



**HAL**  
open science

# Établissement de courbes de réponse à la température de la croissance du grain de blé *Triticum aestivum* L.

Lauren Inchboard

► **To cite this version:**

Lauren Inchboard. Établissement de courbes de réponse à la température de la croissance du grain de blé *Triticum aestivum* L.. Sciences du Vivant [q-bio]. 2018. dumas-01961904

**HAL Id: dumas-01961904**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01961904>**

Submitted on 20 Dec 2018

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Mémoire de fin d'études

présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome  
Spécialité Data Science

Etablissement de courbes de réponse à la température de la  
croissance du grain de blé *Triticum aestivum* L.



par Lauren INCHBOARD

Année de soutenance : 2018

### Organismes d'accueil :

ARVALIS Institut du végétal - équipe Valorisation de l'écophysiologie  
INRA GDEC - équipe BIANCA

# Mémoire de fin d'études

présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome  
Spécialité Data Science

**Etablissement de courbes de réponse à la température de la  
croissance du grain de blé *Triticum aestivum* L.**



par Lauren INCHBOARD

Année de soutenance : 2018

**Mémoire préparé sous la direction de :**

Bénédicte FONTEZ (UMR MISTEA)

**Présenté le 13/09/2018 devant le jury :**

Nadine HILGERT

Hazaël JONES

Isabelle SANCHEZ

**Organismes d'accueil :**

ARVALIS Institut du végétal  
INRA

**Maîtres de stage :**

Jean-Charles DESWARTE

Christine GIROUSSE

# Résumé

Les modèles de culture cherchent à prévoir par simulation les effets du changement climatique sur le développement et le rendement des grandes cultures dont le blé, céréale principale de l'alimentation humaine et animale en Europe. L'effet des hautes températures sur le développement du grain de blé est actuellement mal cerné, alors que liée au changement climatique, la fréquence des épisodes des températures pénalisantes va s'accroître et notamment pendant la phase de remplissage des grains. L'objectif de cette étude est d'établir des courbes de réponse à la température des grandeurs décrivant la croissance des grains de blé, afin de satisfaire deux objectifs : i) mieux cerner comment la hausse de la température affecte certains processus biologiques impliqués dans la croissance du grain de blé et ii) prendre en compte de manière plus rigoureuse la température dans les modèles de culture, notamment en étudiant s'il est valide de suivre le développement du grain en cumul de températures à hautes températures (formalisme particulier du temps thermique). Pour ce faire, une expérimentation en chambre de culture a été menée sur un unique génotype de blé : des plantes de blé ont été soumises pendant toute la phase de remplissage des grains à l'une des températures 15°C, 19°C, 24°C, 29°C, 32°C et 36°C. Les variables de réponse décrivant la croissance des grains de blé (masses sèche et fraîche, volume, quantité d'eau, densité) ont été suivies par des prélèvements réguliers entre la floraison et la maturité des grains. Pour chacune des variables de réponse, les cinétiques ont été ajustées par une fonction de croissance au sein de modèles non linéaires à effets mixtes. Les fonctions de croissance ont été choisies sur les données à 19°C en fonction de leur adéquation aux données, leur variance résiduelle, la forme de leur dérivée et ont été comparées entre-elles par leur AIC, avant d'être ajustées sur l'ensemble des données pour extraire des paramètres statistiques par température. Les paramètres statistiques estimés ont servi à calculer des caractéristiques biologiques décrivant les cinétiques (vitesses, valeurs finales, durées. . .) pour chaque température : ces points forment les courbes de réponse à la température. Les taux de développement ont été extraits pour évaluer la relation entre taux de développement et température, qui doit être linéaire pour suivre le développement en cumul de températures. Cette méthode d'analyse nous a permis de tracer des courbes de réponse à la température cohérentes et en adéquation avec la littérature. Par exemple, nous avons trouvé une relation linéaire entre taux de développement et température pour la croissance en masse sèche entre 15°C et 36°C ; toutefois, le formalisme linéaire n'a pas été validé pour les autres variables de réponse. Une critique statistique du protocole mis en œuvre et des améliorations pour de futures expériences sont proposés. Le choix de notre méthode d'analyse et des alternatives envisageables sont également discutés.

## Mots clés :

Blé - Grain - Température - Croissance - Courbe de réponse - Temps thermique - Fonction de croissance - Ajustement statistique - Modèle non linéaire - Modèle non linéaire à effets mixtes

**Pour citer ce document :** Inchboard, Lauren, 2018. Etablissement des courbes de réponse à la température de la croissance du grain de blé *Triticum aestivum* L. Mémoire d'Ingénieur Agronome, spécialité Data Science, Montpellier SupAgro. 48 p.

# Abstract

Title : Establishing temperature response curves for wheat (*Triticum aestivum L.*) grain growth

Crop models serve to predict via simulation the effects of climate change on the development and yield of field crops such as wheat, the main cereal for human and animal consumption in Europe. However, today's crop models fail to grasp the effect of high temperatures on wheat grain development, even though due to climate change the frequency of penalizing temperature episodes will increase and notably during wheat grain filling. The aim of this study is to establish temperature response curves of quantities describing wheat grain growth in order to satisfy two objectives : i) better evaluate how increases in temperature effect biological processes involved in grain growth and ii) take into account more rigorously temperature as an input in crop models, particularly by validating whether one can follow grain growth by cumulating daily temperatures (a special case of thermal time), even for high temperatures. To this aim, a field chamber experiment was undergone involving a unique genotype of wheat : plants were submitted to one of the temperatures 15°C, 19°C, 24°C, 29°C, 32°C and 36°C during the entire grain-filling phase. Response variables describing the growth of the grains (dry and wet matter, volume, water quantity and grain density) were monitored by regular extraction of ears between flowering and grain maturity. For each response variable, kinetics were adjusted by a growth function within a nonlinear mixed effects model. The growth functions were selected on 19°C data based on their compatibility to the data, their residual variance and the form of their derivate and were compared by their AIC, before being adjusted on the complete data set in order to extract temperature-dependent statistical parameters. These statistical parameters were used to calculate biological characteristics describing the kinetics (speeds, maximum values, durations. . .) at each temperature as to form temperature response curves. In the same manner, developmental rates were calculated in order to evaluate the relationship between rate and temperature, which must be linear to validate cumulating daily temperatures to follow development. The present method enabled us to establish coherent temperature response curves of correct orders of magnitude. For example, we found a linear relationship between developmental rate and temperature for dry-matter growth between 15°C and 36°C ; however, the linear formalism was not valid for the other response variables. This report also offers a critical analysis of the experimental protocol and improvements for future experiments, and discusses the choices made during our analyses and their alternatives.

## Key words :

Wheat - Grain - Temperature - Growth - Response curve - Thermal time - Growth function - Statistical adjustment - Nonlinear model - Nonlinear mixed effects model

# Remerciements

Tout d'abord je remercie chaleureusement Christine Girousse et Jean-Charles Deswarte de m'avoir fait confiance sur ce projet et de m'avoir accordé leur temps et leur bienveillance avec toujours beaucoup de patience et de pédagogie... et puis pour leur attention infailible durant toutes nos fructueuses discussions!

J'aimerais aussi remercier François Piraux et Emmanuelle Héritier pour leurs apports essentiels, leurs conseils sur le traitement des données et leur pédagogie.

Je remercie les équipes enseignantes de Montpellier SupAgro et d'Agrocampus Ouest Rennes pour tout ce qu'ils m'ont apporté durant ce cursus ingénieur : une mention spéciale à David Causeur, Mathieu Emily, Sébastien Lê, François Husson et à mes professeures et tutrices de stage et de césure, Bénédicte Fontez et Meïli Baragatti.

Je remercie Valérie Martignac et Hélène Rodriguez pour leur aide administrative durant ce stage.

Je salue la dream-team de Clermont Ferrand : Aurore, Nadège, Rohan, Brice, Simon, Arthur, Aurélie. Merci pour les moments passés ensemble au boulot et en dehors, dans cette jolie ville et ses environs majestueux!

Je tiens à remercier Jacques, Vincent, Boris, David, Wa, Renaud et Cathérine pour les bons moments du quotidien, les pauses cafés, les déjeuners plus ou moins philosophiques et tous les conseils qu'ils m'ont donné durant mon séjour à l'INRA.

Une mention spéciale à l'équipe féminine de rugby à 5 de Chamalières, les "Tolides", j'ai été ravie de vous connaître et de passer ces entraînements et troisièmes mi-temps avec vous. Je n'oublierai jamais cette fameuse saison où j'ai joué dans l'équipe qui est allée jusqu'à remporter les championnats de France!

Un merci aux collègues de la station de la Jaillière, où je vais passer les prochains mois, pour leur accueil chaleureux durant ces premières semaines. Je remercie particulièrement Claire pour sa bonne humeur durant ce mois d'août dont on a profité depuis notre bureau et pour ses conseils esthétiques très précieux sur mes diaporamas de soutenance, t'es une pro!

*Last but not least*, je souhaite remercier de tout mon coeur la colocation de l'ambiance, mes *loulous*, la Oulaloc, sans qui ce séjour à Clermont-Ferrand n'aurait vraiment pas été pareil : Pauline, Pierre et Jean-Eudes. Merci d'avoir fait confiance en ce projet à 4, on ne l'aura pas regretté!

# Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
Remerciements	iii
Avant-propos	vi
Glossaire	vii
Sigles et acronymes	viii
Table des figures	x
Liste des tableaux	xi
Introduction	1
<b>1 Analyse bibliographique : réponse de la croissance du grain de blé à la température</b>	<b>2</b>
1.1 Conséquences des hautes températures sur le développement du grain de blé . . .	2
1.2 Réponse à la température d'un processus biologique : application sur le blé . . .	4
1.2.1 Le temps thermique . . . . .	4
1.2.2 Courbes de réponse à la température chez le blé . . . . .	5
<b>Objectifs de ce stage</b>	<b>5</b>
<b>2 Description de l'expérimentation et des données</b>	<b>8</b>
2.1 Modalités de l'expérimentation . . . . .	8
2.2 Préparation des plantes à l'application des modalités thermiques . . . . .	8
2.3 Déroulement des mesures . . . . .	11
<b>3 Stratégie d'analyse</b>	<b>11</b>
3.1 Les cinétiques de croissance ajustées par des modèles non linéaires . . . . .	11
3.1.1 Les fonctions empiriques de croissance . . . . .	11
3.1.2 L'ajustement statistique des fonctions de croissance . . . . .	12
3.1.3 Le choix de la fonction de croissance par variable sur les données témoins	13
3.2 Biais expérimentaux induits . . . . .	14
3.3 Modélisation non linéaire à effets mixtes pour les cinétiques à toutes les températures	14
3.4 Extraction des caractéristiques biologiques des cinétiques . . . . .	16
<b>4 Résultats</b>	<b>17</b>
4.1 Fonctions de croissance choisies . . . . .	17
4.2 Cinétiques de croissance . . . . .	18
4.3 Courbes de réponse à la température . . . . .	20
4.3.1 L'effet de la température sur la croissance du grain de blé . . . . .	20

4.3.2	L'effet de la température sur les taux de développement : quel formalisme pour le temps thermique? . . . . .	20
<b>5</b>	<b>Discussion</b>	<b>25</b>
5.1	Quel formalisme choisir pour le temps thermique? . . . . .	25
5.2	Retours sur la méthode statistique . . . . .	25
5.2.1	Les modèles empiriques de croissance . . . . .	26
5.2.2	Retour sur les fonctions de croissance choisies . . . . .	26
5.2.3	Le choix de l'unique modèle par variable de réponse . . . . .	26
5.2.4	Expertise statistique . . . et biologique . . . . .	27
5.2.5	La propagation de l'erreur de mesure . . . . .	27
5.3	Analyse critique du protocole . . . . .	28
5.3.1	Données issues de l'expérimentation de 2016 . . . . .	28
5.3.2	Optimisation statistique du protocole . . . . .	29
	<b>Conclusion</b>	<b>29</b>
	<b>Annexe 1 : le biais expérimental</b>	<b>31</b>
	<b>Annexe 2 : la variance d'une fonction de deux variables aléatoires</b>	<b>33</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>35</b>



## Avant-propos

Ce mémoire de fin d'études est rédigé en vue de l'obtention du diplôme d'Ingénieur Agronome spécialisé en Data Science. Il s'agit d'une spécialité qui se concentre sur la gestion, l'analyse et l'interprétation de données, afin d'acquérir des compétences transversales en statistiques, informatique et agronomie. C'est une spécialité co-accréditée par Montpellier SupAgro et Agrocampus Ouest Rennes durant la dernière année de la formation ingénieure : trois mois de formation sont effectués à Rennes suivis de deux mois à Montpellier.

Ce stage de fin d'études s'insère au sein d'un partenariat entre les équipes Valorisation de l'écophysiologie d'ARVALIS Institut du végétal et l'équipe BIANCA (Biologie Intégrative de l'Adaptation du Blé aux Contraintes Abiotiques) de l'INRA. Il s'est organisé en deux parties : la première partie s'est concentrée sur l'établissement des courbes de réponse à la température de la croissance du grain de blé à partir d'une expérimentation menée avant le début du stage ; la deuxième partie du stage s'est portée sur l'établissement et l'analyse de scénarii climatiques pénalisants pour le développement du grain de blé. Ces deux sujets seront poursuivis dans le cadre d'un CDD : un article est prévu pour l'interprétation plus fine des courbes de réponse, et l'analyse des données climatiques sera continuée.

Dans ce rapport, seule la première partie du stage sera évoquée. Après une contextualisation sur la question de recherche et sur le matériel biologique en question, le rapport se concentre sur la méthode de traitement de données adoptée. Les résultats et leur interprétation biologique seront peu abordés.

# Glossaire

Série : une sous-expérimentation composée de deux traitements thermiques : un *témoin* et l'autre *haute/basse température*.

Variable de réponse : variable obtenue expérimentalement dont on modélise la cinétique.

Fonction de croissance : fonction mathématique utilisée pour modéliser une variable de réponse.

Paramètre statistique : paramètre de la fonction de croissance estimé statistiquement à partir des données expérimentales.

Caractéristique biologique (d'une cinétique) : grandeur ayant un sens biologique qui décrit une dynamique de croissance et qui est calculée à partir d'un ou de plusieurs paramètre(s) statistique(s).

Courbe de réponse : représentation graphique permettant le suivi d'une grandeur biologique caractérisant une dynamique de croissance en fonction de la température.

## Sigles et acronymes

INRA : *Institut National de Recherche Agronomique*.

AIC : *Aikaike information criterion*.

NLS : *nonlinear least squares*, moindres carrés non linéaires. Fonction de base R.

GNLS : *generalized nonlinear least squares*, moindres carrés non linéaires généralisés. Fonction R du package *nlme*.

NLME : *nonlinear mixed effects (model)*, modèle non linéaire à effets mixtes. Package et fonction R.

