



HAL
open science

Phénotypage de la tolérance aux stress du blé

Mélanie Makarovsky

► **To cite this version:**

Mélanie Makarovsky. Phénotypage de la tolérance aux stress du blé. Sciences du Vivant [q-bio]. 2019. dumas-02395749

HAL Id: dumas-02395749

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02395749>

Submitted on 5 Dec 2019

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.



AGROCAMPUS OUEST
CFR Angers



INRA
UMR EcoSys

Année universitaire : 2018 - 2019

Spécialité : Horticulture

Spécialisation :

Protection des Plantes et Environnement
appliquée à l'Horticulture (PPE-H)

Mémoire de fin d'études

Diplôme d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des
Sciences Agronomiques, Agroalimentaires
Horticoles et du Paysage

Phénotypage de la tolérance aux stress du blé

Par : Mélanie MAKAROVSKY



(Source : Arvalis)

Soutenu à Angers le 04 septembre 2019

Devant le jury composé de : M. David ROUSSEAU et M. Laurent CRESPEL

Président : M. Bruno JALOUX

Maîtres de stage : Mme Marie-Odile BANCAL et M. Pierre BANCAL

Enseignant référent : Mme Valérie LECLERC

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
« Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France »
disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Fiche de confidentialité et de diffusion du mémoire

Confidentialité

Non Oui Si oui : 1 an 5 ans 10 ans

Pendant toute la durée de confidentialité, aucune diffusion du mémoire n'est possible ⁽¹⁾

Date et signature du **maître de stage** ⁽²⁾ :

A la fin de la période de confidentialité, sa diffusion est soumise aux règles ci-dessous (droits d'auteur et autorisation de diffusion par l'enseignant à renseigner

Droits d'auteur

L'auteur ⁽³⁾ Mélanie MAKAROVSKY autorise la diffusion de son travail (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

Oui Non

Si oui, il autorise :

la diffusion du mémoire uniquement ⁽⁴⁾

la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

la diffusion papier et électronique du mémoire (joindre dans ce cas la fiche de conformité du mémoire numérique et le contrat de diffusion)

accepte de placer son mémoire sous licence Creative commons CC-By-Nc-Nd

Date et signature de l'**auteur** : 26/08/2019

Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

Oui Non

Si non, seul le titre du mémoire apparaîtra dans les bases de données.

Si oui, il autorise

la diffusion papier du mémoire uniquement ⁽⁴⁾

la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

la diffusion papier et électronique du mémoire

Date et signature de l'**enseignant** :

(1) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation d'AGROCAMPUS OUEST s'engagent à respecter cette confidentialité.

(2) Signature et cachet de l'organisme

(3) Auteur = étudiant qui réalise son mémoire de fin d'études

(4) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation/Option)) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé

Remerciements

Prendre part à ce stage sur le phénotypage classique et haut-débit de la tolérance aux stress du blé a été une grande joie et marque l'aboutissement de mes études. Je vais m'attacher à remercier toutes les personnes qui ont participé à ces travaux, et sans qui, la rédaction de ce mémoire n'aurait pas été possible.

Mes plus sincères remerciements à Marie-Odile et Pierre Bancal, mes maîtres de stage, pour leur chaleureux accueil au sein de l'UMR EcoSys et leur encadrement complémentaire. Votre passion pour le sujet d'étude est contagieuse ! Merci pour cette bonne humeur, pour le vaste enrichissement scientifique, les conseils et l'aide apportés tout au long de ces six mois. Votre relecture critique de ce mémoire a été précieuse, merci pour le temps que vous y avez consacré. Et chère Marie-Odile, les journées ne seraient pas les mêmes sans tes petites surprises culinaires, qui ont fait le bonheur de mes papilles !

L'accumulation des données nécessaires à ce sujet n'aurait pas été possible sans mes camarades de la « team stagiaire », Alice Gissingier, Younes El-Mhine et Vincent Nifei, qui m'ont aidé jour après jour à dépouiller les échantillons et à les analyser. Je remercie tout particulièrement Alice pour cette réflexion commune concernant les études statistiques des données qui ont été une base pour l'obtention des résultats dans ce mémoire.

Un grand merci aux techniciens de l'INRA, Fabrice Duhamel, Maxime Marques, Alexandre Morisseau et Josiane Jean-Jacques qui nous ont apporté leur aide lors des journées de manipulation afin de dépouiller les prélèvements. L'aide technique de Fabrice pour le traitement des échantillons et l'utilisation du lyophilisateur m'a été fort précieuse.

Merci à l'ensemble de l'unité d'avoir rendu ce stage si agréable.

Je remercie également Arvalis – Institut du végétal pour leur accueil au sein de leurs structures. Pour sa formation initiale sur les stades de développement du blé et sur outils Arvalis, merci Jean-Charles Deswartes. Mes remerciements à Céline Huet, chef de culture, pour le suivi de notre essai à PhénoFiled®, pour la prise de données sur le terrain et leur partage rapide et régulier, qui a permis de réduire cette distance entre Ozouer-le-Marché et Thiverval-Grignon.

Le fond de recherche FSOV (Fonds de Soutien à l'Obtention Végétal) a financé le projet 'Phénotol' auquel ce sujet prend part et toute l'équipe lui en est reconnaissante.

Je tiens aussi à exprimer ma gratitude envers l'ensemble des professeurs de la spécialisation PPEH pour leurs enseignements précis, intéressants et apportant un regard critique. Plus particulièrement, j'ai une pensée pour ma référente Valérie Leclerc et pour ses conseils avisés.

Je souhaite par ailleurs remercier les membres du jury David Rousseau et Laurent Crespel d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Un grand merci à mes camarades de PPEH, pour cette année extraordinaire et le soutien lors de la rédaction de ce mémoire par écrans interposés.

Enfin, je pense à mes parents et à mon fiancé qui m'ont accompagné durant toutes ces années d'études. Merci pour vos relectures, l'implémentation de la bibliographie et votre patience...

Sommaire

Introduction	p. 1
Synthèse bibliographique	p. 5
I – Le changement climatique : quelles modifications de la prévalence des stress subis par le blé et quels impacts prédictifs ?	p. 5
1 – Projections climatiques pour le XXI ^e siècle	p. 5
2 – Le stress hydrique	p. 5
2.1 Qu’est-ce que le stress hydrique ?	p. 5
2.2 Réponse du blé à la sécheresse	p. 6
2.3 Prédiction des impacts de l’augmentation des stress hydriques subis par le blé	p. 6
3 – Conséquence du stress hydrique sur la nutrition azotée	p. 7
3.1 Importance de la nutrition azotée dans la production de blé et conséquences des pratiques agricoles	p. 7
3.2 Absorption et assimilation de l’azote	p. 7
3.3 Remobilisation de l’azote	p. 7
3.4 Prédiction des impacts de l’augmentation du stress azoté	p. 8
4 – Le pathosystème blé-septoriose	p. 8
4.1 L’agent de la septoriose du blé (<i>Zymoseptoria tritici</i>)	p. 8
4.2 Cycle de développement de la septoriose	p. 8
4.3 Lutte contre la septoriose	p. 8
4.4 Impacts du changement climatique sur le pathosystème blé-septoriose	p. 9
5 – Impacts conjoints de la variation des stress hydrique, azoté et cryptogamique	p. 9
II – La tolérance au stress : une réponse possible aux enjeux du changement climatique	p. 10
1 – Qu’est-ce que la tolérance ?	p. 10
1.1 Définition de la tolérance	p. 10
1.2 Distinction avec la résistance et l’évitement	p. 10
1.3 Les mécanismes pouvant conduire à la tolérance	p. 10
1.4 La difficile quantification de la tolérance	p. 11
2 – Le phénotypage de la tolérance	p. 11
2.1 Phénotypage classique et phénotypage haut-débit : quelles problématiques ?	p. 11
2.2 Phénotypage classique de la tolérance grâce à l’évaluation du <i>stay-green</i>	p. 12
2.3 Phénotypage haut-débit grâce aux indices issus des capteurs	p. 12
Matériels et Méthodes	p. 14
I – Description du dispositif expérimental	p. 14
1 – Mise en place du dispositif expérimental et suivi de culture	p. 14
1.1 Matériel biologique	p. 14
1.2 Description des environnements de culture et suivi agronomique de culture	p. 14
2 – Mesure par phénotypage classique	p. 15
2.1 Suivi des stades de développement du blé	p. 15
2.2 Suivi de croissance : mise en place du LAI et de l’INN	p. 15
2.3 Prélèvement des placettes en fin de montaison	p. 16
2.4 Mesures non destructives durant le remplissage	p. 16
2.5 Prélèvement des placettes à maturité (Z87)	p. 17
3 – Mesure par phénotypage haut-débit	p. 17
II – Analyses des données	p. 17
1 – Modélisation de la sénescence du couvert	p. 17
2 – Calcul de l’intolérance	p. 18

3 – Analyse statistique	p. 18
Résultats	p. 19
I – Description des stress subis par les couverts	p. 19
1 – Caractérisation du stress azoté en cours de montaison	p. 19
2 – Caractérisation des stress hydrique subis durant la saison de culture	p. 19
II – Mise en place du couvert végétal	p. 20
1 – Mise en place des structures en cours de montaison	p. 20
2 – Description des couverts au stade épiaison	p. 22
III – Phénotypage du <i>stay-green</i>	p. 25
1 – Teneur surfacique en chlorophylle lors de la sénescence	p. 25
2 – L'IFVI : caractéristique intégrative du suivi de sénescence	p. 27
IV – Caractérisation de la résistance et de la tolérance des couverts	p. 28
1 – Impact des stress subis sur le rendement quantitatif et qualitatif	p. 28
2 – Résistance des couverts	p. 30
3 – Tolérance des couverts	p. 30
Discussion	p. 32
I – Caractérisation des couverts pour évaluer la variabilité phénotypique	p. 32
1 – Critique du dispositif expérimental et du suivi de culture	p. 32
2 – Gamme des stress précoces et tardifs subis et impact sur la sénescence et le rendement	p. 33
3 – Suivi de chlorophylle et de surface verte au cours de la sénescence : des études bien distinctes	p. 34
II – Evaluation de la tolérance des combinaisons G×E par phénotypage	p. 34
1 – Evaluation de la qualité des mesures de tolérance	p. 34
2 – Limite de l'analyse et nécessité de l'utilisation du phénotypage haut-débit	p. 35
3 – Evaluation du NDVI, proxy de phénotypage haut-débit	p. 35
Conclusion	p. 37
Références bibliographiques	p. 38
Références sitographiques	p. 41
Annexe I – Le blé tendre (<i>Triticum aestivum</i> L.)	p. II
1 – Eléments botaniques	p. II
1.1 La plante de blé	p. II
1.2 Cycle de développement du blé	p. II
1.3 L'épi de blé	p. II
2 – Une culture d'importance économique et sociale	p. II
3 – Evaluation de la qualité de la production	p. IV
3.1 Les composantes du rendement quantitatif	p. IV
3.2 La concentration en protéines du grain, critère qualitatif majeur	p. IV
3.3 Le rendement et la concentration en protéines, des variables interconnectées	p. VI
Annexe II – Dispositif expérimental	p. IX
Annexe III – Script R	p. XI

Liste des Figures

Figure 1 – Schéma récapitulatif des différentes stratégies mises en place par le blé en réponse à un stress : (A) résistance totale, (B) résistance partielle, (C) échappement ou évitement et (D) tolérance.

Figure 2 – Rendement en grains en fonction de la note de résistance à *Septoria tritici*, du génotype considéré et du traitement – ou non – des maladies cryptogamiques – conçu d’après des données Arvalis (2018).

Figure 3 – Changement des températures et des précipitations en Europe entre les périodes 1980-1999 et 2080-2099 – d’après GIEC (2007).

Figure 4 – Variation en moyenne et en fréquence de la distribution des températures en lien avec le changement climatique – d’après GIEC (2002).

Figure 5 – Symptômes causés par l’agent de la septoriose *Zymoseptoria tritici* sur feuille de blé et représentation de la nuisibilité et de la fréquence de la maladie comparativement aux autres bioagresseurs du blé – d’après Arvalis [3].

Figure 6 – Représentation schématique du développement polycyclique de *Zymoseptoria tritici* – d’après Caron (2000).

Figure 7 – Résumé de plusieurs effets du réchauffement climatique – température, [CO₂] et niveau de radiation élevés, stress hydrique et stress azoté –, sur la relation négative entre rendement et concentration en protéines – modifié d’après Triboï *et al.* (2006).

Figure 8 – Schéma bilan de l’impact sur stress hydrique précoce ou tardif sur la mise en place et le fonctionnement des structures de la plante de blé. (A) Mise en place et fonctionnement des structures en l’absence de stress, (B) Impact du stress hydrique précoce et (C) Impact du stress hydrique tardif.

Figure 9 – Arche de la plateforme de phénotypage haut-débit PhénoField® (Ouzouer-le-marché, 41) en cours de fonctionnement – modifié d’après INRA, réseau Phénome [4].

Figure 10 – Caractère saturant de la relation entre rendement et IFVI – d’après Gouache *et al.* (2014).

Figure 11 – Représentation schématique d’une microparcelle avec le positionnement des cinq spots de télémétrie, des deux zones de prélèvement destructif des microparcelles utiles et des dix plantes taguées pour mesures de surface verte et de chlorophylle surfacique (bloc 1 uniquement).

Figure 12 – Exemple de scan de (A) limbes, (B) tiges et gaines et (C) épis.

Figure 13 – Grille d’estimation du degré de sénescence d’une feuille de blé – d’après Bancal, non publié.

Figure 14 – Courbe INN au cours du temps pour la variété de Rubisko en fonction de l’environnement E considéré.

Figure 15 – Comparaison (A) des scénarios théoriques prévus pour les environnements de culture avec (B) les scénarios réellement subis par les couverts – moyennes des variétés par environnement.

Figure 16 – Déficit hydrique total moyen cumulé à maturité par environnement et par groupe de précocité.

Figure 17 – Moyenne des ajustements logistiques du GLAI (m² feuille/m² sol) par environnement E sur la variété Rubisko.

Figure 18 – Médiane des NDVI de l’ensemble des microparcelles d’un environnement E donné au cours du temps.

Figure 19 – Répartition au cours du temps des dates d’épiaison (Z55) de l’ensemble des combinaisons G×E de l’essai.

Figure 20 – Date d’épiaison des combinaisons G×E en fonction du génotype et de l’environnement.

Figure 21 – Boîtes à moustaches des répartitions des masses sèches corrigées MS0 à l’épiaison en fonction (A) de l’environnement et (B) du génotype et groupes d’appartenance issus d’un test Neuman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Figure 22 – Boîtes à moustaches des répartitions des GLAI (m^2/m^2) à l'épiaison en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes d'appartenance issus d'un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Figure 23 – Corrélation entre le GLAI (m^2/m^2) et le GAI (m^2/m^2) à l'épiaison (Z55) en fonction du génotype et de l'environnement considéré.

Figure 24 – Répartition du LAI entre strates (F1 à F5), selon (A) l'environnement et (B) le génotype.

Figure 25 – Corrélation linéaire entre la précocité et l'AUPC de la concentration en chlorophylle de (A) la feuille F1 et (B) la feuille F2

Figure 26 – Moyenne des IFVI total en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes d'appartenance issus d'un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Figure 27 – Boîtes à moustaches des rendements en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes d'appartenance issus d'un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Figure 28 – Boîtes à moustaches des concentrations en protéines du grain (%) en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes d'appartenance issus d'un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Figure 29 – Rendement quantitatif en fonction de l'IFVI de chaque combinaison $G \times E$.

Figure 30 – Moyenne des intolérances en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes de variances issus d'un test Bonferroni de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Figure 31 – Positionnement des toits roulants à PhénoField® en fonction du temps (A) ensoleillé et (B) pluvieux – modifié d'après Bauchêne *et al.* (2019).

Figure 32 – Rendement (g/m^2) en fonction de l'environnement et du groupe de précocité variétal.

Figure 33 – Corrélations linéaires entre les points d'inflexions de l'IFVI et de l'AUPC de la chlorophylle de (A) la F1 et (B) la F2.

Figure 34 – Droites de régression linéaire entre le NDVI et les indicateurs de surface des couverts : (A) LAI, (B) GLAI et (C) GAI.

Figure 35 – Dispositifs de phénotypage moins contraignants que la plateforme PhénoField® et potentiellement utilisables chez les sélectionneurs : (A) Phénomobile (haut-débit) et (B) drone (moyen-débit) – d'après Arvalis [7][8]

Annexe I

Figure 1 – Agencement des talles d'une plante de blé durant le tallage (A) et structure de la plante de blé après épiaison (B) d'après Klepper *et al.* (1982) et Soltner (1998).

Figure 2 – Stade de développement du blé selon les échelles Zadoks et Feekes, modifié d'après Large (1954) et Tottman *et al.* (1979).

Figure 3 – Production et surface cultivée de blé dans le monde entre 1961 et 2017 [2].

Figure 4 – Production et surface cultivée de blé en Europe entre 1961 et 2017 [2].

Figure 5 – Evolution du cours du blé tendre en valeur réelle et nominale ($\$/mt$), d'après la base de données sur le marché des matières premières de la Banque mondiale [3].

Figure 6 – Schéma des composantes numériques du rendement en grain – modifié d'après Slafer *et al.* (1996).

Figure 7 – Exemples de déviations de certains génotypes à la relation négative moyenne entre concentration en protéines et rendement conduisant à la détermination des GPD+ et GPD- – d'après Taulemesse (2015).

Annexe II

Figure 1 – Plan de l'essai.

Figure 2 – Données des RU disponibles par microparcelle, obtenue par Arvalis par forage puis par extrapolation. L'échelle de couleur permet une visualisation comparative rapide où le bleu foncé, le blanc et l'orange foncé correspondent réciproquement aux RU_{max} , RU_{moy} et RU_{min} .

Liste des Tableaux

Tableau 1 – Sources possibles de tolérance en fonction du niveau écologique considéré – modifié d’après Ney *et al.* (2013).

Tableau 2 – Exemples d’indices issus des mesures par spectrophotométrie – modifié d’après CIMMYT (2012) et complété d’après Devadas *et al.* (2009), Rundquist *et al.* (2014) et Christopher *et al.* (2016).

Tableau 3 – Caractéristiques des variétés présentes dans l’essai – d’après Arvalis [3].

Tableau 4 – Description des modalités ou environnements présents dans l’essai.

Tableau 5 – Moyenne des NDVI en fonction de la variété durant la montaison (26/02 au 02/05) et groupes d’appartenance issus d’un test Bonferroni de comparaison deux à deux (seuil de 5%).

Tableau 6 – Moyennes du NE/m² par variété et groupes d’appartenance issus d’un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Tableau 7 – Moyennes de l’AUPC de la concentration en chlorophylle [Chl] de la F1 par variété et groupes d’appartenance issus d’un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%.

Tableau 8 – Ensemble des prédicteurs candidats simples testés pour évaluer l’IFVI total du couvert et R² associé au modèle correspondant.

Annexe I

Tableau 1 – Principaux stades du blé d’après Zadoks *et al.* (1974).

Glossaire des acronymes principaux

AUPC (*Area Under Progress Curve*) : Intégrale du suivi temporel de la teneur surfacique en chlorophylle du couvert en °C.jours×mg[Chl]×cm²feuille.

ETM : Evapotranspiration maximale du couvert.

ETR : Evapotranspiration réelle du couvert comprise entre 0 et ETM.

GAI (*Green Area Index*) : Surface verte de l'ensemble des organes du couvert obtenue en multipliant la somme des surfaces vertes moyennes par organe avec le nombre de brins équivalents par parcelle, c'est-à-dire le nombre de brins qui auraient été présents sur la placette si l'aliquote était parfaitement représentatif du prélèvement.

GLAI (*Green Leaf Area Index*) : Surface verte des limbes du couvert obtenue en multipliant la somme des surface vertes moyenne des limbes avec le nombre de brins équivalents par parcelle, c'est-à-dire le nombre de brins qui auraient été présents sur la placette si l'aliquote était parfaitement représentatif du prélèvement.

GPD (*Grain Protein Deviation*) : Résidus statistiques de la relation linéaire entre la concentration en protéines et le rendement. Les variétés GPD+ et GPD- ont respectivement des résidus statistiquement supérieur et inférieur à la droite de régression linéaire.

IFVI (Indice Foliaire Vert Intégré) : Intégrale de la surface foliaire verte du couvert obtenue en multipliant l'aire sous la courbe du suivi temporel de surface verte (%), la surface foliaire moyenne et le nombre de brins équivalents par parcelle, c'est-à-dire le nombre de brins qui auraient été présents sur la placette si l'aliquote était parfaitement représentatif du prélèvement.

INN (Indice de Nutrition Azotée) : Indice permettant de quantifier un état de carence ou de suralimentation azotée et correspondant au rapport entre la teneur en azote mesuré et la teneur critique en azote total : $INN = \%N_{mesuré} \div \%N_{critique}$.

LAI (*Leaf Area Index*) : Surface totale des limbes du couvert obtenue en multipliant la somme des surface moyenne des limbes avec le nombre de brins équivalents par parcelle, c'est-à-dire le nombre de brins qui auraient été présents sur la placette si l'aliquote était parfaitement représentatif du prélèvement.

LIDAR (*Light Detection and Ranging*) : Appareil de mesure à haut-débit permettant d'établir des imageries 3D des couverts, dont la hauteur du couvert est la variable la plus simple à extraire.

NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) : Indice de végétation équilibré le plus connu et le plus utilisé permettant d'estimer les indices de surface des couverts (GAI, GLAI et LAI), la part de radiation photosynthétiquement active absorbée et le niveau de stress subi par le couvert.

NE/m² (Nombre d'Epis par m²) : Composante du rendement correspondant au nombre d'épis de blé produit par mètre carré de sol.

NG/m² (Nombre de Grains par m²) : Composante du rendement correspondant au nombre de grains de blé produits par mètre carré de sol et obtenue en multipliant le nombre de grains par épis (NG/E) avec le nombre d'épis par m² (NE/m²).

PMG (Poids de Mille Grains) : Composante du rendement correspondant à la masse de mille grains de blé.

RFU (Réserve Facilement Utilisable) : Part de la RU en eau aisément absorbable par la plante.

RU (Réserve utile) : Quantité d'eau dans le sol que la plante est en capacité d'absorber.

Introduction

Le blé tendre, *Triticum aestivum* L., est une céréale à la base de l'alimentation humaine. Après le maïs, le blé est la deuxième céréale la plus cultivée et représente environ 1/4 des productions mondiales (Shiferaw *et al.*, 2013 ; Agreste, 2017), ce qui en fait une culture fondamentale pour la sécurité alimentaire (Charmet, 2011 ; Lobell *et al.*, 2011). Le rendement est donc le principal critère de sélection du blé. En France, le rendement moyen en 2018 est de 67,6 q/ha [1]. Ce rendement en grains s'établit durant la phase végétative – production de parties aériennes et racinaires – puis la phase reproductrice – apparition de l'épi de blé et le remplissage des grains en post-floraison. La phase végétative précoce assure la fixation du nombre de plantes puis d'épis par m², ensuite s'établit le nombre de grains par épi (NG/E). A la floraison, le nombre de grains par m² (NG/m²) est plus ou moins fixé, mais c'est pendant le remplissage que s'établit le PMG (Poids de Mille Grains). Par ailleurs, la concentration en protéines du grain est le principal critère qualitatif de la production, en lien avec les caractéristiques rhéologiques nécessaires à la panification (Goesaert *et al.*, 2005 ; Shewy, 2009). Néanmoins, le rendement en grains et la concentration en protéines du grain sont des variables négativement corrélées (Monaghan *et al.*, 2001).

L'Annexe I présente une synthèse bibliographique détaillée sur le blé – caractéristiques botaniques, importance économique et sociale et évaluation de la qualité de la production.

La croissance démographique actuelle de la population mondiale devrait faire augmenter la demande en blé d'environ 40% d'ici 2030 (CIMMYT, 2009) alors que rendements mondiaux augmentent faiblement, voire stagne, comme en Europe [1]. Atteindre les gains de productivité nécessaires pour assurer la sécurité alimentaire nécessitera donc une intensification durable associant une meilleure résistance des cultures aux maladies et aux ravageurs, une adaptation aux climats plus chauds et une utilisation réduite des intrants nécessitant d'améliorer l'efficacité de leur prélèvement et de leur conversion en rendement (Shiferaw *et al.*, 2013).

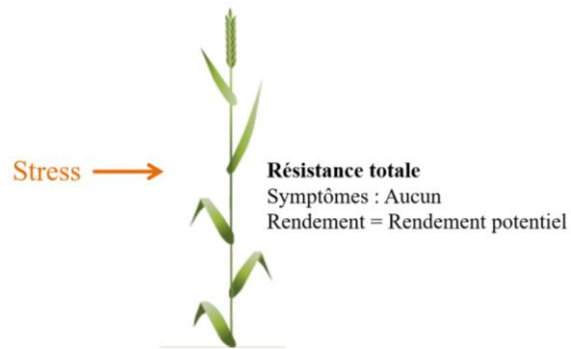
D'après Brisson et Levrault (2010), les rendements en blé devraient en moyenne légèrement s'améliorer grâce à l'augmentation du NG/m² et malgré la réduction du PMG. Néanmoins, on peut prévoir un accroissement de la variabilité interannuelle des rendements (Brisson et Levrault, 2010). Plutôt qu'un potentiel de rendement maximal, les producteurs devront s'attacher à une assurance de rendement élevé. Il faudra donc sélectionner des variétés capables de maintenir un rendement élevé en présence de stress multiples et variables plutôt que des variétés avec un rendement de référence élevé – rendement maximum atteint en l'absence de stress (Fischer, 2007). Or, les enjeux économiques, environnementaux, sociétaux et réglementaires incitent à réduire l'usage des intrants, au risque d'amplifier les impacts négatifs des épisodes de stress sur la production quantitative et qualitative des cultures. En effet, les stress biotiques et abiotiques peuvent pénaliser lourdement les rendements des céréales sans intervention culturale. Le changement climatique modifie les stress subis par les couverts et met en danger la durabilité des systèmes de production actuels (Semenov, 2009). En effet, la majorité des scénarios de projection prédisent une augmentation moyenne des températures de surface comprise entre 2 et 5°C avant la fin du siècle tout comme une augmentation de la fréquence et la variabilité des événements climatiques extrêmes (GIEC, 2018). L'Europe en particulier devrait être exposée à des étés plus secs et plus chauds (Shiferaw *et al.*, 2013).

En particulier, une augmentation des stress de fin de cycle sera causée par le changement climatique. Dans cette étude, trois stress vont être approfondis en raison de leur importance présente et future : les stress hydriques et azotés, de natures abiotiques, et le stress biotique causé par la septoriose du blé.

