur la vitesse de développement de la plantule mesurée par la longueur de l'hypocotyle. Abd Alla (SR073, 1973) conduit une étude génétique (diallele 7x7) sur le caractère "grade de racine" (non défini), pour sa relation avec un comportement dit "seedling disease escape". Il caractérise une variabilité des parents, une faible héritabilité (0,7), ainsi que de faibles niveaux de variance additive.

El Zik (RS053, 1988) explique 97% de la variabilité du rendement en conditions non irriguées par les valeurs du rapport racines/tiges et de la longueur du pivot de la plantule.

Neti (RS034 1983) et Souza (RS009, 1983 ; RS002, 1984) utilisent des tests de germination en présence de polyéthylène glycol (PEG), ainsi que la mesure du taux initial de croissance racinaire de plantules dans un programme d'amélioration. Ainsi Souza conduit une sélection récurrente sur le caractère de vitesse d'allongement du pivot de plants de 5 jours cultivés en sol dans des sacs plastiques transparents. Les 10% meilleurs sélectionnés sur ce critère sont plantés au champ et intercroisés. Après 4 cycles de sélection dans la variété SU04050 l'héritabilité de ce caractère est de 37% et le gain génétique obtenu de 65%.

Profondeur et taux de croissance

Brouder (SR015, 1990) et Cassman (SR043, 1990) expliquent les différences variétales observées pour l'efficacité d'utilisation du potassium par des différences du diamètre moyen et du taux de croissance racinaire après le pic de floraison.

Le taux de croissance évalué par la force de pénétration est corrélé avec le potentiel osmotique des extrémités racinaires (Taylor SR031, 1969). Kasperbauer (SR039, 1991) met en évidence des différences variétales pour la capacité des racines à pénétrer un horizon compacté.

A l'aide de la technique de traceur radioactif (^{32}P) injecté dans le sol, Reddy (SR074, 1989) compare différentes variétés de *G. hirsutum* et *G. arboreum*. Il montre un enracinement plus profond chez *G. arboreum*. Une autre technique utilisée sur niébé pour un screening au champ sur la profondeur d'enracinement est rappelée par Blum (Ouv09, 1988), il s'agit de l'injection d'herbicide à une profondeur déterminée dans le sol, et du suivi de l'apparition des symptômes de toxicité foliaire.

Taux de ramification

Selon Mc Michael (SR047, 1986 et SR098, 1988), le taux de ramification est sous influence variétale mais modifié par les conditions environnementales, et en particulier de températures. Ce même auteur trouve une concordance entre les taux de ramification obtenus en conditions de culture en poches plastiques et en champ.

Vieira (SR045 1988) dans un diallele 6 x 6 caractérise une prépondérance de l'AGC sur l'ASC pour le nombre de racines latérales, avec une héritabilité de 90%. Cet auteur propose un screening pour ce caractère en sol traité avec un herbicide (trifluraline) apportant un environnement favorable à son expression. De même, Quisenberry (RS066, 1981) et El Zik (RS152, 1990) soulignent le rôle

important de la morphologie du système racinaire et du nombre de racines latérales, et relie la mesure de ce dernier caractère en conditions de pots avec la production de matière sèche mesurée au champ. Cook (RS058, 1985 et RS053, 1988) montre une variabilité de la proportion du système racinaire latéral au système racinaire total, et relie la variabilité du rendement de 18 variétés sous conditions limitantes, à une mesure de ce caractère sur plantule en conditions non limitantes.

Sur un plan anatomique, Mc Michael (SR011, 1985) et Oosterhuis (RS042, 1988) caractérisent une diversité dans l'arrangement vasculaire des racines, avec un nombre de 4 faisceaux de xylème chez *G. hirsutum* et la plupart des types apparentes, et un nombre supérieur de 5 à 7, chez le génotype T25 (type *punctatum*) ainsi que chez *G. barbadense*. L'addition de vaisseaux supplémentaires serait plus favorable par l'addition de sites d'initiation de racines latérales, plutôt que par l'augmentation du flux d'eau dans le système racinaire.

Ratio racines/tiges

La biomasse racinaire produite par un cotonnier représente 10 à 15% de la biomasse totale. Le ratio des poids secs de racines et de tiges différencie un groupe de 25 accessions exotiques cultivées en pots, sans que les croissances des parties aériennes et racinaires ne soient corrélées (Mc Michael, RS258, 1991). L'augmentation du ratio racines/tiges en conditions de sécheresse est la plus importante chez le génotype T25.

A l'inverse, Cook (RS227, 1992) associe les performances sous sécheresse plus favorables des variétés CABUCS et CD3H, à une meilleure capacité d'allocation des assimilats en direction des parties aériennes, et recommande que dans des conditions de sécheresse de début de cycle de plus faibles ratio racines/tiges soient recherchés.

C. TOLERANCE A LA SECHERESSE

1. - Evitement de la déshydratation par ajustement osmotique

Une variabilité génétique de l'ajustement osmotique a été mise en évidence chez beaucoup d'espèces comme souligné par Ludlow dans sa revue (RS373, 1990). Ce même auteur rappelle que l'hypothèse selon laquelle un coût pour la production serait associé à l'osmorégulation, n'a pas été vérifiée. Munns (PH078, 1988) apporte des interrogations sur la réelle validité de l'ajustement osmotique et du maintien de la turgescence comme mécanismes assurant un maintien de la production en situation de sécheresse. Ses travaux de Morgan sur le blé (XX02, 1991) et de Basnayake sur le sorgho (RS372, 1995) concluent à un déterminisme génétique simple de l'ajustement osmotique chez ces espèces.

Oosterhuis (RS028, 1988) compare différentes espèces, coton, sorgho, blé, tournesol et soja, pour leurs réponses à des conditions de déficit hydrique. Il révèle le plus fort ajustement osmotique chez le cotonnier ; et des baisses relatives de potentiel osmotique plus importantes dans les racines que dans les feuilles.

Quisenberry (RS074, 1984) analyse la relation entre turgescence et croissance dans un groupe de 17 types exotiques photopériodiques testés en conditions de champ. Il associe bien le maintien de turgescence à une meilleure capacité d'ajustement osmotique, et avec une variabilité génétique significative ; mais obtient une relation inverse entre le maintien de la turgescence et le maintien de la croissance mesurée sur les parties aériennes. Ce résultat important remettrait finalement en cause l'intérêt possible de l'osmorégulation comme critère de sélection.

De même, Girma (RS183, 1992) conteste l'intérêt de l'ajustement osmotique mesuré sur feuilles comme indicateur de tolérance à la sécheresse. La baisse de potentiel osmotique et l'accumulation de solutés de feuilles de cotonniers soumis à une sécheresse au champ sont interprétés essentiellement comme une réponse passive liée à la perte d'eau. Les potentiels osmotiques corrigés à 100% de teneur en eau relative des feuilles de cotonniers irrigués ou stressés sont les mêmes.

Sur un plan méthodologique la caractérisation de l'ajustement osmotique demeure assez lourde. Elle nécessite soit une mesure du potentiel osmotique, soit un dosage de certains osmolytes.

Schonfeld (RS379, 1988) apporte sur le blé une validation de la mesure de la teneur relative en eau foliaire comme un caractère fortement héritable, et constituant un bon indicateur de la capacité de certains génotypes à maintenir une hydratation élevée, interprétée comme une conséquence de l'ajustement osmotique.

2. - Tolérance à la dessiccation

Pour des niveaux de stress avancés, les effets cellulaires de la déshydratation, montrent chez différentes espèces une variabilité génétique (Blum, OUV09, 1988). Turner (RS010, 1979 in OUV20) et Blum (OUV09, 1988) posent néanmoins le problème de la validité agronomique de ce caractère, dont la liaison avec la performance de la plante en conditions sèches n'a pas été montrée.

La détermination du niveau de résistance protoplasmique est souvent conduite à l'aide de la technique de conductimétrie par la mesure de la libération d'électrolytes dans une solution de trempage de disques foliaires soumis à un choc thermique ou osmotique in vitro.

Vieira Da Silva (TH001, 1970) met en évidence une plus grande capacité de résistance protoplasmique chez *G. anomalum* et *G. hirsutum marie galante*.

Quisenberry (RS066, 1981) montre des différences génétiques dans un groupe de 15 accessions de cotonniers exotiques, pour les caractères suivants la conductivité totale et le % de dégâts de disques foliaires soumis à un choc thermique. Il souligne néanmoins la nécessité que ce caractère soit relié à la performance au champ.

La libération de phosphate inorganique est utilisée par les auteurs brésiliens (Neto, RS034, 1983 ; Souza, RS002, 1984 et RS008, 1984) comme un indicateur de dégâts membranaires et de résistance protoplasmique. Ces auteurs montrent une bonne corrélation des résultats entre les traitements osmotique et thermique de disques foliaires, et les héritabilités des dégâts membranaires avec ces 2 types de mesures sont respectivement de 38% et de 30% après 3 cycles de sélection du cultivar SU0450 pour un autre caractère d'adaptation, le taux de croissance du pivot mesuré sur plantule.

Wilson (RS129, 1987) propose la prise en compte de la variation de la composition en lipides, composant principal des structures membranaires en réponse à un stress comme critère de sélection. Cette composition différencie 2 lignées sensible et résistante, et les baisses de concentrations en phospholipides et en glycolipides apparaissent les plus discriminantes.

3. - Maintien de la photosynthèse et réserves glucidiques

La capacité de mobilisation d'amidon de la tige et des racines en conditions de sécheresse et de baisse de l'activité photosynthétique, est présentée par Souza (PH042, 1990) comme un caractère de tolérance favorable. Il observe une baisse plus importante de la teneur en amidon dans la tige et les racines chez le cultivar SU04050, plus résistant, en réponse à une défoliation manuelle. Le même auteur (Souza, RS085, 1983) détermine une héritabilité de 22% de la teneur en amidon dans les racines et obtient un gain génétique de 12% après sélection massive dans la variété SU04050, et sous, une pression de sélection de 10% sur ce caractère.

IV. AMELIORATION GENETIQUE DE L'ADAPTATION A LA SECHERESSE DU COTONNIER

A. APPROCHE AGRONOMIQUE

1. - Facteurs non génétiques d'amélioration de la production

Les **techniques culturales** favorisant une mae en place précoce et assurant les meilleures conditions pour la croissance et le développement des plants sont le plus souvent recherchées. Ces techniques viseront par exemple à optimiser l'utilisation de l'eau disponible par le travail du sol ou d'autres techniques culturales, comme le semis précoce ou la fertilisation. Un travail du sol réduit (Lawlor AG001 1992) ou une absence de travail du sol (Bordovsky, AG032, 1994), peuvent être envisagés dans ce cadre. Dans une rotation culturale entre coton et maïs en Côte d'Ivoire, Chopart (AG005, 1985) recommande la technique de semis direct du coton sans labour, associée à un paillage, assure de meilleures conditions d'alimentation hydrique. Pour favoriser la mise en place des plants l'effet starter d'une fertilisation précoce peut être recherché (Guthrie, AG012, 1991).

Prisco (RS212, 1992) montre qu'un pré **traitement de la semence** par une hydratation suivie d'un dessèchement favorise le taux de germination en présence de polyéthylène glycol.