# Table des figures

1	Représentation schématique des différents compartiments d'un grain de blé . . . . .	3
2	Cinétiques de la croissance du grain de blé d'après Gate (1995) . . . . .	3
3	Courbes de réponse à la température pour plusieurs processus du développement végétatif chez différents génotypes de maïs (a-i), de blé (j-p), d'orge (q) et de riz (r-x), d'après Parent et Tardieu (2012). Les cercles verts représentent le taux d'élongation foliaire, les carrés rouges le taux développement entre semis et émergence, les triangles bleus le taux de germination, les cercles oranges le taux de division cellulaire, et les cercles bleus représentent la moyenne des processus. . . . .	6
4	Exemples de courbes de réponse à la température du développement du grain autour de l'anthèse avec $T_b$ : température de base, $T_0$ : température optimale, et en (a) une réponse linéaire, en (b) une réponse à optimum (Slafer et Rawson, 1995). . . . .	7
5	Calendrier des séries . . . . .	9
6	Dispositif expérimental en chambre de culture : les plantes sont repiquées en tubes PVC (à raison de 2 par tube) et les 64 tubes (128 plantes) sont déposés par bac dans la chambre. . . . .	10
7	Déroulement d'une série : toutes les plantes ont été placées en chambre témoin d'émergence à floraison, puis la moitié a été transférée en chambre traitement après floraison. . . . .	10
8	Application R SHINY (Chang <i>et al.</i> , 2017) développée pour choisir les fonctions de croissance pour les six variables de réponse. Les chiffres 1 à 4.5 renvoient aux différents étapes de sélection de la fonction de croissance. . . . .	15
9	Fonction linéaire segmentée à 5 paramètres (a, b, c, d, e) sélectionnée pour la cinétique de quantité d'eau du grain. La partie verte de la fonction correspond à l'hydratation initiale rapide du grain, la partie bleue au plateau hydrique durant lequel la quantité d'eau du grain est constante, la partie orange à la déshydratation du grain et la partie rouge à la quantité d'eau du grain à maturité physiologique. . . . .	19
10	Modèles des cinétiques en jours après anthèse de la croissance en : (a) masse sèche, (b) masse fraîche, (c) volume et (d) quantité d'eau du grain de blé. La température est représentée par la couleur, et pour une température, deux courbes sont montrées : en pointillé la cinétique contenant l'effet fixe de la température et l'effet aléatoire de la série, et en ligne continue la cinétique contenant uniquement l'effet fixe de la température. . . . .	21
11	Courbes de réponse à la température de : (a) la masse sèche finale avec relation linéaire en ligne pointillée, (b) la durée du remplissage en masse sèche, (c) la vitesse maximale d'accumulation en masse sèche, (d) la vitesse d'hydratation pré-plateau, (e) la valeur du plateau hydrique, (g) la vitesse de déshydratation post-plateau, (f) la durée du plateau hydrique et (h) la densité finale du grain avec relation linéaire en ligne pointillée. Les barres d'erreur représentent 2 fois la déviation standard de part et d'autre de l'estimation (correspondant à approximativement 95% des observations théoriques). . . . .	22

12	Taux de développement du grain de blé en fonction de la température : (a) taux d'accumulation en masse sèche et sa régression linéaire en ligne pointillé, (b) taux d'accumulation en masse fraîche avec sa régression linéaire en ligne pointillé et l'ajustement d'une fonction linéaire segmentée en ligne continue, (c) taux d'accroissement en volume et (d) taux d'hydratation complète. Les barres d'erreur représentent 2 fois la déviation standard de part et d'autre de l'estimation (correspondant à approximativement 95% des observations théoriques). . . . .	23
13	Cinétiques ajustées sur les données de masse sèche des cinq témoins. La température est homogène pour toutes les données (19°C) et la série est représentée par la couleur. . . . .	32

## Liste des tableaux

1	Valeurs d'AIC pour les différentes fonctions et formes sur la variance résiduelle ajustées sur la cinétique de la masse sèche du grain . . . . .	18
2	Modèles sélectionnés pour les six variables de réponse . . . . .	18
3	Paramètres estimés par nlme pour le modèle décrivant la cinétique de masse sèche. La température 19°C est répétée dans chacune des cinq séries. . . . .	19
4	Formules mathématiques des caractéristiques biologiques des cinétiques (dont les taux de développement) fonctions de(s) paramètre(s) statistique(s) et méthode de calcul de leurs variances : calcul simple (Eq. 7 à 9) ou approximation (Eq. 11 et 12). . . . .	24

# Introduction

La demande alimentaire mondiale aura augmenté de 60% en 2050 par rapport à 2006 d'après la FAO (2016), notamment à cause de l'accroissement de la population. En parallèle, le changement climatique rend vulnérable l'agriculture actuelle ; on comprend qu'une optimisation des systèmes agricoles est nécessaire afin d'assurer la sécurité alimentaire (FAO, 2016). Le blé, figurant parmi les céréales les plus consommées dans le monde et constituant un aliment de base depuis 6000 ans sur plusieurs continents, connaissait déjà une baisse de 4,9% de son rendement mondial à cause des fluctuations climatiques en 2008 (Lobell, Schlenker, et Costa-Roberts, 2011). Au niveau européen, les rendements stagnent malgré les progrès génétiques et parmi les causes figure la hausse des températures moyennes annuelles durant le remplissage des grains, phase finale de l'élaboration du rendement (Brisson *et al.*, 2010). En effet, les fortes températures autour de et après la fécondation du grain impactent négativement le nombre et la masse finale des grains (Semenov et Shewry, 2011) et c'est notamment durant cette phase finale du cycle du blé qu'une hausse de la fréquence des épisodes de stress hydrique et thermique est attendue (Challinor *et al.*, 2014). La conséquence de la hausse des températures moyennes journalières sur le rendement a été approfondie via des approches de modélisation pour simuler le rendement (Gammans, Mérel, et Ortiz-Bobea, 2017) mais l'effet de ces températures élevées sur le remplissage du grain est mal cerné, et donc mal estimé dans ces modèles (Chenu *et al.*, 2017). Connaître les conséquences de l'augmentation des températures sur le développement du grain et sur la masse finale des grains permettra de mieux préconiser la conduite des cultures et d'améliorer les programmes de sélection variétale. Cela souligne l'importance de comprendre et de modéliser les effets des hautes températures durant le remplissage sur la masse finale des grains.

Ce rapport est le fruit d'un stage de fin d'études du cursus ingénieur agronome de la spécialité Data Science pour l'Agronomie, ainsi une attention particulière sera apportée à la méthodologie statistique développée durant ce stage. Une synthèse bibliographique nous permettra de cerner les prérequis et d'introduire le contexte précis de l'expérimentation conduite par Christine Girusse en 2016 dont les données ont été traitées durant ce stage. Nous expliciterons la stratégie d'analyse et, après avoir présenté brièvement les résultats, une discussion sera effectuée sur cette stratégie et sur le protocole expérimental.

# 1 Analyse bibliographique : réponse de la croissance du grain de blé à la température

## 1.1 Conséquences des hautes températures sur le développement du grain de blé

La constitution du grain débute après la fécondation, que l'on approxime par la date d'apparition des anthères plus communément appelée *anthèse* chez le blé. Un grain de blé est schématisé en Fig. 1. La durée du développement du grain de blé dépend du génotype et des facteurs environnementaux, notamment de la température ; il est classiquement décomposé en trois phases :

- La phase précoce ou lag-phase : les structures du grain se mettent en place, notamment les enveloppes du grain ; le volume du grain augmente fortement au cours de cette phase grâce à une accumulation rapide d'eau dans les tissus : au sein du futur albumen la multiplication cellulaire a lieu et le nombre de cellules issu de cette multiplication conditionnera en partie la capacité du grain à accumuler des réserves plus tard. L'embryon entame son développement puis entre dans une phase de latence.
- Le remplissage du grain *sensu stricto* : cette phase se caractérise par l'accumulation de sucres essentiellement sous forme d'amidon et de protéines de réserve dans l'albumen. La quantité d'eau est constante durant cette phase : les entrées d'eau compensent les sorties. Les enveloppes se modifient tant d'un point de vue morphologique que biochimique et l'embryon reprend son développement.
- La maturation-déshydratation du grain : la masse sèche finale du grain est atteinte et le grain débute la dessiccation. Lors de cette phase, les protéines de réserve se polymérisent et s'agrègent pour former un réseau (gluten) qui enserre l'amidon. Durant cette phase, s'acquièrent les qualités technologiques finales des farines.

Ces trois phases sont explicitées sur le schéma de Gate (1995) (Fig. 2) explicitant les cinétiques de masse sèche, masse fraîche et quantité d'eau du grain au cours du remplissage *sensu largo*.

Une contrainte thermique appliquée sur la croissance du blé est caractérisée par (1) la phase de développement durant laquelle elle est appliquée, (2) sa durée et (3) son intensité. Les chocs thermiques appliqués durant la phase de la croissance du grain sont souvent étudiés dans la littérature : il s'agit de courtes périodes à températures très élevées telle que quelques heures à 40°C. Ces chocs provoquent des réponses biochimiques chez le grain qui peut mettre en place des mécanismes de protection à court-terme pour protéger sa structure (Stone et Nicolas, 1995 ; Wardlaw *et al.*, 2002). Ces chocs se différencient de l'augmentation des températures moyennes journalières, phénomène qui s'instaure progressivement et qui ne provoque pas le même type de réponse des tissus végétaux (Wang *et al.*, 2004). Il s'agit d'une contrainte thermique de faible intensité mais appliquée durant toute une phase de la croissance.

La hausse de la température augmente la vitesse des processus biologiques du tissu végétal, à l'échelle moléculaire, cellulaire et physiologique (Johnson et Thornley, 1984). En effet, il a été couramment observé qu'une hausse de la température réduit la durée -exprimée en jours calendaires- de la phase de remplissage. Quelques auteurs ont montré que cette réduction de la



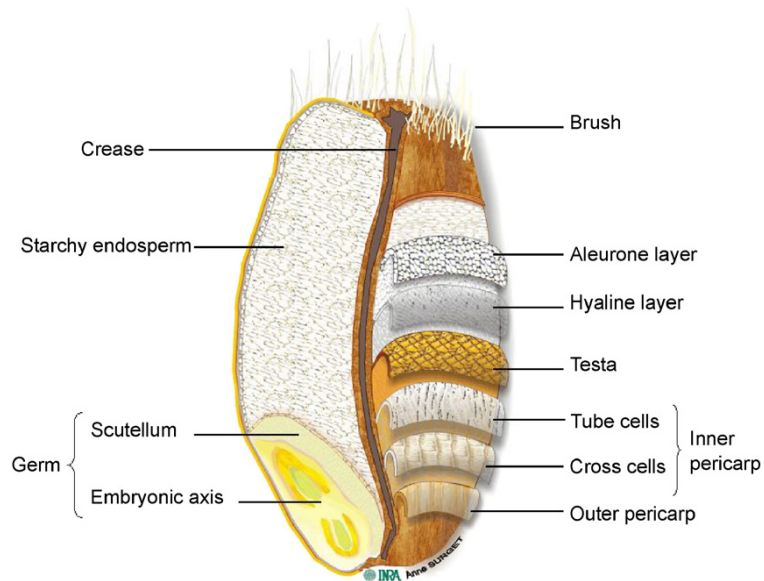


FIGURE 1 – Représentation schématique des différents compartiments d'un grain de blé

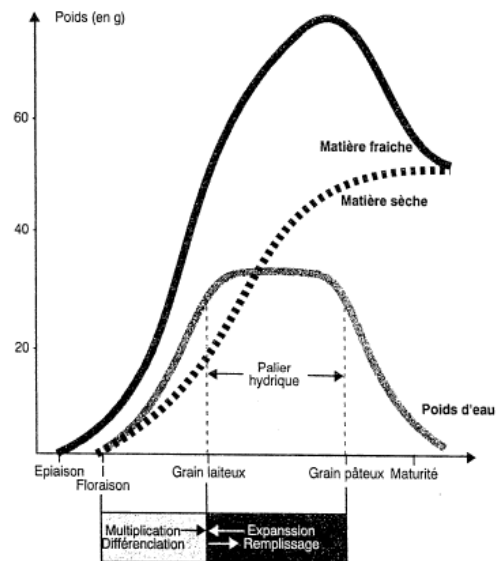


FIGURE 2 – Cinétiques de la croissance du grain de blé d'après Gate (1995)

durée peut être compensée partiellement ou plus rarement totalement par une augmentation de la vitesse de remplissage, conduisant à une réduction moindre voire nulle de la masse finale des grains (Stone et Nicolas, 1995 ; Wardlaw et Moncur, 1995). Cependant d'autres doutent de cette compensation et montrent que la durée est plus fortement impactée par la température que la vitesse, et que la masse finale des grains en est négativement impactée (Dias et Lidon, 2009 ; Sofield *et al.*, 1977).

La divergence des résultats et l'hétérogénéité des contraintes thermiques appliquées est à l'origine de la mauvaise prise en compte de la réponse de la croissance du grain de blé à la température (Chenu *et al.*, 2017). Néanmoins il est évident que la température accélère le développement : comment cette information est-elle prise en compte dans les modèles de culture, qui peuvent servir à simuler les conséquences du changement climatique sur les rendements ?

## 1.2 Réponse à la température d'un processus biologique : application sur le blé

### 1.2.1 Le temps thermique

Dans les modèles de culture, le temps thermique est souvent utilisé à la place du temps calendaire. Il s'agit d'un cumul de températures moyennes selon un pas de temps prédéfini. Le pas de temps utilisé est souvent le jour, et dans ce cas l'unité du temps thermique est  $^{\circ}C\text{jours}$ . Cette unité permet de suivre le développement des tissus végétaux en prenant en compte les variations de températures au cours du développement (Monteith, 1984). L'hypothèse sous-jacente à cette pratique est que le taux de développement ( $\text{jours}^{-1}$ ) du phénomène considéré est linéaire en fonction de la température, autrement dit que la pente de la courbe entre taux de développement et température (qui s'exprime en  $^{\circ}C^{-1}\text{jours}^{-1}$ ) est une constante. Ce taux de développement est l'inverse de la durée d'une étape de la croissance. Cette relation linéaire ne passe pas toujours par zéro : il peut y avoir une température en-dessous de laquelle le taux de développement est nul. Cette température dite « de base » est soustraite à la température moyenne journalière dans la somme de températures. Ainsi le formalisme le plus courant est :

$$TT(^{\circ}C\text{jours}) = \sum_{\text{jours}} (\theta_{\text{moy}} - \theta_b) \quad (\text{Eq. 1})$$

Selon ce formalisme, on considère par exemple qu'un même niveau de développement reproductif sera atteint en un jour à 30°C qu'en trois jours à 10°C, en fixant la température de base à 0°C. D'autres formalismes existent tels que ceux qu'on trouve dans Liu *et al.* (2016) : le formalisme *bilinéaire* considère qu'il y a deux réponses linéaires de part et d'autre d'une température optimale ; le formalisme *beta* considère que la réponse est légèrement sigmoïde jusqu'à une température optimale, après laquelle le taux de développement est constant jusqu'à s'annuler à une température maximale ; et le formalisme *sin* considère que la réponse à la température est en forme de cloche centrée autour d'une température optimale, et passant par l'abscisse pour les températures de base et maximale (taux de développement nuls).

L'utilisation du temps thermique en tant que somme de températures (Eq. 1) à tous les stades

est souvent critiquée (Angus *et al.*, 1981 ; Bonhomme, 2000 ; Slafer et Rawson, 1995 ; Zhang, Zhu, et Yang, 2008) car le formalisme strictement linéaire est considérée inadéquate pour les hautes températures rencontrées en fin de cycle. Nous aimerions déterminer la réponse de la croissance des grains (phase de remplissage des grains, parfois appelée phase reproductive) aux températures élevées afin de déterminer un formalisme à adopter pour le temps thermique durant cette phase. Connaître la réponse du remplissage à la température pourra aussi alimenter une réflexion autour des conséquences biologiques des hautes températures sur la masse finale des grains.

### 1.2.2 Courbes de réponse à la température chez le blé

Les courbes de réponse à la température sont stade- et génotype- spécifiques : il y a non-unicité des réponses à la température au cours du développement de la plante, ce qui correspondrait à une acclimatation de la plante au long du calendrier cultural. Un exemple en est donné par Porter et Gawith (1999) : si on considère des réponses linéaire ou bi-linéaire (phase linéaire entre températures de base et optimale puis taux de développement constant entre les températures optimale et maximale), la température de base est de  $-1.0 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$  et la température maximale de  $24.0 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$  autour de l'initiation foliaire ; autour de l'anthèse, la température de base est de  $9.5 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$  et la température optimale de  $31.0^{\circ}\text{C}$ . Ces courbes de réponse existent pour le développement végétatif (Fig. 3). Celles établies pour le remplissage du grain actuellement rencontrées dans la littérature (Slafer et Savin, 1991) sont construites à partir d'une grande hétérogénéité de conditions expérimentales, avec plusieurs génotypes et sur une faible gamme de températures. Pour déterminer le formalisme du temps thermique pour le remplissage, des courbes mono-génotype sur une large gamme de températures et en conditions contrôlées sont nécessaires.