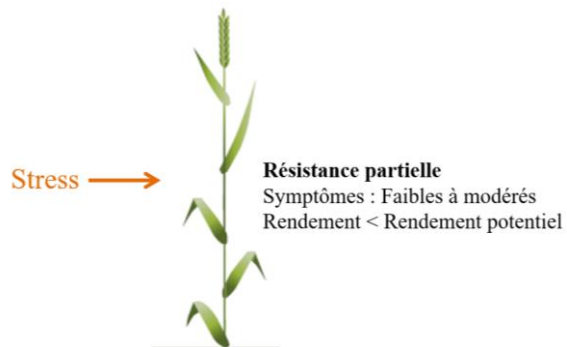
Un stress hydrique est ressenti par la plante lorsque la quantité d'eau transpirée est supérieure à la ressource en eau disponible facilement dans le sol. Comme un déficit de pluviométrie mais aussi une augmentation de la température peuvent tous deux conduire à un stress hydrique (Shiferaw *et al.*, 2013), le réchauffement climatique induira inévitablement une augmentation des stress hydriques au cours de la culture de blé. En particulier, l'importance du déficit hydrique lors du remplissage devrait au moins doubler à l'horizon 2070-2099 (Brisson et Levrault, 2010).

L'accroissement des températures d'hiver et de printemps devrait conduire à une anticipation des stades de développement du blé, et donc à un évitement vis-à-vis des stress hydriques, limitant ainsi les pertes de rendement liés aux stress hydriques tardifs.

(A)



(B)



(C)



(D)

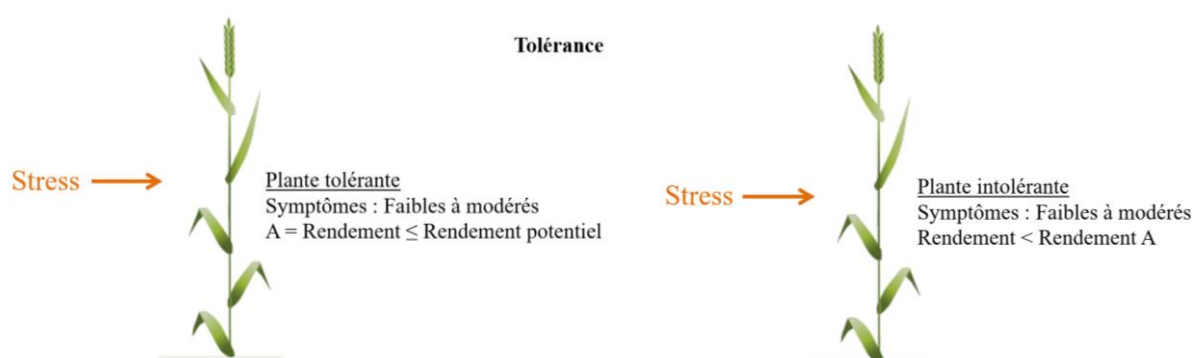


Figure 1 – Schéma récapitulatif des différentes stratégies mises en place par le blé en réponse à un stress : (A) résistance totale, (B) résistance partielle, (C) échappement ou évitement et (D) tolérance.

Néanmoins, comme le blé devrait subir deux fois plus de jours à hautes températures autour de la floraison, stade critique pour l'élaboration du NG/m² (Brisson et Levrault, 2010), des pertes de rendement substantielles pourraient potentiellement survenir (Shewry, 2009 ; Semenov, 2009).

Par ailleurs, la nutrition azotée a une importance fondamentale dans la production de blé : l'usage généralisé des engrais azotés a contribué à l'augmentation des rendements en blé observée depuis les années 60 (Hawkesford *et al.*, 2013), mais également de la teneur en protéine du grain (Jeuffroy et Oury, 2012). De nos jours, les cultures sont généralement fertilisées en trois apports de manière à limiter l'excès d'azote dans le sol et les lessivages qui pourraient en résulter, tout en assurant en permanence une disponibilité en azote permettant une vitesse de croissance maximale des couverts (Gate, 1995 ; Shewry, 2009 ; Jeuffroy et Oury, 2012). Cette vitesse est obtenue lorsque la teneur en azote atteint ou dépasse une teneur critique dépendant de la biomasse aérienne déjà présente (Gastal et Lemaire, 2002). L'INN (Indice de Nutrition Azotée) permet de quantifier un état de carence ou de suralimentation azotée et correspond au rapport entre la teneur en azote mesurée et la teneur critique en azote total : $INN = \%N_{mesurée} \div \%N_{critique}$. L'INN cesse d'être opératoire à l'épiaison, et dans la pratique on s'autorise à laisser descendre celui-ci jusque environ 0,8 en fin de montaison (Gate, 1995).

L'absorption racinaire de nitrate nécessite sa mise en solution, si bien que le stress hydrique et le stress azoté sont fréquemment associés quand les engrais apportés ne sont pas utilisés par les cultures faute d'eau. L'augmentation de la fréquence du stress hydrique par le réchauffement climatique devrait favoriser les carences en azote et causer une diminution certaine du rendement et possible de la concentration en protéines du grain, selon le stade auquel le stress s'applique (Triboï *et al.*, 2006).

Enfin, la septoriose du blé, causée par *Zymoseptoria tritici*, anamorphe *Septoria tritici*, est la maladie foliaire la plus fréquente en Europe (Duveiller *et al.*, 2007). En France, elle cause des pertes moyennes de 17 q/ha [2]. La primo-infection est déclenchée par la forme sexuée grâce à des spores aériennes ou conservées sur les résidus de culture. Cette primo-infection est extrêmement fréquente, si bien qu'on considère que la septoriose est présente dès la levée. La maladie migre ensuite vers le haut de la plante et vers les plantes voisines lors de chaque pluie : c'est l'effet « splash » qui permet la propagation sous forme asexuée *Septoria tritici* (Caron, 2000). Cependant, la période de latence, temps entre infection et expression des symptômes sporulants, est assez longue pour permettre l'émission de trois nouvelles feuilles. L'impact effectif de la maladie n'intervient que lorsque la surface foliaire est fixée, après l'émission de la dernière feuille (F1) (Lovell *et al.*, 1997 ; AHDB, 2012). Le changement climatique pourrait réduire la sévérité de la septoriose : ainsi, des projections réalisées par Gouache *et al.* (2013) suggèrent une réduction de 2% à 6% en France ; mais celles-ci négligent l'adaptation des populations pathogènes aux variations du climat.

L'usage de variétés résistantes – quantitatives ou qualitatives – est à l'heure actuelle le principal moyen de lutte alternative afin de réduire l'usage des produits phytosanitaires. Néanmoins, la population de *Zymoseptoria tritici* étant génétiquement très diversifiée (McDonald et Linde, 2002) et le cycle de reproduction rapide, cette méthode pêche par sa durabilité : le risque de contournement de résistance est élevé, tout comme celui d'acquisition de résistances aux molécules phytosanitaires (McDonald et Linde, 2002 ; Cowger et Mundt, 2002 ; Lucas, 2003). Il est important de noter que les cultivars actuels de blé ont une tolérance à la septoriose médiocre, sans qu'il y ait un accord sur les traits permettant de modifier la tolérance. En augmentant l'efficacité d'utilisation des radiations reçues avant anthèse, il est cependant probable que la sélection ait aussi augmenté l'impact métabolique d'une perte de surface verte sur ces variétés élites (Foulkes *et al.*, 2006). On a aussi cherché à associer la tolérance à trois modifications génétiques majeures : la translocation 1BL.1RS avec le seigle, la présence de barbes et la réduction de la taille de la feuille drapeau (Parker *et al.*, 2004 ; Foulkes *et al.*, 2006).

Les parades génétiques ou culturales contre les stress biotiques ou abiotiques subis par les céréales à pailles visent essentiellement à éviter l'apparition de symptômes, soit grâce à la résistance, soit grâce à l'évitement. En effet, la résistance permet de réduire les symptômes grâce à la présence de gènes de résistance et l'évitement consiste à échapper à la contrainte en plaçant les stades ou les organes sensibles hors période ou lieu de stress (Gouache *et al.*, 2014) ; l'évitement est donc une forme de résistance phénologique. Par ailleurs, les stress multiples mettent souvent en défaut ces stratégies ciblées d'évitement et de résistance (Atkinson et Urwin, 2012) de par la diversité de leur timing et des cibles génétiques nécessaires.

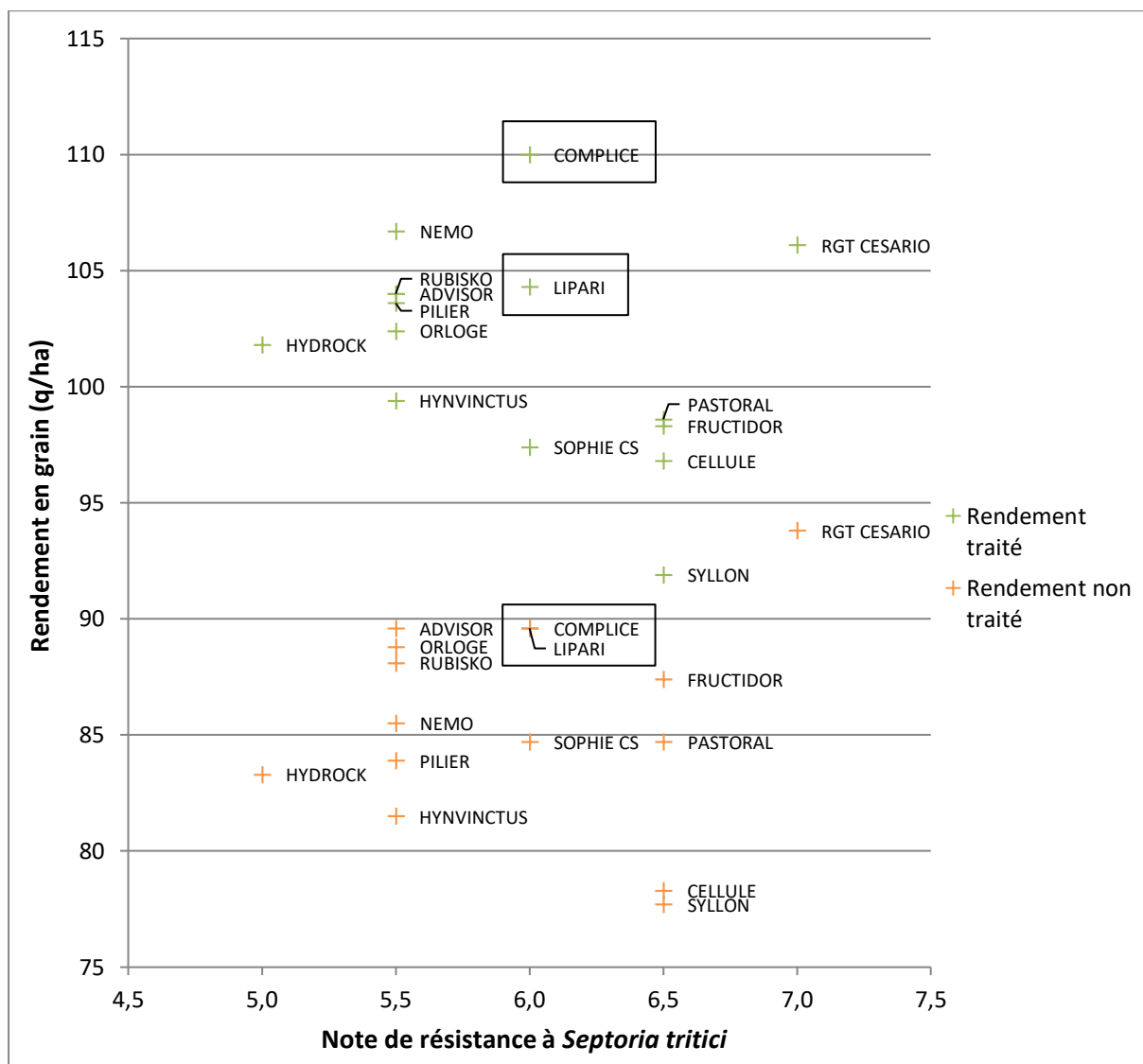


Figure 2 – Rendement en grains en fonction de la note de résistance à *Septoria tritici*, du génotype considéré et du traitement – ou non – des maladies cryptogamiques – conçu d’après des données Arvalis (2018). Les variétés choisies ont été sélectionnées pour être représentatives des panels de rendement à Ouzouer-le-marché et de résistance à *Septoria tritici*. Plus la note de résistance est élevée, moins la variété de blé est sensible à l’infection par le champignon.

Pour un niveau de résistance donné, il existe toute une gamme de potentiel de rendements. En l’absence de traitements fongiques, les pertes de rendements sont, elles aussi, variables. Par exemple, la variété Complice possède un rendement supérieur à la variété Lipari mais sans traitement contre les maladies cryptogamiques, elles ont le même rendement *in fine*. Ainsi, pour un même niveau de symptômes, la variété Lipari maintient mieux son rendement que la variété Complice ; Lipari est donc plus tolérante aux stress cryptogamiques que Complice.

La tolérance au stress est un levier d'action qui permet le maintien d'une production en quantité et/ou en qualité en présence de symptômes de stress. Autrement dit, **pour un même niveau de symptômes, une variété tolérante aura un rendement supérieur à une variété intolérante**. La tolérance est un concept anthropocentré : stratégie généraliste de réponse au stress, elle améliorerait l'assurance de production face à de multiples aléas biotiques ou abiotiques (Foulkes *et al.*, 2006), comportement d'intérêt pour les sélectionneurs et les producteurs. La tolérance varie conjointement avec le génotype considéré mais aussi avec les conditions environnementales ; ainsi, des leviers variétaux comme agronomiques sont à considérer en combinaison pour l'amélioration de la tolérance (Gouache *et al.*, 2014).

La Figure 1 récapitule les différentes stratégies mises en place par les plantes pour lutter contre le stress biotique ou abiotique. La Figure 2 présente un exemple concret pour mieux comprendre ces concepts.

La sélection de traits de tolérance par les sélectionneurs a longtemps été délaissée pour les trois raisons principales suivantes :

- (i) la tolérance permettant à la maladie de se développer, la pression en inoculum augmente, faisant craindre des pertes de rendement plus importantes *in fine*,
- (ii) la tolérance a longtemps été considérée comme une caractéristique des cultivars à faible potentiel de rendement (Parker *et al.*, 2004) ; néanmoins, aucun *trade-off* entre rendement et tolérance n'a été identifié à ce jour (Foulkes *et al.*, 2006 ; Bancal *et al.*, 2015 ; Collin, 2017),
- (iii) la résistance et l'évitement ayant souvent un déterminisme génétique plus simple à mettre en œuvre en sélection, la tolérance semble avoir été contre sélectionnée à leur profit car son évaluation est fastidieuse et complexe (Gouache *et al.*, 2014).

A priori, le gain attendu en sélectionnant des variétés tolérantes est de l'ordre de 5-10% du rendement stressé soit 1 à 10 q/ha, mais réside aussi probablement dans une plus grande stabilité des rendements observés (Bancal, données non publiées).

Néanmoins, la tolérance pourrait s'opposer à d'autres voies de contournement des stress – échappement et résistance (Bancal, données non publiées) ; il est donc primordial de travailler conjointement sur ces différentes stratégies afin de s'assurer qu'elles ne sont pas antagonistes, dans le cas d'un même stress, et également entre stress. En effet, les stratégies de tolérance sont amenées à s'additionner aux luttes par résistance et par échappement préexistantes (Ney *et al.*, 2013), grâce à l'identification de marqueurs génétiques ou physiologiques.

La tolérance semble résulter d'une combinaison de très nombreux mécanismes à effets partiels faibles impliqués dans les relations sources × puits à l'échelle du couvert végétal (Parker *et al.*, 2004 ; Foulkes *et al.*, 2006). Globalement, deux grands phénomènes permettent la tolérance aux stress des couverts : un impact du stress sur des organes et/ou fonctions non essentiels et une compensation des pertes liées au stress (Ney *et al.*, 2013). Au vu du nombre de mécanismes impliqués, de leur effet partiel faible et de leur probable interaction, une explication analytique à court terme n'est pas envisageable. Cependant, une approche corrélative par modélisation statistique a permis de mettre en évidence des traits liés à l'expression de la tolérance : établissement et maintien de la surface verte, NG/m² ou encore PMG (Bancal *et al.*, 2015 ; Christopher *et al.*, 2016).

Les variétés de blé possèdent des phénotypes, c'est-à-dire des caractéristiques visibles contrastées dépendant de leur combinaison G×E qui sont mesurées par phénotypage. L'objectif est d'évaluer des traits fonctionnels, autrement dit une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique d'un organisme mesuré à l'échelle des individus et qui affecte sa performance individuelle (Violle *et al.*, 2007).

Le phénotypage classique au champ est généralement destructif, chronophage et demandeur en main-d'œuvre, ce qui pose de nombreuses problématiques pour le phénotypage simultané de nombreux phénotypes (Ney *et al.*, 2013). Dans ce cas, une méta-analyse de plusieurs expérimentations en réseau sur plusieurs sites et/ou années est souvent menée. Cependant, cette réponse s'avère insuffisante dans le cas de la tolérance à cause de la répétitivité insuffisante des stress à appliquer (Bancal *et al.*, 2015).

Une alternative est donc de combiner plusieurs stress sur un même site très instrumentalisé, comme PhénoField®, en utilisant les techniques de phénotypage à haut-débit utilisées depuis peu en amélioration variétale qui permettent d'analyser précisément et sans destruction un grand nombre de phénotypes avec une haute résolution spatio-temporelle (Araus et Cairns, 2014). Le phénotypage haut-débit utilise des proxys, c'est-à-dire des variables faciles à mesurer qui possèdent une corrélation, linéaire ou non, avec la variable d'intérêt. Plus la corrélation est forte, plus le proxy est fiable, mais pour que le proxy soit robuste, il faut aussi que la corrélation soit stable, et cela nécessite de l'établir sur une large gamme de génotypes et d'environnements.

L'influence de l'ensemble des stress biotiques et abiotiques passe par leur responsabilité dans la baisse prématurée de surface verte (Gouache *et al.*, 2014 ; Christopher *et al.*, 2014). Le phénotypage du *stay-green*, c'est-à-dire de la capacité d'une combinaison G×E à rester verte durant le remplissage est donc un moyen d'évaluer la tolérance. En pratique, la surface foliaire verte (m² feuille /m² sol) est estimée à de multiples reprises entre l'épiaison, où elle est maximale, et la récolte, où même si elle n'a pas encore disparue, elle cesse d'impacter le rendement. Il est ensuite possible de calculer l'IFVI (Indice Foliaire Vert Intégré), intégrale de la surface foliaire verte, qui est un bon indicateur pour appréhender des stress multiples et évaluer la tolérance globale des variétés de blé (Gouache *et al.*, 2014). L'intolérance globale d'un couvert stressé est en effet calculée par le rapport de la perte de rendement en référence à un couvert témoin non stressé à la perte d'IFVI que le stress a occasionné (Foulkes *et al.*, 2006).

Il semble donc fondamental d'affiner la sélection variétale de blé sur des critères de tolérance au stress grâce à l'identification par phénotypage haut-débit des traits associés. C'est l'objectif du projet FSOV (Fonds de Soutien à l'Obtention Végétal) nommé 'Phénolot' – Phénotypage variétal de la tolérance et des traits associés en céréales –, piloté par Arvalis et associant l'INRA et Agri-Obtention. Ce projet permettra de répondre aux questions suivantes :

- (i) Quels dispositifs expérimentaux à moyen et haut-débit permettent de classer les variétés selon leur tolérance ?
- (ii) Les traits identifiés pour la tolérance à la septoriose et à la carence en azote sont-ils généralisables à l'ensemble des stress (stress hydrique ou autres maladies notamment) ?
- (iii) Quelle est l'ampleur de la diversité génétique et quels gains attendre de la sélection de la tolérance ?
- (iv) Les traits de tolérance sont-ils transposables entre espèces de céréales à pailles d'hiver (blé dur, orge ou triticale) ?

L'enjeu se situe au niveau de l'intégration par les sélectionneurs du concept de tolérance et des connaissances acquises quant à l'(éco)physiologie de la tolérance afin de permettre création de variétés de blé plus tolérantes aux stress biotiques et abiotiques (Gouache *et al.*, 2014).

Une étape préliminaire consiste à identifier la combinaison de stress la plus susceptible d'exprimer la variabilité de la tolérance des variétés phénotypées. Simultanément, il faut identifier les traits cultureux liés à l'élaboration de la tolérance aux stress multiples et évaluer la précision tout comme la robustesse des différents proxys des traits recherchés. Ce sont les trois objectifs principaux de mon stage de fin d'étude.

Pour répondre à ces objectifs, 168 couverts de blé tendre – combinaison G×E – ont été placés sous l'arche de phénotypage haut-débit PhénoField®. Un panel de huit variétés déjà caractérisées a été exposé à sept combinaisons de stress – hydrique, azoté ou pathologique –, simples ou multiples, intervenant à des stades précoces ou tardifs. L'idée est de générer des gammes de variations des stress se traduisant par des pertes de rendement et d'IFVI afin de pouvoir phénotyper le *stay-green* des couverts et caractériser leur résistance et leur tolérance. De plus, cette caractérisation nécessite aussi d'évaluer les différents stress subis par les couverts et leur impact sur la mise en place des structures au cours de la montaison, ce qui a été effectué. En corrélant les résultats avec les traits déjà identifiés, il sera possible d'identifier des proxys ou des traits fiables et robustes de la tolérance, soit en phénotypage classique, soit en phénotypage haut-débit.

La synthèse bibliographique proposée à la section suivante aborde plus en détails l'impact du changement climatique sur la prévalence des stress subis par le blé et dans quelle mesure la tolérance est une réponse durable à envisager pour répondre à ces nouveaux enjeux.

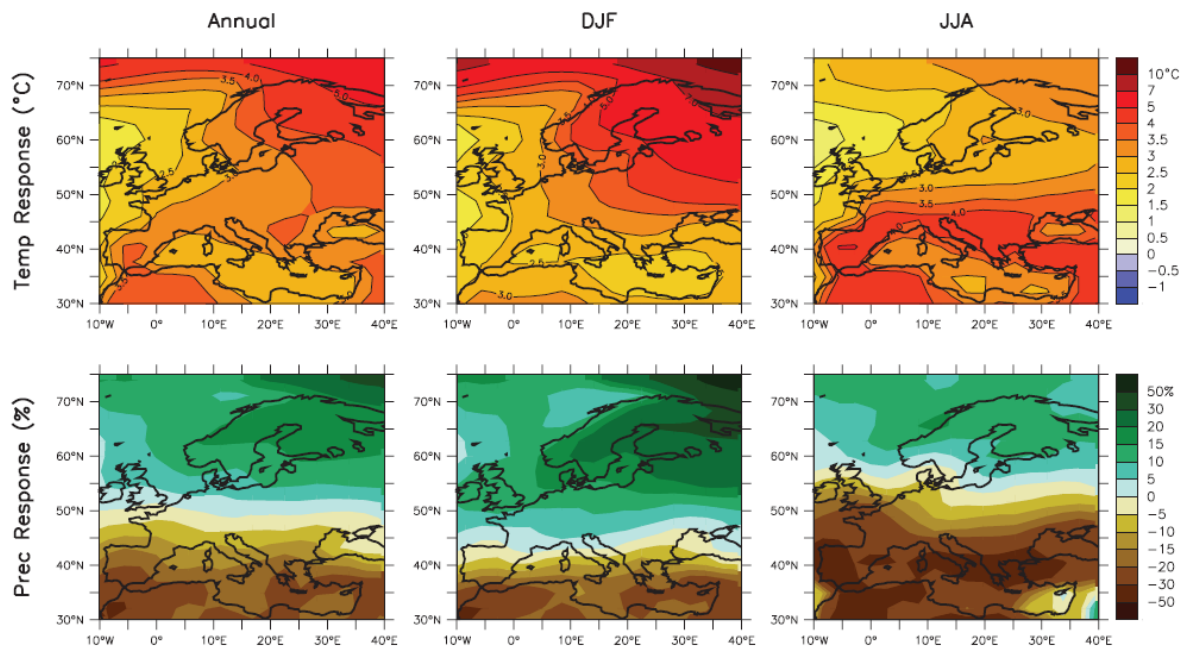


Figure 3 – Changement des températures et des précipitations en Europe entre les périodes 1980-1999 et 2080-2099 – d’après GIEC (2007). Rangée supérieure : moyenne annuelle, DJF (décembre, janvier & février) et JJA (juin, juillet & août) des changements de températures. Rangée inférieure : moyenne annuelle, DJF et JJA des changements de précipitations.

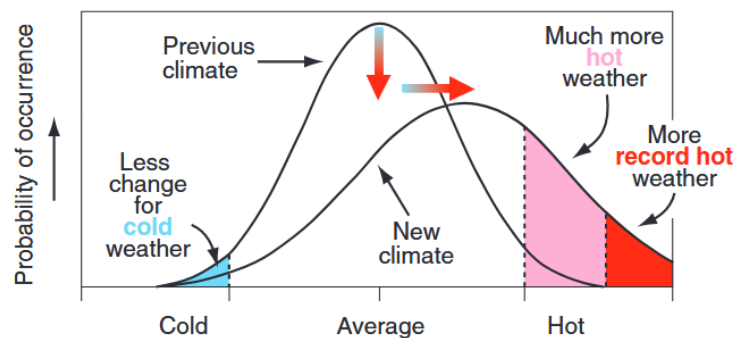


Figure 4 – Variation en moyenne et en fréquence de la distribution des températures en lien avec le changement climatique – d’après GIEC (2002)

Synthèse bibliographique

I – Le changement climatique : quelles modifications de la prévalence des stress subis par le blé et quels impacts prédictifs ?

1 – Projections climatiques pour le XXI^e siècle

La majorité des scénarios de projection prédisent une augmentation moyenne des températures de surface comprise entre 2 et 5°C avant la fin du siècle (Fig. 3 et Fig. 4) (GIEC, 2018). Lobell *et al.* (2011) ont montré que l'augmentation des températures entre 1980 et 2008 a déjà réduit les rendements en blé de 5,5% et les prévisions montrent que le blé est l'aliment de base qui souffrira des plus sévères pertes de production à la suite du réchauffement climatique (Shiferaw *et al.*, 2013).

Simultanément, la fréquence et la variabilité des événements climatiques extrêmes vont augmenter : sécheresse, inondation, canicules, etc. (Fig. 4) (GIEC, 2018). L'Europe en particulier devrait être exposée à des étés plus secs et plus chauds, responsables d'une diminution de la saison de production, d'une salinisation des sols et d'une diminution des terres arables (Shiferaw *et al.*, 2013). Ainsi, la moyenne des précipitations annuelles en France devrait être de 10% plus faible sur la période 2080-2099 que sur 1980-1999 avec des variations trimestrielles de -43% (juin à août) à +23% (décembre à février) (Christensen et Christensen, 2007). De plus, les modélisations de l'évolution du climat européen montrent que le contraste entre les moyennes pluviométriques entre le nord et le sud de l'Europe va augmenter (Fig. 3). Enfin, le changement climatique va aussi influencer l'aire de répartition des bioagresseurs du blé, changeant éventuellement leurs prévalences (Duveiller *et al.*, 2007).