La **densité de semis** joue un rôle important sur la morphologie des plants, sur leur précocité de fructification, et sur le rendement (Kerby, AG003, 1990 et AG004, 1990). Une densité plus importante est généralement obtenue par une réduction des interlignes à des valeurs comprises entre 33 et 76 cm, et des densités supérieures à 200 000 plants à l'hectare. En conditions hydriques limitantes, cet effet favorable de la culture de type "narrow-row" est d'autant plus marqué que les génotypes utilisés sont plus bas, voire nains, et de croissance plus indéterminée (Kale RS260, 1991). Différents facteurs permettent d'expliquer ces résultats : une mise en place plus rapide de la culture et de la surface foliaire avec ce type de production (Howell, RS185, 1984), une durée totale de culture réduite (Ray RS007, 1974) une utilisation plus efficace de la radiation solaire et un taux de conversion photosynthétique plus effectif (Howell, RS185, 1984). Une meilleure **efficacité d'utilisation** de l'eau est également relevée, ainsi qu'une répartition relative de biomasse en faveur des organes reproducteurs plus élevée (Hopkins, RS283, 1989 ; Staggenborg, RS180, 1992).

L'utilisation de certaines **hormones** et de **régulateurs de croissance** appliqués aux graines ou aux cultures en développement, est parfois proposée dans le but de réduire ou de retarder les effets de déficit hydrique.

L'utilisation agronomique des hormones liées aux stress comme l'**ABA**, ou les **cytokinines**, est envisagée par Misrahi (PH080, 1980) et El Jaafari dans sa revue (RS280, 1992). Gadallah (RS364, 1995) met en évidence, sur des cotonniers en pots, un effet favorable d'un traitement conjoint avec de l'ABA et de la proline sur la tolérance des membranes à un dessèchement du sol, et recommande ce type de traitement pour des cultures soumises à une contrainte hydrique sévère.

Le **chlorure de mepiquat** (de nom commercial Pix) est un inhibiteur de la **synthèse** de la gibbéréline utilisé en culture cotonnière aux USA pour limiter la croissance végétative des plants et assurer une production plus précoce et plus groupée. Sur de jeunes cotonniers en conditions de pots, Fernandez (RS137, 1991) montre que la croissance de racines fines est stimulée par une pulvérisation foliaire de Pix. Ces effets favoriseraient les mécanismes liés à l'évitement de la sécheresse au niveau de la plante. Fernandez (RS159 1992) relève aussi que des plantes traitées avec du Pix maintiennent un potentiel hydrique de turgescence plus élevé sous sécheresse, traduisant un retard dans la mise en place d'un stress hydrique dans la plante. Xu (SR050, 1992) observe une amélioration de résistance au déficit hydrique de plantules issues de graines traitées au Pix, expliquée par des effets bénéfiques sur la vitesse d'enracinement. Shanmugham (RS229, 1992) combine un traitement de la semence suivi d'un traitement foliaire avec ou Pix et de l'acide succinique, et met en évidence un effet positif sur le rendement en coton graine. Unwiler (SR052, 1986) suggère l'association du Pix et de l'ABA (hormone d'enracinement) en traitement dans le sol afin de favoriser l'établissement puis le développement d'un système racinaire extensif.

Les effets néfastes d'un déficit hydrique sur la **photosynthèse** et la production de matière sèche aérienne et racinaire sont atténués grâce à l'utilisation du **régulateur de croissance** PGR-IV (Zhao, RS349, 1994).

Landivar (RS284, 1989) observe que l'application d'un **antitranspirant**, qui entraîne une fermeture partielle des stomates pendant 10 à 21 jours, peut permettre de retarder la mise en place d'un stress hydrique.

De nombreux travaux ont été conduits, en particulier aux USA, en rapport à l'**optimisation de l'irrigation**. Il apparaît que, sur le plan de l'efficacité de l'utilisation de l'eau les techniques favorisant des apports fréquents, comme le goutte à goutte, soient préférables aux méthodes conventionnelles avec des apports espacés dans le temps (Radin, AG020, 1992). Malik (SR105, 1979) rappelle que supprimer la première irrigation peut favoriser un enracinement en profondeur. La technique dite "sub surface drip irrigation", par l'économie d'eau réalisée résulte en de meilleurs WUE, par rapport aux techniques habituelles d'irrigation en surface (PH107, 1992). Pour les conditions du Texas Staggenborg (RS348, 1994) propose un ajustement de la densité de semis à la quantité d'eau disponible pendant la période comprise entre l'initiation des boutons floraux et le pic de floraison, sur la base d'un **ratio optimal** de 30 à 35 kg H₂O par plante.

Pour une meilleure **gestion de l'irrigation**, Hearn (RS033, 1984) détermine les seuils de déficit en eau du sol pour une stratégie optimale d'irrigation : 50% de déficit jusqu'à 90 jours après semis (jas), 60% jusqu'à 120 jas et 40% au delà.

La gestion optimale de l'irrigation passe très souvent par le calcul d'indicateurs de stress de la culture.

2. - Indicateurs de stress

Les index **morphologiques** utilisés comme indicateurs **possibles** de stress sont le ratio de la hauteur des plants au nombre de nœuds de la tige, le taux de croissance de ces deux paramètres, ou encore le nombre de nœuds de la tige au dessus d'un **position florale** fructifère de premier entrenœud (**NAWF** en anglais pour "nodes above white flower"). Le NAWF et son taux de **variation** sont des indicateurs de la croissance, et une valeur de NAWF de l'ordre de 5 apporte l'indication de l'imminence de la cessation de **croissance** (cutout), et rend compte de la **diminution** des besoins d'irrigation (Bourland, PH106, 1992).

Les meilleurs indicateurs de stress seront ceux directement liés au fonctionnement physiologique des plantes Husman (PH145, 1993) sur *G. barbadense*, et Steger (PH184, 1994) sur *G. hirsutum*, utilisent la mesure directe du potentiel hydrique foliaire et **élaborent un index de potentiel hydrique foliaire** pour tester différents régimes d'irrigation, mais sans relever de différences de rendement final. Gomes (RS236, 1982) obtient les meilleurs rendements en pilotant l'irrigation sur la base d'un **seuil de potentiel hydrique foliaire** à mi-jeu de -1.9 MPa pendant la phase de croissance intermédiaire.

L'état hydrique d'une feuille peut être mesuré de façon indirecte par la **réflectance spectrale** dans le proche infra-rouge (700-1300 nm), et Bowman (PH121, 1989) montre la meilleure corrélation du contenu relatif en eau ou du potentiel de turgescence avec les mesures à 810 nm.

La **téléthermométrie IR** est largement utilisée pour calculer différents indicateurs de stress à partir de la mesure de **température de feuillage**.

En application à la notion de fenêtre cinétique thermique, Wanjura (PH043, 1990) étudie **différentes** valeurs seuils de température de couvert végétal comme seuils pour l'alerte à l'irrigation. Il recommande ainsi un pilotage de l'irrigation à partir de mesures automatiques toutes les 15 minutes et sur la base d'une durée de 4 heures **journalières** au dessus d'un seuil de température de couvert de 28°C (Wanjura, PH202 1993 et PH201, 1995). Un **index de stress thermique** est utilisé par Burke (PH094, 1990) qui le montre en bonne corrélation avec le CWSI, mais d'utilisation plus facile.

La mise en relation du différentiel de température entre le feuillage et l'air, avec le déficit de pression de vapeur de l'air, permet de calculer un **index de stress hydrique de la culture**, ou **CWSI** ("crop water stress index"). Cet outil connaît, depuis les travaux de Idso (XX02 198-) et Jackson (XX02, 1981), une large utilisation en appui à la gestion de l'irrigation. Le CWSI est préalablement étalonné en conditions non limitantes en eau (CWSI = 0) et en conditions de stress à transpiration nulle (CWSI = 1), et la valeur seuil de CWSI de 0.3 est souvent prise en considération pour le pilotage des irrigations (Husman, PH119 1992).

Reginato (RS016, 1983), Howell (RS340, 1984) et Jackson (RS254, 1991) apportent une validité physiologique au CWSI en le reliant à d'autres mesures comme le potentiel hydrique foliaire ou la conductance stomatique. La mesure est généralement conduite sur canopée, mais elle peut être appliquée à des mesures sur plantes et feuilles individuelles (Jackson, RS254, 1991).

Wanjura (RS341, 1984) et Silvercoth (AG007, 1991) rappellent la nécessité d'une prise en compte à la fois du stade de croissance des plants, ainsi que du taux de couverture du sol.

La corrélation inverse du CWSI avec le rendement a été montrée par différents auteurs (Pinter, RS027, 1983 ; Reginato RS016, 1985 ; Fangmeier, RS073, 1989 et Wanjura, RS094, 1990).

Stockle (PH101 1992) note néanmoins les limitations à l'utilisation du CWSI, liées à l'empirisme de la **détermination des limites** de calcul, et propose la prise en compte de la radiation nette, du flux de chaleur solaire, ainsi que de la vitesse du vent.

La facilité et la rapidité de mise en œuvre de ce type de mesure, et le fait qu'elle ne soit pas destructive, autorisent un élargissement de son utilisation à des populations nombreuses. Blum (OUV09, 1988) décrit un protocole expérimental dans lequel 500 génotypes peuvent être évalués en moins d'une heure sur le caractère de température de feuillage mesuré par téléthermométrie.

Hatfield (RS187 1987) utilise cette technique dans une étude de comparaison de 50 génotypes de cotonniers.

3. - Sélection sur le rendement, interactions génotype x sécheresse

Les **études** d'interactions **génotype x milieu** sont basées le plus souvent sur les résultats de tests de comportement multiloaux et pluriannuels. La performance des génotypes est évaluée relativement à un index environnemental. Gutierrez (GS067 1994 ; RS347, 1994) utilise les techniques statistiques de la régression et de l'analyse multivariée, à partir desquelles il formule des **recommandations** de diffusion variétale pour différentes régions de production cotonnière en Espagne.

La **caractérisation** spécifique des interactions entre génotypes et niveaux de sécheresse, est rarement conduite. Munk (RS278, 1993) étudie sur 2 années la réponse à 4 **régimes** d'irrigation de 5 variétés d'origine **Acala**. Il montre une interaction significative entre les variétés et les régimes d'irrigation.

Quisenberry (RS119, 1980) applique une pression de sélection à une même population dans 3 conditions **environnementales** différentes. Il conclut à l'efficacité de la sélection conduite sous environnement qualifié d'optimal, dans l'obtention de **gains génétiques** significatifs dans chacun des lieux.

4. - Modélisation

En complément de la démarche de modélisation **bioclimatologique** du risque de sécheresse et de celle du **bilan hydrique** de la culture, des modèles plus ou moins **intégrateurs** des relations de la plante avec son milieu ont été largement développés dans le cas du cotonnier (Sequeira, AG058 1995). Le modèle GOSSYM de simulation de la croissance et du développement du cotonnier mis au point aux USA (Jallas TH009, 1991), couplé à COMAX, un système expert d'aide à la décision, est largement diffusé en milieu producteur dans ce pays. A partir d'informations simples rappelées par Benedict (RS046 in Kohel OUV07, 1984) et Reddy (RS031 1987) le modèle GOSSYM peut aussi trouver des applications dans l'**aide** aux choix variétaux. Landivar (PH006 1983 et PH007, 1983) l'utilise pour évaluer l'**intérêt** du caractère génétique de forme de feuille Okra.

B. EXEMPLES DE PROGRAMMES D'AMELIORATION PHYSIO-GENETIQUE DU COTONNIER

Espagne

Leidi (RS300, 1993) évalue un groupe de 70 génotypes pour leurs réponses physiologiques à une sécheresse terminale. L'existence d'une variabilité à la fois inter et intra-génotypique sur des caractères tels que la photosynthèse nette ou la conductance stomatique, rend compte de capacités différentes de résistance à la sécheresse. De même, Lopez (RS342, 1995) compare le comportement de 16 cultivars de *G. hirsutum* d'origines diverses ; il relie le comportement favorable des variétés en conditions sèches à un ensemble de caractères : croissance racinaire mesurée sur plantules, hautes capacités de production florifère et fructifère, poids spécifique foliaire élevé, et maintien de taux de photosynthèse et de transpiration élevés pendant la sécheresse.