On recherche des courbes de réponse du grain à la température du type obtenu par Slafer et Rawson (1995) (Fig. 4). La masse sèche du grain est la variable de réponse communément étudiée pour décrire le remplissage du grain, mais l'accumulation de masse sèche n'est pas le seul processus important lors de la croissance du grain : il serait intéressant de comprendre les autres réponses telles que celles de l'accroissement en volume et de l'accumulation en eau et en masse fraîche à la hausse de la température.

## Objectifs de ce stage

L'objectif de ce travail est d'établir les courbes de réponse à la température de la croissance du grain pour un unique génotype, en conditions contrôlées. La croissance sera caractérisée non seulement par la cinétique d'accumulation en masse sèche mais aussi par sa masse fraîche, son volume, sa quantité d'eau et sa densité, qui contribuent également à l'acquisition des propriétés finales du grain. Ce stage s'insère au sein d'un partenariat entre le pôle Valorisation de l'écophysiologie chez ARVALIS Institut du Végétal, et l'équipe BIANCA (Biologie Intégrative de l'Adaptation du Blé aux Contraintes Abiotiques) à l'INRA GDEC (Génétique, Diversité et Ecophysiologie des Céréales) de Clermont-Ferrand.

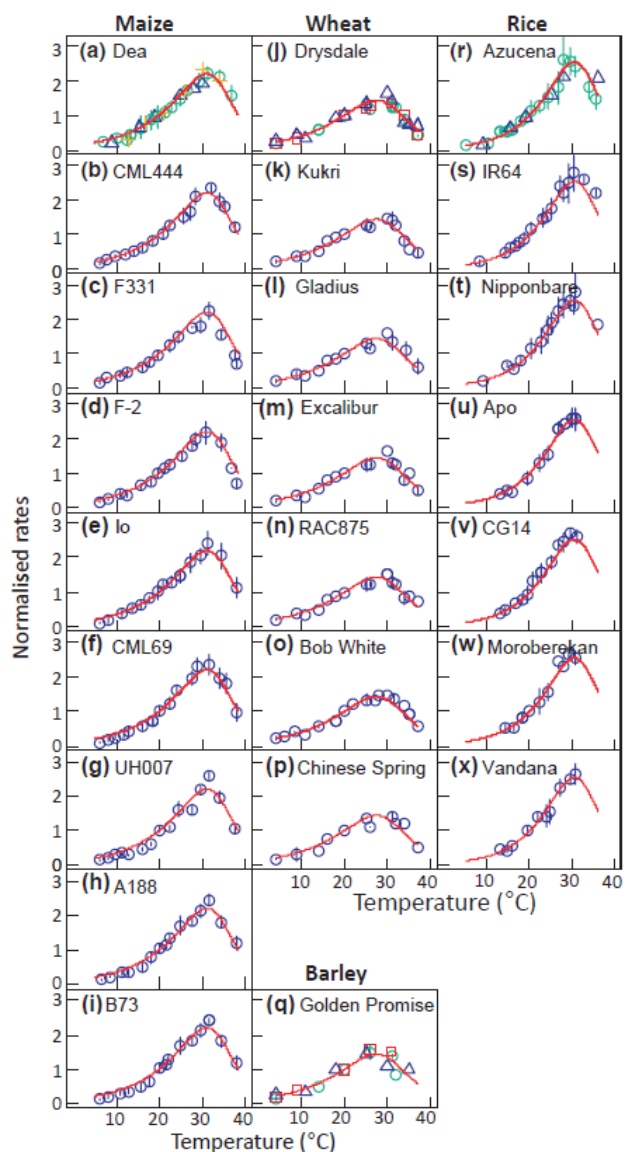


FIGURE 3 – Courbes de réponse à la température pour plusieurs processus du développement végétatif chez différents génotypes de maïs (a-i), de blé (j-p), d’orge (q) et de riz (r-x), d’après Parent et Tardieu (2012). Les cercles verts représentent le taux d’élongation foliaire, les carrés rouges le taux développement entre semis et émergence, les triangles bleus le taux de germination, les cercles oranges le taux de division cellulaire, et les cercles bleus représentent la moyenne des processus.

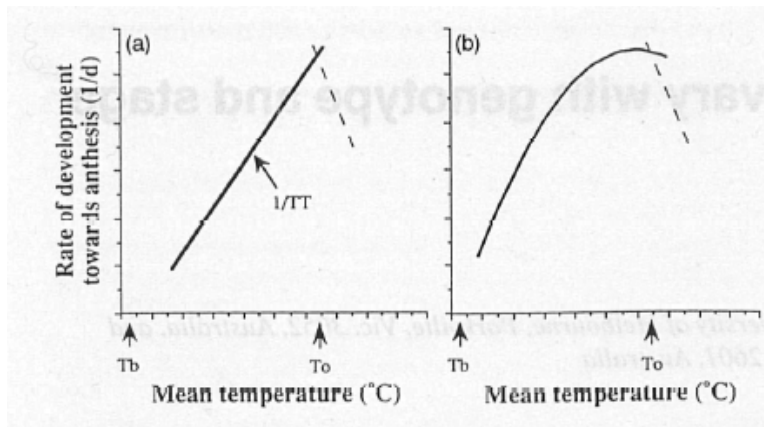


FIGURE 4 – Exemples de courbes de réponse à la température du développement du grain autour de l’anthèse avec  $T_b$  : température de base,  $T_o$  : température optimale, et en (a) une réponse linéaire, en (b) une réponse à optimum (Slafer et Rawson, 1995).

## 2 Description de l'expérimentation et des données

### 2.1 Modalités de l'expérimentation

Les données sont issues d'une expérimentation conduite en chambres de culture à l'UMR INRA GDEC sur le site de Crouel à Clermont Ferrand (N 45°46' 33.7", E 3° 08' 41.5"). Un unique génotype de blé (*Triticum aestivum* L.) nommé *SxB 49* a été utilisé.

Six températures, choisies dans une gamme couvrant les températures pouvant être présentes en conditions naturelles pendant la phase de la croissance du grain, ont été testées pour établir les courbes de réponse : 15°C, 19°C, 24°C, 29°C, 32°C et 36°C. La température 19°C a été considérée comme une température *témoin*.

Seules deux chambres de culture étaient disponibles sur le site à cette période, ainsi les six températures ont été testées au cours de différentes expérimentations en séries se succédant de janvier à août 2016. Au cours de chaque série, une des chambres de culture permettait de tester une des températures, et l'autre servait de témoin et était fixée à 19°C. La succession temporelle des séries est représentée dans la Fig. 5.

Hormis la température, tous les autres facteurs de l'environnement étaient non-limitants dans les deux chambres. La photopériode était de 16/8 J/N et les températures étaient maintenues constantes tout au long du développement du grain (pas d'alternance jour/nuit). Les vitesses de développement étant très liées à la température de l'organe d'intérêt, pour chaque traitement thermique la température était mesurée dans les grains d'épis non prélevés à l'aide d'un thermocouple et les mesures étaient enregistrées toutes les 15 minutes avec un DataLogger Campbell.

### 2.2 Préparation des plantes à l'application des modalités thermiques

Nous allons expliciter le déroulement d'une série, les séries se déroulant dans les mêmes conditions à part la température de la chambre de traitement. Avant chaque série, un semis en serre a été effectué. Au début de la série 256 plants au stade 3 feuilles ont été sélectionnés et repiqués en tubes PVC contenant un mélange tourbe/terreau/pouzzolane, à raison de 2 plantes par tube. Ces 128 tubes ont été répartis en deux bacs et ces bacs placés dans un premier temps dans la chambre de culture témoin (19°C). La densité des plantes au sein d'un bac était du même ordre de grandeur que la densité en champ, et des ombrières entouraient les bacs pour éviter les effets de bordure. Le dispositif est montré en Fig. 6. Chaque maître brin des 256 plantes a été numéroté pour être ultérieurement identifié et suivi. Ces deux bacs sont restés en chambre de culture témoin pendant toute la phase de développement végétatif des plantes et jusqu'à deux jours après anthèse où la moitié des plantes étaient transférées dans l'autre chambre de culture à température élevée. L'anthèse a été identifiée par la sortie des anthères des fleurs latérales des épillets centraux de l'épi du maître brin. Le transfert était réalisé tube par tube et sachant qu'il y avait 2 plantes par tube, la date de fécondation la plus tardive des deux plantes a été considérée pour déterminer la date de déplacement du tube ; si les dates d'anthèse étaient trop écartées, la plante la plus précoce a été écartée de l'expérimentation. Le déroulement d'une série est représenté dans la Fig. 7.

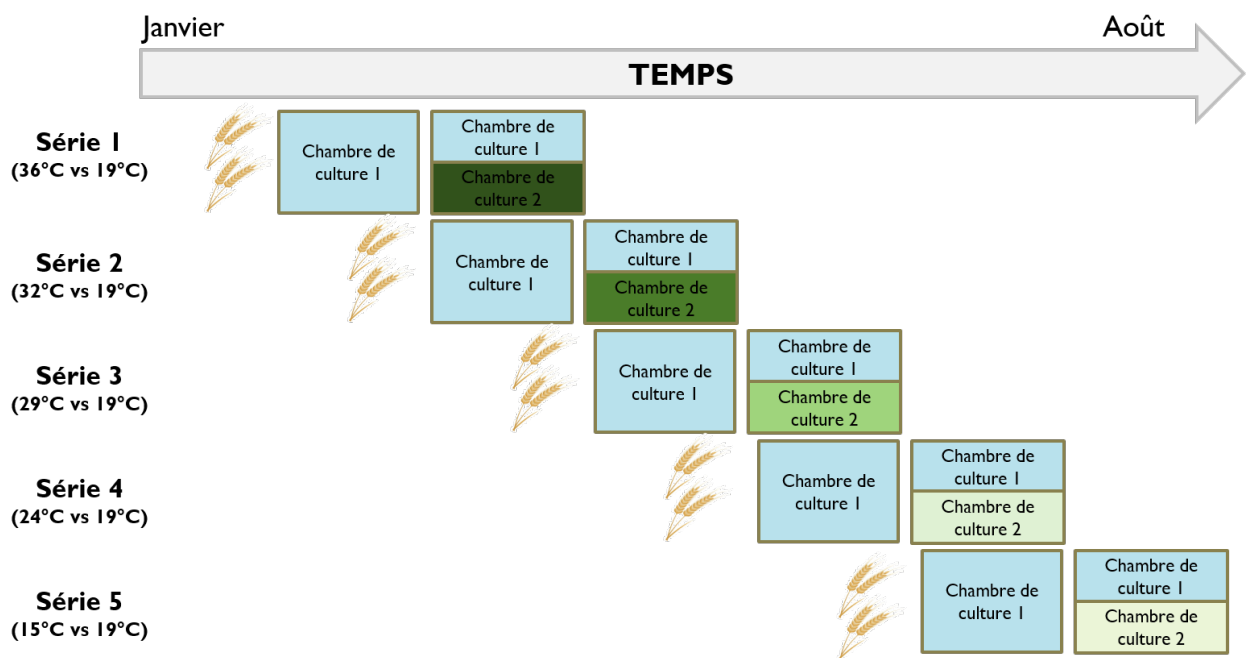


FIGURE 5 – Calendrier des séries

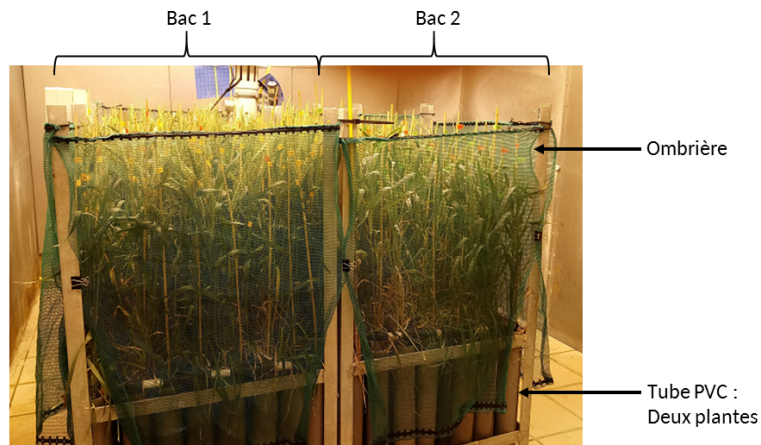


FIGURE 6 – Dispositif expérimental en chambre de culture : les plantes sont repiquées en tubes PVC (à raison de 2 par tube) et les 64 tubes (128 plantes) sont déposés par bac dans la chambre.

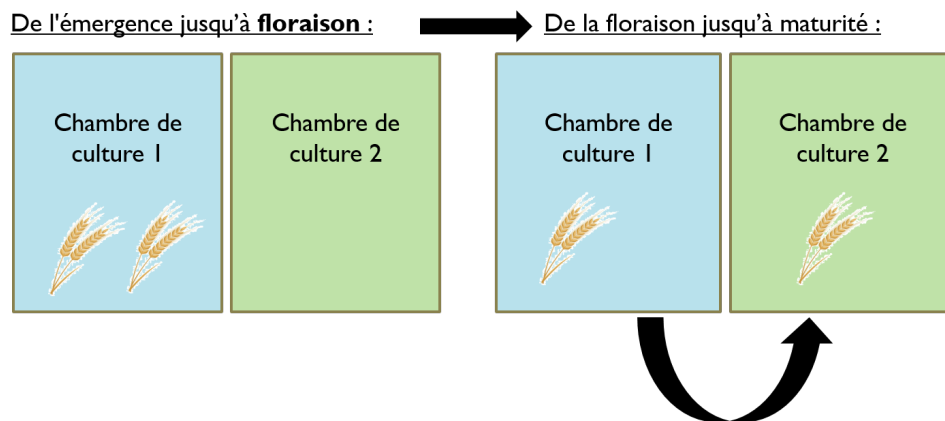


FIGURE 7 – Déroulement d'une série : toutes les plantes ont été placées en chambre témoin d'émergence à floraison, puis la moitié a été transférée en chambre traitement après floraison.



## 2.3 Déroulement des mesures

Au sein d'une même série, pour les deux traitements thermiques, les prélèvements des épis pour effectuer les mesures ont eu lieu de la floraison jusqu'à la sénescence. Entre 12 et 17 dates de prélèvement, définies en « jours après anthèse », ont été déterminées pour chaque série, et six épis ont été prélevés pour chaque traitement thermique et chaque date. Ces épis ont été coupés en haut de la tige (donc les mesures étaient destructives), et les deux plus gros grains (respectivement G1 et G2) des deux épillets du milieu de l'épi ont été prélevés, aboutissant donc à quatre grains pour chacun des six épis prélevés.

Immédiatement après prélèvement, on a mesuré le volume ( $mm^3$ ) par pycnométrie et la masse fraîche ( $mg$ ) de tous les grains prélevés, et à partir de ces mesures nous avons calculé leur densité ( $mg.mm^{-3}$ ). Les grains G1 étaient passés à l'étuve afin d'obtenir une mesure de la masse sèche ( $mg$ ), à partir de laquelle ont été calculées la quantité d'eau ( $mg$ ) et la teneur en eau (%). Les grains G2 ont été congelés immédiatement pour des dissections et mesures non présentées dans ce rapport. Afin de s'affranchir de la dépendance entre les grains prélevés sur un même épi, les mesures ont été moyennées par épi. Nous aboutissons à des mesures des six variables de réponse dans le temps (en *jours après anthèse*) à six températures distinctes et fixes (à respectivement 15°C, 19°C, 24°C, 29°C, 32°C et 36°C).

## 3 Stratégie d'analyse

Toutes les analyses sont effectuées sous R 3.4.4 (R Core Team, 2018).

### 3.1 Les cinétiques de croissance ajustées par des modèles non linéaires

#### 3.1.1 Les fonctions empiriques de croissance

Les fonctions empiriques de croissance sont utilisées dans des domaines variés de la biologie : pour citer quelques exemples, nous les retrouvons dans la description de la croissance végétative de la betterave sucrière (Werker, 1997), de la sénescence chez les insectes (Bonduriansky et Brassil, 2002) et de la prise de masses en élevage bovin laitier (Bayram, Yanar, et Akbulut, 2004). Dans le cadre des études sur le blé, elles servent fréquemment pour comparer le remplissage des grains entre différents génotypes (Darroch et Baker, 1990 ; Dias et Lidon, 2009 ; Loss *et al.*, 1989 ; Robert *et al.*, 1999).