Le changement climatique sera donc responsable d'une exposition accrue des plantes à de multiples stress, c'est-à-dire à des « modifications physiologiques causées par des facteurs qui tendent à modifier l'équilibre », ces facteurs étant « une contrainte ou des fluctuations hautement imprévisibles imposées aux régulateurs métaboliques et causant des lésions, des maladies ou une physiologie aberrante » (d'après Gaspar *et al.*, 2002). Ces modifications environnementales auront probablement des effets négatifs sur les rendements du blé et sa qualité nutritionnelle (Porter and Semenov, 2005 ; Ortiz *et al.*, 2008) mais la prédiction de ces effets souffre de nombreuses incertitudes liées aux relations complexes entre plantes et environnement (Semenov, 2009). Dans cette étude, trois stress vont être approfondis en raison de leur importance présente et future : les stress hydriques et azotés, de natures abiotiques, et le stress biotique causé par la septoriose du blé.

2 – Le stress hydrique

2.1 Qu'est-ce que le stress hydrique ?

La sécheresse est une anomalie climatique temporaire qui se caractérise par une pluviométrie faible sur une période donnée et qui conduit à une diminution de la réserve hydrique du sol (Tate et Gustard, 2000).

Un sol est caractérisé par sa réserve utile en eau ou RU dont 1/3 est considéré comme aisément absorbable par la plante : c'est la réserve facilement utilisable (RFU) (Tardieu *et al.*, 1990). A un instant t donné, la teneur en eau du sol est caractérisée par la relation suivante : $RH_{t+1} = RH_t + P + I - ETR$ avec RH la réserve hydrique du sol, comprise entre 0 et RU, P la pluviométrie, I l'irrigation et ETR l'évapotranspiration réelle du couvert, comprise entre 0 et ETM . L'évapotranspiration maximale du couvert ou ETM se calcule en appliquant un coefficient cultural Kc , issu d'abaques, à l' ETP ou évapotranspiration potentielle : $ETM = Kc \times ETP$. Si $RH > RFU$ alors $ETR = ETM$ sinon, l' ETR diminue linéairement avec la diminution de la RU afin de limiter les pertes en eau (Jacquart et Choissnel, 1995).

Lorsque $RH < RFU$ alors la plante entre en stress hydrique (Tardieu *et al.*, 1990) ; en effet, la quantité d'eau transpirée par la plante est supérieure à la ressource en eau disponible facilement dans le sol. L'intensité de la pénurie en eau, inversement proportionnelle à l'intensité de la sécheresse, est responsable de stress hydriques plus ou moins aigus.

L'augmentation de la sécheresse mais aussi de la température peuvent tous deux conduire à un stress hydrique (Shiferaw *et al.*, 2013), les hautes températures augmentant la demande évaporative et la sécheresse diminuant les stocks d'eau du sol.

2.2 Réponse du blé à la sécheresse

Afin de limiter les pertes en eau et de maintenir un stress hydrique faible, les plantes mettent en œuvre de nombreuses stratégies à court, moyen et long termes. La fermeture des stomates réduit certes le taux de transpiration, mais également l'entrée de CO₂ dans les tissus, ce qui implique une réduction de l'assimilation nette de la plante et donc de croissance (Hsiao, 1973). Une réponse adaptative est observée si le stress perdure dans le temps : si le stress hydrique reste modéré, les feuilles s'adaptent afin que les stomates restent ouverts dans des gammes de potentiels hydriques plus larges que les feuilles non stressées (Simmelsgaard, 1976) et la réduction de croissance limite la mise en place de la surface foliaire évaporante, ce qui indirectement limite l'ampleur du stress perçu par la plante. La diminution de croissance finale observée serait alors majoritairement due à la sénescence des feuilles produites avant le début du stress, qui ne semble pas capable de s'adapter aux signaux de stress (Simmelsgaard, 1976). *A contrario*, un stress hydrique extrême à des conséquences irréversibles ; par exemple, la déshydratation intense des tissus peut conduire à la détérioration de processus métaboliques, notamment sur l'appareil photosynthétique (Hsiao, 1973).

Le blé présente une réduction linéaire du rendement avec la baisse de disponibilité en eau sauf si un stress sévère arrive à un stade de développement critique ou lors d'une combinaison de stress, causant des pertes bien plus importantes de productivité. Par exemple, le déficit en eau est particulièrement préjudiciable lors de la fixation du nombre de grains autour de la floraison (stérilité des épillets, avortement des grains) ou lors du remplissage des grains, le niveau d'assimilation nette ne comblant pas les besoins nécessaires pour la croissance des grains (Barnabas *et al.*, 2007).

2.3 Prédiction des impacts de l'augmentation des stress hydriques subis par le blé

Malgré la fréquence croissante de périodes de sécheresse, le blé sera probablement cultivé sans irrigation (Ortiz *et al.*, 2008). En effet, parmi les principales cultures de base, c'est la plus tolérante à la sécheresse grâce à une utilisation efficace des ressources disponibles en eau (Shiferaw *et al.*, 2013). Néanmoins, la récurrence de la pénurie en eau sera donc d'autant plus préjudiciable au rendement final du blé, sachant que cette culture perd 3 à 4% de rendement par degré Celsius supérieur à la température journalière de 15°C (Wardlaw *et al.*, 1989). Ces pertes seront en parties compensées par l'évaporation qui réduit la température ambiante à proximité du couvert de plusieurs degrés, limitant l'impact du réchauffement climatique.

Malgré la diminution importante des précipitations prévues pour 2050 en Europe, les pertes de rendement causées par la sécheresse devraient néanmoins diminuer : la floraison et la maturation du blé seront plus précoces, engendrant un évitement des stress hydriques les plus sévères (Semenov et Shewry, 2011). En dépit de cette anticipation, le risque de stress thermique à floraison – court mais extrême c'est-à-dire +5°C à +10°C au-delà de l'optimum à 21°C d'après Porter et Gawith (1999) – va augmenter significativement, aboutissant potentiellement à des pertes de rendement substantielles (Shewry, 2009 ; Semenov, 2009).

Il existe une gamme de conditions de stress hydriques où un potentiel de rendement élevé est maintenu ; mais à mesure que le stress hydrique s'intensifie, potentiel de rendement élevé et résistance à la sécheresse deviennent mutuellement exclusifs (Blum, 1986). La sélection variétale est l'un des principaux leviers d'action envisagé pour maintenir le rendement du blé face au réchauffement climatique : potentiel racinaire plus profond, traits spécifiques de la canopée – cire épicuticulaire, composition en pigment, angle d'inclinaison et enroulement de la feuille – ou augmentation de l'efficacité d'utilisation du rayonnement reçu ou RUE (Radiation Use Efficiency) sont des pistes envisagées (Shiferaw *et al.*, 2013), permettant en cas de stress imprévisibles de compléter les stratégies d'évitement par une optimisation de l'efficacité d'utilisation des ressources.

A contrario, le stress hydrique devrait permettre d'augmenter la concentration en protéines du grain, améliorant ainsi la qualité de la récolte (Triboï *et al.*, 2006) ; cette augmentation viendrait d'un impact plus fort du stress hydrique sur le rendement que sur la nutrition azotée (Fathi *et al.*, 1997).

3 – Conséquence du stress hydrique sur la nutrition azotée

3.1 Importance de la nutrition azotée dans la production de blé et conséquences des pratiques agricoles

L'usage systématique d'engrais azotés a largement contribué à l'augmentation des rendements en blé observée depuis les années 60 (Hawkesford *et al.*, 2013), mais également de la teneur en protéine du grain (Jeuffroy et Oury, 2012), principal critère qualitatif de la récolte. Le blé est la culture consommant le plus d'engrais azoté à l'échelle mondiale – 18,1% (Heisey et Norton, 2007), essentiellement en raison des surfaces cultivées en blé dans le monde – 18,13% de l'ensemble des surfaces cultivées en 2017 d'après les données FAOSTAT [1]. La quantité d'azote à apporter est calculée par la méthode du bilan, en tenant compte du reliquat d'azote du sol en sortie d'hiver, au moment où les peuplements vont entrer en phase de croissance exponentielle ; en moyenne le blé nécessite 3 kgN.q⁻¹ récolté. La dose d'azote totale nécessaire à atteindre un rendement objectif est fractionnée pour maximiser l'absorption et la valorisation de l'azote en rendement (Gate, 1995).

Une part non négligeable de l'azote serait perdue chaque année en Europe de l'ouest : 50-70 kg.ha⁻¹ (Shewry, 2009). Ces pertes représentent un coût élevé pour les agriculteurs mais aussi pour l'environnement. Les deux principaux impacts environnementaux causés par cet excès d'azote sont l'augmentation de la teneur en nitrates dans les cours d'eau par lessivage du sol (Di et Cameron, 2002) et la production de N₂O par dénitrification, gaz à effet de serre dont le potentiel de réchauffement global est 265 fois supérieur au CO₂ (Greenhouse gas protocol, 2016).

3.2 Absorption et assimilation de l'azote

Lors de la montaison, la vitesse d'absorption de l'azote est maximale, ainsi, le blé accumule concomitamment la quasi-totalité – environ 75% – de la matière sèche et de l'azote total. Les stades compris entre 'Epi 1cm' et 'floraison' sont les plus demandeurs en azote, c'est pourquoi l'itinéraire de culture classique du blé conseille de faire des apports aux stades suivants : Z25, Z30, Z32 et Z55 (Gate, 1995). Ce dernier apport au stade épiaison est le principal levier d'action mis en œuvre pour obtenir une concentration en protéines élevée (Jeuffroy et Oury, 2012) alors que les trois premiers visent à améliorer la croissance végétative afin que les différentes composantes du rendement puissent exprimer tout leur potentiel. La proportion d'accumulation d'azote post-anthèse est très variable en fonction du cultivar mais aussi des conditions environnementales (Monaghan *et al.*, 2001) : de 8% (Slafer *et al.*, 1990) à plus de 50% (Harper *et al.*, 1987).

L'INN (Indice de Nutrition Azotée) est le rapport entre la teneur en azote total des parties aériennes et la teneur critique en azote total : $INN = \%N_{mesuré} \div \%N_{critique}$ avec, pour le blé d'hiver, $\%N_{critique} = 5,35 \times MS^{-0,442}$ si $MS > 1,55 t.ha^{-1}$ et $\%N_{critique} = 0,44$ sinon (Justes *et al.*, 1994). La teneur en azote critique correspond à la quantité d'azote minimale nécessaire pour maximiser la croissance en matière sèche de la plante ; au-delà, le couvert végétal est en consommation de luxe. Ainsi, l'optimum de nutrition azotée est obtenu pour $INN=1$. Cette courbe, indépendante de la variété de blé considérée, permet de quantifier un état de carence ou de suralimentation azotée et l'absorption d'azote à un instant donné, mais aussi de prédire le nombre de grains élaborée à la floraison (Gate, 1995 ; Gastal et Lemaire, 2002). Comme cet indicateur dépend de l'absorption active de l'azote par le couvert végétal, il n'est utilisable que jusqu'à la floraison où les processus de remobilisation de l'azote sont faibles par rapport à l'absorption. Ensuite, la remobilisation de l'azote vers les grains devient prédominante. De même, cet indicateur n'est valable que pour les peuplements denses, car il dépend de la limitation de l'absorption d'azote par l'énergie entrant par la photosynthèse du peuplement (Lemaire *et al.*, 2008 ; Gastal *et al.*, 2015).

3.3 Remobilisation de l'azote

Lors de l'entrée en sénescence des organes du blé, une partie de l'azote contenu sous forme de protéines est dégradée puis remobilisée vers des organes en croissance, partie végétative puis grains après la floraison. Lors du remplissage des grains, environ 75% de l'azote contenu dans les grains à la récolte provient de la remobilisation de l'azote absorbé avant floraison (Simpson *et al.*, 1983).

Selon Acreche et Slafer (2009), la sélection variétale aurait déséquilibré le rapport puits de carbone – source d'azote en faveur de la remobilisation depuis les organes végétatifs vers les grains, au détriment de la photosynthèse.



Figure 5 – Symptômes causés par l’agent de la septoriose *Zymoseptoria tritici* sur feuille de blé et représentation de la nuisibilité et de la fréquence de la maladie comparativement aux autres bioagresseurs du blé – d’après Arvalis [3]

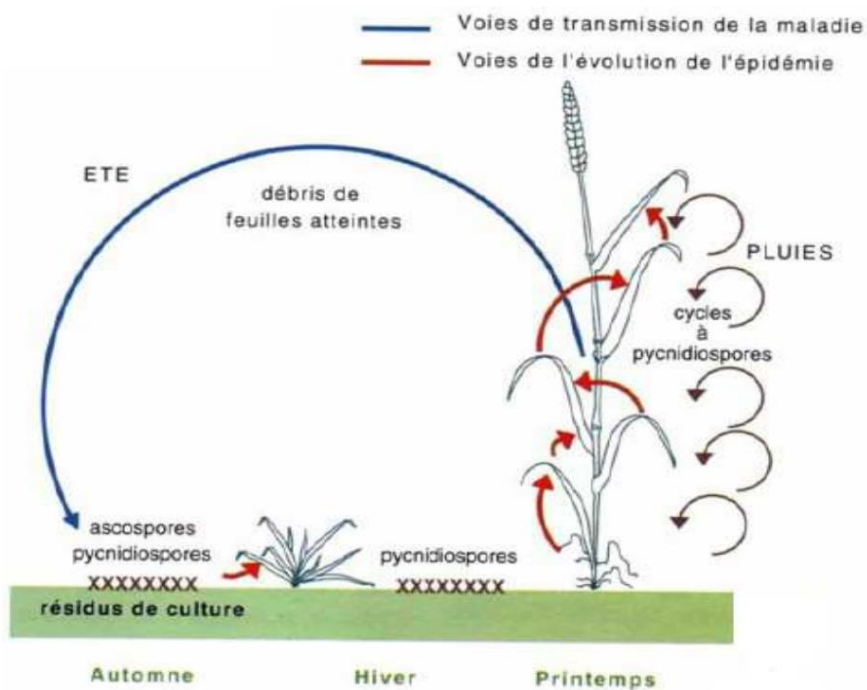


Figure 6 – Représentation schématique du développement polycyclique de *Zymoseptoria tritici* – d’après Caron (2000)

3.4 Prédiction des impacts de l'augmentation du stress azoté

L'absorption racinaire de nitrate repose sur des processus actifs nécessitant des apports énergétiques issus du métabolisme carboné (Taulemesse, 2015). Or, lors d'un stress hydrique, la plante referme ses stomates, réduit ainsi sa photosynthèse et sa production de photoassimilats (Hsiao, 1973), dont l'ATP (Adénosine triphosphate). Ainsi, le stress hydrique et le stress azoté sont indissociables : l'augmentation du stress hydrique par le réchauffement climatique devrait favoriser les carences en azote du blé et causer une diminution certaine du rendement et possible de la concentration en protéines du grain (Triboï *et al.*, 2006). La diminution de la qualité de la production sera d'autant plus forte que l'accumulation d'azote post-anthèse diminue fortement dans un environnement sec et chaud : Slafer *et al.* (1990) a mesuré que seulement 8% de l'azote du grain provenait d'une accumulation post-anthèse en Argentine contre une moyenne de 34% au Royaume-Uni (Monaghan *et al.*, 2001).

4 – Le pathosystème blé-septoriose

4.1 L'agent de la septoriose du blé (*Zymoseptoria tritici*)

La septoriose du blé est causée par *Zymoseptoria tritici*, anamorphe *Septoria tritici*, anciennement nommée *Mycosphaerella graminicola*. La septoriose est la maladie foliaire du blé la plus fréquente et causant actuellement le plus de dégâts sous climats tempérés et humides d'Europe, d'Amérique du sud, Afrique du nord et Asie centrale (Duveiller *et al.*, 2007). En France, elle génère des pertes moyennes de 17 q.ha⁻¹ qui peuvent atteindre jusqu'à 50 q.ha⁻¹ [2], soit environ 50% du rendement potentiel (Fig. 5). Ces cas extrêmes se produisent en cas d'infection précoce : le nombre de grains et le poids des grains sont diminués (Robert *et al.*, 2004), avec un impact majeur sur le poids des grains. Les pertes annuelles en France sont évaluées de 350 à 700 millions d'euros (Fones et Gurr, 2015).

4.2 Cycle de développement de la septoriose

La représentation schématique du cycle de développement de l'agent de la septoriose du blé est présenté Figure 6. La primo-infection par la septoriose est causée par la forme sexuée *Zymoseptoria tritici* grâce à des spores aériennes ou conservées sur les résidus de culture. L'effet « splash » permet la propagation vers le haut de la plante et vers les plantes voisines sous forme asexuée *Septoria tritici*.

Autrement dit, les pycnidiospores sont transportées vers les étages foliaires supérieurs grâce aux éclaboussures lors de la rencontre d'une goutte de pluie avec une feuille malade (Caron, 2000). L'infection de la nouvelle feuille est suivie par une période de latence asymptomatique, dépendante de la température, de 14 à 28 jours où aucun symptôme n'est visible sur la feuille malade (AHDB, 2012). Les conditions d'infection résultent de la présence d'une humidité élevée voire d'eau liquide pendant au moins 20h (Ponomarenko *et al.*, 2011) avec une température optimale comprise entre 15°C et 20°C (GRDC, 2014).

La maladie, souvent présente dès la levée, a donc un effet assez tardif : une plante infectée a le temps d'émettre 2 à 3 nouvelles feuilles avant que les symptômes n'apparaissent ; la diminution de la surface verte des feuilles n'a donc que peu d'impact sur la photosynthèse effective car 75% à 90% de la lumière est capté par les étages foliaires supérieurs – F1 à F4 (Bancal *et al.*, 2007). Lors d'une saison culturale classique, l'agent de la septoriose n'atteint ces feuilles que tardivement, environ Z39, lorsque la surface foliaire est maximale et fixée (Lovell *et al.*, 1997 ; AHDB, 2012). Bancal *et al.* (2007) ont observé une relation linéaire entre la perte de surface verte liée à l'agent de la septoriose et la diminution de la photosynthèse : autrement-dit une perte de 1% de surface verte est responsable d'une diminution de 1% de la photosynthèse au niveau de la feuille concernée.

4.3 Lutte contre la septoriose

La lutte contre ce pathogène correspond à environ 70% de l'utilisation annuelle des fongicides en Europe (Fones et Gurr, 2015). L'usage de variétés résistantes – quantitatives ou qualitatives – est à l'heure actuelle le principal moyen de lutte alternative afin de réduire l'usage des produits phytosanitaires.

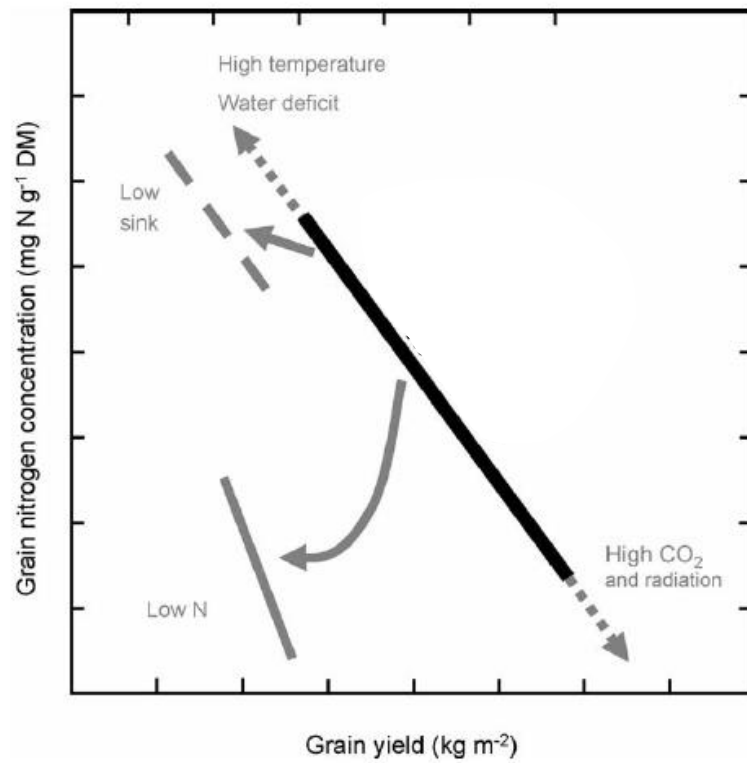


Figure 7 – Résumé de plusieurs effets du réchauffement climatique – température, [CO₂] et niveau de radiation élevés, stress hydrique et stress azoté –, sur la relation négative entre rendement et concentration en protéines – modifié d’après Tribouï *et al.* (2006)

Néanmoins, la population de *Zymoseptoria tritici* est génétiquement très diversifiée (McDonald et Linde, 2002) et le champignon se reproduit sexuellement plusieurs fois durant une saison de production de blé, ce qui augmente fortement le risque de contournement de résistance ou l'acquisition de résistances aux molécules phytosanitaires (McDonald et Linde, 2002 ; Cowger et Mundt, 2002 ; Lucas, 2003). L'obtention de méthodes de lutte durable est donc une nécessité !

4.4 Impacts du changement climatique sur le pathosystème blé-septoriose

Le changement climatique devrait réduire la sévérité de la septoriose : ainsi, des projections réalisées par Gouache *et al.* (2013) suggèrent une réduction de 2% à 6% en France. La nuisibilité devrait aussi réduire de 20% à l'horizon 2070-2099 en ne considérant pas la capacité d'adaptation du pathogène, ce qui implique que la diminution sera probablement moindre. La constitution de l'inoculum primaire semble favorisée par la diminution de fréquence des gels hivernaux mais parallèlement le climat printanier et estival, à la fois plus chaud et sec, défavorisera le développement du champignon (Brisson et Levrault, 2010).

L'extrapolation sur l'ensemble de l'aire de répartition de *Zymoseptoria tritici* est néanmoins délicate à cause des incertitudes sur l'effet local du changement climatique sur des surfaces géographiques si importantes (Fones et Gurr, 2015). Par ailleurs, l'impact du pathogène sera toujours important dans les régions du monde où l'accès aux produits phytosanitaires n'est pas généralisé (Duveiller *et al.*, 2007).

5 – Impacts conjoints de la variation des stress hydrique, azoté et cryptogamique

Dans la réalité, le stress subi par la plante correspond généralement à une combinaison de plusieurs stress. L'analyse fine de l'impact de chacun de ces stress est souvent très complexe mais la réponse globale à l'échelle de la plante est généralement simple. Il faut impérativement se prémunir de toute hypothèse rapide sur l'effet d'une association de stress. Au-delà de la simple additivité des symptômes, l'application de stress multiples donne plus fréquemment lieu à l'observation d'effets antagonistes ou multiplicateurs (Atkinson et Urwin, 2012).

Les stress thermiques, azotés et hydriques, généralement indissociables dans le cas du réchauffement climatique, réduisent tous la durée de remplissage du grain et donc le rendement (Fig. 7) (Tiboï *et al.*, 2006). L'agent de la septoriose causant aussi la diminution du rendement par réduction de la surface verte, il semble cohérent de penser que l'association d'un stress hydrique, azoté et cryptogamique va diminuer le rendement. En revanche, comme les effets des différents stress sont variables sur la concentration en protéines (cf. 2.3, 3.4 et 4.3), il est difficile de conclure concernant l'impact de l'association des stress. Ces combinaisons doivent impérativement être testées expérimentalement avant de valider les hypothèses ci-dessus.

Par ailleurs, l'état nutritionnel de la plante tout comme les conditions abiotiques ont un effet sur l'agent de la septoriose (Lovell *et al.*, 1997 ; Gouache *et al.*, 2013), et par conséquent la sévérité des symptômes causés. Donc en cas d'infection par *Zymoseptoria tritici* et de sécheresse, le stress cryptogamique causé par la septoriose est indissociable des stress hydriques et azotés.

Lors d'un stress hydrique précoce, la mise en place des structures est modifiée : la diminution d'énergie disponible est responsable d'une diminution de la surface de feuilles (*Leaf Area Index* ou LAI) (Quarrie et Jones, 1977) et de la hauteur finale de la plante de blé (Praba *et al.*, 2009). La diminution du LAI est responsable d'une réduction des symptômes de la septoriose. *A contrario*, la diminution de hauteur réduit l'espacement entre les feuilles et facilite la progression de la septoriose par *splashing* (Robert *et al.*, 2004). Néanmoins, la forte diminution de l'évapotranspiration induit l'augmentation de la température et la diminution de l'humidité relative, changements microclimatiques défavorables à la septoriose (Calonnec *et al.*, 2013), bien qu'il existe des mécanismes compensatoires limitant l'augmentation de température dans la canopée comme l'enroulement des feuilles – diminuant la température jusqu'à 2°C (Rebetzke *et al.*, 2016). Par ailleurs, la diminution de l'absorption d'azote diminue la concentration en azote dans les feuilles (Evans, 1983), ce qui conduit à une remobilisation de mauvaise qualité (Masclaux-Daubresse *et al.*, 2010), et *in fine*, une diminution du rendement.