USA

Les travaux de l'équipe Quisenberry/Mc Michael au Texas, souvent cités dans cette revue, ont été initiés en 1973 par l'évaluation d'une large collection de cotonniers exotiques photopériodiques. Sur la base d'un caractère simple, le flétrissement foliaire en conditions de sécheresse, les deux accessions T25 et T169 ont été caractérisées de façon plus approfondie (Peterschmidt, RS065, 1981). T25 de flétrissement tardif présente un système racinaire plus ramifié, possède un contrôle stomatique de la transpiration plus efficace, maintient un CRE et un potentiel hydrique foliaire plus élevé, et a un ratio photosynthèse sur conductance stomatique plus élevé. T169 de flétrissement très précoce, accuse des potentiels hydriques foliaires plus bas, ce qui pourrait présenter un avantage en lui permettant d'extraire de l'eau du sol plus liée et de maintenir une croissance.

Le génotype T25, après perte du photopériodisme par backcross, a été utilisé pour une poursuite des travaux. A partir de lignées issues de T25, des croisements par des variétés commerciales ont été évalués pour une variabilité sur la mesure de la température de feuillage (Love, RS182, 1988).

Le programme de sélection **Multi Adversity Resistance** (MAR) conduit au Texas (El Zik, RS055, 1988, RS324, 1992), associe des sélections sur graines, sur plantules et sur plantes. Il a permis l'obtention chez les génotypes sélectionnés (la variété citée la plus souvent est Tamcot CD3H), de résistances simultanées plus larges aux insectes et aux maladies, en même temps qu'une amélioration de la production et de la qualité de la fibre. En relation à la tolérance à la sécheresse, El Zik (RS055, 1988 et RS152, 1990) et Cook (RS252, 1993) associent le progrès apporté par la variété Tamcot CD3H à un certain nombre de caractères, tels que la précocité de potentiel de floraison, l'enracinement par un système latéral plus extensif, et un meilleur WUE.

Brésil

Face à une sécheresse caractérisée dans le Nord-Est du Brésil par une forte irrégularité dans la distribution des pluies, un programme de sélection pour la résistance à la sécheresse a été établi sur les cotonniers annuel et pérenne (Vieira Da Silva, RS001, 1984).

Sur le cotonnier annuel, un programme d'amélioration par sélection massale de 3 variétés *G. hirsutum* a été conduit sur la base de 3 critères physiologiques : la germination sous PEG, la vitesse initiale d'élongation racinaire de plantule et la résistance protoplasmique (Vieira Da Silva RS001, 1984 ; Souza, RS002, 1984).

Souza (RS112, 1986) a étudié des génotypes de cotonniers pérennes de type *Moco* (race Marie Galante) qui, malgré un potentiel de production faible présentent certains caractères d'adaptation favorables, par exemple un système racinaire extensif et une capacité de mobilisation de substances de réserves.

Plus récemment, Souza (RS145, 1991) teste différentes lignées d'addition monosomiques de chromosomes de plusieurs espèces diploïdes dans l'espèce tétraploïde *G. hirsutum*. Certaines lignées ont révélé de bons comportements pour des caractères physiologiques adaptatifs (résistance protoplasmique, baisse de potentiel hydrique foliaire sous sécheresse et vitesse d'élongation de pivot). Des croisements ont été réalisés en vue de faciliter un transfert de gènes des espèces diploïdes vers *G. hirsutum*.

C. DEVELOPPEMENTS RECENTS DES BIOTECHNOLOGIES

1. -introduction

Le développement de la biologie moléculaire et des techniques de génie génétique offre aujourd'hui des perspectives nouvelles pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse des plantes cultivées (Dudley, GS053, 1993).

L'approche la plus prometteuse est celle par laquelle des caractères quantitatifs pourront être associés à certaines régions sur les chromosomes (QTLs), et à des marqueurs moléculaires identifiés grâce à la cartographie du génome (RFLP, RADP). Une deuxième démarche passe par l'identification de protéines, puis de gènes de stress. Le transfert par génie génétique de gènes d'intérêt et la création de plants transgéniques suscite de grands espoirs dans différents domaines.

Les travaux conduits en particulier par les équipes associées à Quarrie sur le maïs (Lebreton, GS065, 1995), mettent en évidence la nécessité d'une prise en compte de caractères multiples passant par l'identification et le travail sur des QTLs liés à des caractères aussi différents que la morphologie racinaire, la date de floraison ou la teneur en ABA xylémique.

Le cotonnier est une des cultures sur laquelle les avancées dans le domaine de la transgénèse sont aujourd'hui les plus significatives et des variétés de cotonniers transgéniques présentant des résistances à des herbicides ou à des insectes ont été créées et sont commercialisées aux USA (Stewart, GS035, 1992 ; Meredith, GS041, 1993).

2. -Biologie cellulaire

Blum (OUV09, 1988) rappelle que les techniques de cultures de tissus ou de cellules apportent un autre moyen, grâce à la variation somaclonale, de générer de la variabilité génétique. Le progrès espéré dans le cas de la recherche d'une tolérance, sera fonction du degré de dépendance de celle-ci d'un système biologique simple.

L'embryogénèse somatique du cotonnier a été réalisée avec succès depuis 1983, mais celle-ci n'est possible que sur certains géotypes. L'étude du contrôle génétique de ce caractère (Senechal, GS070, 1994), permet d'envisager l'élargissement du choix des géotypes sur lesquels seraient conduits les travaux de biologie moléculaire du type de ceux décrits plus bas.

Trolinder (RS257, 1992) a montré qu'il était possible de sélectionner, après traitement thermique imposé à des cultures de cellules des plantes régénérées présentant une meilleure tolérance à de hautes températures.

3. -Biologie moléculaire/Génie génétique

Les processus liés au métabolisme, et en particulier ceux du catabolisme de l'acide abscissique seraient, d'après les résultats de Quarrie (XX02, 1983), contrôlés génétiquement de manière simple (un ou deux gènes). Néanmoins Radin (PH061, 1989) souligne la nécessité de situer ces études dans le cadre des réponses à des barrières environnementales plus larges que la simple résistance à la sécheresse.

L'exemple de la glycine bêtaïne, composé organique ayant un rôle d'osmoprotectant des structures cellulaires, est pris par Mc Cue (RS097, 1990). Un schéma pour une incorporation, par génie génétique, dans des plantes transgéniques de la capacité à accumuler ce composé est présenté. De même la production de plants transgéniques pour une modification de l'expression de gènes de biosynthèse de la proline, plants dits "surproducteurs" de proline, apporterait selon Verma (PH189, 1993) un outil d'étude du rôle de cet acide aminé dans l'osmorégulation.

Bowler (RS303, 1992) dans sa revue, rappelle le rôle de l'enzyme superoxyde dismutase (SOD) dans les mécanismes de défense des plantes face à divers stress environnementaux, et passe en revue les applications possibles du génie génétique dans ce cadre. Trolinder (GS069, 1994) crée des plantes transgéniques de cotonnier présentant une expression supérieure de l'enzyme SOD et dont l'évaluation est en cours.

Stewart (RS168, 1991) envisage également des applications aux biotechnologies pour la modification génétique de la fenêtrage cinétique thermique optimale de certaines activités enzymatiques. Une même enzyme peut avoir des optimums de températures différents chez différentes espèces.

Meredith (GS054, 1994) identifie à partir d'un croisement entre 2 variétés, un polymorphisme pour 113 marqueurs RFLP associés au rendement, aux composantes du rendement, ainsi qu'aux caractéristiques de la fibre.

Gossett (RS261, 1991) corrèle par analyse électrophorétique la variation enzymatique (isozymes) de 9 variétés à des niveaux différents de tolérance à la salinité. Le système enzymatique de la catalase, est celui qui présente le plus de variations inductives.

L'objectif final de l'identification des marqueurs moléculaires est l'introgression de gènes, pour lesquels Wang (GS049, 1993) voit également des applications dans le cas des caractères qualitatifs de la fibre.

Galau (RS231, 1992) a caractérisé sur le cotonnier certaines séquences de cDNA codant pour des protéines dites LEA (late embryogenesis abundant). Ces protéines joueraient un rôle dans la réponse de diverses plantes à la dessiccation. Ces marqueurs de type RFLP (cas de 18 séquences LEA, et 2 séquences dites "legumin") ont été localisés sur différents sous-génomes (A, D, E et F) du genre *Gossypium* et sont présents en 2 copies chez les cotonniers allotétraploïdes (Galau, GS030, 1988).