Il s'agit de fonctions mathématiques relativement simples et dont on s'intéresse particulièrement à la forme, l'idée étant de modéliser l'allure décrite par les données expérimentales. Ces modèles sont fonctions d'un nombre limité de paramètres qui servent à ajuster leur forme et à comparer différents modèles entre eux. Ces fonctions sont écrites de manière à ce que des combinaisons simples de leurs paramètres statistiques aient un sens biologique, représentant par exemple des vitesses ou des durées, à l'inverse des coefficients de fonctions polynomiales qui n'ont pas de

signification particulière. C'est donc grâce à ces paramètres statistiques que nous allons établir les courbes de réponse à la température.

### 3.1.2 L'ajustement statistique des fonctions de croissance

Soit  $f$  la fonction empirique choisie décrite par le jeu de paramètres  $\theta$ . Il s'agit d'approximer la forme décrite par les données expérimentales de la variable de réponse par cette fonction en admettant qu'il existe une erreur aléatoire inévitable autour de l'estimation (Hunt, 1979). L'hypothèse de base est que cette erreur suit une loi normale centrée en zéro et, si nous admettons que le modèle est homoscédastique, de variance fixe. Pour une variable de réponse  $Y$  en fonction d'un temps exprimé en jours après anthesis  $t$  nous avons :

$$\begin{aligned} Y_i &= f(t_i; \theta) + \epsilon_i \\ \epsilon_i &\sim \mathcal{N}(0, \sigma^2) \end{aligned} \tag{Eq. 2}$$

L'ajustement statistique de la fonction  $f$  sur les données expérimentales dérive de la méthodologie des moindres carrés en régression linéaire. Le meilleur modèle est défini par le jeu de paramètres  $\theta$  permettant de minimiser la somme des carrés des écarts :

$$S(\theta) = \sum_{i=1}^n [Y_i - f(t_i; \theta)]^2 \tag{Eq. 3}$$

En régression linéaire le jeu de paramètres minimisant la somme des carrés des écarts au modèle possède une forme mathématique close. Ce n'est pas le cas en régression non-linéaire : les moindres carrés doivent être calculés de manière itérative jusqu'à converger vers un minimum global (Ratkowsky, 1989). La méthode itérative des carrés non-linéaires (NLS, *Nonlinear Least Squares*), appelée algorithme de Gauss-Newton, a été décrite par Bates et Watts (2008) : cet algorithme est basé sur l'expression du modèle  $f(t_i; \theta)$  en tant que développement limité d'ordre 1, incluant les dérivées partielles pour chaque paramètre de  $\theta$ . Chaque dérivée partielle est fonction des autres paramètres de  $\theta$  qui sont fournis soit par le jeu de paramètres d'initialisation pour la 1ère itération, soit par le jeu de paramètres estimé à l'itération précédente. Remplacer  $f(t_i; \theta)$  par cette approximation au sein de (Eq. 3) permet de linéariser la somme des carrés des écarts et donc, en la dérivant, de la minimiser en fonction de chaque paramètre de  $\theta$ . Ce nouveau jeu de paramètres  $\theta$  qui minimise la somme linéarisée est pris pour initier la prochaine itération de l'algorithme, qui continue jusqu'à convergence du jeu de paramètres. On comprend bien que le jeu de paramètres d'initialisation fourni doit être proche du jeu de paramètres final afin de faire converger chaque paramètre à son tour. Cet algorithme est celui utilisé par défaut dans la fonction *nls* (R Core Team, 2018), qui prend en entrée la formule du modèle, les données expérimentales et un jeu de paramètres d'initialisation.

Les modèles ajustés sur les données biologiques sont fréquemment sujets à de l'hétéroscédasticité, c'est-à-dire que la variance de l'erreur aléatoire autour de l'estimation n'est pas fixe. Pour prendre en compte ce biais, il est possible d'admettre que le paramètre  $\sigma^2$  n'est pas l'unique composant de la variance résiduelle avant d'effectuer l'ajustement sur les données expérimentales.

Si l'on remarque que la variance résiduelle augmente parallèlement à la variable de réponse, on peut calculer  $\sigma^2$  en indiquant que la variance résiduelle est le produit entre  $\sigma^2$  et les valeurs prédites ( $\sigma^2 fitted$ ), les valeurs prédites à la puissance  $\delta$  ( $\sigma^2 fitted^{2\delta}$ ), une exponentielle des valeurs prédites ( $\sigma^2 e^{2\delta fitted}$ )... On peut aussi admettre que les points expérimentaux possèdent une dispersion différente selon leur appartenance à un groupe, et donc que la variance résiduelle dépend de ce facteur : on calcule ainsi, pour un facteur à  $n$  groupes,  $n$  variances résiduelles  $\sigma_1^2, \sigma_2^2, \dots, \sigma_n^2$ . Ces options sont disponibles dans la fonction *gnls* (*Generalized Nonlinear Least Squares*) du package *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2018). La même méthode itérative des moindres carrés est utilisée pour calculer le jeu de paramètres optimal, avec une pondération sur les moindres carrés par une valeur inversement proportionnelle à la forme de la variance appliquée à chaque point  $i$  :

$$S(\theta) = \sum_{i=1}^n w_i [Y_i - f(t_i; \theta)]^2 \quad (\text{Eq. 4})$$

### 3.1.3 Le choix de la fonction de croissance par variable sur les données témoins

Pour chacune de nos six variables de réponse, une fonction a été choisie pour modéliser les cinétiques à chacune des températures. Cette fonction a été choisie sur les données témoins (19°C) pour toutes les séries confondues : nous avons considéré qu'à 19°C le remplissage du grain possède un comportement typique qui sert de référence pour comparer les cinétiques.

Les fonctions utilisées sont extraites d'une large recherche bibliographique. Les plus usuelles pour le remplissage du grain sont décrites dans Debouche (1979), Tomassone *et al.* (1983) et Winsor (1932). Certaines fonctions ont été légèrement modifiées (changement de signe pour inverser la forme, ajout d'une constante...). De plus, nous avons généré un panel de fonctions linéaires segmentées continues incluant des pentes croissantes, décroissantes et des plateaux. L'ensemble des fonctions candidates a été défini dans un script R.

Afin de tester l'ajustement des différentes fonctions sur nos six variables de réponse, une application R SHINY (Chang *et al.*, 2017) a été développée (Fig. 8). Elle permet de choisir un couple variable-fonction puis de :

1. Choisir visuellement un jeu de paramètres d'initialisation (Fig. 8.1),
2. Choisir une forme de variance résiduelle (Fig. 8.2),
3. Effectuer l'ajustement statistique en *nls* (homoscédasticité) ou *gnls* (hétéroscédasticité) (Fig. 8.3),
4. Evaluer l'ajustement selon un ensemble de critères de manière simultanée (Fig. 8.4). Ces critères sont :
  - 4.1. L'adéquation visuelle du modèle sur les données et la forme de la dérivée,
  - 4.2. L'AIC (critère d'information d'Akaike) du modèle, qui prend en compte à la fois la qualité de l'ajustement et la parcimonie du modèle ; nous cherchons à minimiser ce critère,
  - 4.3. La distribution des résidus en fonction des valeurs prédites,
  - 4.4. La cohérence des caractéristiques cinétiques calculées (voir Partie 3.4),

— 4.5. La corrélation entre les paramètres.

Nous avons cherché des modèles avec une dérivée lisse, qui donnent des caractéristiques biologiques cohérentes, des corrélations entre paramètres faibles et une distribution aléatoire des résidus. Nous comparons les modèles entre eux par leurs AIC.

A la fin de cette étape, nous avons choisi six fonctions de croissance - une par variable de réponse.

## 3.2 Biais expérimentaux induits

Une étude préliminaire des données a été effectuée afin de s'assurer que le plan et le dispositif expérimentaux n'ont pas induit de biais. Les détails de cette analyse sont présentés en Annexe 1. Premièrement, l'analyse nous a permis de montrer qu'il n'y avait pas de différence au sein de chaque série entre les plantes des populations *témoin* et *traitement* au moment du transfert de la moitié des plantes, qu'on appelle le *temps initial*. Cependant, l'analyse a montré qu'il existait des écarts entre les populations *témoins* des différentes séries, à la fois au temps initial et en cinétique. Nous ne savons pas d'où vient ce biais, car les cinq *témoins* ont été produits et conduits dans les mêmes conditions, mais à des périodes distinctes. Comme nous avons montré auparavant que les populations *témoin* et *traitement* sont identiques au temps initial, nous avons fait l'hypothèse par la suite que l'effet *série* rencontré dans les données *témoins* est aussi présent dans les populations *traitement* et est identique. Il a donc fallu tenir compte d'un effet *série* dans l'étude de nos cinétiques.

## 3.3 Modélisation non linéaire à effets mixtes pour les cinétiques à toutes les températures

Nous n'avons pas voulu quantifier l'effet *série* dans nos cinétiques, mais simplement prendre en compte ce biais dans l'évaluation de l'effet *température* sur les paramètres des fonctions de croissance. Nous avons eu recours aux modèles non linéaires à effets mixtes, explicités par Lindstrom et Bates (1990), au sein desquels le facteur *série* est présent sous la forme d'un effet aléatoire dont nous estimons uniquement la variance. Cet effet aléatoire peut être présent sur un ou plusieurs paramètres de la fonction de croissance. La partie non aléatoire du paramètre ne sera déterminé que par la température. Considérons un modèle  $f$  homoscédastique à trois paramètres  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , qui décrit la variable de réponse  $Y$  par des données issues des différentes séries annotées  $k$  à différentes températures annotées  $j$ . Si nous estimons qu'un effet aléatoire de la série est présent sur chaque paramètre, et que nous annotons ces effets aléatoires  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , nous obtenons le modèle suivant :

$$\begin{aligned} Y_{ijk} &= f(a_j + \alpha_k, b_j + \beta_k, c_j + \gamma_k, t_i) + \epsilon_i & (\text{Eq. 5}) \\ \epsilon_i &\sim \mathcal{N}(0, \sigma^2) \\ \alpha_k &\sim \mathcal{N}(0, \sigma_\alpha^2), \beta_k \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\beta^2), \gamma_k \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\gamma^2) \end{aligned}$$

**1**

Modèle : Gompertz

Variable : Poids sec (mg)

Paramètre a: 41

Paramètre b: 14

Paramètre c: 10

Zoom sur X: 0-60

Zoom sur Y: 0-100

Quels lots témoins choisit-on ? 1 2 3 4 5

```
function(a, b, c, d=0, x){
  a * exp( -exp( -(x-b) /c ) )
}
```

**4.1**

**3**

```
Formula: psmg ~ gompertz(a, b, c, x = daa)
Parameters:
  Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
a 41.2999  0.8973  46.03 <2e-16 ***
b 14.4553  0.3579  40.39 <2e-16 ***
c 10.0712  0.5645  17.84 <2e-16 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 4.143 on 358 degrees of freedom

Correlation of Parameter Estimates:
  a b
b 0.80
c 0.83 0.63

Number of iterations to convergence: 8
Achieved convergence tolerance: 1.583e-06
```

**4.5**

**2**

Forme de la variance des résidus : Homoscedasticite

**4.3**

**4.2**

AIC du modèle estimé par Moindres Carrés Non-Linéaires:

[1] 2055.807

**4.4**

Caractéristiques biologiques du modèle :

[1] "Vitesse maximale d'accumulation = 1.509 mg /j att eint aux coordonnees x = 14.46 et y = 15.19 . et Va leur maximale atteinte : 41.2999236285745 mg"

[1] "Temps de la phase de remplissage : 40.28 jours"

FIGURE 8 – Application R SHINY (Chang *et al.*, 2017) développée pour choisir les fonctions de croissance pour les six variables de réponse. Les chiffres 1 à 4.5 renvoient aux différents étapes de sélection de la fonction de croissance.

Le paramètre estimé pour décrire chaque effet aléatoire (par exemple,  $\alpha$ ) est sa variance ( $\sigma_\alpha^2$ ). L’ajustement des modèles non linéaires à effets mixtes a été effectué avec la fonction *nlme* du package *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2018), sur le critère du maximum de vraisemblance. Il s’agit de maximiser la densité de probabilité qu’un jeu de paramètres prenne une valeur donnée, compte tenu des données expérimentales à disposition. De la même manière que les moindres carrés en contexte non linéaire, le jeu de paramètres maximisant la vraisemblance ne possède pas une forme mathématique close : il s’agit d’itérer à partir d’un jeu de paramètres d’initialisation. L’algorithme par défaut dans *nlme* est de l’Expectation-Maximisation sur le logarithme de la vraisemblance.

Nous avons commencé par ajuster les modèles avec une partie aléatoire due à la série sur tous les paramètres. Il faut garder à l’esprit que les effets aléatoires ne peuvent être calculés que sur les données *témoins*, car les données *traitement* diffèrent à la fois en température et en série. Dans un souci de parcimonie, nous avons enlevé les parties aléatoires dont les variances étaient négligeables, en vérifiant par le test de la statistique de Fisher (Eq. 6) que le modèle simplifié  $M_0$  n’était pas statistiquement différent du modèle complet  $M_1$  ( $\alpha = 0.05$ ). Nous n’avons pas réussi à faire converger les modèles avec une matrice de variance-covariance sur les parties aléatoires, alors nous avons considéré que les covariances des effets aléatoires étaient nulles.

$$F = \frac{\frac{RSS_{M_0} - RSS_{M_1}}{ddl_{M_1 - M_0}}}{\frac{RSS_{M_1}}{ddl_{M_1}}} \quad (\text{Eq. 6})$$

### 3.4 Extraction des caractéristiques biologiques des cinétiques

Notre objectif était d’établir un ensemble de courbes de réponses de la croissance du grain à la température. Ces courbes de réponse dessinent la variation des caractéristiques biologiques en fonction de la température : ce sont des grandeurs extraites de la littérature avec les fonctions de croissance et il peut s’agir de durées, de vitesses, d’asymptotes . . . Afin de les obtenir, nous avons extrait à partir des modèles non linéaires à effets mixtes un jeu de paramètres statistiques par température : les caractéristiques biologiques des cinétiques sont des combinaisons d’un ou de plusieurs paramètres statistiques, selon des formules propres à chaque fonction.

Nous avons souhaité estimer la variance des caractéristiques biologiques afin de leur conférer une mesure de dispersion. Pour cela, nous avons cherché à exprimer la variance des caractéristiques des cinétiques en fonction des variances et covariances des paramètres statistiques, fournies par les matrices de variance-covariance des paramètres statistiques après l’ajustement *nlme*. Pour les cas les plus simples, les formules de la variance de fonctions linéaires de variables aléatoires ont pu être utilisées :

$$Var(aX) = a^2 Var(X) \quad (\text{Eq. 7})$$

$$Var(X + a) = Var(X) \quad (\text{Eq. 8})$$

$$Var(X_1 + X_2) = Var(X_1) + Var(X_2) + 2Cov(X_1, X_2) \quad (\text{Eq. 9})$$

A partir de la variance nous avons accès à la déviation standard  $SD$ , égale à la racine carrée de la variance. Cette mesure nous donne une idée de la dispersion de l'estimation car il est communément admis que 95% des observations d'une distribution, normale ou non, se trouvent à moins de  $2SD$  de part et d'autre de la moyenne (ici notre estimation) (Altman et Bland, 2005). Nous avons utilisé cette mesure de dispersion pour construire nos barres d'erreur.