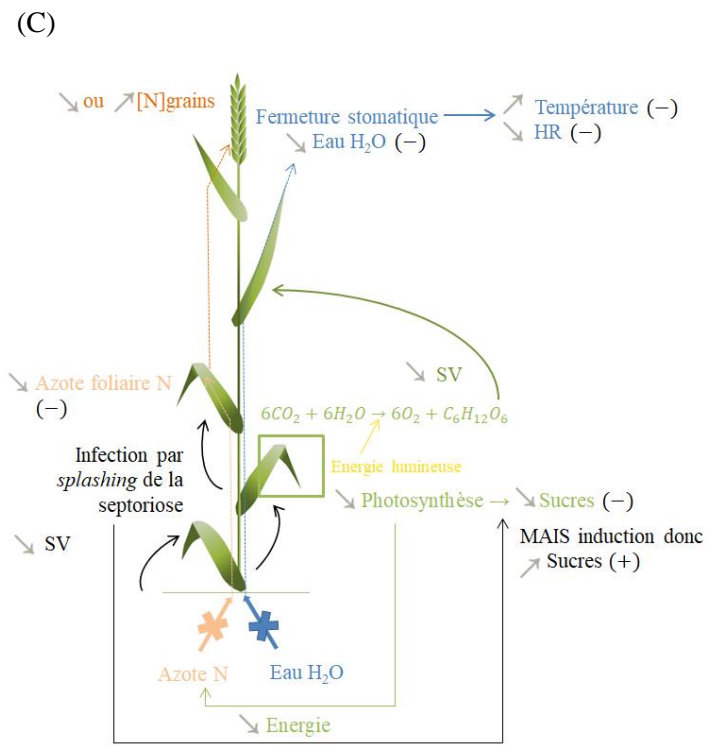
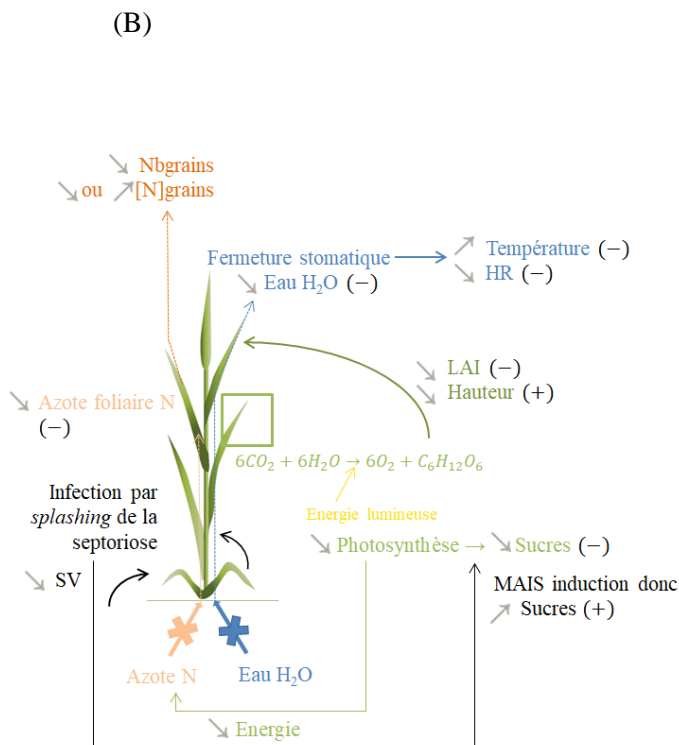
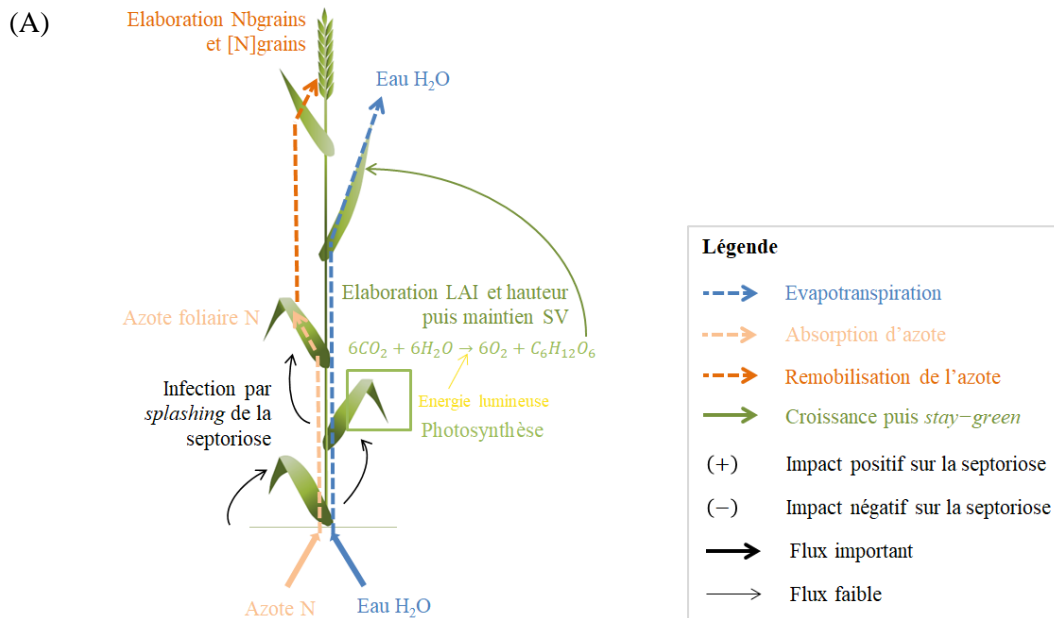


Figure 8 – Schéma bilan de l'impact sur stress hydrique précoce ou tardif sur la mise en place et le fonctionnement des structures de la plante de blé. (A) Mise en place et fonctionnement des structures en l'absence de stress, (B) Impact du stress hydrique précoce et (C) Impact du stress hydrique tardif. LAI : Leaf Area Index, SV : Surface Verte et HR : Humidité relative

La diminution des ressources foliaires disponibles comme substrat pour le champignon en carbone – sucres issus de la photosynthèse – et en azote est défavorable au développement de la septoriose et retarde l'apparition de symptômes (Leitch et Jenkins, 1995 ; Shetty *et al.*, 2007). L'impact de la nutrition carbonée du champignon est cependant à nuancer car *Zymoseptoria tritici* aurait la capacité d'induire la production de sucres solubles pour se nourrir (Shetty *et al.*, 2007).

A l'inverse, en cas de stress tardif, la mise en place du couvert n'est pas modifiée car la croissance a été définie à l'épiaison. Seules des modifications de fonctionnement, assez semblables au cas du stress précoce, seront observables.

Un schéma bilan présentant les liens entre stress hydrique précoce ou tardif, stress azotée et stress lié à la septoriose est proposé Figure 8.

II – La tolérance au stress : une réponse possible aux enjeux du changement climatique

1 – Qu'est-ce que la tolérance ?

1.1 Définition de la tolérance

La tolérance au stress est un levier d'action qui permet le maintien d'une production en quantité et/ou en qualité en présence de symptômes de stress. Autrement dit, **pour un même niveau de symptômes, une variété tolérante aura un rendement supérieur à une variété intolérante**. La tolérance est un concept anthropocentré : elle améliore l'assurance de production face à de multiples aléas biotiques ou abiotiques (Foulkes *et al.*, 2006). Néanmoins, elle semble avoir été contre sélectionnée au profit de l'évitement et de la résistance (Gouache *et al.*, 2014), ces derniers ayant souvent un déterminisme génétique plus simple à mettre en œuvre en sélection.

De plus, selon Gouache *et al.* (2014), la tolérance dépend de traits complexe, fonction du potentiel génétique de la variété mais aussi des conditions environnementales (traitements fongicides ou apports azotés par exemple). En conséquence, des leviers variétaux et agronomiques semblent conjointement mobilisables pour générer un comportement tolérant.

Il est important de noter que plusieurs définitions de la tolérance sont proposées dans la bibliographie, ce qui peut donc parfois conduire à des confusions. D'autant plus que le terme « tolérance » est parfois utilisé comme synonyme de « résistance » ou « évitement », alors qu'il est primordial de distinguer ces trois caractéristiques variétales (Ney *et al.*, 2013).

1.2 Distinction avec la résistance et l'évitement

La résistance permet de réduire les symptômes de la maladie grâce à la présence de gènes de résistance (Gouache *et al.*, 2014). Dans le cas d'un gène de résistance majeur, la résistance est dite qualitative et la résistance totale – aucuns symptômes visibles car l'infection par le pathogène est impossible. Si la résistance ne confère qu'une diminution et non une suppression des symptômes, la résistance est dite partielle ou quantitative ; elle est généralement liée à des QTL (Quantitative Trait Loci) de résistance (Chartrain *et al.*, 2004).

L'évitement consiste à échapper à la contrainte en plaçant les stades ou les organes sensibles hors période ou lieu de stress (Gouache *et al.*, 2014). Il n'y a donc pas de contrainte en conditions ordinaires de culture, bien que la plante puisse être sensible à un stress artificiellement ciblé dans le cas d'une inoculation par exemple.

Les stress multiples mettent souvent en défaut les stratégies ciblées d'évitement et de résistance, notamment en raison du caractère aléatoire de la réponse de la plante (Atkinson et Urwin, 2012). La tolérance semble donc être un levier d'action pour maintenir la production lors de stress multiples.

1.3 Les mécanismes pouvant conduire à la tolérance

Tout d'abord, il existe deux types de tolérants nuls : une variété ayant un rendement nul et une variété saine ont une perte de rendement nulle. Elles ont donc, par construction, une tolérance élevée mais qui ne présente que peu d'intérêt.

Tableau 1 – Sources possibles de tolérance en fonction du niveau écologique considéré – modifié d’après Ney *et al.* (2013).

Niveau écologique	Organe	Plante	Couvert végétal
Sources possibles de tolérance	<ul style="list-style-type: none"> ○ Augmentation de l’assimilation des tissus sains, ● Modification du métabolisme et transport des sucres, - Compartimentation des tissus malades pour limiter la dispersion de la maladie, - Inactivation de toxine pour retarder la nécrose tissulaire. 	<ul style="list-style-type: none"> ○ Augmentation de l’assimilation par les organes sains, - Emission de nouveaux organes, ○ Augmentation du transfert des réserves vers les puits, ○ Ratio source:puits initialement élevé. 	<ul style="list-style-type: none"> - Architecture favorable, ○ Efficience de l’interception lumineuse initialement élevée, ○ Augmentation de l’assimilation par les plantes saines.

Légende ○ Compensation - Fonctions non essentielles ● Compensation et fonctions non essentielles

De nombreux mécanismes, à diverses échelles écologiques, peuvent conduire à de la tolérance (Tab. 1). Globalement, deux grands phénomènes permettent la tolérance aux stress des couverts : un impact du stress sur des organes et/ou fonctions non essentiels et une compensation des pertes liées au stress (Ney *et al.*, 2013). Ainsi, par exemple, la tolérance à la septoriose durant la phase végétative est liée à la présence de la maladie sur des organes non essentiels pour la photosynthèse (cf. I. 4.2). De plus, la compensation fonctionnelle correspond à l'augmentation de la fonction physiologique touchée par le bioagresseur à un autre emplacement afin d'en diminuer l'impact. Par exemple, lors d'une défoliation du blé de 90%, les organes non-foliaires – gaines, épis, barbes, etc. – peuvent largement compenser les pertes afin que 75% du rendement potentiel soit atteint (Bancal, données non publiées).

Il est important de noter que des études répétées n'ont pas réussies à mettre en évidence un *trade-off*, c'est-à-dire un compromis pour l'allocation des ressources, entre rendement potentiel et niveau de tolérance (Foulkes *et al.*, 2006 ; Bancal *et al.*, 2015 ; Collin, 2017), bien que cette idée perdure toujours (Parker *et al.*, 2004) probablement en lien avec des corrélations négatives spécifiques au matériel génétique considéré (Bancal *et al.*, 2015).

Par ailleurs, les traits conférant de la tolérance sont différents de ceux conférant de la résistance et peuvent être manipulés indépendamment (Parker *et al.*, 2004) ; même si des *trade-off* entre tolérance et résistance ont déjà été observés (Bancal, données non publiées). De plus, la tolérance, ne semble pas avoir d'effet sur les performances des bioagresseurs, ce qui éviterait les problèmes liés à la coévolution (Espinosa et Fornoni, 2006). La tolérance est donc amenée à s'ajouter aux mécanismes de résistance et d'échappement, non pas à les remplacer (Ney *et al.*, 2013).

1.4 La difficile quantification de la tolérance

De par sa définition (cf. 1.1), l'évaluation de la tolérance nécessite impérativement une référence comparative. De plus, la tolérance est particulièrement difficile à quantifier pour les raisons suivantes :

- (i) de nombreux mécanismes potentiels sont impliqués,
- (ii) la dynamique d'installation du stress en comparaison de celle du développement des plantes est difficile à reproduire,
- (iii) divers mécanismes compensatoires peuvent entrer en jeu (Ney *et al.*, 2013).

Caractériser la tolérance nécessite aussi de caractériser le niveau du stress subi par la plante, c'est-à-dire d'intégrer le niveau de symptômes tout au long de l'élaboration du rendement (Ney *et al.*, 2013).

Enfin, puisqu'il est possible de définir une tolérance pour différents stress, des *trade-off* entre tolérances sont parfois observés : la présence de barbes sur l'épi améliore la tolérance aux stress abiotiques – sécheresse et températures élevées – (Blum, 1986) mais diminue celle aux stress biotiques – septoriose (Foulkes *et al.*, 2006). Ces *trade-off* sont symptomatiques du coût de fitness que pourrait engendrer la tolérance ; néanmoins, ce sujet est encore très peu étudié (Fornoni *et al.*, 2004).

2 – Le phénotypage de la tolérance

2.1 Phénotypage classique et phénotypage haut-débit : quelles problématiques ?

Au sein d'une même espèce, les plantes possèdent des phénotypes contrastés dépendant du génotype et de l'interaction entre le génotype et l'environnement. Le phénotypage consiste en la mesure des paramètres visibles d'une plante, à une ou plusieurs échelles (moléculaire, cellulaire, microscopique, organisme ou parcellaire) ; l'hypothèse étant que ces paramètres sont des indicateurs du comportement des variétés.

Le phénotypage classique au champ consiste généralement en la mesure de nombreux paramètres (variables aisément mesurables ou échelles de notations). Il est généralement destructif, chronophage et demandeur en main-d'œuvre, ce qui pose de nombreuses problématiques pour le phénotypage simultané de nombreux phénotypes (Ney *et al.*, 2013) : coût, reproductibilité, temps alloué... Dans ce cas, une méta-analyse de plusieurs expérimentations en réseau sur plusieurs sites et/ou années est généralement menée. Mais dans le cas de la tolérance, cette réponse s'avère insuffisante à cause de la répétitivité insuffisante des stress à appliquer (Bancal *et al.*, 2015).



Figure 9 – Arche de la plateforme de phénotypage haut-débit PhénoField® (Ouzouer-le-marché, 41) en cours de fonctionnement – modifié d’après INRA, réseau Phénome [4]. L’arche de phénotypage se déplace sur les rails avec la nacelle où sont situés tous les capteurs afin d’effectuer les mesures. Les toits roulants permettent de couvrir les microparcelles en arrière-plan en cas de pluie pour simuler des stress hydriques.

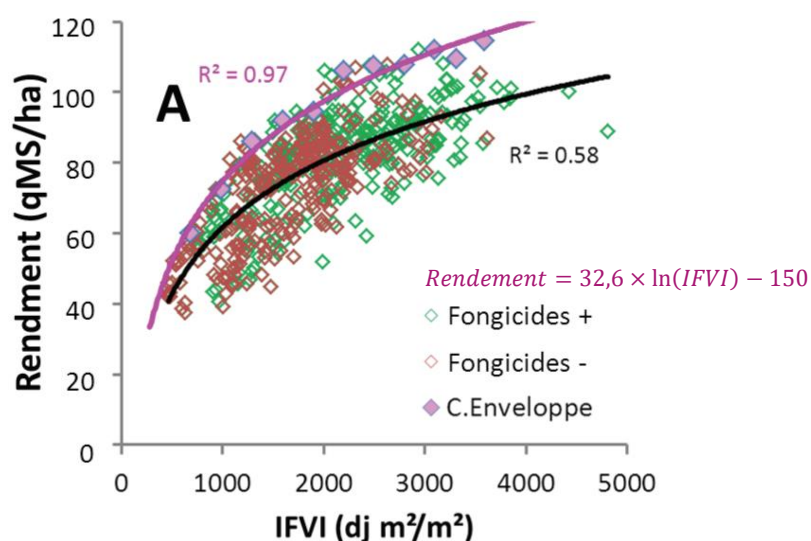


Figure 10 – Caractère saturant de la relation entre rendement et IFVI – d’après Gouache *et al.* (2014). La relation est à considérer comme une « courbe enveloppe » donnant pour un IFVI fixé le rendement potentiel maximum d’une variété, diminué dans des conditions agropédoclimatiques réelles.

En conséquence, de nombreuses technologies se développent afin d'analyser précisément et sans destruction, un grand nombre de phénotypes avec une haute résolution spatio-temporelle (Araus et Cairns, 2014). Des plateformes de phénotypage à haut-débit se développent, comme PhénoField® (Fig. 9), pour augmenter l'efficacité de la sélection variétale et répondre aux défis du changement climatique (Gueye *et al.*, 2017).

Ces méthodes posent néanmoins de nouvelles problématiques pour évaluer les traits fonctionnels, c'est-à-dire une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique d'un organisme mesuré à l'échelle des individus et qui affecte sa performance individuelle (Violle *et al.*, 2007). En effet, les traits culturels responsables de l'expression de la tolérance sont généralement non observables ou non mesurables rapidement au champ. Le phénotypage utilise donc des proxys, c'est-à-dire des variables qui possèdent une corrélation, linéaire ou non, avec la variable à prendre en considération. Plus la corrélation est forte, plus le proxy est robuste et fiable.

2.2 Phénotypage classique de la tolérance grâce à l'évaluation du *stay-green*

Les stress biotiques et abiotiques ont comme principal levier la réduction prématurée de la surface verte foliaire (Gouache *et al.*, 2014 ; Christopher *et al.*, 2014). Or, certaines variétés ont la capacité de maintenir leur surface verte plus longtemps : ce phénotype dit *stay-green* est robuste et répétable. Les variétés concernées semblent plus tolérantes aux stress dans des environnements variés (Rebetzke *et al.*, 2016) ; cette adaptation écologique améliorerait la *fitness* des espèces en cas de sécheresse tardive (Christopher *et al.*, 2016).

L'augmentation de la durée de la photosynthèse grâce à cette sénescence retardée permet un rendement élevé (Spano *et al.*, 2003 ; Bancal *et al.*, 2015). Néanmoins, si ce maintien tardif de la surface verte se fait au détriment de la remobilisation de l'azote, cela conduit à une concentration en protéine plus faible (Spano *et al.*, 2003). Plus généralement, il est important de noter que le *stay-green* est la traduction phénotypique de la dynamique de surface verte de la feuille, sous-tendue par des caractéristiques fonctionnelles diverses (Christopher *et al.*, 2016), parfois difficilement identifiables.

Le phénotypage de la surface verte des feuilles permet de calculer l'IFVI (Indice Foliaire Vert Intégré) qui est l'intégrale de la surface foliaire verte (m^2 feuille/ m^2 sol) entre l'épiaison – moment où la surface verte est maximale – et la récolte – où le maintien possible de surface verte chez les *stay-green* ne peut plus avoir d'impact sur le rendement (Gouache *et al.*, 2014). La relation entre le rendement et l'IFVI montre une certaine stabilité, bien que cet indicateur soit variété-dépendant (Gate *et al.*, 2006), ce qui en fait un bon indicateur pour appréhender des stress multiples et évaluer la tolérance globale des variétés de blé. Le caractère saturant de cette relation (Fig. 10) permet à une variété avec un IFVI élevé de maintenir son rendement en cas de stress, alors qu'une variété avec un IFVI plus faible présentera un impact beaucoup plus important sur le rendement.

Cet impact majeur de l'IFVI sur la tolérance permet à Gouache *et al.* (2014) de décomposer celle-ci en deux éléments : la tolérance intrinsèque est directement associée au niveau d'IFVI de la culture saine, tandis que la résiduelle – tolérance spécifique – dépendra d'autres traits.

2.3 Phénotypage haut-débit grâce aux indices issus des capteurs

Outre le LIDAR (Light Detection and Ranging), qui donne des informations sur la hauteur des couverts grâce à la réflexion d'un laser, il existe deux grands types de télémétries pour le phénotypage haut-débit : la photographie et la spectrophotométrie. Pour obtenir des données de qualité, il faut apporter un soin tout particulier à l'étalonnage (Rundquist *et al.*, 2014).

Les photographies verticales (ou obliques) permettent une résolution élevée mais sont typiquement restreintes à trois couleurs (RVB) de spectre assez large. En l'absence de procédures de reconnaissance de formes, la haute résolution des images n'est pas valorisée et leur exploitation ne conduit au mieux qu'à distinguer sol, organes desséchés et organes verts (Tilling *et al.*, 2007). On estime ainsi une surface verte du couvert, c'est-à-dire un GAI (Green Area Index) qui ne distingue pas les limbes de tous les autres organes verts, lesquels peuvent représenter la moitié du GAI (Bancal, communication personnelle).

Tableau 2 – Exemples d’indices issus des mesures par spectrophotométrie – modifié d’après CIMMYT (2012) et complété d’après Devadas *et al.* (2009), Rundquist *et al.* (2014) et Christopher *et al.* (2016).

Abréviation	Nom	Type	Formule	Intérêts
NDVI	Normalized difference vegetation index	Indice de végétation	$NDVI = \frac{R_{900} - R_{680}}{R_{900} + R_{680}}$	<ul style="list-style-type: none"> - Estimation du LAI et du PAR, - Estimation de la densité du couvert, - Estimation du niveau de stress subi par le couvert.
PSRI	Plant senescence reflectance index	Indice de végétation et de pigment	$PSRI = \frac{R_{678} - R_{500}}{R_{750}}$	Estimation du ratio molaire chlorophylle/caroténoïde <i>i.e.</i> du niveau de sénescence du couvert.
PRI	Photochemical reflectance index	Indice de végétation et de pigment	$PRI = \frac{R_{531} - R_{570}}{R_{531} + R_{570}}$	Estimation de la concentration en xanthophylle <i>i.e.</i> de la RUE.
CIgreen	Green Chlorophyll index	Indice de pigment	$CIgreen = \frac{R_{855}}{R_{550}} - 1$	<ul style="list-style-type: none"> - Estimation de la concentration en chlorophylle, - Corrélation au GLAI (Green Leaf Area Index).
RARSc	Ratio analysis of reflectance spectra carotenoid	Indice de pigment	$RARSc = \frac{R_{760}}{R_{500}}$	Estimation de la concentration en caroténoïdes.
WI	Water index	Indice de statut hydrique	$Wi = \frac{R_{970}}{R_{900}}$	Estimation du niveau de stress hydrique subi par le couvert.

La littérature ne simplifie pas les choses puisque GLAI (surface verte des limbes), LAI (surface totale des limbes) et GAI (surface verte de tous les organes) y sont régulièrement confondus. Or, chaque organe a sa dynamique de sénescence propre selon les stress rencontrés. Il n'existe donc pas de lien direct entre le GAI et l'IFVI (Gouache *et al.*, 2014), difficile alors d'évaluer la tolérance du couvert... Ce problème n'est pas spécifique des photographies, mais impacte l'utilisation de toutes les méthodes de télémétrie. C'est pourquoi ces dernières ont été mises au point sur des cultures générant des couverts bien moins hétérogènes que le blé comme la betterave, le maïs ou le soja (Steddom *et al.*, 2005 ; Viña et Gitelson, 2005).

Les indices de végétation correspondent à des formules diverses prenant en compte la réflectance à plusieurs des longueurs d'onde accessibles à la photométrie (Baret et Guyot, 1991). Par exemple, les capteurs de PhénoField® mesurent 256 couleurs dans le visible et le proche infrarouge, avec une résolution en longueur d'onde de quelques nm.

Il existe de très nombreux indices de végétation permettant en théorie d'évaluer diverses caractéristiques du couvert : densité, sénescence, stress hydrique, concentration en chlorophylle, xanthophylles ou caroténoïdes (CIMMYT, 2012)...

Le plus utilisé et le plus connu est le NDVI, qui combine réflectances dans le rouge et le proche infrarouge. Cet indice est dit équilibré car sa formulation le rend peu sensible à un mauvais étalonnage du spectrophotomètre (Baret et Guyot, 1991), un critère important pour des mesures à haut-débit. Il n'existe pas de consensus sur le choix exact des longueurs d'ondes, et la littérature doit être lue avec précaution afin de comparer les résultats. Malgré sa forte non-linéarité (Viña et Gitelson., 2005), le NDVI permet une comparaison qualitative entre couverts et donc la détection de stress (Christopher *et al.* 2016), et inversement, il permet une mesure quantitative du GAI aux phases précoces de culture (Baret et Guyot, 1991). Il a en particulier la capacité de distinguer et sélectionner avec justesse le *stay-green* (Rebetzke *et al.*, 2016).

Le tableau 2 présente une série d'indices devant être étudiés dans le cadre du projet. Comme le NDVI, ils sont équilibrés, mais certains sont assez imprécis quant au choix des longueurs d'onde utilisées. Si l'on veut dépasser le stade de la comparaison entre parcelles pour obtenir des données quantitatives permettant d'estimer une tolérance, les longueurs d'ondes utilisées devront être précisées.

Un autre problème résulte de l'aspect non linéaire des relations observées. Ainsi, la loi de Monteith définissant l'absorption de lumière en fonction du LAI sature pour des LAI supérieurs à 3 (Pradhan *et al.*, 2018). Donc l'estimation inverse du LAI par l'absorption, comparable aux télémétries, ne sera possible que pour des couverts en phase d'installation. Parmi les très nombreux indices de végétation proposés par la littérature, beaucoup correspondent à un souci de linéarisation et d'extension du domaine de validité (Viña et Gitelson., 2005).

Tableau 3 – Caractéristiques des variétés présentes dans l’essai – d’après Arvalis [3]. Les variétés A à D appartiennent au groupe « tardive » et les variétés E à H, au groupe « précoce ». nb : non barbu, b : barbu, li : lignée et h : hybride

Les échelles de notation sont les suivantes :

- Alternativité : 1 = Très hivers à 9 = Printemps
- Précocité montaison : 0 = Très tardif à 6 = Ultra précoce
- Précocité épiaison : 4,5 = Très tardif à 8 = Ultra précoce
- Maladies et accidents climatiques : 1 = Très sensible à 9 = Résistant
- PMG (Poids de Mille Grains) : 1 = Très petit à 9 = Très gros
- GPD (*Grain Protein Deviation*) : 1 = Très faible écart positif à 9 = Très fort écart positif

Nom	Lear	RGT Cyclo	AnneCy	Soverdo CS	Montecristo CS	Rebelde	Hybiza	Hydrock
Codage	A	B	C	D	E	F	G	H
Obtenteur ou Représentant	LG	RAGT	Lemaire Deffontaines	Caussade Semences	Caussade Semences	Agri Obtention	Saaten Union	Saaten Union
Année d'inscription	2007	2017	2018	2018	2017	2015	2014	2016
Type	li	li	li	li	li	li	h	h
Aristation	nb	b	b	b	b	b	nb	nb
Alternativité	6	3	4	4	5	3	5	5
Précocité montaison	0	1	2	2	6	5	4	5
Précocité épiaison	4,5	5,5	5,5	5	8	7,5	7,5	7,5
Septoriose <i>Z. tritici</i>	6,5	6	6	5,5	4,5	5,5	5,5	5
PMG	3	3	6,5	5	4	2	7	8
GPD	3	6	4	8	3	9	5	7

Valeur élevée

Valeur faible

Tableau 4 – Description des modalités ou environnements présents dans l’essai. La fertilisation X est la concentration en azote critique pour une croissance non limitante par l’azote.