Les techniques électrophorétiques ont permis de mettre en évidence des composés accumulés spécifiquement en réponse à des stress environnementaux. Bhattacharya (RS270, 1991) caractérise ainsi au moins 7 groupes de protéines dites HSP (Heat shock proteins).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABD-ALLA S.A., BIRD L.S., 1973, (SR073). Genetic analysis of root growth in upland cotton. Z. PFLANZENZUECHT, 69, 123-128
- ACKERSON R.C., KRIEG D.R. 1977, (RS138). Stomatal and nonstomatal regulation of water use in cotton, corn and sorghum. PLANT PHYSIOLOGY, 60, 850-853
- ACKERSON R.C., KRIEG D.R., HARING CL., 1977, (RS210). Effects of plant water status on stomatal activity, photosynthesis and nitrate reductase activity of field grown cotton. CROP SCIENCE, 17, 81-84
- ACKERSON R.C., KRIEG D.R., MILLER T.D., 1977, (RS330). Water relations of field grown cotton and sorghum. temporal and diurnal changes in leaf water, osmotic and turgor potentials. CROP SCIENCE, 17, 76-80
- ALVAREZ REYNA V., 1991, (PH100). Growth and development of three cotton cultivars of contrasting plant types differentially through irrigation system. DISSERTATION ABS INTERN B.SC. AND ENGIN., 51(9), 107p.
- ANAC M.S. 1995, (RS335). Optimum irrigation schedules for cotton under deficit irrigation conditions. SOILS NEWSLETTER, 18(1), 23-24
- ANNEROSE D.J.M., 1990, (TH002) Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (arachis hypogaea L.) cultivée au Sénégal. THESE de Doctorat. Univ. Paris VII, 282p.
- ANNEROSE D.J.M., 1992, RS381 Approche physiologique de l'adaptation à la sécheresse en zone semi aride sahélienne et soudanienne. The case study of C.E.R.A.A.S. In (OUV21) Proceed. WORKSHOP Field ecophysiological techniques for crop improvement in semi arid areas, Monterotondo (Italy)
- BAKER D.N ACOCK B. 1986. Photosynthate production and distribution. A conceptual model of stress effects. In (OUV14) J.R. MAUNEY and J.M. STEWART Cotton Physiology. Number 1, The cotton foundation reference book series, Memphis (TN). 245-257
- BALL R.A., OOSTERHUIS D.M., 1990, (RS147) Water deficit stress and osmotic adjustment in leaves and roots of field grown cotton. PROCEEDINGS BELT COTT. PROD. CONF., Las Vegas, 51
- BALL R.A., OOSTERHUIS D.M., MAUROMOUSTAKOS, 1991 (RS269) Root dynamics and solute accumulation during water deficit stress and recovery in cotton. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., 840
- BALL R.A., OOSTERHUIS D.M., MAUROMOUSTAKOS. 1994. (RS325). Growth dynamics of cotton plants during water deficit stress. AGRONOMY JOURNAL, 86(5), 788-795
- BAR-TSUR A., RUDICH J., 1987, (RS012). Osmotic adjustment of cotton to moderate potassium chloride stress and subsequent water stress during early stages of development. AGRONOMY JOURNAL, 79, 166-171
- BASNAYAKE J COOPER M., LUDLOW M.M., 1995, (RS372) Inheritance of osmotic adjustment to water stress in three sorghum crosses THEORETICAL AND APPLIED GENETICS. 90. 675-682
- BEGONIA G.B., HESKETH J.D., HODGES H.F., 1986, (RS051). Effects of long term drought and nitrogen on fruiting and yield of cotton. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF., Las Vegas, 71-74
- BENEDICT C.R., 1984, (RS046). Physiology - Water relations. In (OUV07) R.J. KOHEL and C.F. LEWIS F. 1984. Cotton. American Society of Agronomy (USA), 179-182.
- BERLIN J.D., QUISENBERRY J.E., BAILEY F., 1982, (RS164). Effect of water stress on cotton leaves. I. An electron microscopic stereological study of palisade cells. PLANT PHYSIOLOGY, 70, 238-243
- BHARAMBE P.R., VARADE S.B., 1984, (RS024). Effects of plant water stress on some biochemical changes in cotton. J. MAHARASHTRA AGRIC. UNIVERSITY, 9(1), 47-50
- BHATTACHARYA N., LUTHE D.S., McKINION J.M., 1991, (RS270). Heat shock induced protein synthesis in Pima cotton leaves exposed to long temperature stress and enriched CO2 environment. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF. 844
- BIELORAI H., MANTELLA., MORESHET S., 1983, (RS015). Water relations of cotton. In (OUI 9) Water deficits and plant growth, vol VII, Academic Press Inc 49-87
- BLUM A., 1979, (RS307). Genetic improvement of drought resistance in crop plants: a case for sorghum. In (OUV20) H. MUSSEL and R. STAPLES. Stress physiology in crop plants. Wiley Interscience pub., (New York), 30-445
- BLUM A., 1988, (OUV09). Plant breeding for stress environments. CRC PRESS (USA), 223 p.
- BLUM A., 1992, (RS380). The role of physiological techniques in breeding for stress tolerance. In (OUV21) Proceed. WORKSHOP: Field ecophysiological techniques for crop improvement in semi arid areas, Monterotondo (Italy)
- BOLGER T.P., UPCHURCH D.R., McMICHAEL B.L., 1962, (SR095). Temperature effects on cotton root hydraulic conductance. ENVIRONMENT. EXP BOT., 32(1), 43-54
- BORDOWSKY J.P., LYLE W.M., KEELING J.W. 1994, (AG032). Crop rotation and tillage effects on soil water and cotton yield. AGRONOMY JOURNAL. 86. 1-6
- BOURLAND F.M., BIRD L.S., 1985, (GS010) A diallel analysis of seedling growth in cotton. FIELD CROPS RESEARCH, 10(2), 197-203
- BOURLAND F.M., STRINGER S.J., HALTER J.D., 1991, (PH126). Maturity of cotton cultivars in Arkansas as determined by nodes above white bloom. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., 560-563
- BOURLAND F.M., OOSTERHUIS D.M., TUGWELL N.P., 1992, (PH106). Reading the plant for efficient management. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Memphis, 146-148
- BOUTELIER E., HUBAC C., 1986, (RS037) Effet du chlorure de sodium sur l'acquisition de la résistance à la sécheresse du cotonnier. In ACTES: Colloque sur les végétaux en milieu aride, Tunis, 37
- BOWLER C., VAN MONTAGU M., INZE D. 1992, (RS303) Superoxide dismutase and stress tolerance. ANNU REV PLANT PHYSIOL. PLANT MOL. BIOL., 43, 83-116

- BOWMAN W D 1989, (PH121). The relationship between leaf water status, gas exchange, and spectral reflectance in cotton leaves. REMOTE SENSING OF ENVIRONMENT, 30(3), 249-255
- BKAR A.S Mc MICHAEL B.L., TAYLOR H.M., 1990, (SR042). Hydraulic conductivity of cotton roots as influenced by plant age and rooting medium. AGRONOMY JOURNAL 82, 264-266
- BROUDER S M., CASSMAN K.G., 1990, (SR015). Root development of two cotton cultivars in relation to potassium uptake and plant growth in vermiculite soil. FIELD CROPS RESEARCH, 23, 187-203
- BURKE J J GAMBLE P E., HATFIELD J.L., 1985, (RS192). Plant morphological and biochemical responses to field water deficits I Responses of glutathione reductase activity and paraquat sensitivity PLANT PHYSIOLOGY, 79, 415-419
- BURKE J J HATFIELD J L., WANJURA D.F., 1990, (PH094) A thermal stress index for cotton AGRONOMY JOURNAL 82, 526-530
- CABANGBANG R P MENDOZA V S., BADER R.F., 1989, (PH072). Morphological indicators of earliness in cotton. PHILIPPINE JOURNAL OF CROP SCIENCE. 14(2), 51-54
- CARMICHAEL A., PLAUT Z., SINAI M., 1993, (RS125). Cotton root growth as affected by changes in soil water distribution and their impact on plant tolerance to drought IRRIGATION SCIENCE, 13(4), 177-182
- CASSMAN K G., KERBY T.A., ROBERTS B.A., 1990, (SR043) Reassessing potassium requirements of cotton for yield and fiber quality. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD CONF Las Veg. 60-64
- CHOPART J L., KONE D 1985, (AG005). Influence de différentes techniques de travail du sol sur l'alimentation hydrique du maïs et du cotonnier en Côte d'Ivoire. AGRONOMIE TROPICALE. 40(3) 223-229
- COGNEE M., 1975, (TH015). Variations de l'état physiologique et hormonal des fruits du cotonnier et leurs liaisons avec le déhanchement ultérieur de l'abscission THESE de Doctorat, Unw. Paris VI
- COOK C G BIRD L S., EL-ZIK K M., 1985, (RS058). An analysis of eighteen cotton varieties for differences in 6 root traits PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Memphis. 27
- COOK C G EL-ZIK K.M., 1988, (RS053). Relationship of cotton root traits and leaf canopy with drought tolerance and productivity PROCEEDINGS BELT COTT. PROD. CONF., New Orl., 563-564
- COOK C G. EL-ZIK K M., 1990, (RS152). Lint yield and water use efficiency of upland cotton genotypes varying in drought tolerance PROCEEDINGS BELT COTT. PROD. CONF., Las Veg., 93
- COOK C G EL-ZIK K.M., 1991, (RS262). Influence of water stress, plant growth and fruiting characteristics of cotton on fiber quality PROCEEDINGS BELT COTT. PROD CONF., 564-565
- COOK C G. EL-ZIK K.M 1992, (RS227). Cotton seedlings and 1st bloom plant characteristics. Relationships with drought influenced boll abscission and lint yield. CROP SCIENCE, 32:6, 1464-1467
- COOK C.G., EL-ZIK K.M., 1993, (RS252). Fruiting and lint yield of cotton cultivars under irrigated and nonirrigated conditions. FIELD CROPS RESEARCH, 33(4), 411-421
- CORNISH K., RADIN J.W., TURCOTTE E.L 1991 (PH013). Enhanced photosynthesis and stomatal conductance of Pima cotton (Gossypium barbadense L.) bred for increased yield. PLANT PHYSIOLOGY, 97 484-489
- CUTLER J.N., RAINS D.W., 1977, (RS230). Effects of irrigation history on responses of cotton to subsequent water stress. CROP SCIENCE, 17, 329-334
- DAVIES W.J., 1977, (RS117). Stomatal responses to water stress and light in plants grown in controlled environments and in the field. CROP SCIENCE, 17, 735-740
- DAVIES W.J., TARDIEU F., TREJO C.L., 1994, (RS293). How do chemical signals work in plants that grow in drying soil?. PLANT PHYSIOLOGY, 104, 309-314
- DE PROFT M.P., HE C.-J., MORGAN P W., 1980, (RS157). Water deficit stress promotes ethylene production by detached leaves not intact cotton plants. AGRONOMY ABSTRACTS (AM.SOC. of AGRONOMY), 120
- DE RAISSAC M., 1992, (RS201). Mécanismes d'adaptation à la sécheresse et maintien de la productivité des plantes cultivées. AGRONOMIE TROPICALE 46(1), 29-39
- DIOMAIUTO J., HUBAC C., 1990, (RS221). Répercussions morphologiques et histologiques de l'augmentation de résistance à la sécheresse du cotonnier (Gossypium hirsutum L.) par le rouge sombre. PHYTOMORPHOLOGY, 40(3-4), 383-394
- DUDLEY J.W., 1993, (GS053). Molecular markers in plant improvement: manipulation of genes affecting quantitative traits. CROP SCIENCE, 33, 660-668
- EISSA A.M., JENKINS J.N., VAUGHAN L E 1983, (SR017). Inheritance of seedling root length and relative root weight in cotton. CROP SCIENCE, 23, 1107-1111
- EL JAUFARI S., 1992, (RS280). ABA et sélection de la résistance à la sécheresse. ANNALES DE GEMBOUX, 98, 259-275
- EL-ZIK K.M., THAXTON P.M., WALLACE T P., 1988, (RS055). Improvement in fiber quality, yield potential and resistance to pests in MAR cottons. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., New Orl., 554-560
- EL-ZIK K.M., THAXTON P.M., 1992, (RS324). Simultaneous improvement of yield, fiber quality trait and resistance to pests of MAR cottons. NATIONAL COTTON COUNCIL (US), Memphis, 560-561
- EPHRATH J.E., MARANI A., BRAVDO B., 1990, (RS298). Effects of moisture stress on stomatal resistance and photosynthetic rate in cotton (Gossypium hirsutum L.). Controlled levels of stress. FIELD CROPS RESEARCH, 23, 117-131
- EPHRATH J.E., MARANI A., 1993, (RS259). Simulation of the effect of drought stress on the rate of photosynthesis in cotton. AGRICULTURAL SYSTEMS, 42(4) 327-341
- EPHRATH J.E., MARANI A., BRAVDO B., 1993, (RS316). Photosynthetic rate, stomatal resistance and leaf water potential in cotton (Gossypium hirsutum L.) as affected by soil moisture and irradiance. PHOTOSYNTHETICA, 29, 63-71