Cependant, lorsque  $Y$  est une combinaison non linéaire des paramètres statistiques, la variance de  $Y$  est fonction de grandeurs que nous ne pouvons pas obtenir expérimentalement, telles que  $Var(X^2)$ . Une approximation de  $Var(Y) = Var(f(X_1, X_2, \dots, X_n))$  a été effectuée en tenant compte de la non-indépendance des  $X_p$ . Nous nous sommes limités aux combinaisons de deux paramètres statistiques, et nous avons démontré que pour tout  $f(X_1, X_2)$ , si  $X_1$  suit une loi normale  $\mathcal{N}(\mu_1, \sigma_1^2)$  et  $X_2$  suit une loi normale  $\mathcal{N}(\mu_2, \sigma_2^2)$ ,  $f'_{X_1}(\theta)$  étant la dérivée partielle de  $f$  en fonction de  $X_1$  et  $f'_{X_2}(\theta)$  la dérivée partielle de  $f$  en fonction de  $X_2$  au point  $\theta = (\mu_1, \mu_2)$  :

$$Var(f(X_1, X_2)) = f'_{X_1}(\theta)^2 Var(X_1) + f'_{X_2}(\theta)^2 Var(X_2) + 2f'_{X_1}(\theta)f'_{X_2}(\theta)Cov(X_1, X_2) \quad (\text{Eq. 10})$$

Pour le produit  $X_1X_2$ , cela donne :

$$Var(X_1X_2) = \mu_2^2 Var(X_1) + \mu_1^2 Var(X_2) + 2\mu_1\mu_2 Cov(X_1, X_2) \quad (\text{Eq. 11})$$

Pour le ratio  $\frac{X_1}{X_2}$ , si  $X_2$  est défini  $R^+$ , nous avons :

$$Var\left(\frac{X_1}{X_2}\right) = \frac{1}{\mu_2^2} Var(X_1) + \frac{\mu_1^2}{\mu_2^4} Var(X_2) - 2\frac{\mu_1}{\mu_2^3} Cov(X_1, X_2) \quad (\text{Eq. 12})$$

Les détails de cette approximation se trouvent en Annexe 2. L'estimation des variances a permis d'obtenir des barres d'erreur pour chaque caractéristique formant les différentes courbes de réponse à la température.

## 4 Résultats

### 4.1 Fonctions de croissance choisies

Entre cinq et dix fonctions ont été testées pour chaque variable de réponse. Le processus de sélection par AIC des fonctions décrivant de manière cohérente la masse sèche du grain est présenté dans le Tableau 1. Cette variable est hétéroscédastique : la variance résiduelle augmente avec la valeur prédite donnant une forme de fuseau aux résidus (Fig. 8.4.3), ainsi nous testons différentes formes sur la variance résiduelle pour chaque fonction de croissance. Le modèle sélectionné pour l'évolution de la masse sèche du grain au cours du temps est la Gompertz avec une variance de la forme *varPower*.

TABLE 1 – Valeurs d’AIC pour les différentes fonctions et formes sur la variance résiduelle ajustées sur la cinétique de la masse sèche du grain

Fonction	Paramètres	varPower	varExp	varConstPower	varFxed
Mitscherlich	3	3582.5	3691.4	3584.5	3605.9
Gompertz	3	<b>3476.5</b>	3662.3	3478.5	3563.4
Gauss	3	3520.2	3671.8	3522.2	3574.9
Beta	3	3592.5	3706.5	3594.5	3614.3
Weibull	3	3582.5	3691.4	3584.5	3605.9
Log3P	3	3617.3	3705.1	3619.3	3692.3
Log4P	4	3518.3	3667.1	3520.4	3586.2
Arctangete	3	4106.3	3949.2	3973.8	4107.8
Gompertz 4P	4	3476	3663.8	3476.0	3565.3

TABLE 2 – Modèles sélectionnés pour les six variables de réponse

Variable de réponse	Nom de la fonction	Forme mathématique	Forme sur la variance	Paramètres estimés <sup>†</sup>
Masse sèche	Gompertz	$ae^{-e^{-\frac{t-b}{c}}}$	varPower	$a_j, b_j, c_j, \delta_k, \sigma_A^2, \sigma^2$
Masse fraîche	Gamma	$ae^{-ct}x^{b-1} + d$	VarExp	$a_j, b_j, c_j, d_j, \delta, \sigma_A^2, \sigma_C^2, \sigma^2$
Volume	Gamma	$ae^{-ct}x^{b-1} + d$	VarExp	$a_j, b_j, c_j, d_j, \delta, \sigma_A^2, \sigma_C^2, \sigma_D^2, \sigma^2$
Quantité d’eau	Linéaire segmentée	Voir Figure 9	VarExp	$a_j, b_j, c_j, d_j, \delta, \sigma_A^2, \sigma_D^2, \sigma^2$
Teneur en eau*	Linéaire segmentée	Non explicité	VarExp	$a_j, b_j, c_j, \delta, \sigma^2$
Densité*	Mitscherlich	$a(1 - e^{-\frac{t-b}{c}})$	VarExp	$a_j, b_j, c_j, \delta, \sigma_A^2, \sigma_B^2, \sigma^2$

\* Variables non montrées dans ce rapport

<sup>†</sup> j : paramètre estimé par température, k : paramètre estimé par série

L’ensemble des modèles sélectionnés est présenté dans le Tableau 2. Une fois la fonction choisie, une sélection a été faite pour déterminer sur quels paramètres inclure un effet aléatoire et, dans le cas hétéroscédastique, si un paramètre  $\delta$  par série était nécessaire. A noter que la fonction utilisée pour la quantité d’eau (Fig. 9) est une fonction largement inspirée de la littérature et définie à partir de conditions sur la variable *temps* (jours après anthèse). Cette fonction est continue et dérivable.

## 4.2 Cinétiques de croissance

A titre d’exemple, le Tableau 3 résume les paramètres estimés par maximum de vraisemblance pour la masse sèche avec leurs dimensions pour les différentes températures.

Les cinétiques de masse sèche, masse fraîche, volume et quantité d’eau du grain à chaque température sont présentées sur la Figure 10. Notre objectif était d’isoler les effets fixes pour évaluer l’effet de la température sur la cinétique de remplissage, mais il est intéressant de remarquer l’ampleur des effets série sur la Figure 10. L’effet *série* de la série 1 est le plus



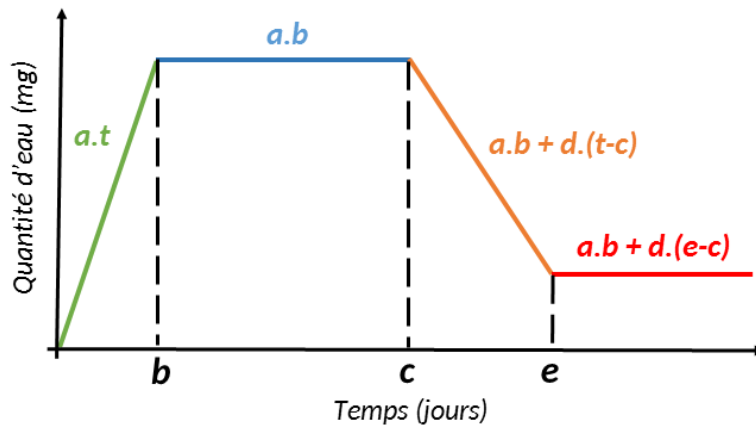


FIGURE 9 – Fonction linéaire segmentée à 5 paramètres ( $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$ ,  $e$ ) sélectionnée pour la cinétique de quantité d’eau du grain. La partie verte de la fonction correspond à l’hydratation initiale rapide du grain, la partie bleue au plateau hydrique durant lequel la quantité d’eau du grain est constante, la partie orange à la déshydratation du grain et la partie rouge à la quantité d’eau du grain à maturité physiologique.

TABLE 3 – Paramètres estimés par nlme pour le modèle décrivant la cinétique de masse sèche. La température 19°C est répétée dans chacune des cinq séries.

Température (°C)	Série	$a$ (Masse)	$b$ (Durée)	$c$ (Durée)	$\delta^*$	$\sigma_A^{2*}$	$\sigma^{2*}$
15	5	44.22	17.75	12.48	0.78		
19		39.60	13.95	9.56			
24	4	31.57	9.95	7.23	0.76	49.2	0.4
29	3	21.38	6.72	5.07	0.78		
32	2	18.83	6.12	4.51	0.69		
36	1	5.87	4.10	4.22	0.69		

\* Sans dimension

important (courbes rouges) : il est responsable d'un écart positif d'environ 5mg de la masse sèche finale et de 10mg de la masse fraîche maximale. Nous ne représentons pas l'effet *série* à 19°C car les données *témoins* sont issus des 5 séries.

En interprétant les courbes des effets fixes, nous voyons que la hausse de la température accélère le remplissage en masse sèche mais affecte négativement la masse sèche finale du grain. Il n'est pas judicieux d'interpréter la masse fraîche finale du grain car le nombre de points expérimentaux en fin de remplissage limite le tracé de la courbe, néanmoins on remarque la même accélération du processus global. Pour le volume de grain, une température plus basse conduit à des grains plus volumineux, mais comme pour la masse fraîche finale, on n'est pas certain de la stagnation en fin de remplissage. Pour la quantité d'eau du grain, il est clair que la valeur et la durée du plateau hydrique sont affectées négativement par la température jusqu'à 32°C. A 36°C le grain a un comportement anormal, avec une grande quantité d'eau durant le plateau hydrique suivi d'une déshydratation très rapide. Le paramètre  $e$  dictant le plateau final de quantité d'eau n'a pas pu être estimé en *nlme* car nous manquons de points expérimentaux à la fin du remplissage, notamment pour les basses températures pour lesquelles le remplissage dure longtemps. Ce paramètre a donc été enlevé de l'estimation.

A l'issue de cette étape, nous avons obtenu l'ensemble des paramètres statistiques qui permettront d'obtenir les courbes de réponse à la température.

### 4.3 Courbes de réponse à la température

#### 4.3.1 L'effet de la température sur la croissance du grain de blé

Un ensemble de caractéristiques biologiques des cinétiques ont été calculées à partir des paramètres statistiques des différents ajustements et ont servi à tracer les courbes de réponse à la température (Fig. 11). Leurs expressions et la manière dont leurs déviations standards ont été calculées sont présentées dans le Tableau 4. Les représentations graphiques (Fig. 11.a et 11.h) nous montrent que la hausse des températures entraîne la production de grains moins gros et moins denses de manière linéaire : on peut conclure que l'augmentation d'un degré (°C) conduit à la réduction du poids final de  $1.77mg$  ( $R_{adj}^2 = 0.97$ ) et de la densité de  $0.02mg/mm^3$  ( $R_{adj}^2 = 0.99$ ). Les graphiques (Fig. 11.c, 11.d et 11.f) nous montrent que les vitesses de transfert d'eau et d'accumulation de matière sèche ne sont statistiquement affectées qu'à partir d'une température entre 32°C et 36°C.

Il s'agit ici de considérations sur l'écophysiologie du grain de blé. Les interprétations plus fines de ces courbes de réponse à la température ne sont pas présentées dans ce rapport.

#### 4.3.2 L'effet de la température sur les taux de développement : quel formalisme pour le temps thermique ?

Nous souhaitons déterminer le formalisme à utiliser pour décrire la croissance du grain de blé en somme de températures. Pour ceci nous commençons par regarder la relation entre taux de développement et température pour plusieurs processus de la même manière que Slafer et Savin

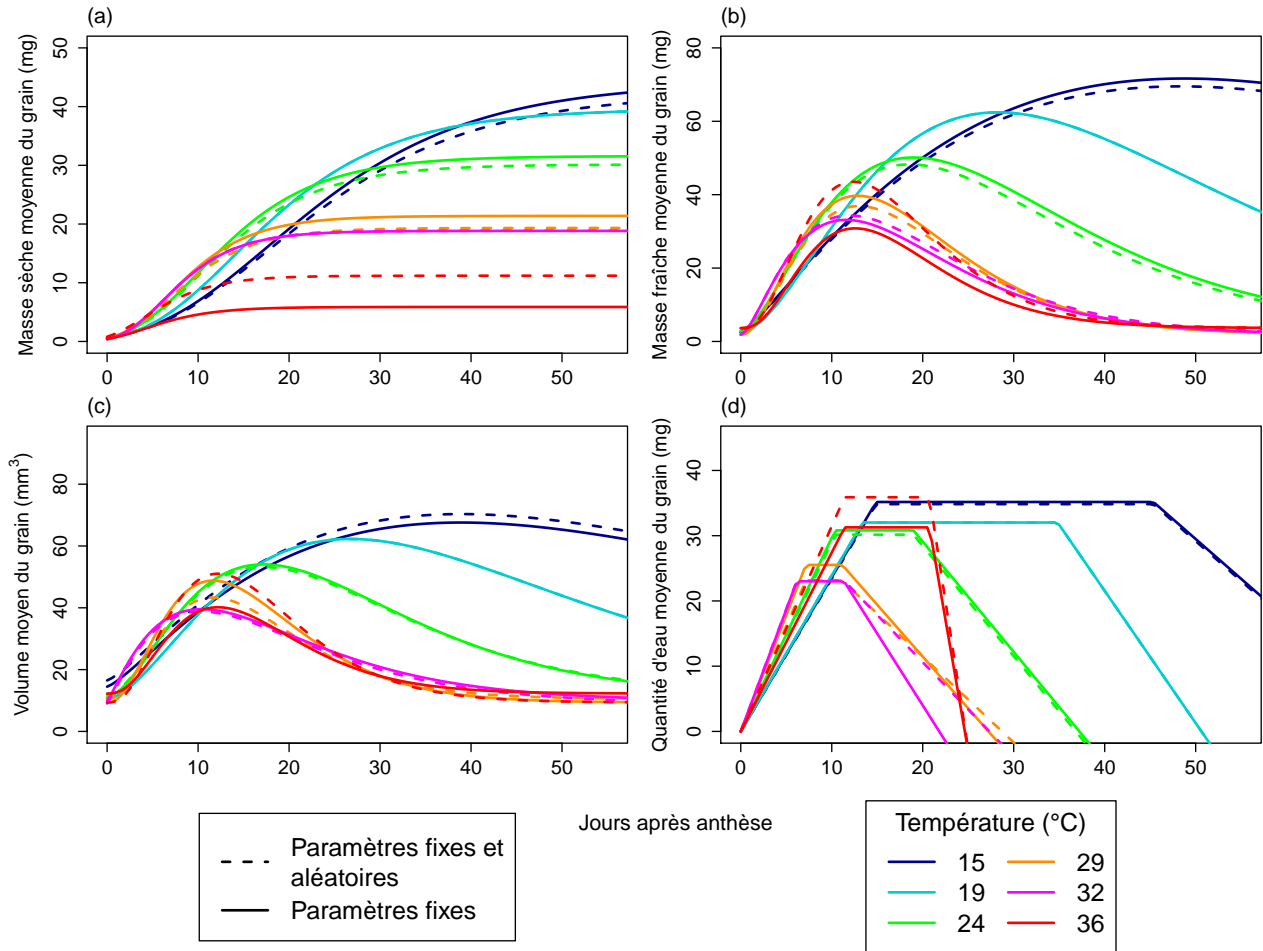


FIGURE 10 – Modèles des cinétiques en jours après anthèse de la croissance en : (a) masse sèche, (b) masse fraîche, (c) volume et (d) quantité d'eau du grain de blé. La température est représentée par la couleur, et pour une température, deux courbes sont montrées : en pointillé la cinétique contenant l'effet fixe de la température et l'effet aléatoire de la série, et en ligne continue la cinétique contenant uniquement l'effet fixe de la température.