Modalité (E)	Fertilisation (N)	Irrigation (H ₂ O)	Traitement fongicide contre la septoriose
1	≥ X	ETM	T
2	≥ X	ETM	NT
3	X-80kg/ha Carence précoce	ETM	T
4	X-80kg/ha Carence tardive	ETM	T
5	≥ X	Sec précoce	T
6	≥ X	Sec tardif	T
7	X-80kg/ha Carence précoce	Sec tardif	T

Matériels et Méthodes

I – Description du dispositif expérimental

1 – Mise en place du dispositif expérimental et suivi de culture

1.1 Matériel biologique

Les huit variétés étudiées ont leurs caractéristiques connues et sont récentes : mis à part Lear, elles datent de 2014 maximum (Tab. 3). Il ne s'agit donc pas de faire de l'amélioration des plantes, mais de créer de la variabilité vis-à-vis de la tolérance, alors que celle-ci n'est pas quantifiée par les sélectionneurs. Tout d'abord, deux groupes de précocité ont été sélectionnés, car ce trait a déjà été identifié comme fortement impliqué dans la tolérance (Bancal *et al.*, 2015). Cette gamme de précocité très variable est représentative des potentialités en termes de précocité des variétés commercialisées de blé ; elle devrait donc permettre d'extérioriser les traits phénotypiques entre précocité et tolérance. Néanmoins, elle induit des contraintes techniques importantes au champ pour les opérations culturales à un stade donné qui nécessite donc des passages répétés.

Dans chaque groupe, les variétés présentent toutes les combinaisons croisées de poids de mille grains (PMG) – marqueur possible de tolérance (Collin, 2017) – et de *Grain Protein Deviation* (GPD) (cf. Annexe I) – marqueur d'assimilation tardive (Bogard *et al.*, 2010). En effet, l'augmentation de l'assimilation tardive est l'une des caractéristiques des phénotypes *stay-green*, qui présente une tolérance élevée (Rebetzke *et al.*, 2016).

Enfin, les variétés choisies sont assez sensibles à la septoriose et la rouille brune, afin de faciliter une maladie éventuelle, mais pas à la rouille jaune ni à la fusariose. En effet, la rouille jaune, maladie à foyer qui est source d'hétérogénéité, doit absolument être évitée lorsqu'on suit des microparcelles [5]. Quant à la fusariose, elle peut être favorisée en cas d'arrosage à épiaison [6], ce qui impacterait spécifiquement les variétés concernées.

1.2 Description des environnements de culture et suivi agronomique de culture

L'essai était situé à Ouzouer-le-Marché (41) sous l'arche de phénotypage PhénoField®. Construite par Arvalis – Institut du végétal, l'institut agricole qui mutualise les fonds de recherche et développement des producteurs français de céréales, la plateforme haut-débit vise à créer des variétés adaptées au changement climatique. PhénoField® fait partie de Phéno, le réseau français de phénotypage des plantes, et permet d'analyser les couverts par télémétrie.

L'essai a été conduit par Arvalis, selon les pratiques recommandées régionalement pour les dates de fertilisation et de protection phytosanitaire. Le semis a été réalisé le 24 octobre 2018 à 280 grains/m², sur un précédent de colza. L'année 2018 ayant été très sèche, il a fallu humecter le lit de semences par irrigation pour pouvoir semer à la date prévue. Malgré cela, le taux de levée a été assez médiocre (80±7%), mais cependant assez homogène entre variétés et traitements.

L'essai comptait sept « environnements de cultures », c'est-à-dire sept combinaisons de stress qui sont présentées dans le Tableau 4. Le témoin (E1) correspondait à des cultures bien fertilisées avec des apports d'engrais proposés par la méthode bilan, selon une procédure agronomique classique. Ces cultures étaient de plus suivies par des tensiomètres et l'irrigation était déclenchée si nécessaire pour les maintenir proche de l'ETM. Enfin, les maladies y étaient régulées par une couverture fongicide classique. Le traitement E2 était identique au témoin, sauf concernant la protection fongicide ; il était donc susceptible de développer des dégâts en cas d'épidémie cette année-là. Des carences en azote ont été induites dans les traitements E3, E4 et E7 en diminuant de 80 unités les apports préconisés par la méthode bilan. Concrètement, le premier apport a été omis en E3 et E7, provoquant un stress précoce, tandis que c'était le troisième apport qui était supprimé, en E4 où le stress ne s'est développé que tardivement.

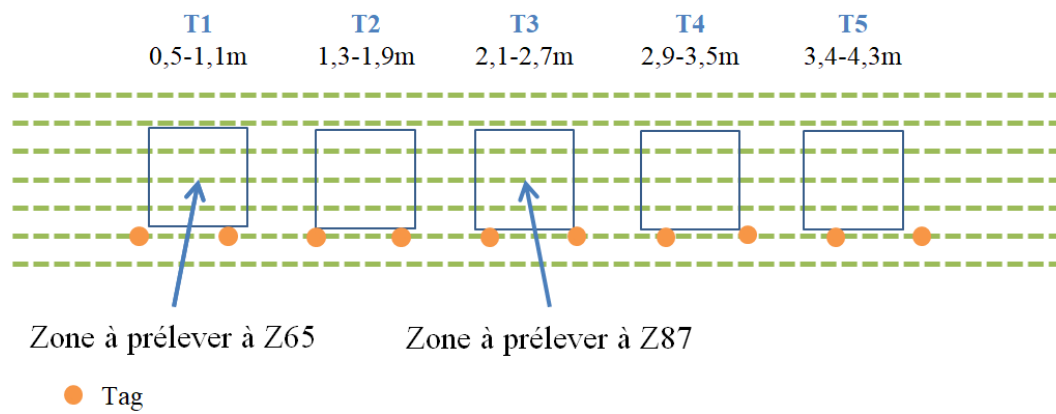


Figure 11 – Représentation schématique d’une microparcelle avec le positionnement des cinq spots de télémétrie, des deux zones de prélèvement destructif des microparcelles utiles et des dix plantes taguées pour mesures de surface verte et de chlorophylle surfacique (bloc 1 uniquement).

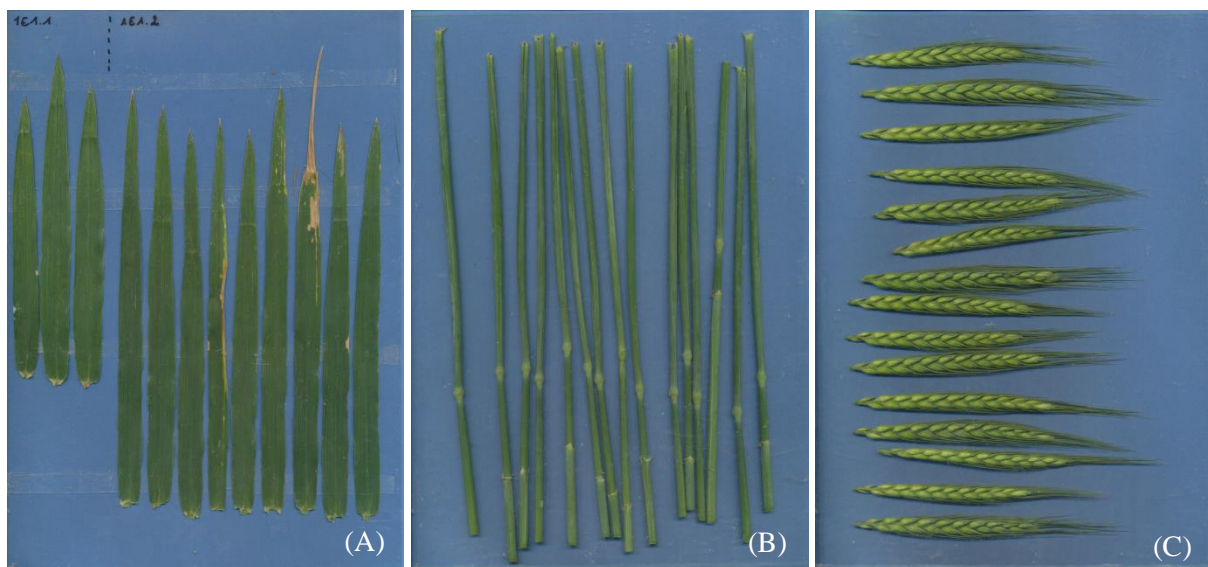


Figure 12 – Exemple de scan de (A) limbes, (B) tiges et gaines et (C) épis.

Concernant les stress hydriques, la combinaison des données des sondes tensiométriques et TDR (*Time Domain Reflectometry*), d'un suivi météorologique et d'un modèle dynamique de bilan hydrique ETR/ETM (Bancal, non publié) a permis de piloter le stress de manière à le faire intervenir pendant la montaison avec récupération ultérieure (E5) ou pendant le remplissage (E6 et E7), comme prévu dans les scénarios théoriques. Pour cela, à pas de temps hebdomadaire, des consignes de couverture des parcelles grâce aux toits roulants et/ou des séquences d'irrigation étaient données pour chaque environnement.

Chacun des sept traitements a été appliqué sur une grande parcelle de $13,8 \times 36,3$ m. La variabilité inter-parcelle des réserves utiles (RU) était assez importante mais la variabilité intra-parcelle généralement assez faible (cf. Annexe II), ce qui a permis de piloter des modalités homogènes. La parcelle sous E7 était la seule modalité avec une grosse variabilité interne de la RU, d'où le choix d'y appliquer une sécheresse tardive plus modérée qu'en E6, mais en combinaison avec une carence azotée précoce. Chaque grande parcelle était subdivisée en 24 microparcelles utiles (8 géotypes x 3 répétitions) entourées de 24 microparcelles de bordure (cf. Annexe II). Chaque microparcelle ($520 \times 122,5$ cm, soit $6,37$ m²) est composée de 7 lignes de semis, espacées de 17,5 cm. Les bordures ont été semées avec la variété Rubisko, variété de précocité intermédiaire. Les microparcelles utiles étaient réparties en trois « blocs » complètement randomisés. En fait, comme l'indique le plan, il s'agissait de répétitions plutôt que de blocs agronomiques classiques qu'on ne peut pas réaliser puisque les traitements sont forcément appliqués aux grandes parcelles.

2 – Mesure par phénotypage classique

Les microparcelles étant très petites, on y évite au maximum les prélèvements destructifs qui altèrent la structure du couvert et les mesures de télédétection.

2.1 Suivi des stades de développement du blé

Les stades suivants ont été relevés : Z37, Z39, Z45, Z55 et Z65. En effet, ces stades sont les plus importants pour le suivi de culture et la compréhension finale de l'impact des environnements sur les couverts. Les stades Z37 et Z39 – respectivement, étalement complet de la F2 et la F1 – ont été évalués grâce à la notation hebdomadaire du pourcentage d'étalement du limbe supérieur sur 30 plantes par microparcelles (bloc 1) et par une notation globale par microparcelle sur l'ensemble de l'essai. Le stade Z45 a été estimé sur la variété de bordure Rubisko uniquement, lors du dernier prélèvement au cours de la montaison. L'estimation du pourcentage de distance restant à parcourir par l'épi, entre le dernier nœud et la F1, a permis d'extrapoler la date d'éclatement de la gaine. La date d'épiaison (Z55) et de floraison (Z65) ont été estimées par un passage journalier sur les microparcelles, permettant une notation globale.

2.2 Suivi de croissance : mise en place du LAI et de l'INN

Une cinétique de mise en place du LAI et de l'INN a été établie avec deux microparcelles de bordure par environnement. Ces microparcelles étaient également analysées par télémessure toutes les deux semaines environ, à raison de 5 spots de 50×50 cm par microparcelle. Pendant la montaison, en semaine 10, 12, 15, 17 et 19, une placette de 50 cm de longueur sur les trois rangs centraux ($0,2625$ m²) a été prélevée par arrachage. Ces prélèvements ont été effectués exactement sous les spots de télémessure T1, T2, T3, T4 et T5 (Fig. 11). On espérait ainsi pouvoir mettre en correspondance les télémessures et les prélèvements destructifs.

Les plantes ont été rincées si nécessaire puis séparées et comptées. Une fois que les racines ont été enlevées, un aliquote d'environ 20% du poids frais a été sélectionné. Si besoin, cet aliquote a été conservé une nuit en chambre froide. Ensuite, l'ensemble des limbes de l'aliquote ont été scannés. En semaine 15, 17 et 19, la montaison séparait les feuilles de la base, plus âgées de celle du sommet, plus vertes et plus visibles en télémétrie. Nous avons essayé d'en tenir compte en traitant à part les feuilles supérieures et les feuilles inférieures. Les limbes ont été séparés de la gaine au niveau exacte de la ligule, puis collés à plat sur des transparents sans recouvrement. De même, l'ensemble des tiges et des gaines de l'aliquote ont été scannés (Fig. 12) ; le scan donnait donc leur surface projetée.

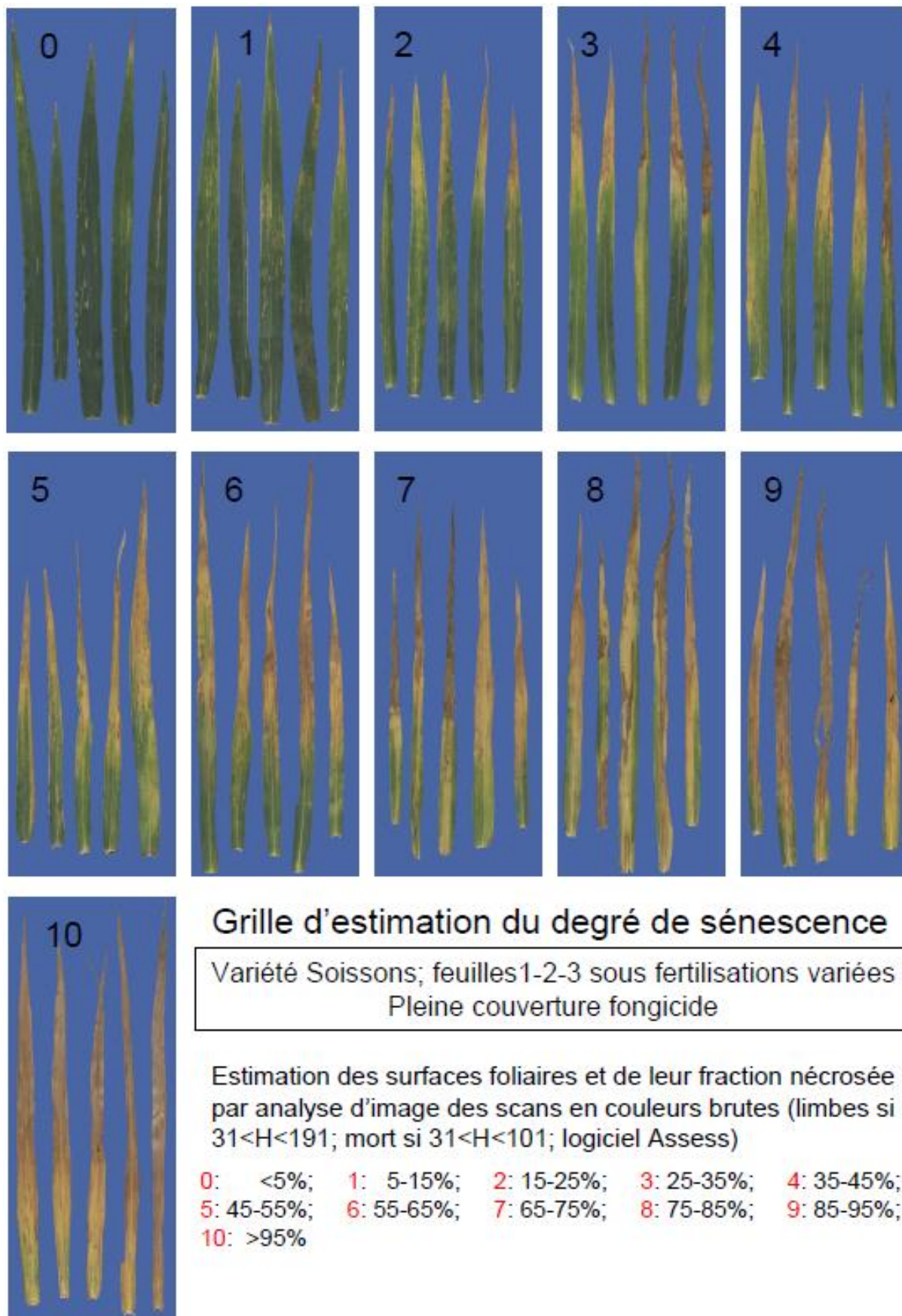


Figure 13 – Grille d'estimation du degré de sénescence d'une feuille de blé – d'après Bancal, non publié

Les plantes qui n'ont pas été sélectionnées dans l'aliquote ont été séchées à l'étuve à 80°C durant 48h puis leur matière sèche (MS) a été estimée par pesée $\pm 0,1g$. Les échantillons scannés ont été conservés au congélateur (environ -20°C) puis séchés au lyophilisateur durant 5 jours. Ensuite, leur MS a été estimée par pesée $\pm 0,01g$. Ils sont ensuite broyés pour mesurer leur teneur en chlorophylle par spectrophotométrie et leur teneur en azote par combustion selon la méthode de Dumas.

Les scans ont été réalisés en couleur brutes sur fond bleu avec un haut niveau de qualité (300 dpi) (Fig.2). Les scans sont traités à l'aide du logiciel APS Assess version 2.0 développé par *American Phytopathological Society*. Le programme permet de mesurer la surface d'organe sélectionnée et la part de cette surface qui est sénescence ou malade.

Sur la base des MS de la placette et des sous-échantillons, une extrapolation au m² de surface au sol des surfaces foliaire calculées par le logiciel a permis d'estimer la cinétique de mise en place du GLAI (surface verte du recto des limbes) et du GAI (surface verte de la moitié de la surface développée de tous les organes). La connaissance des biomasses et des teneurs en azotes des échantillons a aussi permis d'évaluer l'INN des couverts d'après la formule présentée en analyse bibliographique (cf. I- 3- 3.2).

2.3 Prélèvement des placettes en fin de montaison

Sur les microparcelles utiles, des prélèvements des placettes ont été étalés du 15 mai au 04 juin 2019. Compte tenu de la variabilité de développement induite par l'ensemble G×E, ces prélèvements ont eu lieu entre -15 et +180°C.jours de la date d'épiaison, date du développement maximal des plantes. Dans chaque microparcelle, une seule placette de 0,2625 m² a été prélevée, exactement sous le spot T1, en coupant les tiges à la base du sol. On a dénombré d'une part les talles appelées à avorter, et d'autre part les brins épiés ou montants, puis un aliquote de 15 brins a été prélevé. Les brins bien épiés ont été privilégiés pour obtenir une meilleure représentativité des masses et surfaces par organe. Donc les brins du sous-échantillons étaient volontairement plus gros que la moyenne des placettes, ce qui n'altère pas la répartition de la biomasse entre organes à condition que les épis soient sortis. Si besoin, ces plantes ont été conservées une nuit en chambre froide, puis les limbes ont été scannés en séparant les étages foliaires F1 à F4. En cas de présence de feuilles d'étages inférieurs, ces feuilles ont été conservées mais non scannées car elles ne participent quasiment pas à la photosynthèse de la plante. Les épis ont été coupés exactement au niveau des glumes les plus basses, puis scannés sur la face perpendiculaire au plan des épillets dont la surface change peu au cours du temps contrairement à l'autre (Fig. 12).

Les talles et les brins non sélectionnés dans l'aliquote sont séchés à l'étude à 80°C durant 48h et leurs MS sont ensuite relevées à $\pm 0,1g$. Les organes obtenus par dissection sont conservés au congélateur puis séchés au lyophilisateur durant minimum 3 jours pour les feuilles et 4 jours pour les épis et les tiges, puis leurs MS sont pesées à $\pm 0,01g$ pour les feuilles et $\pm 0,1g$ pour les autres organes. Ces échantillons sont ensuite broyés pour une future détermination de leur teneur en chlorophylle et en azote.

2.4 Mesures non destructives durant le remplissage

Sur chaque microparcelle du bloc 1, dix brins de blé ont été tagués pour pouvoir effectuer des mesures récurrentes de surface verte et de chlorophylle. Ces brins ont été choisis sur le deuxième rang pour ne pas risquer d'endommager les zones de télémessure sans être en bordure.

Une estimation hebdomadaire du pourcentage de surface verte des quatre limbes supérieurs a été effectuée d'après un abaque visuel (Fig. 13) depuis le 06/06/2019 jusqu'à sénescence complète de l'ensemble des couverts (03/07/2019), ce qui a permis de calculer une cinétique de dégradation de ce pourcentage de vert qui suivait assez fidèlement une sigmoïde de type Gompertz. En associant le pourcentage de vert aux mesures de surface obtenues lors du prélèvement épiaison, on a pu reconstruire l'évolution du GLAI, et par intégration l'IFVI.

D'autre part, la teneur en chlorophylle surfacique ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$) des limbes 1 et 2 a été mesurée avec une pince de mesure (Dualix®) lors d'une première mesure le 14/05/2019, juste après l'émergence des dernières F1, puis hebdomadairement entre le 11/06/2019 et le 03/07/2019. Sur chaque plante taguée, trois mesures réparties sur le limbe – base, milieu et pointe – ont été prises à chaque fois, soit 15 mesures par strate. La médiane de ces mesures permettait d'obtenir une cinétique de l'évolution de la teneur surfacique des limbes F1 et F2 qu'on pouvait intégrer pour calculer l'AUPC (*Area Under the Progress Curve*) de la chlorophylle. En associant la teneur surfacique aux mesures obtenues lors du prélèvement épiaison, on a pu reconstruire l'évolution de la chlorophylle par m^2 de surface au sol, pour être comparée aux télémessures.

2.5 Prélèvement des placettes à maturité (Z87)

Les prélèvements des placettes à maturité ($0,2625 \text{ m}^2$) ont été effectués en coupant les plantes à ras du sol sous le spot T3 le 09/07/2019 pour les microparcelles en stress hydrique et le 17/07/2019 pour les autres. Les brins ont été dénombrés puis le poids frais (PF) du prélèvement a été mesuré. Ensuite, un aliquote de 15 brins a été prélevé dont $PF_{tot} = 15 \times PF_{moy} \pm 5\% \times PF_{moy}$ avec PF_{tot} le poids frais total prélevé et PF_{moy} le poids frais moyen par brin. Les feuilles, les épis et les tiges de cet échantillon ont été séparés, séchés à l'étuve à 80°C durant 24h puis leur MS est pesée à $\pm 0,01\text{g}$ pour les feuilles et $\pm 0,1\text{g}$ pour les autres organes. Enfin, les épis ont été battus pour séparer les grains des balles, puis ils ont été pesés à $\pm 0,01\text{g}$ et les grains ont été comptés. Les échantillons ont ensuite été broyés afin de mesurer la teneur en azote.

Les épis et la paille (feuille, tige et gaine) des brins non prélevés dans l'aliquote ont été séparés, séchés à l'étude à 80°C durant 24h et leur MS a été relevé à $\pm 0,1\text{g}$.

NB : Il est à noter que de nombreuses étapes de cette partie n'ont pas pu être réalisées par manque de temps.

3 – Mesure par phénotypage haut-débit

La plateforme PhénoField® a la capacité de faire des mesures par photographie, spectrophotométrie et LIDAR (*Light Detection and Ranging*). Sur chaque microparcelle, les télémessures sont répétées sur 5 spots de 60 cm (T1, T2, T3, T4 et T5). Le suivi par phénotypage haut-débit, non destructif, a été hebdomadaire depuis le 06/11/2018 jusqu'au 24/06/2019, puis bihebdomadaire jusqu'à la sénescence complète.

Les données brutes (niveau N0) ont été transmises par Arvalis à l'INRA pour les données de spectrométrie et LIDAR. Les surfaces vertes issues des photographies (niveau N1) ont été directement transmises afin de mutualiser le traitement des données.

II – Analyses des données

1 – Modélisation de la sénescence du couvert

Le modèle de Gompertz propose une cinétique adéquate afin de décrire la sénescence du couvert (Bancal *et al.*, 2015). Un ajustement de courbe minimisant la RMSE (*Root Mean Square Error*) a été réalisé sur les mesures non destructives prises durant le remplissage (cf. 2.3) selon ce modèle, fonction du temps thermique t : $y = M \times \exp\left(-\exp\left[\frac{(t-T)*2}{D}\right]\right)$ où M est le maximum atteint par la courbe lors de l'épiaison (plateau asymptotique), T est le point d'inflexion de la courbe et D le temps nécessaire pour atteindre la sénescence complète d'une feuille.

La valeur de l'intégrale de Gompertz a été calculée par la méthode d'Euler.

Pour l'IFVI, il faut ajuster deux paramètres T et D puisque le plateau a été fixé à 100% de surface verte initiale ; alors que pour l'AUPC de la chlorophylle, les trois paramètres étaient à estimer. Dans ce deuxième cas, au vu du nombre de paramètres à estimer, et du nombre de mesures au Dualex® réalisées, il est arrivé que le solveur trouve des paramètres correspondant à des minimums locaux, non réalistes biologiquement. Ces modélisations ont été supprimées du jeu de données.

2 – Calcul de l'intolérance

Comme classiquement dans la littérature (Bancal *et al.*, 20015), l'intolérance a été calculée selon la formulation suivante : $Intolérance = \frac{\Delta Rendement}{\Delta IFVI}$ en comparant les environnements stressés avec le témoin.

3 – Analyse statistique

Les résultats ont été analysés sous R en établissant des modèles linéaires complets, ensuite réduit au modèle candidat par méthode itérative de suppression des facteurs non significatifs. Les différences sont considérées comme significatives lorsque la p-valeur est inférieure à 0,05. Si besoin, l'interdépendance entre la variable à expliquer et les variables explicatives est gérée en intégrant des variables aléatoires au modèle. Lorsque nécessaire, la recherche du modèle le plus parcimonieux a été réalisée soit avec le critère du R^2 soit celui de l'AIC.

Les hypothèses des modèles linéaires – homoscedasticité, normalité et indépendance des résidus – ont été évaluées graphiquement et sont vérifiées dans les modèles présentés.

Les comparaisons deux à deux des moyennes des modalités au seuil de 5% ont été préférablement menées grâce au test de Nenman-Keuls, test robuste *a posteriori*. Dans le cas où cette analyse n'est pas possible, c'est-à-dire pour un modèle mixte, le test de Bonferroni a été choisi, test robuste mais *a priori*. Ce dernier a aussi été employé pour les comparaisons deux à deux des variances des modalités au seuil de 5%

Sauf indication contraire, les résultats sont donnés en moyenne \pm écart-type afin de pouvoir estimer la variabilité dans l'échantillon considéré.

L'ensemble des scripts R sont présentés en Annexe III.