- FANGMEIER D.D., GARROT D.J. HUSMAN S.H., 1989, (RS073) Cotton water stress under trickle irrigation. ASAE MEETING 32(6), 1955-1959
- FERNANDEZ C.J., COTHREN J. T Mc INNES K.J., 1991, (RS137) Partitioning of biomass in well-watered and water-stressed cotton plants treated with mepiquat chloride. CROP SCIENCE, 31, 1224-1228
- FERNANDEZ C.J., COTHREN J. T Mc INNES K.J., 1992, (RS159). Carbon and water economies of well-watered and water-deficient cotton plants treated with mepiquat chloride. CROP SCIENCE, 32, 175-180
- FERNANDEZ G.C.J. 1993 (RS366) Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In SYMPOSIUM Adaptation of food crops to temperature and water stress. Taiwan, 257-270
- FOWLER J.R., ASSADIAN H., BRAR A.S., 1985, (RS032). Efficient use of limited irrigation water. THE COTTON GIN AND OIL MILL PRESS, 1, 14-16
- FUSSELL L.K., BINDER F.R., BIELER P., 1991, (RS143) Crop physiology and breeding for drought tolerance: research and development. FIELD CROPS RESEARCH, 27, 183-199
- GADALLAH A.A., 1995, (RS364). Effect of water stress, abscisic acid and proline on cotton plants. JOURNAL OF ARID ENVIRONMENTS, 30(3), 315-325
- GALAU G.A. BASS H.W. HUGHES D.W., 1988, (GS030). Restriction fragment length polymorphisms in diploid and allotetraploid Gossypium: assigning the late embryogenesis-abundant (Lea) alleles in G.hirsutum. MOL. GEN. GENET. 211, 305-314
- GALAU G.A., WANG H.Y.C., HUGHES D.W., 1992, (RS231) Cotton *Lea4* (D19) and *Lea A2* (D132) group 1 *Lea* genes encoding water stress-related proteins containing a 20-amino acid motif. PLANT PHYSIOLOGY, 2, 783-788
- GARROT D.J., SILVERTOOTH J. STEDMAN S. 1990, (RS148). The effects of water stress on Pima cotton quality. PROCEEDINGS BELT COTT. PROD. CONF., Las Vegas, 93
- GERIK T.J., EL-ZIK K.M., GANNAWAY J.R., 1994, (PH183). Can carbon isotope discrimination be used to select high yield cottons. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., San Diego, 1329
- GIRMANSKY, KRIEG D.R. 1985, (RS183). Osmotic adjustment cause and effect relationships in cotton leaves. PROCEEDINGS BELT. CO-OP. PROD. CONF., 43-44
- GOSSETT D.R. MILLHOLLON E.P., CALDWELL W.D., 1991 (RS261) Isozyme variation among salt tolerant and salt sensitive varieties of cotton. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., 566-569
- GREGORY P.J. 1987, (SR024) Development and growth of root systems in plant communities. SEMINAR SERIES SOC. FOR EXP. BIOLOGY, 30, 147-166
- GRIMES D.W., MILLER R.J., DIXONS L., 1970, (RS165). Water stress during flowering of cotton. CALIFORNIA AGRICULTURE, 4-6
- GRIMES D.W., YAMADA H., 1982, (RS236) Relation of cotton growth and yield to minimum leaf water potential. CROP SCIENCE, 22, 134-139
- GRIMES D.W., KERBY T.A., 1992, (RS181) Plant water relations and irrigation scheduling for Pima cotton. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Memphis 1041-1044
- GRIMES D.W., 1994, (RS346). Efficient irrigation on Pima cotton. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., 90-93
- GUINN G., MAUNEY J.R., 1984, (PH092) Fruiting of cotton.I. Effects of moisture status on flowering. AGRONOMY JOURNAL, 76, 90-94
- GUINN G., MAUNEY J.R., 1984, (PH093). Fruiting of cotton.II. Effects of moisture status and active boll load on boll retention. AGRONOMY JOURNAL, 76, 94-98
- GUINN G., 1985, (PH050). Absciscic acid and cutout in cotton. PLANT PHYSIOLOGY, 77, 16-20
- GUINN G., BRUMMETT D.L., 1988, (RS059) Changes in free and conjugated Indole-3-Acetic acid and abscisic acid in young cotton fruits and their abscission zones in relation to fruit retention during and after moisture stress. PLANT PHYSIOLOGY, 86, 28-31
- GUINN G., DUNLAP J.R., BRUMMETT D.L., 1990, (RS 128). Influence of water deficits on the abscisic acid and indol-3-acetic acid contents of cotton flower buds and flowers. PLANT PHYSIOLOGY, 93(3), 1117-1120
- GUINN G., BRUMMETT D.L., 1993, (PH159) Leaf age, decline in photosynthesis, and changes in abscisic acid, indole-3-acetic acid, and cytokinin in cotton leaves. FIELD CROP RESEARCH, 32, 269-275
- GUO Y., LANDIVAR J.A., HENGELLER J.C. 1994, (PH181) Responses of cotton leaf and water potential and transpiration to vapor pressure deficit and salinity under arid and humid climatic conditions. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., San Diego, 1301-1308
- GUTHRIE D.S., 1991, (AG012) Cotton response to starter fertilizer placement and planting dates. AGRONOMY JOURNAL, 83, 836-839
- GUTIERREZ J.C., LOPEZ M., EL-ZIK K.M., 1994, (RS347) Adaptation of upland cotton genotypes to the Guadalquivir valley in Spain. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., San Diego, 670-673
- GUTIERREZ J.C., LOPEZ M., EL-ZIK K.M. 1994, (GS067). AMMI (additive main effects and multiplicative interactions analysis): a tool to determine adaptability of upland cotton genotypes in Spain. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF., San Diego, 688-692
- GUTIERREZ J.C., LOPEZ M., LEIDE O., 1994, (RS311). Genotypic behaviour of upland cotton under dryland conditions in southern Spain. In summary world cotton research conference, Brisbane, Australia, ICAC PUB., 103
- HAKE K., GUINN G., OOSTERHUIS D.M., 1989, (PH065). Environmental causes of shed COTTON PHYSIOLOGY TODAY, 4 p.
- HAKE K., EL-ZIK K.M., JOHNSON-HAKE S. 1990, (PH005). Cotton growth and development for production agriculture. NATIONAL COTTON COUNCIL, 17 p
- HAMPTON R.E., OOSTERHUIS D.M., STEWART J.M., 1988, (RS026). Anatomical differences in cotton related to drought tolerance. THE COTTON GIN AND OIL MILL PRESS, 17, 14

- HARRIS J L , KRIEG D.R. STAGGENBORG SA, 1992, (RS239) Production and retention of fruit as affected by water and nitrogen supplies. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF Memphis. 1073-1074
- HARTUNG W , RADIN J.W., HENDRIX D.L , 1988, (RS057). Absciscic acid movement into the apoplastic solution of water-stressed cotton leaves. PLANT PHYSIOLOGY, 86, 908-913
- HARTUNG W , WEILER E W , RADIN J.W 1992, (PH103). Auxin and cytokinin in the apoplastic solution of dehydrated cotton leaves. JOURNAL OF PLANT PHYSIOLOGY. 140(3), 324-327
- HATFIELD J L. QUISENBERRY J E DILBECK R.E., 1987 (RS187) Use of canopy temperatures to identify water conservation in cotton germplasm. CROP SCIENCE, 27(2), X9-273
- HEARN A B 1980, (PH023). Water relationships in cotton OUTLOOK ON AGRICULTURE. 10(4), 159-166
- HEARN A.B CONSTABLE G.A.. 1984, (RS033) Irrigation for crops in a Sub-Humid environment VII-Evaluation of irrigation strategies for cotton. IRRIGATION SCIENCE, 5, 75-94
- HEARN A.B , CONSTABLE G A. 1984, (RS048). Cotton. In (OUV05) P R. GOLDSWORTHY and N.M. FISHER. The physiology of tropical crops. Wiley Interscience pub., (New York), 495-527
- HETHOLT J.J.. 1993. (AG035). Cotton boll retention and its relationship to lint yield. CROP SCIENCE, 33. 486-490
- HETHKETH J.D., LANE H C., ALBERTE R.S , 1975, (PH027) Earliness factors in cotton. new comparisons among genotypes COTTON GROW REV., 52,126-135
- HODGES T 1992, (PH068). Modeling the effects of stress on plant phenology 6 p
- HOPKINS H J KRIEG D.R., HATFIELD J.L., 1989, (RS283). Water use efficiency of narrow-row cotton. AGRONOMY ABSTRACTS (AM SOC. OF AGRONOMY), 113
- HOWELL T A., DAVIS K R., Mc CORMICK R.L., 1984, (RS185). Water use efficiency of narrow row cotton IRRIGATION SCIENCE. 3, 195-214
- HOWELL T A , HATFIELD J.L , YAMADA H , 1984, (RS340). Evaluation of cotton canopy temperature to detect crop water stress. TRANSACTION OF THE ASAE 27, 84-88
- HU J P 1985 (RS175) Quantitative changes of stomata in cotton leaves of the main stem and their relationship with drought tolerance CHINA COTTON 6, 30-31
- HUBAC C , OUEDRAOGO M., 1984, (RS035). Résistance à la sécheresse réponse des feuilles et des racines. In (OUV12), CIRAD-ISRA. ACTES DU COLLOQUE Résistance à la sécheresse en milieu intertropical: quelles recherches pour le moyen terme (Dakar), 569-570
- HULICK M G 1970. (SR079). Variation in taproot elongation rate as influenced by composition of the soil air. AGRONOMY JOURNAL, 62(6), 815-818
- HUSMAN S H., GARROT D J.. 1992, (PH119). Water stress effects on cotton lint yield using infrared thermometry to schedule irrigation. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD CONF., Memphis. 1109-1110
- HUSMAN S.H., GARROT D. J.Jr, O'LEARY J.W 1993, (PH145). Early season irrigation effects on low desert upland cotton yields using leaf water potential measurement. PROCEEDINGS BELT. COTT PROD CONF., New Orl., 1211-1213
- HUTMACHER R.B., KRIEG D.R., 1983, (RS041) Photosynthetic rate control in cotton PLANT PHYSIOLOGY, 73, 658-661
- IDSO S.B., 1981, (XX02). Non water stressed base lines a key to measuring and interpreting plant water stress AGRICULTURAL METEOROLOGY. 29.213-217
- IMPENS R., 1990, (PH024). Les causes non parasitaires des maladies. In J.SEMAL, Traité de pathologie végétale Presses agronomiques de Gembloux, 39-83
- JACKSON R.D., IDSO S.B., REGINATO R J 1981. (XX02). Canopy temperature as a crop water indicator. WATER RESOUR RES., 17(4), 1133-1138
- JACKSON S.H., 1991, (RS254). Relationship between normalized leaf water potential and crop water stress index: values for Acala cotton. AGRICULTURAL WATER MANAGEMENT 20(2), 109-118
- JALLAS E., 1991. (TH009). Modélisation du développement et de la croissance du cotonnier. Le modèle GOSSYM THESE, INA-PG, Paris, 100p.
- JORDAN J.R., 1986. Development of the plant Water deficits and reproduction. In (OUV14) J.R. MAUNEY and J.M. STEWART. Cotton Physiology. Number 1, The cotton foundation reference book series, Memphis (TN), 63-71
- KALE H.B., BHARAD G.M., DESHMUKH S V., 1991 (RS260). Effect of plant density on moisture utilization and yield of hirsutum cottons under rainfed conditions. ANNALS OF PLANT PHYSIOLOGY, 5(2), 183-187
- KARAMI E., KRIEG D.R., QUISENBERRY J E., 1980, (RS120). Water relations and carbon-14 assimilation in cotton with different leaf morphology. CROP SCIENCE 20(4), 421-426
- KASPERBAUER M.J, BUSSCHER W.J., 1991, (SR039) Genotypic differences in cotton root penetration of a compacted sub-soil layer. CROP SCIENCE, 31. 1376-1378
- KERBY T.A., BUXTON D.R., 1976, (PH084). Fruiting as affected by leaf type and population density. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF Las Veg , 67-70
- KERBY T.A., CASSMAN K.G., KEELEY M., '90, (AG003). Genotypes and plant densities for narrow-row cotton systems.I. Heights, nodes, earliness, and location of yield CROP SCIENCE, 30(3), 644-649
- KERBY T.A., CASSMAN K.G., KEELEY M., '90, (AG004). Genotypes and plant densities for narrow-row cotton systems.II. Leaf area and dry matter partitioning CROP SCIENCE, 30(3), 649-653
- KHALFAOUI J-L.B, 1985, (RS004). Conduite de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse en fonction de ses mécanismes physiologiques. OLEAGINEUX, 40(6), 329-332
- KHALFAOUI J-L.B. 1990, (RS108). Genetic of adaptation to drought of cultivated species and consequences on plant breeding. BULLETIN SOC.BOT.FR., ACTUALITES BOT , 137 (1), 125-137