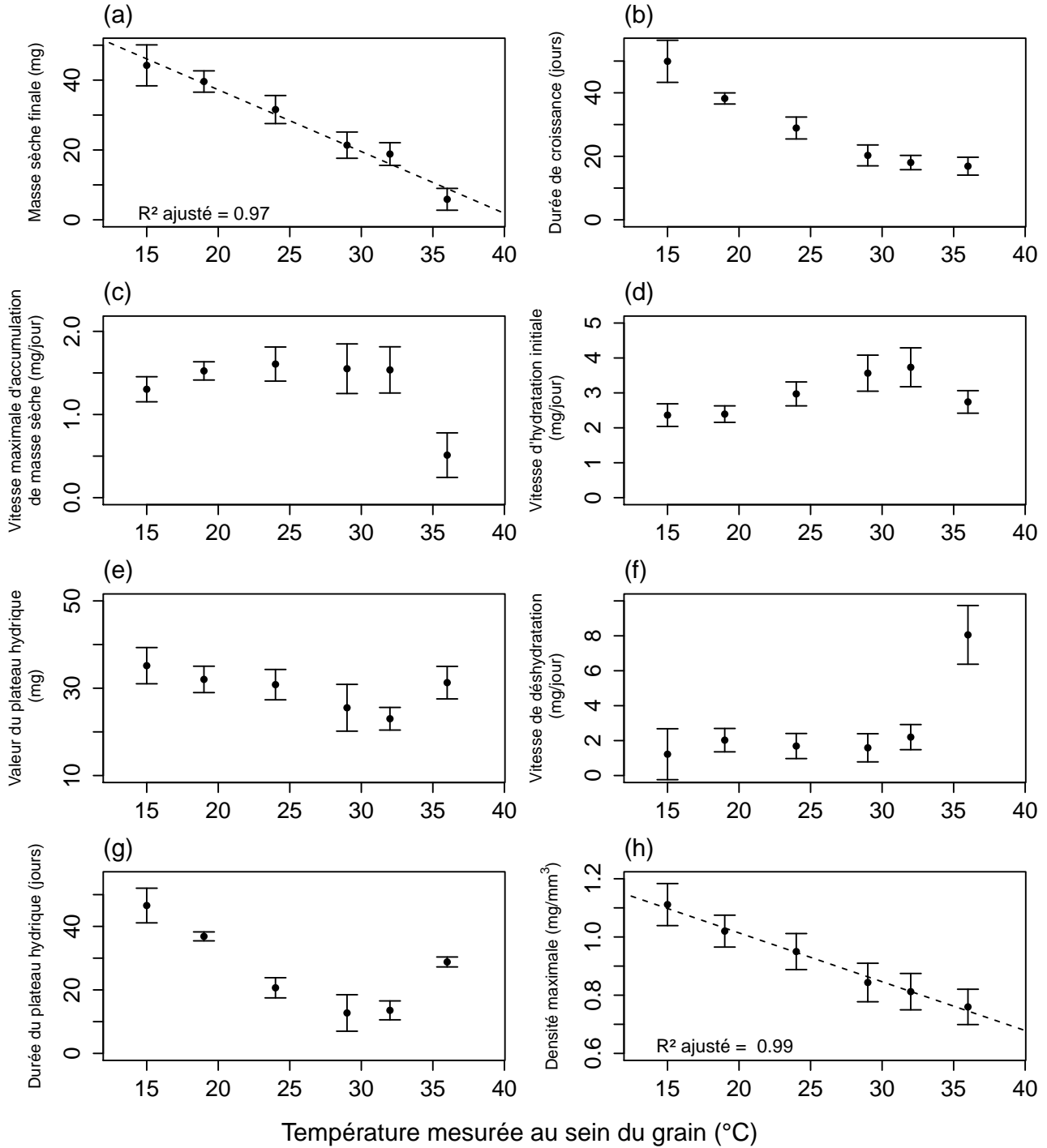


FIGURE 11 – Courbes de réponse à la température de : (a) la masse sèche finale avec relation linéaire en ligne pointillée, (b) la durée du remplissage en masse sèche, (c) la vitesse maximale d'accumulation en masse sèche, (d) la vitesse d'hydratation pré-plateau, (e) la valeur du plateau hydrique, (g) la vitesse de déshydratation post-plateau, (f) la durée du plateau hydrique et (h) la densité finale du grain avec relation linéaire en ligne pointillée. Les barres d'erreur représentent 2 fois la déviation standard de part et d'autre de l'estimation (correspondant à approximativement 95% des observations théoriques).

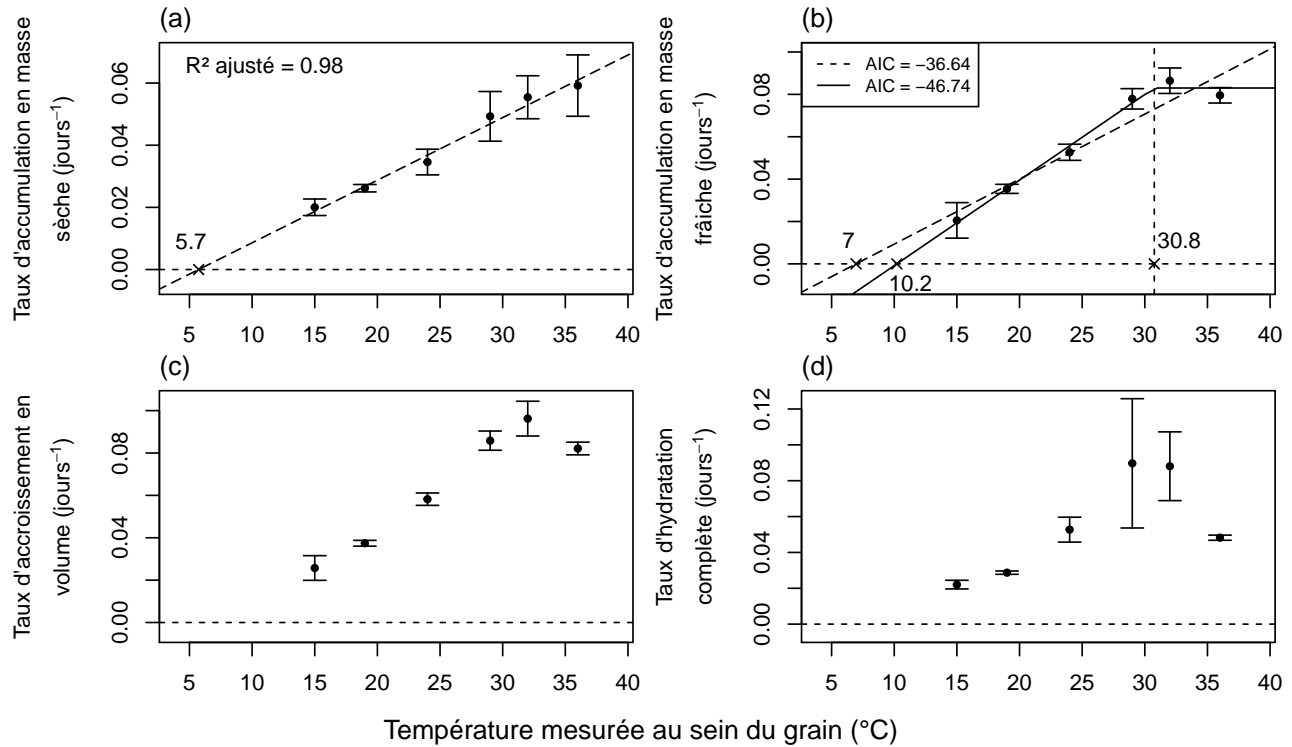


FIGURE 12 – Taux de développement du grain de blé en fonction de la température : (a) taux d’accumulation en masse sèche et sa régression linéaire en ligne pointillé, (b) taux d’accumulation en masse fraîche avec sa régression linéaire en ligne pointillé et l’ajustement d’une fonction linéaire segmentée en ligne continue, (c) taux d’accroissement en volume et (d) taux d’hydratation complète. Les barres d’erreur représentent 2 fois la déviation standard de part et d’autre de l’estimation (correspondant à approximativement 95% des observations théoriques).

(1991). Les quatre taux de développement sont respectivement l’inverse de la durée (Fig. 12.a) du remplissage du grain en masse sèche, (Fig. 12.b) de la croissance en masse fraîche jusqu’à la masse fraîche maximale, (Fig. 12.c) de la croissance en volume jusqu’au volume maximal et (Fig. 12.d) de la phase d’hydratation, du début du remplissage jusqu’à la fin du plateau hydrique. Leurs expressions et la manière dont leurs déviations standards ont été calculées sont présentées dans le Tableau 4

Nous avons choisi d’intégrer l’ampleur des intervalles de confiance dans l’étude statistique des courbes de réponse, en utilisant l’inverse des déviations standards en tant que poids dans les ajustements qui seront évoqués par la suite : cet argument permet de donner de l’importance aux points ayant de faibles déviations standards, en intégrant ces valeurs au sein du calcul des moindres carrés.

Pour le taux d’accumulation en matière sèche (Fig. 12.a) nous pouvons ajuster une régression linéaire ( $R_{adj}^2 = 0.98$ ). Cette relation nous donne une température de base d’environ 5.7°C. Il peut sembler que la relation n’est pas linéaire à hautes températures et que nous obtenons

TABLE 4 – Formules mathématiques des caractéristiques biologiques des cinétiques (dont les taux de développement) fonctions de(s) paramètre(s) statistique(s) et méthode de calcul de leurs variances : calcul simple (Eq. 7 à 9) ou approximation (Eq. 11 et 12).

Variable de réponse	Caractéristiques extraite	Formule	Calcul de la variance*
Masse sèche	Asymptote <sup>1</sup>	$a$	Calcul simple
	Durée <sup>1</sup>	$4c$	Calcul simple
	Vitesse maximale <sup>1</sup>	$\frac{ae^{-1}}{c}$	Approximé
	Taux d'accumulation <sup>2</sup>	$\frac{1}{4c}$	Approximé
Masse fraîche	Taux d'accumulation <sup>2</sup>	$\frac{c}{b-1}$	Approximé
Quantité d'eau	Vitesse d'hydratation <sup>1</sup>	$a$	Calcul simple
	Plateau hydrique <sup>1</sup>	$ab$	Approximé
	Durée du plateau hydrique <sup>1</sup>	$c - b$	Calcul simple
	Vitesse de déshydratation <sup>1</sup>	$d$	Calcul simple
	Taux d'hydratation <sup>2</sup>	$\frac{1}{c}$	Approximé
Volume	Taux d'accroissement <sup>2</sup>	$\frac{c}{b-1}$	Approximé
Densité	Asymptote <sup>1</sup>	$a$	Calcul simple

<sup>1</sup> Fig. 11

<sup>2</sup> Fig. 12

\* Voir Partie 3.4 : Extraction des caractéristiques biologiques des cinétiques

le début d'un pallier avant 36°C, mais nous n'avons pas assez de points et de trop grosses incertitudes pour déterminer une autre forme de relation entre taux de développement et température. Le formalisme apparaît être moins linéaire pour les taux d'accumulation en masse fraîche, d'accroissement en volume et d'hydratation. Pour le taux d'accumulation en masse fraîche (Fig. 12.b), une fonction linéaire segmentée (ligne continue) peut être ajustée : selon l'AIC, elle est plus valide qu'une régression linéaire (ligne en pointillés). Le point de rupture à partir de laquelle la relation linéaire n'est plus valide est estimée à  $30.8 \pm 2.2$  °C. La température de base sur la partie linéaire de la fonction segmentée est estimée à 10.2°C, contre 7°C pour la relation uniquement linéaire. Pour le volume et la quantité d'eau nous voyons une baisse du taux à hautes températures. L'évolution du taux suggère une forme logistique à maxima suivi d'une forte décroissance, telle que la fonction de Johnson *et al.* (1942), usuellement appliquée en enzymologie et utilisée par Parent *et al.* (2010) pour décrire la réponse de l'élongation foliaire et de la germination de trois espèces à la température. Néanmoins nous n'avons pas assez de points expérimentaux pour ajuster cette fonction sur nos données.

## 5 Discussion

Grâce à la méthode choisie, nous avons obtenu un ensemble de courbes de réponse à la température pour différentes variables de réponse. Nos résultats sont en adéquation avec la littérature, sont cohérents biologiquement et les intervalles de confiance obtenus sont relativement réduits malgré les étapes de calcul nécessaires pour passer des données expérimentales à l'interprétation des courbes de réponse. Nous allons ici discuter des résultats concernant le temps thermique et ensuite évoquer plusieurs aspects de la méthodologie.

### 5.1 Quel formalisme choisir pour le temps thermique ?

La masse sèche du grain est la variable la plus couramment décrite pour évaluer le remplissage du grain de blé, et si nous ne nous fions qu'à cette variable, nous avons une relation linéaire entre taux de développement et température sur notre gamme de températures. Cela signifie que le produit entre taux de développement et température est une constante et que l'hypothèse sous-jacente à l'utilisation du temps thermique en tant que cumul de températures est validée sur cette gamme.

Cependant l'interprétation des autres courbes de réponse nous amène à penser que certaines durées de mécanismes sont affectées de manière non-linéaire par la température. Pour les taux d'accumulation en masse fraîche, d'accroissement en volume et d'hydratation, les taux de développement sont constants voire décroissants à partir d'une température comprise entre 29 et 32°C.

Nous ne pouvons pas nier la validité de l'utilisation du temps thermique en tant que cumul de températures jusqu'à 36°C sur la base du taux d'accumulation en masse sèche, mais les autres taux de développement nous mènent à penser que cette question n'est pas totalement résolue. Il nous paraît incohérent de suivre les autres variables de réponse, telle que la masse fraîche du grain, en cumul de températures à partir de 29°C : pour ces variables, un formalisme bilinéaire voire une fonction en cloche nous semble plus adéquat pour suivre le développement en temps thermique.

L'étude du temps thermique nous a conduit à travailler sur les taux de développement : il est cependant évident de par l'étude des courbes de réponses que la température affecte les processus du remplissage. Les grains sont plus petits, moins volumineux, moins denses, et à 36°C ils contiennent une plus grosse part d'eau. L'interprétation à plus fine échelle de ces courbes conjointement à la littérature n'est pas incluse dans ce rapport mais constitue une partie importante de ce projet.

### 5.2 Retours sur la méthode statistique

Un ensemble de choix méthodologiques a été effectué et justifié au sein de ce rapport. Nous pouvons néanmoins revenir sur certains choix en nous demandant quelles seraient les alternatives.

### 5.2.1 Les modèles empiriques de croissance

Les modèles empiriques de croissance sont souvent opposés aux modèles mécanistes, qui cherchent à décomposer le développement végétal en un système composé de variables d'entrée et de sortie reposant sur des hypothèses de mécanismes sous-jacents. Notre travail a été de décrire sans à priori la réalité expérimentale de la croissance en estimant le modèle le plus pertinent statistiquement : il s'agit d'une démarche qui ne cherche pas à comprendre le déroulement du processus dans le détail, mais de décrire l'effet global d'un facteur (ici, la température) sur des variables de réponses prises une à une. C'est une démarche reproductible qui ne nécessite pas une connaissance très fine du matériel biologique en question. Elle impose cependant d'effectuer des choix qui doivent s'appuyer sur des justifications à la fois statistiques, biologiques et de faisabilité.

### 5.2.2 Retour sur les fonctions de croissance choisies

La première étape de ce travail a été d'ajuster des fonctions de croissance sur nos données. Le choix de la fonction est essentiel car elle permet de décrire la réalité expérimentale et d'éviter un biais dans les analyses qui ont suivi. Nous avons cherché des modèles parcimonieux avec des paramètres peu corrélés, et pour cela nous avons parfois re-paramétré les modèles extraits de la littérature.

Pour certaines variables (masse sèche, densité) une large gamme de fonctions de croissance étaient disponibles dans la littérature et plusieurs fonctions étaient de bonnes candidates pour l'ajustement en *nlme*, ce qui laissait des possibilités « de secours » si un modèle n'était plus cohérent lors de l'ajustement sur toutes les températures. Les fonctions de croissance à maxima (volume, masse fraîche) sont plus complexes et difficiles à trouver : il nous fallait une fonction comprenant une partie croissante qui ne partait pas de zéro, avec un point d'inflexion, un maximum suivi d'une décroissance lente. Seules deux fonctions trouvées sur une large recherche bibliographique avaient une forme adéquate, la fonction Gamma (Tomassone, Lesquoy, et Millier, 1983) et la Gompertz 4 paramètres avec fonction de freinage (Werker, 1997). La forme de la Gompertz freinée était préférable mais nous n'avons pas réussi à estimer les effets aléatoires de la Gompertz freinée en *nlme*, alors la fonction Gamma a été utilisée.