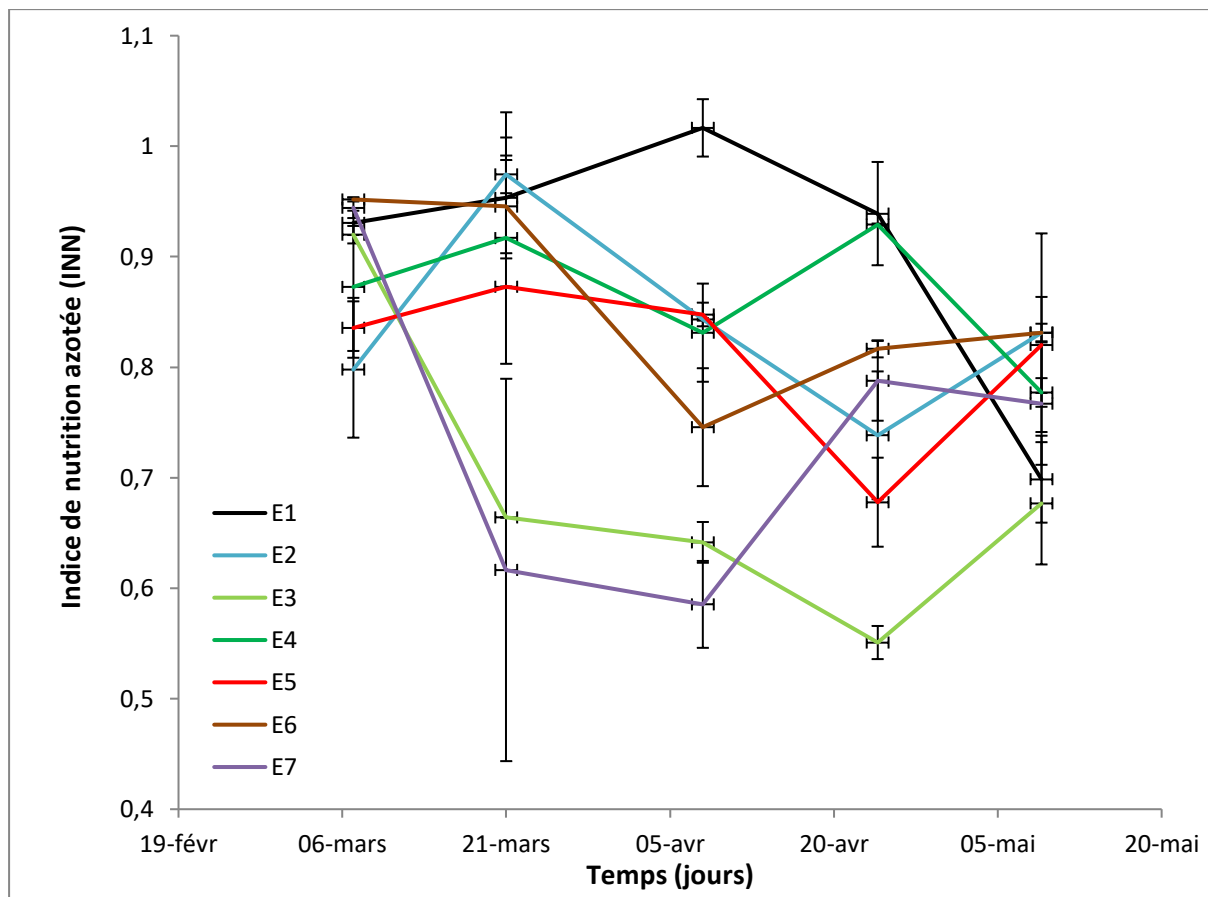


Figure 14 – Courbe INN au cours du temps pour la variété de Rubisko en fonction de l’environnement E considéré. Les barres d’erreurs correspondent aux erreurs standards.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

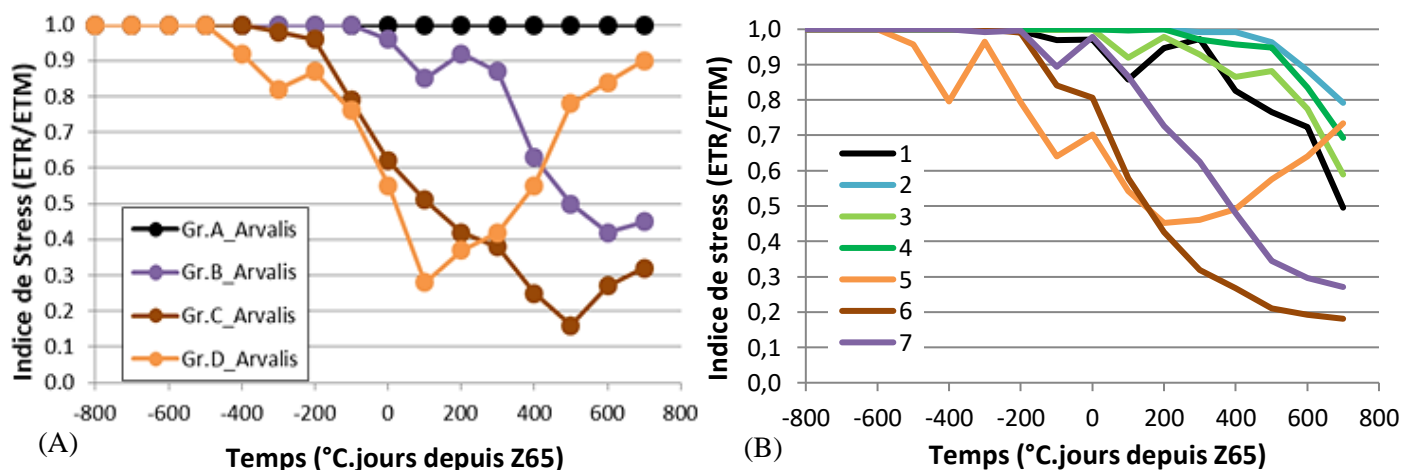


Figure 15 – Comparaison (A) des scénarios théoriques prévus pour les environnements de culture avec (B) les scénarios réellement subis par les couverts – moyennes des variétés par environnement. Cette moyenne masque la variabilité individuelle des ETR/ETM perçu par chaque variété, en particulier lié à un décalage temporel des variétés précoces et tardives.

Gr.A : Témoin non stressé théorique, Gr.B : Stress azoté précoce et hydrique tardif théorique, Gr.C : Stress hydrique tardif théorique et Gr.D : Stress hydrique précoce théorique

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

Résultats

I – Description des stress subis par les couverts

1 – Caractérisation du stress azoté en cours de montaison

La Figure 14 montre l'évolution de l'indicateur de nutrition azotée (INN) du blé d'hiver variété Rubisko au cours de la montaison ; cet indicateur permet de caractériser dans le cas de cette variété de précocité moyenne (précocité montaison : 3 ; précocité épiaison : 6,5 ; cf. Matériels et Méthodes, I- 1- 1.1, Arvalis) la mise en place précoce ou non des stress azotés selon les traitements. Cette figure montre que la suppression du premier apport d'azote le 06 mars (traitements E3 et E7) a pour conséquence une installation précoce d'un stress azoté : ces deux traitements se singularisent bien des autres traitements au cours de la montaison, avec un INN qui chute jusqu'à 0,6 alors que les autres traitements ont un INN proche de 0,85. De plus, au vu des dates précoces de prélèvements le stress azoté tardif E4 n'a pas encore affecté l'INN puisque la suppression du dernier apport d'azote n'est réalisé que le 29 avril. On constate également une forte variabilité de l'INN dans le cas de tous les traitements et plus particulièrement chez le témoin E1 et le traitement E7 qui augmente tardivement : elle pourrait correspondre à des artéfacts liés au faible nombre de répétitions (deux mesures par date et par environnement) et à la variabilité des sols sur l'essai. Enfin, la synthèse bibliographique souligne que les stress azotés sont généralement indissociables des stress hydriques (cf. I- 3- 3.4), les nitrates étant absorbés par les racines sous forme dissoute. Pour générer des stress indépendamment, un arrosage du couvert a eu lieu à chaque apport d'azote pour assurer son absorption sans restriction hydrique. Cette décorrélation semble avoir bien fonctionné ; en effet, l'environnement E5 est entré en stress hydrique autour du 17 avril ($ETR/ETM < 0,8$ sur cette variété moyenne) alors même qu'aucun décrochement particulier de l'INN n'est visible.

Un modèle statistique linéaire mixte $INN = E$, où INN est l'indice de nutrition azoté et E l'environnement, a été conçu afin de confirmer ces observations. Au vu de la répétition des prélèvements au cours du temps sur une même microparcelle, la dépendance entre les variables a été gérée en intégrant la répétition Rep comme variable aléatoire. Seuls les environnements E7 et E3 sont très significativement différents des autres (p -valeurs $< 0,01$) d'après un test Bonferroni de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Nos traitements expérimentaux ont bien permis de générer les stress azotés souhaités lors de la mise en place des couverts végétaux.

2 – Caractérisation des stress hydrique subis durant la saison de culture

Similairement à la caractérisation des stress azotés, la Figure 15 montre l'évolution des stress hydriques perçus par l'ensemble des traitements en utilisant l'indicateur de stress ETR/ETM . Ainsi, sont figurés les scénarios hydriques théoriques souhaités (Fig. 15A) et les indices de stress moyens réellement subis par les couverts en cours de culture (Fig. 15B). Le modèle ETR/ETM utilisé pour la Figure 2B considère que la RFU correspond à 50% de la RU. Ce modèle simule l' ETR/ETM de chaque variété en fonction de sa précocité c'est-à-dire son climat perçu, et de la mise en place de son LAI à savoir sa surface évaporante ; la Figure 2B montre la moyenne par traitement de l' ETR/ETM pour toutes les variétés de l'essai.

Les traitements E5, E6 et E7 visaient à recréer respectivement les scénarios Gr.D, Gr.C et Gr.B, conçus antérieurement par Arvalis. D'après les moyennes par environnement, notre essai a globalement reproduit les *patterns* temporels de stress recherchés, mais différent quantitativement. L'intensité du pic de stress hydrique en E5 est néanmoins plus faible que prévu (indice de stress de 0,45 alors que 0,28 environ était attendu) alors que celui perçu par l'environnement E7 est plus important (indice de stress de 0,27 alors que 0,45 environ était attendu). Les autres environnements devaient rester à l'ETM, comme Gr.A, alors qu'un décrochage de l' ETR/ETM est observé 400°C.jours après la floraison. En effet, afin de ne pas trop retarder la date de récolte les irrigations ont été interrompues en fin de culture, créant un stress modéré impactant les différentes variétés de manière variable selon leur précocité.

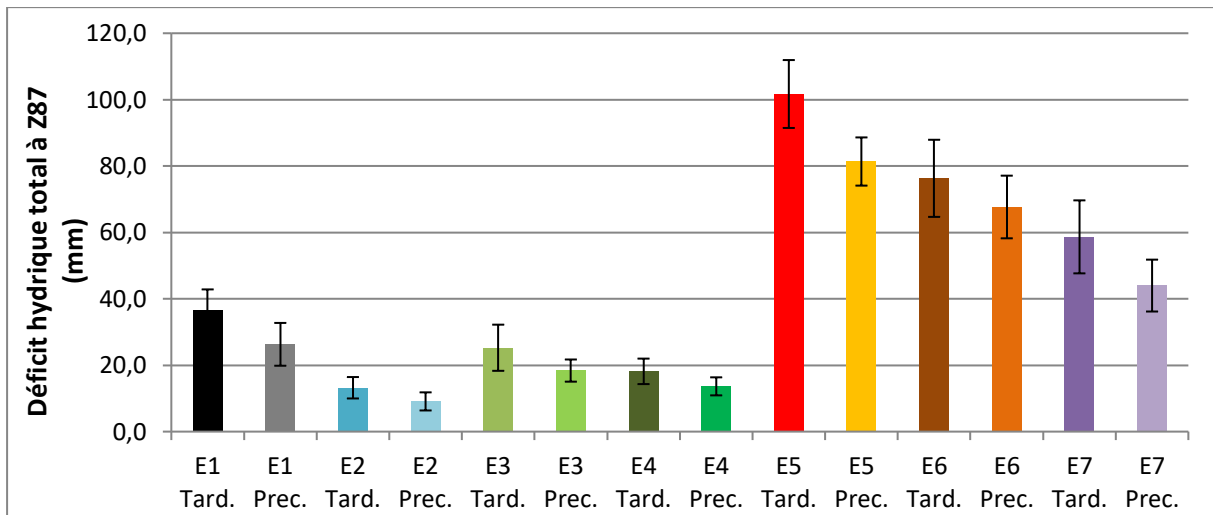


Figure 16 – Déficit hydrique total moyen cumulé à maturité par environnement et par groupe de précocité. Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types.

Tard. : Variétés tardives et Prec. : Variétés précoces.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

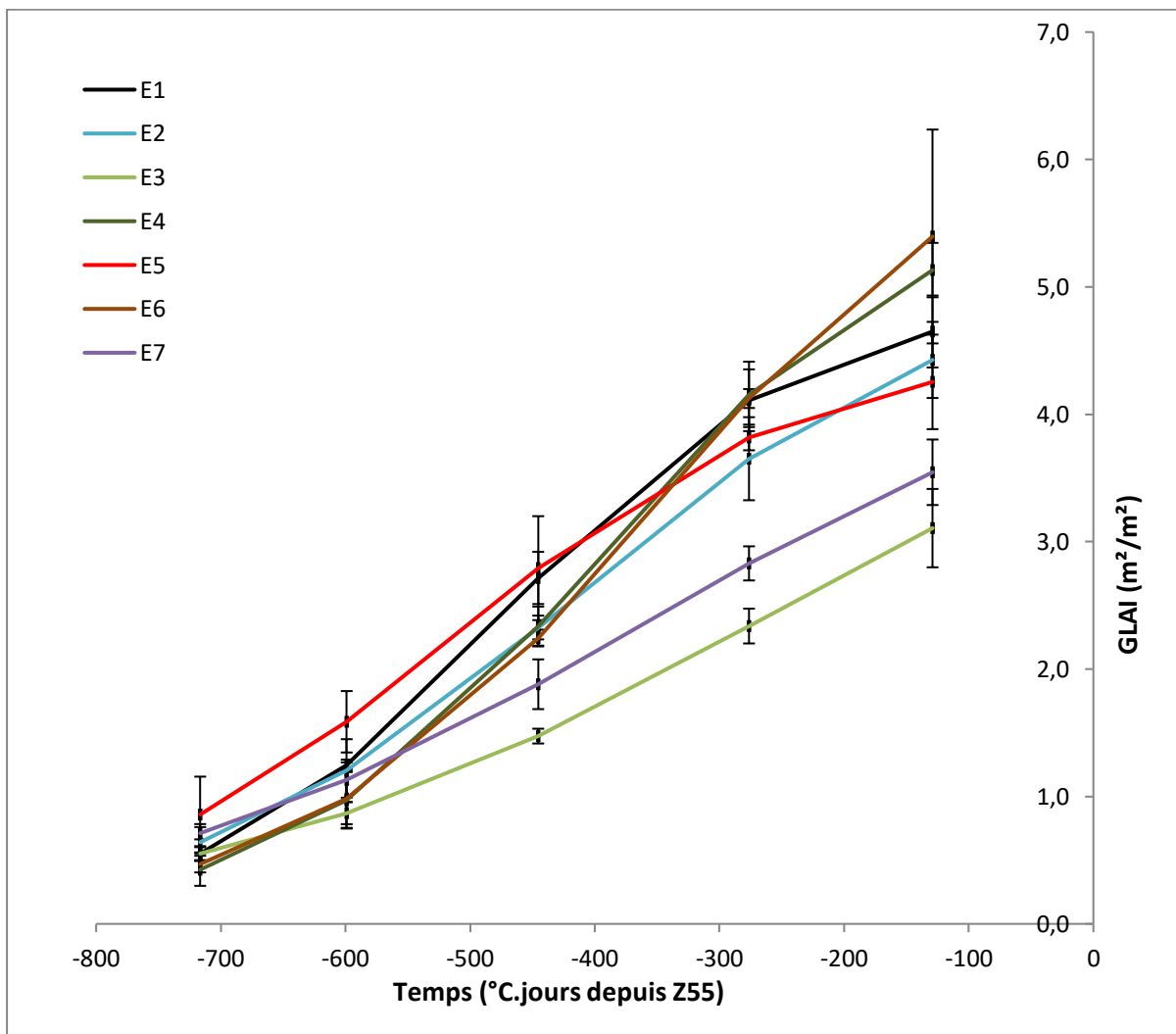


Figure 17 – Moyenne des ajustements logistiques du GLAI (m² feuille/m² sol) par environnement E sur la variété Rubisko. Les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

La Figure 16 décrit le déficit hydrique subi par les groupes de variétés précoces et tardives dans chaque environnement ; ce déficit est caractérisé sur la saison de culture par ETM-ETR. On constate que les variétés tardives sont exposées, du fait de leur phénologie, à un déficit plus important que les variétés précoces (différences en moyenne de $6,4 \pm 2,8$ mm pour les variétés à l'ETM et de $14,5 \pm 5,9$ mm pour les variétés en stress hydrique). Dans les environnements E2, E3 et E4, les variétés tardives ont, en effet, été impactées, et principalement Lear (A), variété très tardive ; les indices de stress moyen des variétés tardives entre 400 et 700°C.jours dans les environnements E2, E3 et E4 sont respectivement de $0,83 \pm 0,17$, $0,68 \pm 0,22$ et $0,77 \pm 0,19$. De plus, l'ensemble des variétés de l'environnement témoin (E1) ont également été stressés. Ce résultat s'explique par les RU faible de l'environnement témoin par rapport aux autres environnements (cf. Annexe II). L'indice de stress est plus faible pour les variétés tardives ($0,60 \pm 0,25$) que précoces ($0,80 \pm 0,16$), avec encore une fois un impact important de la phénologie de Lear (A) sur l'amplitude du stress des variétés tardives.

L'analyse statistique du déficit total (ETR-ETM en mm ; Fig. 16) à maturité (*Def_Z87*) a été menée grâce au modèle complet $\log(Def_Z87) = Gen + E + Sdj_Epi + Gen:E + Gen:Sdj_Epi + E:Sdj_Epi$ avec *Gen* la variable génotypique, *E* la variable environnementale et *Sdj_Epi* la somme des degrés jours entre le semis et l'épiaison. Le modèle candidat retenu est le suivant : $\log(Def_Z87) = Gen + E + Sdj_Epi + Gen:E$ avec un $R^2=0,97$. Tout d'abord, la grande majorité de la variabilité s'explique uniquement par celle de l'environnement *E* ($R^2=0,90$), du fait des traitements qui imposent un stress hydrique – ou non – à des périodes clés des cultures. Ainsi, les différents environnements ont effectivement bien permis d'imposer des stress hydriques différenciés : tous les environnements sont statistiquement différents entre eux (test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%).

Les environnements à l'ETM, ont été exposés à un déficit hydrique total sur la saison de $20,1 \pm 9,5$ mm en moyenne, ce qui reste très modéré. Pour l'environnement E5, le déficit hydrique a atteint $91,5 \pm 13,53$ mm de moyenne voire même plus de 100 mm pour les variétés tardives, ce qui correspond à un stress intense. Enfin, les environnements E6 et E7 se différencient par leur déficit hydrique perçu, $72,8 \pm 11,6$ mm et $51,3 \pm 12,0$ mm en moyenne respectivement ; cela montre que le stress azoté précoce appliqué en E7 a permis de réduire l'intensité du stress hydrique subi, et par conséquent le déficit hydrique total de 29,5% en moyenne (Fig. 3). Par ailleurs, la significativité de la variable *Sdj_Epi* (p -valeur $< 0,01$) montre bien que les stress hydriques ont eu un impact significativement différent selon les variétés en raison du stade de développement auquel les variétés ont été exposées au stress. Enfin, la significativité de *Gen* (p -valeur $< 0,01$) montre que les génotypes ont des caractéristiques propres de réponse au stress hydrique voire de minimisation de son impact.

La littérature (cf. I 2- 2.2) souligne que les stress à la floraison sont les plus préjudiciables pour le rendement. Nous avons donc plus particulièrement regardé l'indice de stress des variétés tardives et précoces à la floraison dans les différents environnements ; ainsi toutes les variétés de E5 ont subi un stress hydrique à floraison – indice de stress moyen de $0,59 \pm 0,05$ pour les tardives $0,82 \pm 0,02$ pour les précoces – et toutes les variétés tardives de E6 avec un indice de stress moyen de $0,65 \pm 0,09$ à la floraison.

II – Mise en place du couvert végétal

1 – Mise en place des structures en cours de montaison

Au cours de la montaison, les structures foliaires se mettent progressivement en place, ce qui conduit à une augmentation progressive du GLAI (m^2 feuille/ m^2 sol).

La Figure 17 présente la variation au cours du temps du GLAI d'après nos prélèvements sur des microparcelles de bordure (variété Rubisko) en fonction de l'environnement. Le stress azoté précoce (traitement E3 et E7) induit un accroissement plus lent du GLAI ; en effet, le manque d'azote réduit le tallage, donc le nombre de brins, et par conséquent le GLAI.

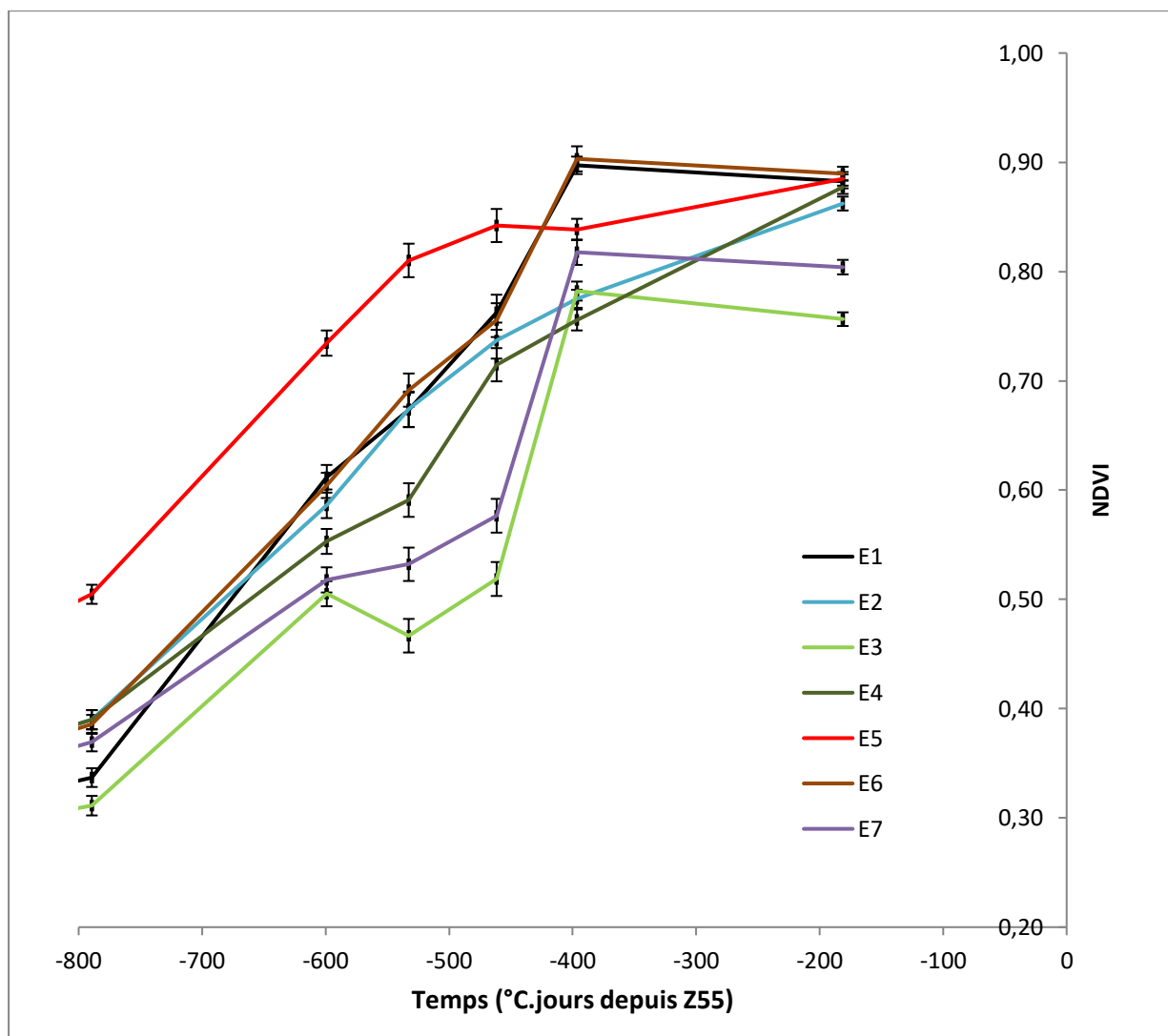


Figure 18 – Médiane des NDVI de l'ensemble des microparcelles d'un environnement E donné au cours du temps. Les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

Tableau 5 – Moyenne des NDVI en fonction de la variété durant la montaison (26/02 au 02/05) et groupes d'appartenance issus d'un test Bonferroni de comparaison deux à deux (seuil de 5%). Deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distinctes.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock

Variété	A	B	C	D	E	F	G	H
Moyenne de NDVI ± erreurs standards	0,69±0,02	0,66±0,02	0,68±0,02	0,71±0,02	0,59±0,02	0,61±0,01	0,69±0,02	0,67±0,01
Groupes	bde	e	cde	a	g	f	abc	e

D'autre part, le traitement E5 est responsable d'un stress hydrique précoce, ressenti par la variété Rubisko autour de $-360^{\circ}\text{C}\cdot\text{jours}$ avant Z55 d'après le modèle ETR/ETM utilisé pour piloter l'irrigation de l'essai ; ce qui est visible grâce à la rupture de pente du GLAI à partir de cette période. Le traitement E5 présente aussi un GLAI supérieur en sortie d'hiver, ce qui n'était pas prévu. Cela s'explique par une surfertilisation précoce : le reliquat d'azote en sortie d'hiver s'est avéré environ deux fois supérieur aux autres environnements sur ces parcelles, ce qui n'a été compensé que progressivement par le plan de fertilisation.

Le modèle statistique linéaire mixte $\log(\text{GLAI}) = E$ intégrant la répétition des prélèvements *Num* comme variable aléatoire a montré que l'environnement *E* a un impact très significatif sur le GLAI du couvert ($p\text{-valeur} < 0,01$). Un test Bonferroni de comparaison deux à deux (seuil 5%) a pu distinguer E5 et E3 ($p\text{-valeur} = 0,03$), c'est-à-dire le traitement surfertilisé et un traitement en stress azoté précoce.