- KIEPPER B., TAYLOR H M , HUCK MG 1973, (SR080). Water relations and growth of cotton in drying soil. AGRONOMY JOURNAL, 65(2), 307-310
- KOCK J.DE, BRUYN L P.DE, HUMAN J.J , 1990, (RS160). The relative sensitivity to plant water stress during the reproductive phase of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). IRRIGATION SCIENCE, 11, 239-244
- KRIEG D R 1983, (RS018). Photosynthetic activity during stress AGRICULTURAL WATER MANAGEMENT, 7, 249-253
- KRIEG D R HATFIELD J L, GERTSIS A.C., 1993, (PH143) Plant monitoring: water stress and water management PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF , New Orl 1191-1 193
- LANDIVAR J.A , BAKER D N., JENKINS J.N., 1983. (PH006) Application of GOSSYM to genetic feasibility studies I Analyses of fruit abscission and yield in Okra-Leaf cottons. CROP SCIENCE. 23, 497-504
- LANDIVAR J A., BAKER D.N., JENKINS J N., 1983, (PH007). Application of GOSSYM to genetic feasibility studies II Analyses of increasing photosynthesis, specific leaf weight and longevity of leaves in cotton. CROP SCIENCE. 23. 504-510
- LANDIVAR J A SIEKER J.A., WALL G.W , 1989, (RS284) Management of an anti-transpirant on dryland cotton AGRONOMY ABSTRACTS (AM SOC.of AGRONOMY), 137-1 38
- LAWLOR D J., LANDIVAR J.A., CRENSHAW C., 1992, (AG001). Soil water storage and productivity of cotton in conventional vs. reduced tillage systems. PROCEEDINGS BELT COTT. PROD. CONF. Memphis, 1045-1046
- LEBRETON C., LAZIC JANCIC V , STEEDA., 1995, (GS065). Identification of QTL for drought responses in maize and their use in testing causal relationship between traits JOURNAL EXP.BOT., 46(288), 853-865
- LEIDI E.O., LOPEZ J.M., LOPEZ M., 1993, (RS300). Searching for tolerance to water stress in cotton genotypes photosynthesis, stomatal conductance and transpiration. PHOTOSYNTHETICA, 28(3), 383-390
- LE VITT J : 1980, (OUV11). Responses of plants to environmental stresses. Vol.II- Water, radiation, salt and other stresses, ACADEMIC PRESS (New York), 606 p.
- LOPEZ J M GUTIERREZ J.C., LEIDI E.O 1995, (RS342) Selection and characterisation of cotton cultivars for dryland production in the south-west Spain. EUROPEAN JOURNAL OF AGRONOMY. 4(1), 119-126
- LOVE J., GANNAWAY J R., HATFIELD J L., 1988, (RS182). Drought tolerant crosses from T25 materials measured by infrared thermometry PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD CONF New Orl 563
- LUDLOW M M., 1989 (RS282). Strategies of response to water stress. In (OUV16) K.H. KREEB, H. RICHTER and T M HINCKLEY Structural and functional responses to environmental stresses: water shortage. XIV international botanical congress, Berlin, West Germany, 24/07-1/08/1987. SPB Academic Publishing (The Hague), 269-281
- LUDLOW M M., MUCHOW R.C., 1990, (RS373). A critical evaluation of traits for improving crop yields in water limited environments. ADVANCES IN AGRONOMY, 43, 107-153
- MALIK M.N., 1994, (RS310). Field investigations of cotton responses to water. In summary world cotton research conference, Brisbane, Australia, ICAC PUB 103
- MALIK R.S., DHANKAR J.S., TURNER N.C 1979, (SR105) Influence of soil water deficits on root growth of cotton seedlings. PLANT SOIL, 53, 109-1 15
- MARANI A., AMIRAV A., 1971, (RS253). Effects of soil moisture on two varieties of upland cotton in: Israël I The coastal plain region EXPERIMENTAL AGRICULTURE, 7, 213-224
- MARANI A., BAKER D.N., REDDY V R , 1985, (RS021) Effect of water stress on canopy senescence and carbone exchange rates in cotton. CROP SCIENCE 25(5), 798-802
- MARUR C.J., 1991, (RS144). Comparacao das taxas de fotossintese liquida, resistencia estomatica e produtividade de duas cultivares de algodoeiro submetidas ao estresse hídrico. PESQ.AGROPEC.BRAS , 26(2), 153-1 61
- MAUNEY J.R., 1986. Development of the plant. Vegetative growth and development of fruiting sites In (OUV14) J.R. MAUNEY and J.M. STEWART. Cotton Physiology Nurnber 1, The cotton foundation reference book series Memphis (TN), 1 1-28.
- MC CUE K.F., HANSON A.D., 1990, (RS097). Drought and salt tolerance: towards understanding and application TRENDS IN BIOTECHNOLOGY, 8(12), 358-362
- MC DANIEL R.G., DOBRENZ A.K , 1994, (PH180). Water stress and carbon isotope discrimination in cotton. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD CONF.. San Dieg 1297-1300
- Mc MICHAEL B.L., JORDAN W.R., POWELL R.D., 1973, (RS166). Abscission processes in cotton induction by plant water deficit. AGRONOMY JOURNAL, 65, 202-204
- Mc MICHAEL B.L., ELMORE C.D., 1977 (RS167). Proline accumulation in water stressed cotton leaves. CROP SCIENCE, 17, 905-908
- Mc MICHAEL B.L , HESKETH J.D , 1982, (RS017). Field investigations of the response of cotton to water deficits FIELD CROPS RESEARCH, 5, 319-333
- Mc MICHAEL B.L., 1983, (RS022). Exotic cotton tolerates semiaridity. AGRICULTURAL RESEARCH 32(1), 4.
- Mc MICHAEL B.L., JORDAN W.R., QUISENBERRY J.E. 1984, (PH077). Leaf production and growth rates of exotic cottons. AGRONOMY JOURNAL. 76, 901-905
- Mc MICHAEL B.L., BURKE J.J., BERLIN J D., 1985, (SR011). Root vascular bundle arrangements among cotton strains and cultivars. ENVIRONMENT EXP BOT., 25, 23-30
- Mc MICHAEL B.L., 1986. Development of the plant. Growth of roots. In (OUV14) J.R. MAUNEY and J.M STEWART Cotton Physiology. Number 1, The cotton foundation reference book series, Memphis (TN) 633-639
- Mc MICHAEL B.L., QUISENBERRY J.E., 1986, (SR047) Variability in lateral root development and branching intensity in exotic cottons. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF , Las Veg , 89
- Mc MICHAEL B.L., OESTERREICH W , 1988, (SR098). Factors influencing lateral root development in cotton. AGRONOMY ABSTRACTS (AM.SOC.of AGRONOMY), 114

- Mc MICHAEL B L , QUISENBERRY J.E., 1991, (RS258). Genetic variation for root-shoot relationships among cotton germplasm. ENVIRONMENT EXP.BOT., 31(4) 461-470
- Mc. MICHAEL B.L, QUISENBERRY J.E., 1993, (SR077). The impact of the soil environment on the growth of root systems ENVIRONMENT.EXP BOT , 33(1). 53-61
- MEREDITH WR.. 1993, (GS041). What's coming in generic engineering, hybrids, new cotton varieties ?. PROCEEDINGS BELT COTT. PROD. CONF., New Orl., 122-125
- MEREDITH W R Jr. 1984 (PH073). Influence of leaf morphology on lint yield of cotton-enhancement by the Sub-Okra trait CROP SCIENCE, 24(5), 855-857
- MEREDITH WR Jr, 1994 (GS054). Potential of using molecular markers in cotton breeding. In summary world cotton research conferne, Brisbane, Australia, ICAC PUB 4
- MEYER W S. RITCHIE J T , 1983. (SR069). Water status of cotton as related to taproot length AGRONOMY JOURNAL, 72, 577-580
- MIZRAHI Y 1980, (PH080). The role of plant hormones in plant adaptation to stress conditions. In Physiological aspects of crop productivity. Proceed. of the Coll. of the Int Potash Inst Wageningen (Netherlands). 125-136
- MOREY P R , QUISENBERRY J E., KOARK B., 1974. (PH099). Variability in leaf anatomy in primitive and commercial stocks of cotton. CROP SCIENCE, 14, 595-598
- MORGAN J.M, 1991, (XX02). A gene controlling differences in osmoregulation in wheat. AUST.J PLANT PHYSIOL., 18, 249-257
- MORROW M R KRIEG D.R.. 1930. (AG010). Cotton management strategies for a short growing season environment. Water-nitrogen considerations. AGRONOMY JOURNAL 82, 52-56
- MUNK D S, KERBY TA , 1993, (RS278). Acala cotton varietal response to late season water stress PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., New Orl., 1340-1341
- MUNNS R , 1988. (PH078). Why measure osmotic adjustment? In PROCEED. of the international congress of plant physiology, New Delhi (India), Feb. 1988, 891-898
- MUTSAERS H.J.W., 1983 (PH0C7) Leaf growth in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) 2. The influence of temperature, light, water stress and root restriction on the growth and initiation of leaves. ANNALS OF BOTANY COMPANY, 51, 521-529
- NETO M B. COSTA J.N da, SOUZA J G., 1983, (RS034). O melhoramento genetico do algodoeiro herbaceo (*G.hirsutum* latifolium) para resistencia a seca : I, II, III. BOLETIM DE PESQUISA /EMBRAPA. 14, 23-40
- NOUR EL DIN N., EL SAIDI A.M., ABD EL HALIM A., 1990, (RS302). Response of cotton plant to soil water stress.4 Yield and its component response to skipping one irrigation at various stages of growth. EGYPTIAN JOURN OF AGRONOMY 15(1-2), 97-104
- OOSTERHUIS D.M. WULLSCHEGER S.D. 1984, (RS115). Osmotic adjustment in cotton (*G.hirsutum* L.) leaves and roots in response to water stress PLANT PHYSIOLOGY, 84 1154-1157
- OOSTERHUIS D.M., 1987, (SR026). A technique to measure the components of root water potential using thermocouple psychrometers. PLANT SOIL 103(2), 285-288
- OOSTERHUIS D.M., WULLSCHEGER S.D. 1988, (RS026). Drought tolerance and osmotic adjustment of various crops in response to water stress. ARKANSAS FARM RESEARCH, 37(1), 12
- OOSTERHUIS D.M.. WULLSCHEGER SD STEWART J.M., 1988, (RS042). Diversity in cotton root xylem anatomy. ARKANSAS FARM RESEARCH 37(3), 19
- OOSTERHUIS D M.. HAMPTON R.E WULLSCHEGER SD, 1991, (RS141). Water deficit effects on the cotton leaf cuticle and the efficiency of defoliant. JOURNAL OF PRODUCTIVE AGRICULTURE, 4(2), 260-2565
- ORGAZ F., BONACHELA S., MATEOS L., 1991, (RS256) Phenology and yield of cotton cultwars in the Guadalquivir valley under different water regimes. INVEST.AGR.:PROD.Y PROT.VEGET 6(1 j, 53-67
- ORTIZ C.E., BOURLAND F.M., 1990, (PH105). Variation in first true leaf development among cotton genotypes AGRONOMY ABSTRACTS (AM.SOC.of AGRONOMY), 102-103
- OUEDRAOGO M , HUBAC C., MONARD J F., 1984. (PH104). Change in fatty acids composition during water stress in cotton plants. Relation with drought resistance induced by far red light. Z.PFLANZENPHYSIOL BD 114 239-245
- PASSIOURA J.B , 1979, (PH075). Accountability, philosophy and plant physiology. SEARCH, 10(10), 347-359.
- PASSIOURA J.B., 1986, (RS358). Resistance to drought and salinity: avenues for improvement (review) AUST.J.PLANT PHYSIOL., 13(1), 191-20'
- PATTERSON D.T., 1988, (RS061). Growth and water relations of cotton (*G.hirsutum*), Spurred Anoda (Anoda cristata) and Velvetleaf (Abutilon theophrasti) during simulated drought and recovery. WEED SCIENCE, 36, 318-324
- PEARSON R.W., RATCLIFFE L.F., TAYLOR H.M., 1970 (SR082). Effect of soil temperature, strength, and pH on cotton seedling root elongation. AGRONOMY JOURNAL, 62(2), 243-246
- PENG S., KRIEG D.R., GIRMA F.S., 1989, (PH154). Cotton photosynthetic rate measurements: relationship between single leaf and whole canopy. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Nashv.. 80-83
- PETERSCHMIDT N.A., QUISENBERRY J.E., 1981, (RS065). Plant water status among cotton genotypes. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF. Memphis, 43-44
- PETERSEN K.L., MORESHET S., FUCHS M., 1991. (RS217). Stomatal responses of field grown cotton to radiation and soil moisture. AGRONOMY JOURNAL, 83 1059-1065
- PETTIGREW W.T., HEITHOLT J.J., VAUGHN K.C., 1993, (PH1 57). Gas exchange differences and comparative anatomy among cotton leaf-type isolines. CROP SCIENCE., 33, 1295-1299