### 5.2.3 Le choix de l'unique modèle par variable de réponse

Il a été remarqué que la température peut affecter la forme de la cinétique, jusqu'à rendre difficile l'ajustement de la fonction de croissance choisie sur les données témoins à certaines températures. Nous avons fait le choix d'une unique fonction par variable de réponse quelle que soit la température afin de faciliter la comparaison des paramètres statistiques et des caractéristiques biologiques des cinétiques qui en sont issues. Nous avons aussi estimé que le comportement de la croissance à 19°C est typique et sert à référence, donc c'est à cette température que les fonctions ont été sélectionnées.

Nous sommes contraints à rester sur le choix d'une unique fonction à cause de la présence de l'effet *série*, qui ne peut être calculé qu'à 19°C, nous obligeant à considérer un modèle unique.



Cependant, imaginons que l'effet *série* n'était pas présent, et que la Gompertz était la fonction choisie pour ajuster les cinétiques à 15, 19, 24 et 29°C mais que la fonction Logistique à 3 paramètres ajustait significativement mieux les cinétiques à 32 et 36°C : serait-ce possible d'établir des courbes de réponse à partir de deux fonctions de croissance différentes ? Par exemple, serait-il possible de comparer les cinétiques en durée, alors que cette durée est définie pour la Gompertz comme  $4c$ , correspondant à 91.1% de l'asymptote de masse sèche finale, et pour la fonction Logistique par  $6c$ , 90.5% de l'asymptote (Debouche, 1979) ? Devrions-nous plutôt privilégier l'adéquation du modèle sur les données expérimentales ou le tracé d'une courbe de réponse homogène ? Nous voyons à travers ces questions que la méthodologie statistique doit être réfléchi en prenant en compte toutes les étapes de l'analyse simultanément.

#### 5.2.4 Expertise statistique ... et biologique

Dans la pratique, l'adéquation du modèle sur les données nécessite une réflexion sur la réalité biologique des données traitées. Un modèle peut très bien ajuster les données mais suggérer des caractéristiques improbables : une estimation de masse nulle en début de remplissage (deux jours après anthèse), une décroissance très rapide de la masse fraîche ou du volume après le maximum, une durée de remplissage en masse sèche d'une centaine de jours ... Nous avons par exemple rencontré ce cas pour la Logistique à 4 paramètres sur la masse sèche du grain, qui aurait été sélectionnée sur le critère de l'AIC alors que la forme de la courbe n'était pas cohérente avec la réalité biologique : elle a donc été refusée. Il est nécessaire de visualiser le modèle ajusté sur les données et de se poser des questions sur les ordres de grandeur avant de choisir un modèle pour une variable de réponse.

Néanmoins l'ajustement de certains éléments biologiquement attendus dans la cinétique était impossible, notamment pour le plateau final de quantité d'eau. Nous nous doutons bien que la quantité d'eau n'atteint pas une valeur nulle en fin de croissance, mais les points expérimentaux manquent pour évaluer ce plateau final, ainsi nous avons dû ignorer l'existence de ce plateau pour ajuster le reste de la fonction.

#### 5.2.5 La propagation de l'erreur de mesure

Cette méthodologie est composée d'un grand nombre d'étapes et repose sur de nombreuses hypothèses. Or nous savons que l'erreur sur la mesure expérimentale est possible et parfois inévitable, et les données expérimentales constituent le fondement des résultats tirés après nombreux calculs et estimations. C'est pourquoi il est nécessaire de faire « au plus simple », lorsque cela est possible, pour éviter les étapes intermédiaires. Dans ce rapport l'ajustement sur chaque variable de réponse a été effectuée une fois, mais nous pouvons imaginer une reparamétrisation des modèles selon l'information que nous souhaitons en extraire, afin d'éviter les calculs intermédiaires. Par exemple, pour extraire la durée de croissance de la Gompertz égale à  $4c$ , la forme  $ae^{-e^{-\frac{t-b}{c}}}$  est adéquate car nous obtenons directement la valeur de  $c$  ; mais pour obtenir le taux d'accumulation en masse sèche, égale à l'inverse de  $4c$ , nous pouvons imaginer une paramétrisation de la Gompertz de la forme  $ae^{-e^{-(t-b)c}}$  afin d'obtenir directement une valeur proportionnelle au taux.

## 5.3 Analyse critique du protocole

### 5.3.1 Données issues de l'expérimentation de 2016

#### — Températures choisies

Le protocole a été conçu de manière à obtenir des cinétiques de remplissage à six températures. Les conditions identiques et la gamme de températures choisie permettent de tracer des courbes de réponse homogènes sur une plus large gamme de températures que ce qu'il existe dans la littérature actuellement. La nécessité de mobiliser une chambre de culture pour une unique température a engendré des contraintes matérielles, limitant nos courbes de réponse à six points. Ceci étant, pour mieux comprendre l'effet des hautes températures sur le taux de développement et afin de conclure sur la validité de l'utilisation du cumul de températures en tant qu'unité de mesure, il aurait été souhaitable de pouvoir tester une température supplémentaire entre 32 et 36°C et une au-dessus de 36°C ; pour mieux estimer la température de base, nous souhaiterions avoir une température plus basse que 15°C. On pourrait imaginer une expérimentation où les six températures de l'étude sont d'avantage écartées afin de capturer les températures extrêmes, mais il faut garder à l'esprit que nous allons peut-être moins capturer la forme de la courbe de réponse à la température, qui n'est pas forcément linéaire. Il conviendrait donc de compléter l'expérimentation étudiée avec le test d'autres températures.

#### — Effet *série*

Nous n'avons pas réussi à déterminer la cause du biais de la série, car les conditions étaient contrôlées et uniformes entre séries. Une explication possible pourrait être la différence de photopériode lors du semis sous serre au début de chaque semis, même si les plantes ont été transférées rapidement en chambre de culture. Cependant, il n'y a pas de gradient calendaire de l'effet *série* : on pourrait imaginer que les grains issus des semis plus tardifs auraient reçus plus de photopériode et seraient plus gros que les grains des semis plus précoces, mais aucun gradient de la sorte n'est observé.

Si nous étions amenés à effectuer une expérimentation similaire, nous aurions envie de fixer une température par chambre de culture et d'avoir possiblement 10 températures (cinq séries avec chacune deux températures). Or la présence inattendue d'un biais de la série montre l'importance d'introduire un témoin identique dans toutes les séries. Il est difficile d'effectuer des préconisations sachant qu'on ne connaît pas l'origine de ce biais.

#### — Points expérimentaux

La durée du remplissage varie en fonction de la température et la période de récolte des données a été ajustée en fonction. Si cette expérimentation devait être reconduite, il conviendrait de la rallonger car il manque des points expérimentaux à la fin de la croissance pour les basses températures (15 et 19°C) pour estimer les décroissances de masse fraîche et de volume, et il manque des points expérimentaux pendant la senescence pour toutes les températures afin d'estimer le plateau final de la quantité d'eau. Cette quantité d'eau finale stagne entre 15 et 20% de teneur en eau d'après la littérature pour des températures plus modérées que nos plus hautes températures. Compte tenu de la surface de culture limitée dans les chambres de culture, augmenter le nombre de points (et donc le nombre de plantes) en fin d'expérimentation

pour certaines températures conduirait à supprimer des dates de prélèvements au début du développement ou diminuer le nombre de répétitions par date de prélèvement. Il faut alors pouvoir estimer la perte de puissance de notre expérimentation.

### 5.3.2 Optimisation statistique du protocole

Nous aimerions, à partir des résultats de l'expérimentation conduite en 2016, optimiser le protocole expérimental. Nous considérons que nous avons à nouveau un dispositif organisé en chambres de culture, avec chacune 128 plantes, et nous aimerions savoir quel échantillonnage des épis effectuer pour donner plus de robustesse à l'ajustement des fonctions de croissance sur nos variables de réponse.

Plusieurs types d'optimalité peuvent être considérés lorsqu'on cherche à créer un plan expérimental optimal, et le critère à prioriser dépend de l'objectif final de l'expérimentateur. Dans notre expérimentation, nous souhaitons déterminer de manière précise les paramètres statistiques de notre modèle. Ainsi nous pourrions déterminer le plan expérimental qui favorise le critère de D-optimalité (Atkinson et Donev, 1992), critère qui tend à minimiser la variance des paramètres du modèle, c'est-à-dire maximiser le déterminant de la matrice de covariance des paramètres statistiques. Nous avons un dispositif fixe avec un certain nombre de plantes à disposition : nous souhaitons donc déterminer l'échantillonnage temporel de points optimal à chaque température, en tenant en compte que l'augmentation de la température diminue la durée de l'expérimentation. De surcroît, nous avons plusieurs variables de réponse, donc plusieurs jeux de paramètres à estimer : nous devons évaluer les ajustements des variables de réponse de manière simultanée, c'est-à-dire choisir un plan expérimental qui maximise conjointement les déterminants des matrices de covariance de tous les jeux de paramètres. Cette étude pourrait constituer un prolongement de l'étude présentée ici ; une des façons de la conduire serait d'utiliser les fonctions R développées par le groupe PFIM de l'INSERM pour l'optimisation de protocole dans le cas des modèles non-linéaires à effets mixtes (Bazzoli, Retout, et Mentré, 2010).

## Conclusion

L'objectif principal de l'expérimentation analysée était d'établir les courbes de réponse à la température du remplissage du grain. C'est d'ailleurs pourquoi le traitement n'a été appliqué dans les chambres de culture qu'après établissement des grains de blé. Les courbes de réponse ont été établies pour différentes variables de réponse nous donnant une vision large de l'effet de la température sur la croissance du grain. Nous avons aussi pu aborder la question du formalisme à adopter pour suivre la croissance du grain en temps thermique et apporter des éléments de réponse, même si la question n'est pas totalement résolue à cause de nos incertitudes statistiques. Néanmoins, la méthode statistique mise au point nous semble fiable et pourra être remobilisée pour d'autres variables de réponse à l'échelle du grain, telle que la quantité de cellules dans l'albumen.

D'autres données ont été acquises pendant cette expérimentation et seront traitées par la suite : il s'agit d'autres variables de réponse portant la croissance des parties structurales et/ou

végétatives de la plante post-anthèse (longueur des feuilles, taille des épis. . .). Nous pourrions analyser l'effet des hautes températures sur les parties non-reproductives du blé, sans oublier que l'essentiel du développement végétatif a eu lieu avant l'application du traitement. On ne pourra pas appliquer la même stratégie d'analyse sur ces données car nous n'allons pas travailler en cinétique de croissance pour ces variables de réponse.

Un autre travail consiste à croiser les différentes courbes de réponse obtenues afin de comprendre en quoi la température affecte physiologiquement la croissance de la plante et du grain et à cerner les mécanismes les plus sensibles à l'augmentation de la température. Il s'agit d'interpréter les réponses à la température de manière approfondie en s'appuyant sur la littérature existante.

Enfin, au vu du contexte d'insécurité des rendements lié au changement climatique, nous souhaitons replacer ce travail dans le cadre des modèles de simulation les plus utilisés actuellement. Ces analyses permettront d'apporter des éléments de réponse à des questions plus larges concernant l'effet de la hausse de la température sur le rendement et l'implication de ces effets dans la sélection variétale.

## Annexe 1 : le biais expérimental

Cette expérimentation doit servir à comparer les cinétiques de remplissage des grains de blé en fonction de la température, toutes choses égales par ailleurs. Rappelons que l'expérimentation est subdivisée en *séries* et chaque série subdivisée en *témoin* et *traitement*. Deux hypothèses sont fondamentales à l'analyse des cinétiques :

- 1) Les grains témoin et traitement sont identiques à la floraison, lorsque les plantes sont transférées de la chambre de culture à 19°C vers la chambre *traitement* ;
- 2) Les grains témoins des cinq séries sont identiques au temps initial et en cinétique.

Ici on nomme “chambre” l'identifiant de la population de plantes dont est issue la donnée, qui est soit témoin soit traitement. Un test ANOVA (Fox et Weisberg, 2011) de l'effet de la série et de la “chambre” sur les variables de réponse au temps initial (deux jours après anthèse, lors du déplacement des bacs en chambre de traitement) c'est-à-dire **avant traitement** a mis en évidence un fort effet de la série ( $p > 0.001$ ) pour toutes les variables de réponse. Cette analyse a montré par ailleurs un effet plus ou moins marqué de la “chambre” : non significatif pour la masse sèche ( $p = 0.20$ ), la teneur en eau ( $p = 0.39$ ), de la densité ( $p = 0.15$ ) et la masse fraîche ( $p = 0.17$ ), mais significatif pour la quantité d'eau ( $p = 0.04$ ) et pour le volume ( $p < 0.001$ ). Néanmoins, les mesures du volume avec des grains aussi petits ont une erreur expérimentale élevée et nous nous fions plutôt aux autres variables de réponse afin de conclure que les plantes des populations *témoin* et *traitement* étaient identiques avant le traitement.

Nous avons montré un effet de la série au temps initial. Nous avons étudié en *nls* les cinétiques de remplissage des données des cinq chambres témoin : pour chaque variable de réponse nous avons comparé le modèle à jeu de paramètres unique ( $M_0$ ) au modèle avec cinq jeux de paramètres ( $M_1$ ) selon la statistique de Fisher pour modèles emboîtés (Eq. 6).

Nous obtenons pour toutes nos variables de réponse une statistique de Fisher élevée avec un *p*-value très petit ( $p < 0.001$ ), montrant que le modèle à 5 jeux de paramètres est plus informatif que le modèle à jeu de paramètres unique. De surcroît, un test ANOVA montre que les résidus de ce modèle unique sont sujets à un effet série ( $p < 0.001$ ) et à une interaction entre la série et le temps ( $p < 0.001$ ) : leur distribution est donc régie par la série. Nous voyons visuellement les différences entre les cinétiques de masse sèche par série sur la Fig. 13. Il est donc nécessaire d'incorporer le facteur *série* dans l'étude de nos cinétiques, en émettant l'hypothèse que les grains *témoins* et *traitement* d'une même série sont affectés par le même effet *série*.

Par ailleurs, il était important que les grains n'avortent pas sous l'effet des hautes températures, pour ne pas induire une baisse du nombre de grains sur les épis et donc provoquer une compensation quantité/taille des grains, phénomène bien documenté chez le blé. Nous avons montré que les différentes séries ont des nombres de grains différents ( $p < 0.001$ ), mais qu'il n'y a pas d'effet de la chambre (témoin ou traitement) sur le nombre de grains ( $p = 0.20$ ) : le traitement n'a pas provoqué l'avortement de grains.

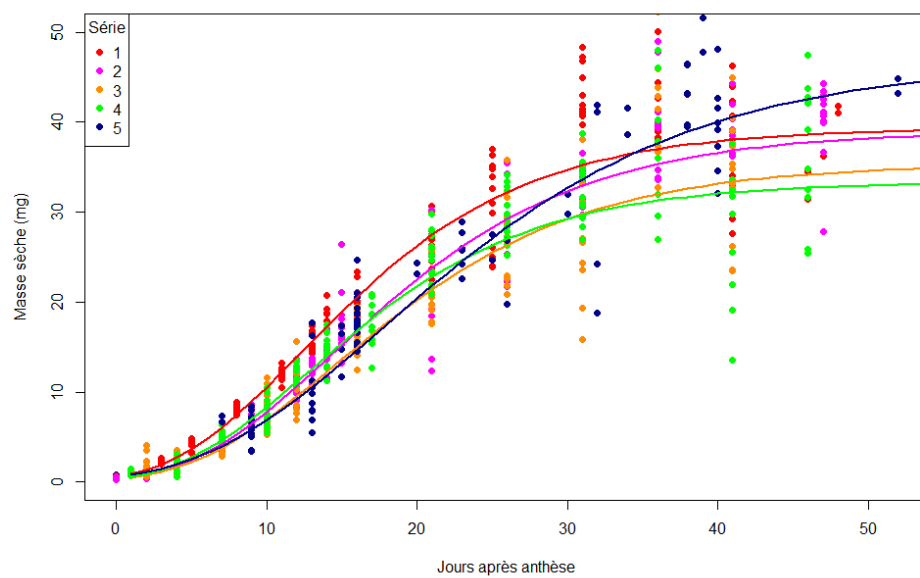


FIGURE 13 – Cinétiques ajustées sur les données de masse sèche des cinq témoins. La température est homogène pour toutes les données (19°C) et la série est représentée par la couleur.