Les mesures de télédétection disponibles permettent déjà d'établir une courbe de NDVI au cours du temps lors de la montaison des couverts. La Figure 18 montre l'évolution temporelle du NDVI des couverts en fonction de l'environnement. Il s'agit sur cette figure de la moyenne des variétés d'intérêt, et non de la variété de bordure, Rubisko. A partir d'une valeur initiale identique à la levée, on observe une augmentation de NDVI pour le traitement E5 : les couverts deviennent donc plus denses, avec un LAI plus important en sortie d'hiver. On retrouve donc l'observation déduite des prélèvements sur Rubisko et qu'on avait attribuée à une surfertilisation initiale. Cette avance est ensuite rattrapée avec une rupture de pente vers $320^{\circ}\text{C}\cdot\text{jours}$ avant épiaison, c'est-à-dire lorsque cet environnement rentre en stress hydrique pour la moyenne des variétés. *A contrario*, le stress azoté précoce (traitements E3 et E7) conduit à un accroissement de NDVI plus lent que les autres environnements : les couverts sont moins denses puisque la carence en nutriments limite le développement.

Contrairement aux mesures de GLAI, les mesures de NDVI semblent rattraper leur retard en fin de montaison. C'est une limite connue du NDVI : cet indicateur n'est pas linéaire, mais sature aux valeurs élevées de GLAI ; c'est pourquoi il est moins fiable en fin de montaison.

L'analyse statistique du NDVI lors de la montaison a été menée grâce au modèle mixte complet suivant : $\text{NDVI} = \text{Gen} + E + \text{Sdj_Epi} + \text{Gen:E} + \text{Gen:Sdj_Epi} + E:\text{Sdj_Epi}$ en intégrant le numéro de la mesure *Num* comme variable aléatoire. Le modèle candidat $\text{NDVI} = \text{Gen} + E$ a été retenu comme le plus parcimonieux (AIC le plus faible). La significativité de *E* ($p\text{-valeur} < 0,01$) montre bien que les traitements induisent des réponses différenciées des couverts auxquelles la télédétection est bien sensible. L'ensemble des environnements sont très significativement distincts ($p\text{-valeur} < 0,01$), d'après un test Bonferroni de comparaison deux à deux effectué sur les six dernières dates de mesures – jeu de données complet. Par ailleurs, le génotype des variétés intervient aussi en induisant des couverts plus ou moins denses (significativité de *Gen* avec $p\text{-valeur} < 0,01$). Le Tableau 5 présente les résultats de comparaison deux à deux des NDVI par variété (test Bonferroni) et montre la complexité d'interprétation des résultats de télédétection lié à la formation de groupes de variétés complexes qui se recoupent partiellement. D'après les résultats de NDVI (Tab. 5), la variété E donne le couvert le moins dense et les variétés G et A les couverts les plus denses.

Rubisko étant une variété moyenne comprise entre les deux groupes de précocité des variétés de l'essai, il est possible de faire l'hypothèse que ses caractéristiques correspondent à la moyenne de l'ensemble des variétés de l'essai. Autrement dit, le GLAI de Rubisko lors de la montaison est représentatif de la moyenne des GLAI des variétés de l'essai, et réciproquement, la médiane des NDVI de l'ensemble des variétés de l'essai est représentative du NDVI de Rubisko. Néanmoins, les données disponibles ne permettent pas actuellement de valider cette hypothèse avec certitude. En supposant cette hypothèse correcte, il est possible de mettre en parallèle les Figures 4 et 5, qui tendent toutes deux aux mêmes conclusions sur l'impact de l'environnement *E* sur la mise en place du couvert. Par contre, le nombre de degrés de liberté est beaucoup plus important en télédétection puisque la technique permet d'observer un grand nombre de parcelles, si bien que les tests statistiques ont un haut degré de signification.

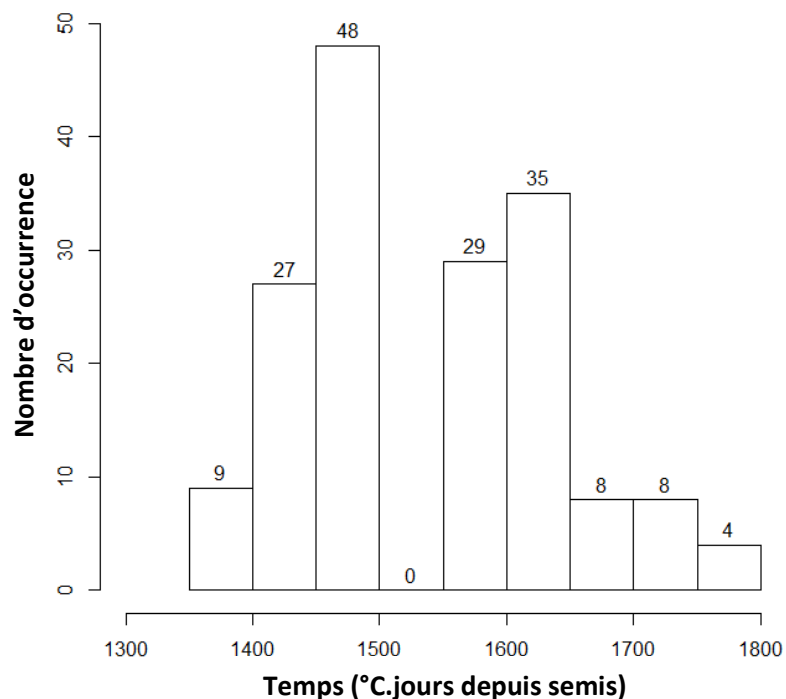


Figure 19 – Répartition au cours du temps des dates d'épiaison (Z55) de l'ensemble des combinaisons G×E de l'essai

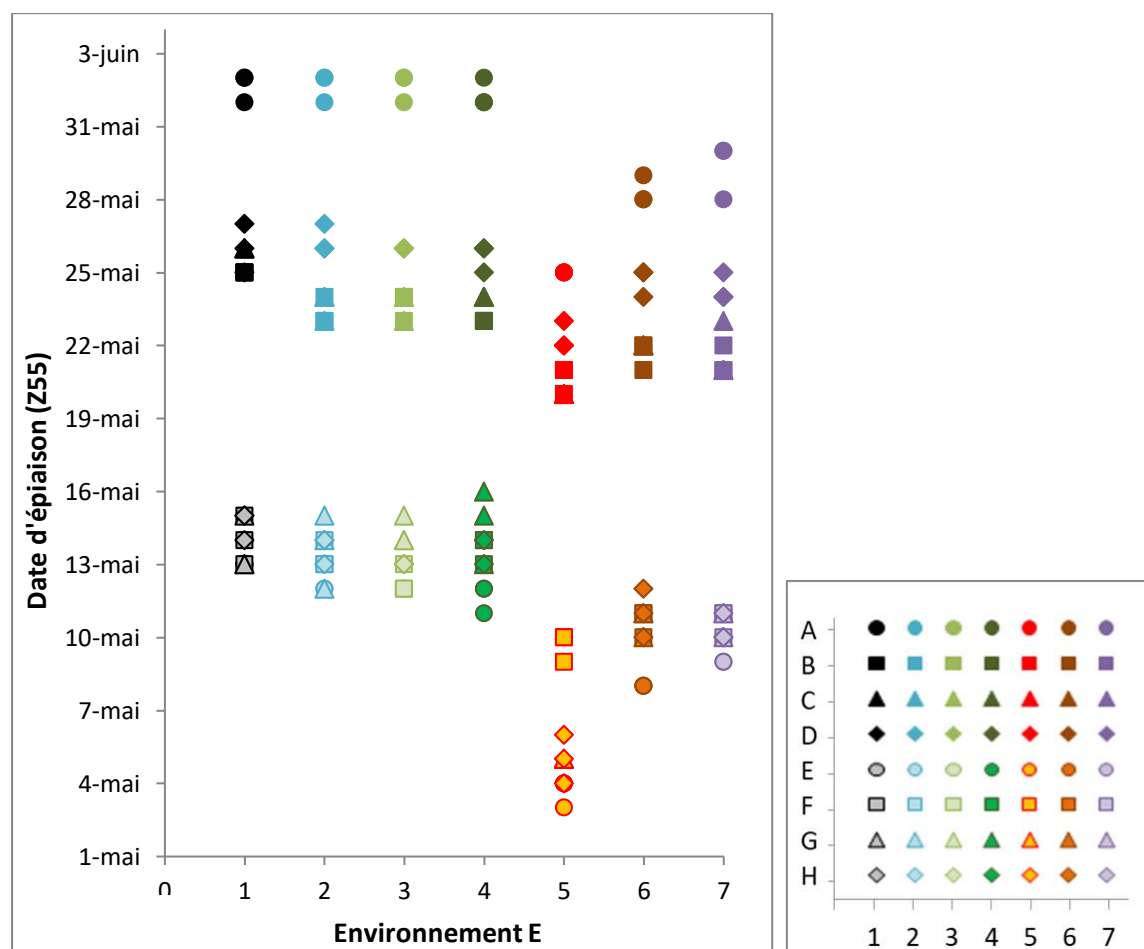


Figure 20 – Date d'épiaison des combinaisons G×E en fonction du génotype et de l'environnement
 E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.
 A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

2 – Description des couverts au stade épiaison

La Figure 19 présente la répartition temporelle des dates d'épiaison (Z_{55}) des combinaisons $G \times E$. La bimodalité de l'histogramme correspond aux deux groupes de précocités initiaux puisque les épiaisons des variétés précoces sont comprises entre 1369 et 1488°C.jours depuis le semis contre 1551 et 1769°C.jours pour les variétés tardives. Cependant, l'étalement très important des dates d'épiaison à l'intérieur de chaque groupe de précocité montre également un impact des combinaisons $G \times E$. L'analyse de la somme des degrés jours entre le semis et l'épiaison par le modèle linéaire $Sdj_Epi = Gen + E + Gen:E$ ($R^2=0,99$) confirme cette hypothèse avec la significativité des trois variables explicatives (p -valeurs $< 0,01$). Un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux (seuil 5%) a permis d'établir les groupes d'environnements suivants : (a) E1, (b) E2, E3 et E4, (c) E6 et E7 et (d) E5. Le traitement le plus précoce est l'environnement E5 subissant un stress hydrique précoce (Z_{55} à 1487 ± 98 °C.jours en moyenne), suivi par les traitements E6 et E7 qui présentent des stress hydriques tardifs (Z_{55} à 1523 ± 95 °C.jours en moyenne) puis les traitements à l'ETM (E1 à E4). Les stress azotés ne semblent donc pas affecter la date d'épiaison dans notre essai. Curieusement, l'environnement témoin E1 se distingue par un léger retard de la date d'épiaison par rapport aux autres traitements à l'ETM (11°C.jours en moyenne). Or, comme la septoriose ne s'est pas encore développée en E2 (94% de surface verte, semblable au 95% du témoin E1), cet environnement peut être considéré comme un témoin. De même, le stress azoté tardif en E4 ne peut pas avoir de conséquence importante à cette date. Il semble donc plus probable que E1 se distingue, ce qui pourrait encore une fois s'expliquer par la variabilité locale du sol dans cet environnement.

D'autre part, les groupes de génotypes (a) A, (b) D, (c) B et C, (d) F, G et H et (e) E ont été distingués comme significativement différents par ce même type de test. Ces groupes correspondent parfaitement aux notations de la précocité d'épiaison des variétés sélectionnées (cf. Matériel et Méthodes, I- 1- 1.1). Ces mêmes résultats peuvent être observés Figure 20 qui présente les dates d'épiaison en fonction du génotype et de l'environnement.

Afin de caractériser les couverts, nous étudions plusieurs paramètres clés pour décrire leur variabilité. Le nombre d'épis est une composante du rendement précocement mise en place, et par conséquent, un critère fondamental pour caractériser les combinaisons $G \times E$. Tout d'abord, un modèle linéaire $NE_m2 = Gen \times E$ a été utilisé pour décrire la densité du nombre d'épis (NE_m2) en fonction du génotype et de l'environnement et montre que les deux variables explicatives sont significatives : p -valeurs $< 0,01$ pour les variables et p -valeur = 0,03 pour leur interaction ($R^2=0,26$). Tout d'abord, un test de Newman-Keuls de comparaison deux à deux a permis d'établir deux groupes d'environnements : (a) E1, E2, E4, E5, E6 et (b) E3 et E7, significativement très différents. Ainsi, les deux traitements du groupe (b) ayant subi un stress azoté précoce (E3 et E7) ont une densité en épis plus faible que les autres environnements dont le stress n'est pas encore effectif – stress tardif post-épiaison (E1 à E4). Le stress hydrique précoce (traitement E5) ne semble pas avoir d'influence sur le nombre d'épis produit par m^2 puisque ce traitement appartient aussi au groupe (a). Il faut néanmoins garder à l'esprit que ce traitement a été surfertilisé en hiver, ce qui pourrait avoir compensé l'impact du stress hydrique qui ne se met en place qu'à mi-montaison. D'autre part, des groupes de variétés ont pu être déterminés grâce à ce même type de test et les résultats sont présentés en Tableau 6. La variabilité importante entre les variétés les moins denses – groupe (d) – et les plus denses – groupe (a) – montre *a priori* le potentiel de rendement variable entre les différentes variétés. Aucun effet précocité n'est visible : en effet, les variétés les plus denses sont tardives mais Lear (A), variété la plus tardive, est aussi très peu dense.

La biomasse des couverts est un deuxième critère qui permet de caractériser les peuplements. Pour des raisons pratiques, les prélèvements des placettes n'ont pas été effectués exactement à la date de Z_{55} , mais autour de celle-ci, en général entre Z_{53} et Z_{57} . Cette contrainte a des conséquences importantes sur la biomasse puisque la biomasse du couvert augmente rapidement à ce stade. Pour éliminer l'effet de la densité, la corrélation entre MS_brin , la masse sèche par brin, et Sdj_P , la somme des degrés jours d'écart entre la date du prélèvement et la date d'épiaison réelle, a été observée. Elle est significative, mais assez faible ($R^2=0,18$), à cause d'un effet important des génotypes.

Tableau 6 – Moyennes du NE/m² par variété et groupes d'appartenance issus d'un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distinctes.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

Variété	A	B	C	D	E	F	G	H
NE_m2 ± erreurs standards	522±21	577±17	495±16	593±16	542±12	545±15	528±13	490±15
Groupes	cd	ab	d	a	bc	bc	cd	d

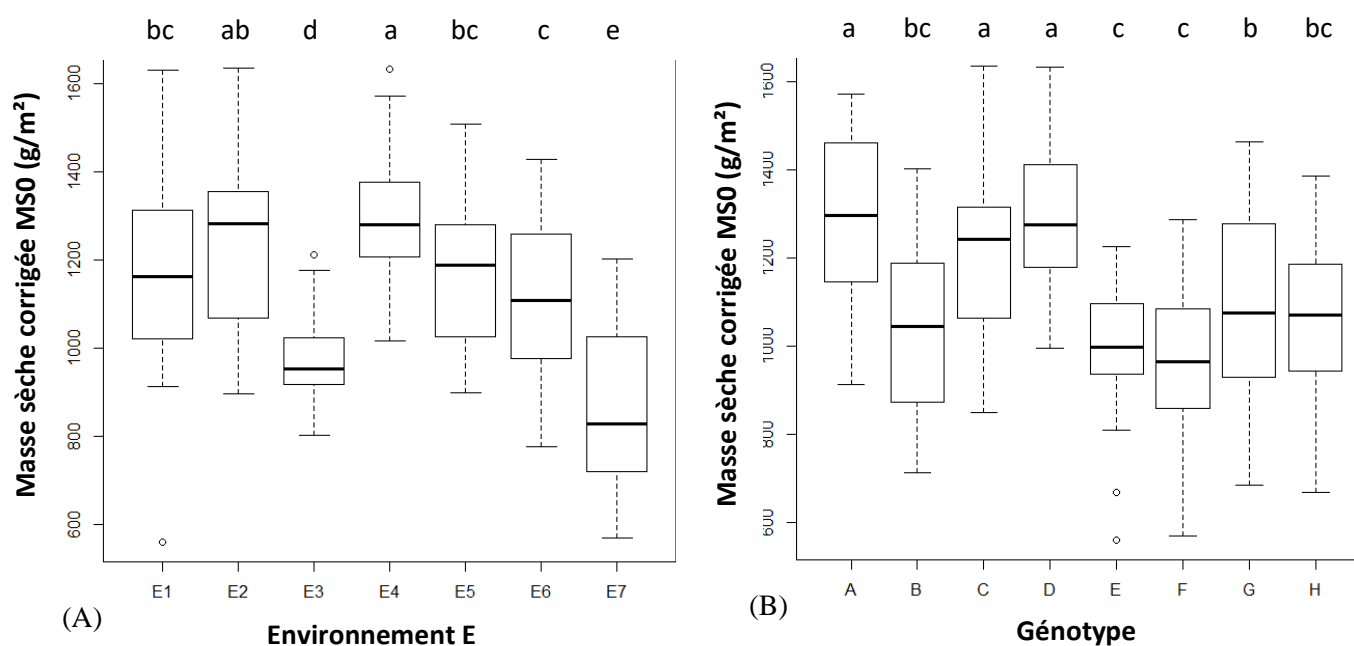


Figure 21 – Boîtes à moustaches des répartitions des masses sèches corrigées MS0 à l'épiaison en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes d'appartenance issus d'un test Neuman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux environnements ou deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distincts.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

On souhaite donc, grâce à un modèle, corriger la masse sèche au prélèvement par la masse théorique MS0 exactement à Z55 avec un modèle linéaire sans interaction. Le modèle complet $MS_{brin} = Gen + E + Sdj_P$ est évalué et réduit au modèle candidat $MS_{brin} = Gen + Sdj_P$ ($R^2=0,79$). Les coefficients évalués par le modèle permettent de construire la formule de correction suivante :

$$MS0 = 0,0031754 \times Sdj_P + \left. \begin{array}{l} \text{si } A : 2,3042 \\ \text{si } B : 1,6299 \\ \text{si } C : 2,1211 \\ \text{si } D : 1,6676 \\ \text{si } E : 1,6356 \\ \text{si } F : 1,5389 \\ \text{si } G : 1,9844 \\ \text{si } H : 1,9716 \end{array} \right\} \text{donnant la masse sèche théorique à Z55 pour chaque}$$

génotype. En pratique, la vitesse de croissance retenue, indépendante de *Gen* et *E* d'après le modèle, a permis de corriger les valeurs de MS_{brin} à la date du prélèvement pour obtenir la masse sèche MS0, estimation à Z55 exactement.

Il est ensuite possible de faire une analyse statistique de la biomasse corrigée à l'épiaison MS0 avec le modèle complet $MS0 = Gen + E + Sdj_Epi + Gen:E + Gen:Sdj_Epi + E:Sdj_Epi$. Le modèle candidat retenu est $MS0 = Gen + E + Sdj_Epi$ avec un $R^2=0,66$. La significativité de *E* (p-valeur<0,01) montre que les environnements ont bien permis de créer de la variabilité de biomasse entre les traitements et celle de *Gen* (p-valeur<0,01) que les différents génotypes ont des caractéristiques propres définissant leur densité de couvert. Par ailleurs, plus l'épiaison de la variété est précoce, plus sa biomasse est faible – significativité de *Sdj_Epi* avec p-valeur<0,01. Le dernier apport d'azote ayant eu lieu le 29 avril, c'est-à-dire juste avant l'épiaison, plus la variété est tardive, plus elle aura eu le temps d'assimiler cet apport avant son épiaison, ce qui explique probablement la corrélation entre MS0 et *Sdj_Epi* ($R^2=0,19$). La Figure 21 présente les boîtes à moustaches des répartitions des masses sèches corrigées MS0 à l'épiaison en fonction de l'environnement et du génotype.

La Figure 21A établit des groupes par environnement grâce à un test de Newman-Keuls. Seuls les environnements E3 et E7 sont complètement distincts des autres environnements. Le stress azoté précoce en E3 est responsable d'une diminution de biomasse en lien avec les carences nutritionnelles (-20,8% en moyenne par rapport au témoin E1). De même, la conjonction du stress azoté précoce et du début de stress hydrique en E7 est responsable d'une diminution de biomasse encore plus marquée (-27,9% en moyenne par rapport au témoin E1). L'impact des apports de fertilisation azotée est donc bien visible sur la biomasse des variétés à l'épiaison. Contrairement à ce qui pouvait être attendu, le témoin pose une nouvelle fois problème : il n'appartient pas au groupe (a) des biomasses les plus élevées – traitements avec stress post-épiaison – et il n'est pas statistiquement différent du groupe (b) et (c) aux biomasses intermédiaires à cause de stress hydrique (E5 et E6) ou cryptogamique (E2). Ce résultat témoigne des faibles RU de l'environnement E1 d'où résulte une difficulté de gestion de l'irrigation en conséquence et des stress hydrique légers subis en cours de saison de culture. L'impact de ce stress est cependant à nuancer, sachant qu'une faible intensité de stress peut ne causer aucun impact sur le développement et la phénologie ; ce qui est probablement le cas dans notre expérimentation à ce stade. La question de la validité de ce témoin se pose et sera discutée dans la section suivante. Enfin, malgré le stress hydrique précoce, le traitement E5 arrive à maintenir une biomasse élevée, non statistiquement différente du groupe (b) ; la surfertilisation initiale semble bien avoir compensé l'impact du stress hydrique à partir de mi-montaison.

Des groupes par génotypes ont été établis grâce à ce même type de test et sont présentés Figure 21B. Le groupe (c) correspond aux MS0 les plus faibles ($912 \pm 168 \text{g/m}^2$ de moyenne) mais aussi aux variétés précoces ; le groupe (a) avec les variétés A, C et D, toutes trois tardives, possède les biomasses les plus élevées ($1092 \pm 174 \text{g/m}^2$ de moyenne). Il est somme toute assez logique que les variétés plus tardives aient le temps d'accumuler plus de biomasse quand survient leur épiaison, notamment en lien avec le temps d'assimilation du dernier apport azoté. Cependant la variété B (RGT Cyclo), de faible MS0 bien que tardive s'oppose à cette tendance générale.

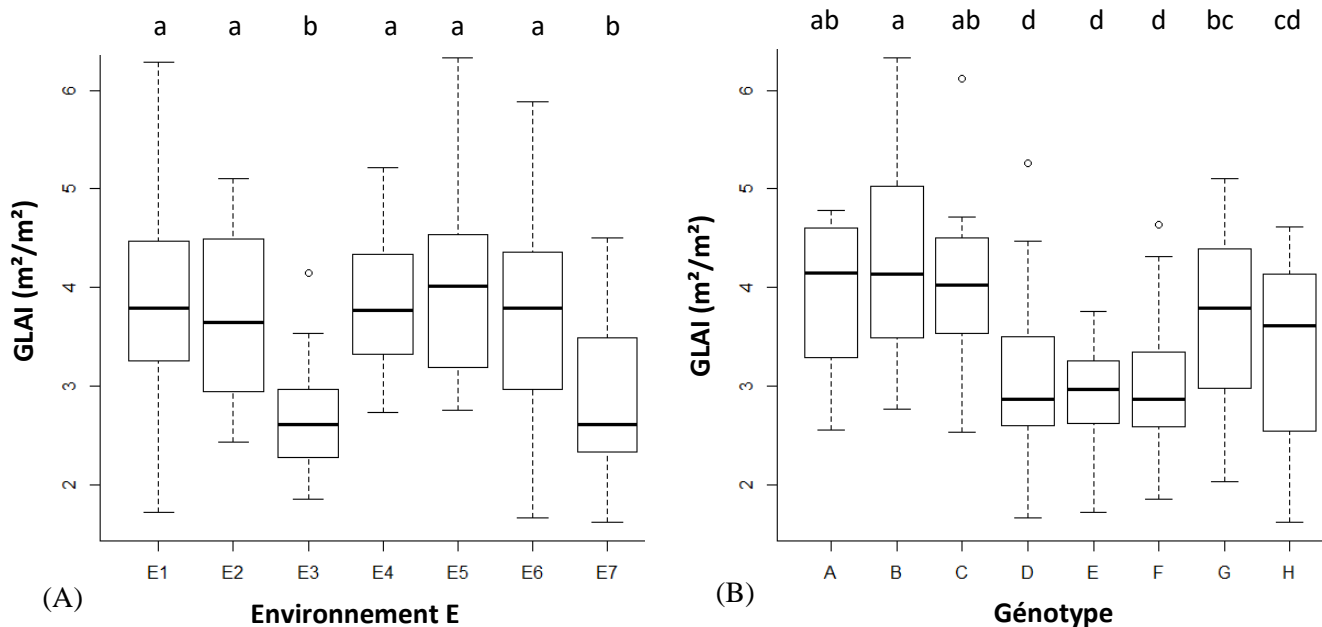


Figure 22 – Boîtes à moustaches des répartitions des GLAI (m^2/m^2) à l'épiaison en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes d'appartenance issus d'un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux environnements ou deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distincts.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Anancy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

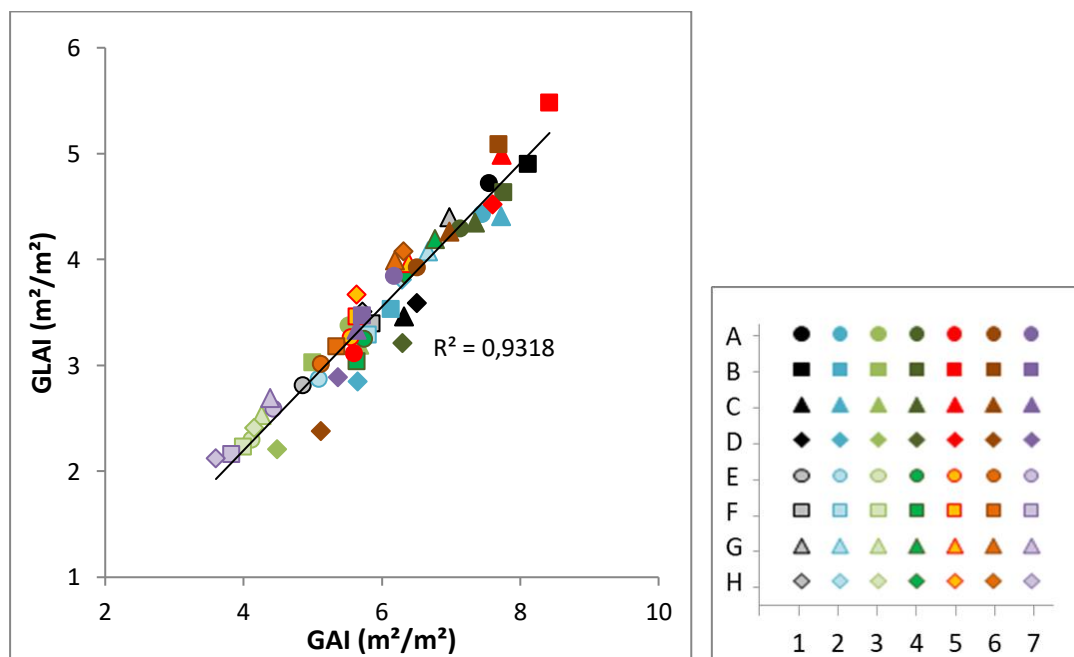


Figure 23 – Corrélation entre le GLAI (m^2/m^2) et le GAI (m^2/m^2) à l'épiaison (Z55) en fonction du génotype et de l'environnement considéré.