PHAM THI A.T VIEIRA DA SILVA J , 1975, (RS079). Action l'un traitement osmotique sur l'ultrastucture de feuilles de cotonniers *G. hirsutum* et *G. anomalum*. COMPTE-RENDIJS ACADEMIE DES SCIENCES, 280, 2857-2860

PHAM THI A.T., FLOOD C., VIEIRA DA SILVA J., 1982, (RS091) Effects of water stress, on lipid and fatty acid composition of cotton leaves. In J F WINTERMANS and P KUIPER (Ed). Biochemistry and metabolism of plant lipids, 451-454

PHAM THI A.T , 1984, (RS122). Action de la sécheresse sur les lipides polaires des feuilles de cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.). BULLETIN SOC.BOT FR., ACTUALITES BOT , 131, 89-97

PHENE C J., HUTMACHER R.B DAVIS K.R., 1992, (PH107) Subsurface drip irrigation: cotton **does** not need to be a high water user. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Memphis, 489-493

PINTER Jr P.J , FRY K.E GUINN G 1983, (RS027). Infrared thermometry : a remote sensing method technique for predicting yield in water stressed cotton. AGRICULTURAL WATER MANAGEMENT, 6,385395

POTLIKE N.N., DHOPTE A.M., SHASTRI N.R., 1988, (SR044). Pattern of root growth and growth analysis in *hirsutum* and arboreum cottons in response to short term water stress imposed during reproduction. ANN.PLANT PHYSIOLOGY, 2(2), 166-175

PRIETO D. 1995, (RS336). Water stress effects on different growing stages for cotton and its Influence on yield reduction. SOILS NEWSLETTER 18(1), 25-26

PRISCO J F., HADDAD C R.B., HASTOS J.L P.. 1992, (RS212) Hydration-dehydration seed pre-treatment and its effects on seed germination under water stress conditions PEVISTA BRASILEIRA DE BOTANICA, 15(1), 31-35

QUARRIE S A 1983, (XX02). Genetic differences in abscisic acid physiology and their potential uses in agriculture. In F T ADDICOTT. Abscicic acid, Praeger pub. (New York), 355-419

QUISENBERRY J E.. ROARK B. 1976, (RS067). Influence of indeterminate growth habit on yield and irrigation water-use efficiency in upland cotton. CROP SCIENCE, 16, 762-765

QUISENBERRY J E.. FRYREAR D W., KOHEL R.J., 1980, (RS119). Effectiveness of selection in upland cotton in stress environments CROP SCIENCE, 20(4), 450-453

QUISENBERRY J E.. JORDAN WR ROARK B., 1981, (RS066). Exotic cottons as genetic sources for drought resistance CROP SCIENCE, 21 889-896

QUISENBERRY J E., Mc MICHAEL B.L., 1982, (RS068). Use of transpiration decline curves to identify drought-tolerant cotton germplasm CROP SCIENCE, 22, 918-922

QUISENBERRY J E CARTWRIGHT G.B., Mc MICHAEL B.L , 1984 (RS074). Genetic relationship between turgor maintenance and growth in cotton germplasm. CROP SCIENCE, 24. 479-482

QUISENBERRY J.E WENDT C.W., BERLIN J.D., 1985, (RS075). Potential for using leaf turgidity to select drought tolerance in cotton. CROP SCIENCE, 25, 294-299

• QUISENBERRY J.E., 1986 The interface between plant physiology and genetics. In (OUV14) J R MAUNEY and J.M. STEWART. Cotton Physiology Number 1, The cotton foundation reference book series, Memphis (TN), 633-639.

• QUISENBERRY J.E.. Mc MICHAEL B.L.. 1991. (RS220). Genetic variation among cotton germplasm for water-use efficiency. ENVIRONMENT.EXP.BOT.. 31(4), 453-460

• RADIN J.W., ACKERSON R.C., 1981. (RS077). Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency.III Stomatal conductance, photosynthesis and abscisic acid accumulation during drought. PLANT PHYSIOLOGY, 67, 115-119

• RADIN J.W., MAUNEY J.R., GUINN G.. 1985, (RS040) Effects of N fertility on plant water relations and stomatal responses to water stress in irrigated cotton. CROP SCIENCE, 25(1), 110-114

• RADIN J.W., EIDENBOCK M.P., 1986, (SR046). Vascular patterns in roots of phosphorus and nitrogen deficient cotton seedlings. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF Las Veg., 85-88

• RADIN J.W., MATTHEWS M.A., 1986, (SR048). Hydraulic conductivity of roots and root cells of nutrient-stressed cotton seedlings. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD CONF., 81

• RADIN J.W., MAUNEY J.R., 1986. Development of the plant. The nitrogen stress syndrome. In (OUV14) J.R. MAUNEY and J.M. STEWART. Cotton Physiology. Number 1 The cotton foundation reference book series, Memphis (TN), 91-104.

• RADIN J.W., 1989, (PH061). When is stomatal control of water loss consistent with the thermal kinetic window concept. PROCEEDINGS BELT. COTT PROD. CONF Nashv., 46-49

• RADIN J.W., MAUNEY J.R., KERRIDGE P.C., 1991 (PH019). Effects of nitrogen fertility on water potential of irrigated cotton. AGRONOMY JOURNAL, 83, 739-743

• RADIN J.W., 1992. (RS189). Reconciling water-use efficiencies of cotton in field and laboratory CROP SCIENCE, 32, 13-18

• RADIN J.W., REAVES L.L., MAUNEY J.R. 1992, (AG020) Yield enhancement in cotton by frequent irrigations during fruiting. AGRONOMY JOURNAL, 84(4), 551-557

• RAGAZZI A., 1995, (RS362). Infection of cotton by *Fusarium oxysporum f.sp. vasinfectum* as affected by water stress. PHYTOPARASITICA, 23(4), 315-321

• RAY L.L., WENDT C.W., ROARK B., 1974, (RS007) Genetic modification of cotton plants for more efficient water use. AGRICULTURAL METEOROLOGY, 14, 31-38

• REDDELL D.L., PROCHASKA J.F., CUDRAK A.J., 1981. (RS044). Sequential water stress in cotton a stress day index model. ASAE MEETING, 1-23

• REDDY K.C., RAO G.V.M.M., SATHE A., 1989, (SR074) Active root distribution of different cotton cultivars in vertisols under rainfed and irrigation conditions JOURN.OF THE INDIAN SOC FOR COTTON IMPR., 14(2), 121-123

• REDDY V.R., BAKER D.N., WHISLER F D., 1987, (RS031). Application of GOSSYM to yield decline in cotton.I. Systems analysis of effects of herbicides on growth, development and yield. AGRONOMY JOURNAL, 79(1), 42-47

- RE GINATO R J , 1983 (RS016). Field quantification of crop water stress. TRANSACTION OF THE ASAE, 772-781.
- REINISCH A TROLINDER N., WANG W.C., 1990, (RS153). Cell wall proteins of expanding and fully expanded leaves of cotton after stress. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Las Veg., 634
- RICHARDS R.A., 1991. (RS172). Role of physiological genetics in the improvement of drought resistance. In SYMPOSIUM ABST. GOLD. JUB. (New Delhi), 02/91, 244-245
- RITCHIE J.T. 1980 Interaction and integration of adaptations to stress. In N.C. TURNER and P.J. KRAMER, (EDS) (RS156). Adaptation of plants to water and high temperature stress, Wiley Interscience Pub., (New York)
- ROARK B., QUISENBERRY J.E., FEST G., 1973, (RS072). Behaviour, distribution and frequency of stomates on leaves of selected varieties of *Gossypium hirsutum* L.. PROCEEDINGS BELT COTT. PROD. CONF., 51
- ROARK B., QUISENBERRY J.E. 1977. (RS116). Environmental and genetic components of stomatal behavior in two genotypes of upland cotton PLANT PHYSIOLOGY, 59, 354-356
- ROSENTHAL W.D., ARKIN G.F., SHOUSE P.J., 1987, (RS200). Water deficit effects on transpiration and leaf growth AGRONOMY JOURNAL 79, 1019-1026
- ROSENTHAL W.D., GERIK T.J., 1991 (PH016). Radiation use efficiency among cotton cultivars. AGRONOMY JOURNAL 83 655-658
- RUSSELL R.S. 1977, (SR008). The water relation of plant root systems - The soil-root interface In Plant root systems. their function and interaction with the soil.
- SAXENA N.P. 1980. (RS124) Le rôle du potassium dans la résistance à la sécheresse. REVUE DE LA POTASSE, 16(5), 1-15
- SCARSBROOK C.E., BENNETT C.L., PEARSON R.W., 1959, (RS064) The interaction of nitrogen and moisture on cotton yields and other characteristics AGRONOMY JOURNAL 51 718-721
- SCHONFELD M.A., JOHNSON R.C., CARVER B.F., 1988, (RS379). Water relations in winter wheat as drought resistance indicators CRQPS SCIENCE, 28, 526-531
- SENECHAL N.P., EL-ZIK K.M., TROLINDER N., 1994, (RS070) Inheritance of somatic embryogenesis in upland cotton. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., San Diego, 706
- SEQUEIRA R.A., EL-ZIK K.M. 1991. (RS263) Fruiting sites and water stress effects on cotton yield and fiber quality. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., 564-565
- SEQUEIRA R.A., EL-ZIK K.M., 1992, (RS179). Production and partitioning of dry matter in irrigated and water stressed cottons. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Memphis, 604
- SEQUEIRA R.A., JALLAS E., 1995. (AG058). GOSSYM-COMAX: simulation de la croissance du cotonnier et utilisation par l'agriculteur d'un système d'aide à la décision AGRICULTURE ET DEVELOPPEMENT, 8, 25-34
- SHALHEVET J., HSIAO T.C., 1986, (RS127) Salinity and drought. A comparison of their effects on osmotic adjustment, assimilation, transportation and growth IRRIGATION SCIENCE, 7(4), 249-264
- SHANMUGHAM K., 1992, (RS229) Seed soaking and foliar application of growth regulants and antitranspirant chemicals for increasing drought resistance in rainfed upland cotton (*Gossypium hirsutum*). INDIAN JOURNAL OF AGRIC. SCIENCES, 62:11, 744-750
- SILVERTOOTH J., 1991, (AG007). La gestion de l'eau pour le coton Upland et Pima. ICAC PUBLICATIONS, 8-1-3
- SOUZA J.G., GILES J.A., NETO M.B. 1983, (RS085). Reservas de hidratos de carbono e resistência do algodoeiro a seca. PESQ. AGROPEC. BRAS., 18, 269-273
- SOUZA J.G., VIEIRA DA SILVA J., NETO M.B., 1983 (RS009). Velocidade de crescimento da raiz como parametro de resistência a seca no algodoeiro PESQ. AGROPEC. BRAS., 18(2), 169-172
- SOUZA J.G., 1984, (RS002). Caractères physiologiques de la résistance à la sécheresse du cotonnier, et moyens de l'améliorer. In (OUV12), CIRAD-ISRA. ACTES DU COLLOQUE Résistance à la sécheresse en milieu intertropical: quelles recherches pour le moyen terme, (Dakar), 245-257
- SOUZA J.G., GILES J.A., NETO M.B., 1984. (RS008). Selection for water stress tolerance in Upland cotton in the northeast of Brazil. TROP. AGRIC. (TRINIDAD), 61(1), 2-d
- SOUZA J.G., VIEIRA DA SILVA J., 1986, (RS112). Partitioning of carbohydrates in annual and perennial cotton (*G. hirsutum* L.). BOLETIM DE PESQUISA / EMBRAPA, 1-16
- SOUZA J.G., NETO F.A., VIEIRA DA SILVA J., 1990, (PH042). Physiological studies on the productivity of cotton (*Gossypium hirsutum*). The partitioning of carbohydrates and the role of leaves. BULLETIN SOC. BOT. FR., ACTUALITEIS BOT., 137(1), 139-147
- SOUZA J.G., VIEIRA DA SILVA J., NETO F.A., 1992, (RS145). Utilização de espécies diploides do gênero *Gossypium* em estudos e melhoramento para resistência a seca de algodoeiros tetraploides. PESQ. AGROPEC. BRAS., 26(2), 289-295
- STAGGENBORG S.A., KRIEG D.R., HARRIS J.L., 1992 (RS180). Water, nitrogen, and radiation use efficiency of cotton production systems. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., Memphis, 1029-1030
- STAGGENBORG S.A., KRIEG D.R., 1994, (RS348). Fruit and site production and fruit size responses of cotton to water supply per plant. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF., San Diego, 1351-1354
- STEGER A.J., SILVERTOOTH J., BROWN P.W., 1994, (PH184). Use of leaf water potentials to determine timing of first post-plant irrigation. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF., San Diego, 1333
- STEWART J.M., 1986. Boll development. Integrated events in the flower and fruit. In (OUV14) J.R. MAUNEY and J.M. STEWART. Cotton Physiology. Number 1, The cotton foundation reference book series, Memphis (TN), 261-297
- STEWART J.M., 1991, (RS168). Biotechnology of cotton 5. Environmental stress. In ICAC Review articles on Cotton Production Research N°3, ICAC PUBLICATIONS, 29-30