## Annexe 2 : la variance d'une fonction de deux variables aléatoires

Si deux variables  $X_1$  et  $X_2$  suivent des distributions normales nous savons qu'une transformation linéaire de ces variables suit aussi une distribution normale. Nous allons donc considérer qu'une transformation quasi-linéaire de  $X_1$  et  $X_2$  est aussi quasiment normale.

Nous savons par ailleurs que toute fonction dérivable peut être considérée comme linéaire sur un intervalle infinitésimal avec une pente égale à la dérivée en ce point (il s'agit de la tangente à la courbe).

Nous considérons deux variables aléatoires  $X_1 \sim \mathcal{N}(\mu_1, \sigma_1^2)$  et  $X_2 \sim \mathcal{N}(\mu_2, \sigma_2^2)$ . Soit  $f$  une fonction bivariée dérivable. Sur une portion de courbe autour du point  $\theta$  nous pouvons écrire l'approximation de Taylor du premier ordre :

$$f(X_1, X_2) \approx f(\theta) + f'_{X_1}(\theta)(X_1 - \mu_1) + f'_{X_2}(\theta)(X_2 - \mu_2) + \epsilon \quad (\text{Eq. 13})$$

Nous allons utiliser cette approximation linéaire pour estimer la variance de  $f(X_1, X_2)$  en fonction de grandeurs auxquels nous avons accès, c'est-à-dire les variances et covariances de  $X_1$  et  $X_2$ .

Espérance de  $f(X_1, X_2)$  :

$$\begin{aligned} E(f(X_1, X_2)) &\approx E[f(\theta) + f'_{X_1}(\theta)(X_1 - \mu_1) + f'_{X_2}(\theta)(X_2 - \mu_2) + \epsilon] \quad (\text{Eq. 14}) \\ &= E[f(\theta)] + f'_{X_1}(\theta)E[X_1 - \mu_1] + f'_{X_2}(\theta)E[X_2 - \mu_2] \end{aligned}$$

Par définition  $E[X_1 - \mu_1]$  et  $E[X_2 - \mu_2]$  sont nuls alors :

$$E(f(X_1, X_2)) \approx E[f(\theta)] = f(\mu_1, \mu_2) \quad (\text{Eq. 15})$$

Variance de  $f(X_1, X_2)$  :

$$Var(f(X_1, X_2)) = E[(f(X_1, X_2) - E[f(X_1, X_2)])^2] \quad (\text{Eq. 16})$$

La relation (Eq. 15) nous permet d'écrire :

$$Var(f(X_1, X_2)) = E[(f(\theta) + f'_{X_1}(\theta)(X_1 - \mu_1) + f'_{X_2}(\theta)(X_2 - \mu_2) + \epsilon - f(\theta))^2] \quad (\text{Eq. 17})$$

$$\begin{aligned} &\approx E[(f'_{X_1}(\theta)(X_1 - \mu_1) + f'_{X_2}(\theta)(X_2 - \mu_2))^2] \\ &= E[f'_{X_1}(\theta)^2(X_1 - \mu_1)^2 + f'_{X_2}(\theta)^2(X_2 - \mu_2)^2 + 2f'_{X_1}(\theta)(X_1 - \mu_1)f'_{X_2}(\theta)(X_2 - \mu_2)] \quad (\text{Eq. 18}) \end{aligned}$$

Sachant que  $E[(X_1 - \mu_1)^2] = Var(X_1)$ ,  $E[(X_2 - \mu_2)^2] = Var(X_2)$  et  $E((X_1 - \mu_1)(X_2 - \mu_2)) = cov(X_1, X_2)$  nous obtenons la formule de la Partie 3.4 :

$$Var(f(X_1, X_2)) = f'_{X_1}(\theta)^2 Var(X_1) + f'_{X_2}(\theta)^2 Var(X_2) + 2f'_{X_1}(\theta)f'_{X_2}(\theta)cov(X_1, X_2) \quad (\text{Eq. 10})$$

Dans notre étude nous avons besoin d'exprimer la variance du produit et du ratio de deux variables définis par leurs variances et covariance.

Produit de deux variables  $Var(X_1X_2)$ , sachant que  $f'_{X_1}(\theta) = \mu_2$  et  $f'_{X_2}(\theta) = \mu_1$  :

$$Var(X_1X_2) = \mu_2^2 Var(X_1) + \mu_1^2 Var(X_2) + 2\mu_1\mu_2 cov(X_1, X_2) \quad (\text{Eq. 11})$$

Ratio de deux variables  $Var(\frac{X_1}{X_2})$ , pour  $X_2 \in ]0, \infty[$ , sachant que  $f'_{X_1}(\theta) = \frac{1}{\mu_2}$  et  $f'_{X_2}(\theta) = -\frac{\mu_1}{\mu_2^2}$  :

$$Var\left(\frac{X_1}{X_2}\right) = \frac{1}{\mu_2^2} Var(X_1) + \frac{\mu_1^2}{\mu_2^4} Var(X_2) - 2\frac{\mu_1}{\mu_2^3} cov(X_1, X_2) \quad (\text{Eq. 12})$$



# Bibliographie

- Altman D.G. et Bland J.M. 2005. Standard deviations and standard errors. *BMJ*. 331(7521), p. 903.
- Angus J., Mackenzie D., Morton R., et Schafer C. 1981. Phasic development in field crops II. Thermal and photoperiodic responses of spring wheat. *Field Crops Research*. 4, p. 269-283.
- Atkinson A.C. et Donev A.N. 1992. *Optimum experimental designs*. Oxford [u.a.] : Clarendon(Oxford statistical science series, ARRAY(0x219b4b8))
- Bates D.M. et Watts D.G. 2008. *Nonlinear Regression Analysis and Its Applications*. John Wiley & Sons, Inc.
- Bayram B., Yanar M., et Akbulut Ö. 2004. Relationships among Richards Growth Curve Parameters, Reproductive and Milk Production Traits in Brown Swiss Cattle. *Journal of Applied Animal Research*. 26(1), p. 29-32.
- Bazzoli C., Retout S., et Mentré F. 2010. Design evaluation and optimisation in multiple response nonlinear mixed effect models : PFIM 3.0. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*. 98(1), p. 55-65.
- Bonduriansky R. et Brassil C.E. 2002. Senescence : Rapid and costly ageing in wild male flies. *Nature*. 420(6914), p. 377.
- Bonhomme R. 2000. Bases and limits to using « degree.day » units. *European Journal of Agronomy*. 13(1), p. 1-10.
- Brisson N., Gate P., Gouache D., Charmet G., Oury F.-X., et Huard F. 2010. Why are wheat yields stagnating in Europe ? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research*. 119(1), p. 201-212.
- Challinor A.J., Watson J., Lobell D.B., Howden S.M., Smith D.R., et Chhetri N. 2014. A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nature Climate Change*. 4(4), p. 287-291.
- Chang W., Cheng J., Allaire J.J., Xie Y., et McPherson J. 2017. *shiny : Web Application Framework for R*.
- Chenu K., Porter J.R., Martre P., Basso B., Chapman S.C., Ewert F., Bindi M., et Asseng S. 2017. Contribution of Crop Models to Adaptation in Wheat. *Trends in Plant Science*. 22(6), p. 472-490.
- Darroch B.A. et Baker R.J. 1990. Grain Filling in Three Spring Wheat Genotypes : Statistical Analysis. *Crop Science*. 30(3), p. 525.
- Debouche C. 1979. Présentation coordonnée de différents modèles de croissance. *Revue de statistique appliquée*. 27(4), p. 19.
- Dias A.S. et Lidon F.C. 2009. Evaluation of Grain Filling Rate and Duration in Bread and Durum Wheat, under Heat Stress after Anthesis. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 195(2),

p. 137-147.

FAO. 2016. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 2016. *Population (French Edition)*. 28(6), p. 1232.

Fox J. et Weisberg S. 2011. *An R Companion to Applied Regression*. Second. Thousand Oaks CA : Sage

Gammans M., Mérel P., et Ortiz-Bobea A. 2017. Negative impacts of climate change on cereal yields : statistical evidence from France. *Environmental Research Letters*. 12(5), p. 054007.

Gate P. 1995. *Ecophysiologie du blé*. Tec & Doc Lavoisier

Hunt R. 1979. Plant Growth Analysis : The Rationale Behind the Use of the Fitted Mathematical Function. *Annals of Botany*. 43(2), p. 245-249.

Johnson F.H., Eyring H., et Williams R.W. 1942. The nature of enzyme inhibitions in bacterial luminescence : Sulfanilamide, urethane, temperature and pressure. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*. 20(3), p. 247-268.

Johnson I.R. et Thornley J.H.M. 1984. Temperature Dependence of Plant and Crop Process \textbar Annals of Botany \textbar Oxford Academic. *Annals of Botany*. 55.

Lindstrom M.J. et Bates D.M. 1990. Nonlinear Mixed Effects Models for Repeated Measures Data. *Biometrics*. 46(3), p. 673-687.

Liu B., Liu L., Asseng S., Zou X., Li J., Cao W., et Zhu Y. 2016. Modelling the effects of heat stress on post-heading durations in wheat : A comparison of temperature response routines. *Agricultural and Forest Meteorology*. 222, p. 45-58.

Lobell D.B., Schlenker W., et Costa-Roberts J. 2011. Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science*. 333(6042), p. 616-620.

Loss S., Kirby E., Siddique K., et Perry M. 1989. Grain growth and development of old and modern Australian wheats. *Field Crops Research*. 21(2), p. 131-146.

Monteith J.L. 1984. Consistency and Convenience in the Choice of Units for Agricultural Science. *Experimental Agriculture*. 20(2), p. 105.

Parent B. et Tardieu F. 2012. Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytol*. 194(3), p. 760-774.

Parent B., Turc O., Gibon Y., Stitt M., et Tardieu F. 2010. Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes. *Journal of Experimental Botany*. 61(8), p. 2057-2069.

Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., et R Core Team. 2018. *nlme : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*.

Porter J.R. et Gawith M. 1999. Temperatures and the growth and development of wheat : a review. *European Journal of Agronomy*. 10(1), p. 23-36.

R Core Team. 2018. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna,

Austria : R Foundation for Statistical Computing

Ratkowsky D.A. 1989. *Handbook of nonlinear regression models*. MARCEL DEKKER, INC. USA : (STATISTICS : textbooks and monographs).

Robert N., Huet S., Hennequet C., et Bouvier A. 1999. Methodology for choosing a model for wheat kernel growth. *Agronomie*. 19(5), p. 405-417.

Semenov M.A. et Shewry P.R. 2011. Modelling predicts that heat stress, not drought, will increase vulnerability of wheat in Europe. *Scientific Reports*. 1(1).

Slafer G.A. et Rawson H.M. 1995. Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant, Cell and Environment*. 18(6), p. 671-679.

Slafer G.A. et Savin R. 1991. Developmental Base Temperature in Different Phenological Phases of Wheat ( *Triticum aestivum* ). *Journal of Experimental Botany*. 42(8), p. 1077-1082.

Sofield I., Evans L.T., Cook M.G., et Wardlaw I.F. 1977. Factors Influencing the Rate and Duration of Grain Filling in Wheat. *Functional Plant Biol*. 4(5), p. 785-797.

Stone P.J. et Nicolas M.E. 1995. Effect of Timing of Heat Stress During Grain Filling on Two Wheat Varieties Differing in Heat Tolerance. I. Grain Growth. *Functional Plant Biol*. 22(6), p. 927-934.

Tomassone R., Lesquoy E., et Millier C. 1983. *La Régression : nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique*. Paris ; New York : Masson

Wang W., Vinocur B., Shoseyov O., et Altman A. 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends in Plant Science*. 9(5), p. 244-252.

Wardlaw I.F. et Moncur L. 1995. The Response of Wheat to High Temperature Following Anthesis. I. The Rate and Duration of Kernel Filling. *Functional Plant Biol*. 22(3), p. 391-397.

Wardlaw I.F., Blumenthal C., Larroque O., et Wrigley C.W. 2002. Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Functional Plant Biol*. 29(1), p. 25-34.

Werker A. 1997. Modelling Asymmetrical Growth Curves that Rise and then Fall : Applications to Foliage Dynamics of Sugar Beet (*Beta vulgaris*L.). *Annals of Botany*. 79(6), p. 657-665.

Winsor C.P. 1932. The Gompertz Curve as a Growth Curve \textbar Proceedings of the National Academy of Sciences.

Zhang T., Zhu J., et Yang X. 2008. Non-stationary thermal time accumulation reduces the predictability of climate change effects on agriculture. *Agricultural and Forest Meteorology*. 148(10), p. 1412-1418.

# Résumé

Les modèles de culture cherchent à prévoir par simulation les effets du changement climatique sur le développement et le rendement des grandes cultures dont le blé, céréale principale de l'alimentation humaine et animale en Europe. L'effet des hautes températures sur le développement du grain de blé est actuellement mal cerné, alors que liée au changement climatique, la fréquence des épisodes des températures pénalisantes va s'accroître et notamment pendant la phase de remplissage des grains. L'objectif de cette étude est d'établir des courbes de réponse à la température des grandeurs décrivant la croissance des grains de blé, afin de satisfaire deux objectifs : i) mieux cerner comment la hausse de la température affecte certains processus biologiques impliqués dans la croissance du grain de blé et ii) prendre en compte de manière plus rigoureuse la température dans les modèles de culture, notamment en étudiant s'il est valide de suivre le développement du grain en cumul de températures à hautes températures (formalisme particulier du temps thermique). Pour ce faire, une expérimentation en chambre de culture a été menée sur un unique génotype de blé : des plantes de blé ont été soumises pendant toute la phase de remplissage des grains à l'une des températures 15°C, 19°C, 24°C, 32°C et 36°C. Les variables de réponse décrivant la croissance des grains de blé (masses sèche et fraîche, volume, quantité d'eau, densité) ont été suivies par des prélèvements réguliers entre la floraison et la maturité des grains. Pour chacune des variables de réponse, les cinétiques ont été ajustées par une fonction de croissance au sein de modèles non linéaires à effets mixtes. Les fonctions de croissance ont été choisies sur les données à 19°C en fonction de leur adéquation aux données, leur variance résiduelle, la forme de leur dérivée et ont été comparées entre-elles par leur AIC, avant d'être ajustées sur l'ensemble des données pour extraire des paramètres statistiques par température. Les paramètres statistiques estimés ont servi à calculer des caractéristiques biologiques décrivant les cinétiques (vitesses, valeurs finaux, durées...) pour chaque température formant les courbes de réponse à la température. Les taux de développement ont été extraits pour évaluer la relation entre taux de développement et température, qui doit être linéaire pour suivre le développement en cumul de températures. Cette méthode d'analyse nous a permis de tracer des courbes de réponse à la température d'un bon ordre de grandeur et cohérentes. Par exemple, nous avons trouvé une relation linéaire entre taux de développement et température pour la croissance en masse sèche entre 15°C et 36°C ; toutefois, le formalisme linéaire n'a pas été validé pour les autres variables de réponse. Une critique statistique du protocole mis en œuvre et des améliorations pour de futures expériences sont proposés. Le choix de notre méthode d'analyse et des alternatives envisageables sont également discutés.

## Mots clés

Blé - Grain - Température - Croissance - Courbe de réponse – Temps thermique - Fonction de croissance - Ajustement statistique - Modèle non linéaire - Modèle non linéaire à effets mixtes

Pour citer ce document : Inchboard, Lauren, 2018. Etablissement des courbes de réponse à la température de la croissance du grain de blé *Triticum aestivum* L. Mémoire d'Ingénieur Agronome, spécialité Data Science, Montpellier SupAgro. 48 p.