- STEWART J.M., 1992, (GS035). Development of genetic tools for physiological studies in cotton. PROCEEDINGS BELT COTT PROD CONF. Memphis, 1066
- STOCKLE C O. DUGAS W.A., 1992, (PH101). Evaluating canopy temperature-based indices for irrigation scheduling IRRIGATION SCIENCE, 13:1, 31-37
- TARDIEU F., DAVIES W J., 1992 (PH076). Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status PLANT PHYSIOLOGY, 98, 540-545
- TAYLOR H M., RATCLIFFE L.F., 1969, (SR031) Root growth pressures of cotton, peas and peanuts. AGRONOMY JOURNAL, 67, 398-402
- TAYLOR H M., KLEPPER B., 1975, (SR066). Water uptake by cotton root systems : an examination of assumptions in the single root model SOIL SCIENCE, 120, 57
- TAYLOR H M., 1980, (RS087). Modifying root systems of cotton and soya bean to increase water absorption. In N.C. TURNER and P J KRAMER, (OUVO2, RS156). Adaptation of plants to water and high temperature stress, Wiley Interscience Pub., (New York), 75-84
- TEMPLE P. J., KUPPER R S., LENNOX R.W., 1988, (RS045). Injury and yield responses of differentially irrigated cotton to ozone AGRONOMY JOURNAL, 80(5), 751-755
- TIMPA J.D. BURKE J.J., QUISENBERRY J.E., 1986, (RS023) Effects of water stress on the organic acid and carbohydrate compositions of cotton plants. PLANT PHYSIOLOGY. 82, 724-728
- TROLINDER N SHANG X.M., 1991, (RS257) In vitro selection and regeneration of cotton resistant to high temperature stress PLANT CELL REPORTS. 10(9), 448-452
- TROLINDER N Mc MICHAEL B L., UPCHURCH D.R., 1993 (RS301) Water relations of cotton flower petals and fruits PLANT CELL ENVIRON., 16(6), 755-760
- TROLINDER N ALLEN R.D., 1994, (GS069). Effect of overexpression of SOD on growth of transgenic plants under drought and low temperature. PROCEEDINGS BELT COTT PROD. CONF., San Diego 1373
- TURNER N C., 1979, (RS010) Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In (OUV20) H. MUSSEL and R. STAPLES. Stress physiology in crop plants. Wiley Interscience Pub., (New York), 344-372
- TURNER N C., 1986, (XX02). Crop water deficits: a decade of progress ADV AGRON., 39, 1-51
- TURNER N C., HEARN A B., BEGG J.E., 1986, (RS003). Cotton (*Gossypium hirsutum* L.): physiological and morphological responses to water deficits and their relationship to yield. FIELD CROPS RESEARCH. 14, 153-170
- URWILER M J. OOSTERHUIS D M., 1986. (SR052). The effect of the growth regulators Pix and IBA on cotton root growth. ARKANSAS FARM RESEARCH, 35(6), 5
- VAISSAYRE M CAUQUIL J., SILVIE P., 1995, (AG056). Protection phytosanitaire du cotonnier en Afrique tropicale.3 Méthodes et moyens de lutte intégrée contre les ravageurs AGRICULTURE ET DEVELOPPEMENT, 8, 3-24
- VAN DER MESCHT. DE RONDE J A, 1993, (RS315). Drought related proteins synthesis in cotton. SOUTH AFR. JOURN. OF PLAND SOIL, 10(1), 50-51
- VAN IERSEL M.W., OOSTERHUIS D M., 1991, (RS268). Water relations of developing cotton fruit and adjacent organs. PROCEEDINGS BELT COTT PROD CONF., 838
- VAN IERSEL M.W., OOSTERHUIS D M., 1995, (PH 169). Diurnal water relations of expanding and full sized cotton fruits and subtending leaves. PLANT. CELL AND ENVIR 18, 807-812
- VERMA D.P.S., HU C.A.A., DELAUNEY A.J., 1993, (PH1 89). Genetic manipulation for proline overproduction and the control of osmoregulation in plants. In SYMPOSIUM Adaptation of food crops, Taiwan, 47-58
- VIEIRA DA SILVA J., 1967, (RS036). Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse dans le genre *Gossypium*. I • La transpiration de feuilles détachées et notion d'un indice de contrôle de la transpiration COTON ET FIBRES TROPICALES, 22(2), 197-204
- VIEIRA DA SILVA J., 1970, (RS080). Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse dans le genre *Gossypium*. II • La variation de quelques activités enzymatiques PHYSIOLOGIE VEGETALE, 8, 413-447
- VIEIRA DA SILVA J., 1970, (TH001). Recherches sur diverses manifestations de la résistance à la sécheresse chez les cotonniers. THESE. Univ. d'Orsay 193p.
- VIEIRA DA SILVA J., 1984. (RS001) Applications des études fondamentales à l'amélioration de plantes résistantes à la sécheresse. BULLETIN SOC.BOT FR ACTUALITES BOT., 131, 51-57
- VIEIRA R.de M., WHITE B.W., BOURLAND F.M 1988, (SR045). Genetic differences in cotton for lateral root development in the presence and absence of trifluralin. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., New Or., 108
- VIGIL E.L., FANG T.K., THIBODEAUX D P 1991, (RS272). Progress report on the relationship between fiber quality and seed quality as affected by drought stress. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., 859-863
- VIGIL E.L., THIBODEAUX D.P., 1992, (RS237) Progress report on the relationship between fiber and seed quality as affected by drought stress PROCEEDINGS BELT. COTT PROD. CONF., Memphis, 1022
- VIGIL E.L., HINOJOSA O., THIBODEAUX D P., 1994, (RS353). Effect of drought stress on cotton fiber quality PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., San Diego, 1487
- VIGIL E.L., UPCHURCH D.R., 1995, (RS34.3). Early cotton seed and fiber maturation: a new paradigm for regulation by abiotic stress. AMERICAN SOCIETY OF PLANT PHYSIOL., 108, 40
- WANG G., KOWALSKI S., ALTMAN D B., 1993, (GS049) Introgression on agriculturally valuable QTLs from wide crosses in cotton using DNA markers. PROCEEDINGS BELT. COTT. PROD. CONF., New Or., 15%
- WANJURA D.F., BUXTON D.R., 1972. (SR083). Hypocotyl and radicle elongation of cotton as affected by soil environment. AGRONOMY JOURNAL, 64(4), 431-434
- WANJURA D.F., KELLY C.A., WENDT C.W., 1984, (RS341). Canopy temperature and water stress of cotton crops with complete and partial ground cover IRRIGATION SCIENCE, 5, 37-46

- WANJURA D.F , HATFIELD J.L., UPCHURCH D.R., 1990, (RS094). Crop water stress index relationships with cotton; productivity. IRRIGATION SCIENCE, II, 93-99
- WANJURA D.F UPCHURCH D.R., MAHAN J.R., 1990, (PH043). Evaluating decision criteria for irrigation scheduling of cotton TRANSACTION OF THE ASAE, 33(2), 512-518
- WANJURA D.F, MAHAN J.R., UPCHURCH D.R., 1991, (88264). Influence of crop maturity level on late season cotton lint production. PROCEEDINGS BELT COTT. PROD CONF 811-814
- WANJURA D.F, UPCHURCH D.R, MAHAN J.R., 1993, (PH202) Canopy temperature controlled irrigation. ACTA HORTICULTURAE. 335. 477-498
- WANJURA D.F , UPCHURCH D.R MAHAN J.R.. 1995, (PH201) Control of Irrigation scheduling using temperature time thresholds. TRANSACTION OF THE ASAE, 38(2), 403-409
- WAYNE SMITH C., VARVIL J.J., 1984, (PH095). Standard and cool germination tests compared with field emergence in Upland cotton. AGRONOMY JOURNAL. 76, 587-589
- WILSON R F., BURKE J.J QUISENBERRY J.E., 1987, (RS129). Plant morphological and biochemical responses to field water deficits II Responses of leaf glycerolipid composition in cotton. PLANT PHYSIOLOGY, 84(2), 251-254
- WISE R.R , ORTIZ-LOPEZ A., ORT D.R., 1992, (RS203). Spatial distribution of photosynthesis during drought in field-grown and acclimated and nonacclimated growth chamber-grown cotton. PLANT PHYSIOLOGY, 100. 26-32
- WULLSCHEGER S D. OOSTERHUIS D.M., 1991, (PH1 1 li Photosynthesis, transpiration and water-use efficiency of cotton leaves and fruit. PHOTOSYNTHETICA, 25(4), 505-515
- XU X., TAYLOR H.M , 1992, (SROSO) Increase in drought resistance of cotton seedlings treated with Mepiquat Chloride. AGRONOMY JOURNAL. 84(4), 569-574
- ZHAO D.L.. OOSTERHUIS D.M., 1994, (RS349). Physiological responses of cotton plants to PGR-VI application under water stress. PROCEEDINGS BELT COTT PROD CONF San Dieg 1373