1 : Témoin non stressé, 2 : Stress septoriose, 3 : Stress azoté précoce, 4 : Stress azoté tardif, 5 : Stress hydrique précoce, 6 : Stress hydrique tardif et 7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Anancy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

A l'épiaison, la surface foliaire verte est maximale puisque toutes les feuilles sont sorties et que la sénescence est encore faible dans les strates supérieures, les plus larges. Il est possible de comparer les couverts grâce au GLAI ou *Green Leaf Area Index*. La Figure 22 présente les boîtes à moustaches du GLAI en fonction de l'environnement (Fig. 22A) et du génotype (Fig. 22B), ainsi que les groupes de significativité issu de tests Newman-Keuls de comparaison deux à deux (seuil de 5%). L'analyse statistique est menée pour estimer l'effet de l'environnement, du génotype et de la précocité grâce au modèle linéaire complet $GLAI = Gen + E + Sdj_Epi + Gen:E + Gen:Sdj_Epi + E:Sdj_Epi$ réduit au modèle candidat suivant $GLAI = Gen + E + Gen:E$ ($R^2=0,57$). Tout d'abord, à la fois l'environnement E et le génotype Gen ont un impact très significatif sur le développement de la surface foliaire verte des couverts puisque leurs p-valeurs sont inférieures à 0,01. De plus, la précocité est complètement prise en compte par l'interaction $Gen:E$ (p-valeur=0,02) : les couverts les plus précoces ont un GLAI plus faible que les couverts tardifs.

Les traitements environnementaux avec un stress azoté précoce (E3 et E7) appartiennent au groupe (b) et ont un GLAI plus faible de 27,6% que les autres environnements en moyenne (Fig. 22A). Ces derniers appartiennent au groupe (a) et n'ont pas encore subi de stress, à l'exception de E5 dont le GLAI se maintient probablement dans le groupe grâce à la surfertilisation initiale. De plus, l'interaction $Gen:E$ est majoritairement significative dans l'environnement E5 : la différence liée à E5 est proportionnellement supérieure et plus significative pour les variétés précoces (E, F et H) que tardives (B, C et D).

Par ailleurs, en moyenne \pm erreurs standards, les variétés tardives ont un GLAI plus élevé que les variétés précoces (Fig. 22B) : $3,8 \pm 0,1$ m²/m² pour les tardives contre $3,2 \pm 0,1$ m²/m² pour les précoces. Cette différence pourrait là encore s'expliquer par l'écart à la date du dernier apport azoté, que les variétés précoces ont plus eu le temps d'assimiler à la date d'épiaison. Certaines variétés se détachent de cet ensemble global. La variété D (Soverdo CS), pourtant tardive, à un GLAI semblable à la majorité des variétés précoces ; cette variété présente donc une surface foliaire plus faible que les autres variétés tardives (-19,5%). De plus, les deux variétés hybrides (G et H), ont un GLAI plus important que les autres variétés précoces, témoignant d'une surface foliaire plus importante (+17,1%). Les génotypes ont donc bien des caractéristiques propres influençant le développement de la surface verte foliaire.

Il existe une très forte corrélation ($R^2=0,93$) entre le GLAI – surface des limbes verts – et le GAI – surface de tous les organes verts. Toutefois, la Figure 23, qui présente cette corrélation en fonction du génotype et de l'environnement, indique que la relation n'est pas proportionnelle, si bien que le rapport GAI/GLAI diminue avec la taille des couverts. Autrement dit, les couverts peu denses investissent plus en feuilles et moins en tiges et épis. Même en tenant compte de cet effet, les environnements stressants (E3, E5, E6 et E7) présentent un GAI un peu plus faible que les autres ($5,6 \pm 1,5$ m²/m² contre $6,5 \pm 1,2$ m²/m² pour les environnements non stressants). Inversement, les variétés hybrides (G et H) semblent avoir particulièrement investi dans leurs feuilles, contrairement aux variétés C (Annecy) et D (Soverdo CS) (GAI/GLAI de 1,8 et 1,6 réciproquement).

Afin d'affiner l'étude de l'efficacité du couvert végétal, la répartition de la surface verte entre les feuilles est étudiée. La Figure 24 représente la répartition du LAI entre strates (F1 à F5), selon (A) l'environnement et (B) le génotype. La F2 correspond toujours à la strate la plus large, mais aussi la moins variable : $0,9 \pm 0,2$ m²/m², suivie des F1 et F3 ($0,8 \pm 0,2$ m²/m² chacune) ; les feuilles du bas sont nettement moins importantes ($0,5$ et $0,4$ m²/m² respectivement).

L'ensemble des environnements ayant subis un stress hydrique (E5, E6 et E7) présentent une architecture du couvert qui leur est propre. La surfertilisation initiale de l'environnement E5 est responsable d'une augmentation de la surface verte de la F4 et la F5 (+23,1% par rapport aux autres traitements) puis une adaptation des couverts au stress hydrique à mi-montaison est observée avec une diminution de la taille de la F1 (-22,5% par rapport aux autres traitements). Cette adaptation est aussi visible pour E6 et E7, subissant un stress hydrique tardif : la diminution relative de la taille de la F1 par rapport à la F2 est bien plus importante (-12,2% contre -5,7% pour les traitements à l'ETM).

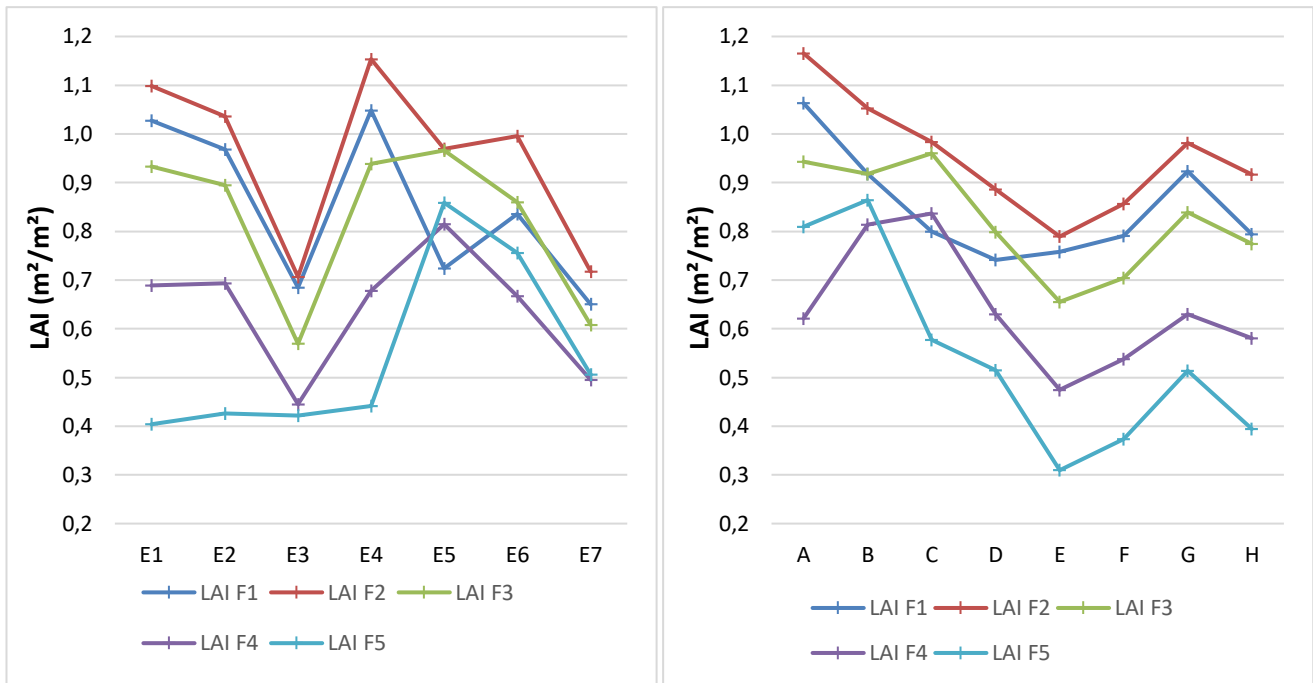


Figure 24 – Répartition du LAI entre strates (F1 à F5), selon (A) l’environnement et (B) le génotype.
 E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.
 A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

Tableau 7 – Moyennes de l’AUPC de la concentration en chlorophylle [Chl] de la F1 par variété et groupes d’appartenance issus d’un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distinctes.
 A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

Variété	A	B	C	D	E	F	G	H
AUPC [Chl] F1 ± écarts-types	20±2	22±2	25±3	20±3	26±2	25±2	28±2	27±3
Groupes	a	b	c	a	cde	cd	e	de

D'autre part, les environnements E3 et E7 qui ont subi un stress azoté précoce développent de petites feuilles supérieures. Sous E7, qui a subi un stress azoté puis hydrique, les strates inférieures représentent 32% du GLAI contre 22% sous E1, le témoin. On peut s'attendre à ce que les couverts sous E7 soient plus économes en eau, mais aussi moins efficaces en photosynthèse.

Par ailleurs, l'ensemble des variétés, sauf C (Annecy), présentent toutes la même importance relative des feuilles dans le LAI : $F2 > F1 > F3 > F4$. Annecy présente une architecture donnant une importance supérieure aux feuilles F3 et F4, ce qui semble être une architecture moins efficace, puisque les feuilles F1 et F2 sont celles qui captent la majorité de la lumière du couvert (Bancal *et al.*, 2007). Cependant, si Annecy avait des feuilles plus dressées, elle pourrait laisser d'avantage pénétrer la lumière vers les strates inférieures. Nous n'avons pas de données de port foliaire, mais la comparaison des mesures de télédétection (donc d'interception de la lumière) avec celle de GLAI pourrait permettre à terme de conclure.

Comme précisé précédemment, les LAI de la F2 et de la F3 sont assez peu variables, les traitements modifiant soit la F1, soit les strates inférieures. L'indicateur possible de l'efficacité du couvert, %F1, pourcentage du GLAI au niveau de la feuille F1, a donc été étudié. Le modèle complet $\%F1 = Gen + E + Sdj_Epi + Gen:E + Gen:Sdj_Epi + E:Sdj_Epi$ se réduit au modèle candidat $\%F1 = Gen + E + Gen:E$ (p -valeurs $< 0,01$) avec un $R^2=0,75$. L'établissement de groupes par un test Newman-Keuls (seuil 5%) montre que l'environnement E5, appartenant au groupe (d), présente les couverts *a priori* les moins efficaces, suivi par E7 et E6 du groupe (c) puis E3 du groupe (b). Les environnements E1 et E2 (ab), et E4 (a) sont les plus efficaces. Le classement des géotypes s'établit comme suit : (a) A, E et F, (ab) G (b) D et H, (c) B et (d) C. Toutes les variétés précoces sont dans les deux groupes *a priori* les plus efficaces, ainsi que les deux hybrides. Cependant Lear, qui n'est pas un hybride et qui est la variété la plus tardive est aussi celle qui investit le plus dans sa F1 ! Enfin l'interaction $G \times E$, bien que très significative, semble liée à des cas particuliers. Par exemple, le classement très élevé de E4 provient seulement de la très haute performance de la variété F dans cet environnement.

L'objectif principal de l'essai était de créer de la variabilité grâce aux combinaisons $G \times E$, ce qui semble donc avoir été atteint à Z55.

III – Phénotypage du *stay-green*

1 – Teneur surfacique en chlorophylle lors de la sénescence

La concentration en chlorophylle est un bon indicateur de la sénescence des feuilles ; un suivi de la teneur surfacique en chlorophylle après l'épiaison permet donc d'évaluer la perte du « vert » foliaire et par conséquent, les capacités photosynthétiques. L'aire sous la courbe (AUPC) de décroissance des teneurs surfaciques après l'épiaison est calculée selon la procédure présentée dans Matériels et Méthodes (II- 1-). Elle permet d'obtenir valeur intégrative caractéristique du suivi de sénescence pour chaque combinaison $G \times E$. Les données de base ayant été acquises pour la F1 et la F2, l'étude statistique sera menée pour ces deux étages foliaires. Ces deux feuilles sont les plus importantes pour la photosynthèse, mais aussi les deux dernières à subir la sénescence – sénescence par étage.

Le jeu statistique ne possédant pas de répétition pour chaque combinaison $G \times E$, le modèle statistique ne possède pas d'interactions. Le modèle statistique linéaire complet de l'AUPC de la feuille F1 ($AUPC_F1$) est le suivant : $AUPC_F1 = Gen + E + Sdj_Epi$; le modèle candidat retenu est $AUPC_F1 = Gen + E$ ($R^2=0,83$). Il existe une grande variabilité génotypique de l'AUPC de la chlorophylle de la F1 (p -valeur $< 0,01$) visible dans le Tableau 7 présentant les moyennes de l'AUPC de la concentration en chlorophylle et les groupes issus d'un test Newman-Keuls. Les variétés tardives appartiennent toutes aux groupes (a), (b) et (c), avec de faibles AUPC (21 ± 3), *a contrario* des variétés précoces qui ont les AUPC les plus élevées (27 ± 3) – groupe (d) et (e).

Il existe d'ailleurs une corrélation linéaire simple entre la précocité de l'épiaison *Sdj_Epi* et l'AUPC de la F1 ($R^2=0,59$). Pourtant, quand on construit le modèle statistique complet, *Sdj_Epi* n'est pas significative : la corrélation entre la précocité et l'AUPC est sans doute complètement intégrée dans les deux autres variables explicatives *Gen* et *E*. En effet, L'environnement *E* explique aussi une partie de la diminution de la concentration en chlorophylle de la F1 (p -valeur $<0,01$). Le test Newman-Keuls de comparaison deux à deux a permis de différencier les groupes statistiques suivant : (a) E1, E2, E3, E5, E6 et E7, présentant l'AUPC la plus élevée (25 ± 4) et (b) E4, possédant l'AUPC minimale (20 ± 4).

Deux hypothèses, non exclusives, peuvent expliquer l'effet du génotype sur l'AUPC : (1) les variétés précoces restent vertes plus longtemps (retard du point d'inflexion) et/ou (2) les variétés précoces ont un maximum initial de concentration en chlorophylle plus élevé.

On constate que l'AUPC de la F1 corrèle mieux au maximum initial en chlorophylle *M_F1* ($R^2=0,59$) qu'au point d'inflexion de la courbe *T_H_F1* ($R^2=0,37$). Les AUPC les plus élevées s'expliquent donc plutôt par une concentration initiale en chlorophylle plus importante que par un retard du point d'inflexion de la courbe ; c'est-à-dire plus par les conditions d'émergence de la F1 que par ses conditions de sénescence. Ainsi, les variétés précoces ont un maximum initial de concentration de chlorophylle de $44\pm 4 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ contre $39\pm 6 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ pour les variétés tardives. De même, elles possèdent un point d'inflexion retardé : $668\pm 50^\circ\text{C.jours}$ depuis épiaison contre $594\pm 58^\circ\text{C.jours}$ depuis épiaison pour les variétés tardives. Il est important de noter que les environnements ayant subis un stress hydrique sans limitation de la disponibilité en azote (E5 et E6) ont un maximum en chlorophylle élevé ($46\pm 3 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ contre $40\pm 5 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ pour les autres environnements). Ces stress semblent donc être responsables d'une augmentation de la teneur surfacique de la chlorophylle, à mettre en relation avec la diminution du GLAI dans ces environnements.

Par ailleurs, l'environnement E4, subissant un stress azoté tardif, est responsable d'une forte diminution du maximum initial de chlorophylle – $33\pm 4 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ contre $43\pm 4 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ pour les traitements du groupe (a) mais un faible retard du point d'inflexion (environ $-1,2\%$). L'environnement E4 se différencie surtout parce que son dernier apport d'azote est manquant. Il semble donc que l'AUPC soit liée dans ce cas à la disponibilité en azote au moment de l'émission de la F1 : la carence induit une faible synthèse de chlorophylle et donc un maximum initial plus faible. Cependant, le dernier apport a eu lieu le 29 avril, c'est-à-dire autour de l'émergence de la F1 pour les variétés précoces, mais avant celle des tardives. Si cet apport différencie effectivement les variétés, alors le raisonnement fonctionne à l'envers de celui des environnements. En effet, les variétés tardives, qui ont pu bénéficier de ce dernier apport, se retrouvent avec moins de chlorophylle que les précoces ! Il faut remarquer que la chlorophylle a été mesurée par unité de surface foliaire, et que la précocité joue aussi sur la taille des feuilles. Il faudrait donc tout reprendre au niveau des plantes et du m^2 de surface au sol tout en contrôlant la représentativité des plantes dont la chlorophylle a été suivie, et les données manquent dans le cadre de ce rapport.

Comme pour la F1, l'AUPC de la teneur surfacique en chlorophylle de la F2 est sensible à *Gen* et *E*. Tout d'abord, l'environnement *E* explique une part de la variabilité de l'AUPC de la concentration en chlorophylle de la F2 (p -valeur $<0,01$) mais seul l'environnement E4, stress azoté tardif, est significativement distinct des autres d'après un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. L'environnement E4 possède en effet l'AUPC la plus faible ($20,5\pm 2,9$) alors que la moyenne des autres traitements est $23,7\pm 2,9$. Par ailleurs, les génotypes possèdent des caractéristiques propres de sénescence puisque *Gen* est significatif avec une p -valeur $<0,01$. Un test de Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5% établit les groupes de génotypes suivants : (a) A, avec l'AUPC de la concentration en chlorophylle la plus faible ($19,0\pm 2,3$), puis (b) B, D, E et F ($22,4\pm 1,9$) et enfin (c) C, G et H, présentant les AUPC les plus élevées ($25,9\pm 1,4$). L'effet de la précocité est visible au sein des groupes puisque la variété A (Lear) est la plus tardive – groupe (a) – alors que les variétés hybrides (G et H) sont les plus précoces – groupe (c). Néanmoins, la variété tardive C (Annecy) possède une AUPC élevée, semblable au groupe (c) des variétés hybrides et très précoces.

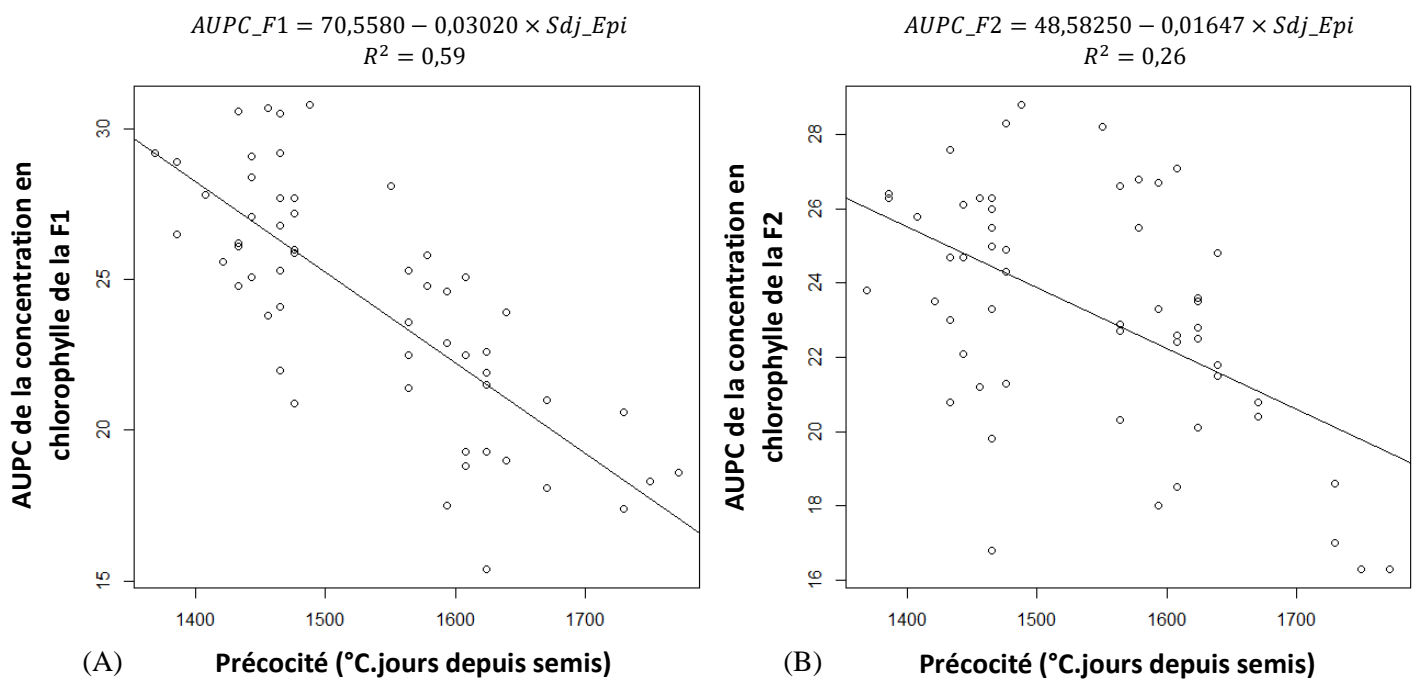


Figure 25 – Corrélation linéaire entre la précocité et l’AUPC de la concentration en chlorophylle de (A) la feuille F1 et (B) la feuille F2

Tableau 8 – Ensemble des prédicteurs candidats simples testés pour évaluer l’IFVI total du couvert et R^2 associé au modèle correspondant

Prédicteur candidat	R^2
IFVI de la F1 : <i>IFVI_F1</i>	$R^2=0,81$
IFVI de la F2 : <i>IFVI_F2</i>	$R^2=0,96$
IFVI de la F3 : <i>IFVI_F3</i>	$R^2=0,89$
IFVI de la F4 : <i>IFVI_F4</i>	$R^2=0,32$

Contrairement à celle de la F1, l'AUPC de la F2 est plus corrélée avec le point d'inflexion T_H_F2 ($R^2=0,54$) qu'avec le maximum initial en chlorophylle M_F2 ($R^2=0,00$). L'AUPC s'explique donc plus par les conditions de sénescence de la F2 que ses conditions d'émergence. De même, les variétés précoces possèdent un point d'inflexion retardé : $645\pm 59^\circ\text{C.jours}$ depuis épiaison contre $536\pm 58^\circ\text{C.jours}$ depuis épiaison pour les variétés tardives. Par contre, l'environnement E4, subissant un stress azoté tardif, qui montre l'AUPC la plus faible présente cependant un point d'inflexion dans la moyenne de l'essai, alors que son maximum ne vaut que $41\pm 3 \mu\text{g}/\text{cm}^2$, soit la valeur minimum de l'ensemble des environnements. Il semble donc que l'AUPC de cet environnement soit aussi sensible aux conditions au moment de l'émission de la F2 (fin avril - début mai), ce qui semble étonnant puisque la fertilisation avait encore peu différencié cet environnement.

Il existe donc une corrélation linéaire entre précocité caractérisée par la somme des degrés jours entre le semi et l'épiaison Sdj_Epi et l'AUPC de la teneur surfacique en chlorophylle de la F1 ($r=-0,77$) et aussi, mais moindre, de la F2 ($r=-0,58$). Ces corrélations sont présentées sur la Figure 25. Dans le cas de la F1, l'effet de la précocité sur l'AUPC semble être lié aussi bien au maximum initial M_F1 qu'au point d'inflexion T_H_F1 puisque les corrélations respectives ont les r suivants : $r=-0,47$ et $r=-0,51$. Ainsi, les variétés tardives ont un maximum initial plus faible et une sénescence plus précoce que les variétés précoces. Pour la F2, la précocité joue fortement sur le point d'inflexion T_H_F2 car $r=-0,75$ mais moins sur l'AUPC car la corrélation avec le maximum initiale en chlorophylle est, elle, positive M_F2 ($r=+0,51$). Autrement dit, les variétés tardives ont un maximum en chlorophylle supérieur aux variétés précoces ($47\pm 3 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ contre $42\pm 3 \mu\text{g}/\text{cm}^2$) qui est globalement compensé par le retard du point d'inflexion, ce qui implique que l'AUPC de la concentration en chlorophylle des variétés précoces est un peu supérieure à celle des tardives. Pour la F1 comme la F2, on constate donc que les variétés tardives ont une sénescence plus rapide que les précoces. Par contre, l'influence de la précocité est inverse : les variétés tardives défavorisent leurs F1 et favorisent leur F2. Cette différence pourrait s'expliquer par la date du dernier apport en azote, ayant eu lieu au moment de l'émergence de la F1 pour les variétés précoces et avant celle de la F2 pour les tardives. Selon leur précocité, les variétés ne bénéficiaient pas de la même disponibilité en azote au moment de l'émergence des feuilles, ce qui a pu jouer sur la chlorophylle initiale.

2 – L'IFVI : caractéristique intégrative du suivi de sénescence

L'IFVI est une caractéristique intégrative permettant de comparer la sénescence des couverts. Il est obtenu en multipliant l'aire sous la courbe du suivi temporel de surface verte (%), la surface foliaire moyenne et le nombre de brins équivalents par parcelle, c'est-à-dire le nombre de brins qui auraient été présents sur la placette si l'aliquote était parfaitement représentatif du prélèvement.

Les différentes strates foliaires ne sénescent pas en même temps, et la construction de l'IFVI impose de les suivre toutes, ce qui est exigeant en main d'œuvre et nous interdit de faire des répétitions expérimentales. Le Tableau 8 indique la corrélation de l'IFVI du couvert avec celui de chacune des strates qui le compose. On constate que l'IFVI de la F2 est un très bon prédicteur de l'IFVI total puisque son R^2 est proche de 1. L'utilisation de ce prédicteur permettra à l'avenir de simplifier les mesures de phénotypages classiques en ne travaillant que sur la F2 au lieu des quatre étages foliaires supérieur (F1 à F4) comme dans notre étude. De plus, cette très forte corrélation montre que travailler sur la F2 est bien plus pertinent que de travailler sur la F1 pour être représentatif du couvert. Cette information est extrêmement importante au vu des pratiques actuelles en recherches qui se concentrent généralement sur l'étude de la F1.

La Figure 26 présente la moyenne des IFVI total des couverts en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype, avec la variabilité associée (écarts-types). Le jeu statistique ne possédant pas de répétition pour chaque combinaison $G\times E$, le modèle statistique ne possède pas d'interactions. Le modèle statistique linéaire complet de l'IFVI total du couvert est le suivant : $IFVI_total = Gen + E + Sdj_Epi$; le modèle candidat retenu est $IFVI_total = Gen + E$ ($R^2=0,56$). L'environnement E décrit la majorité de la variabilité (p-valeur $<0,01$).

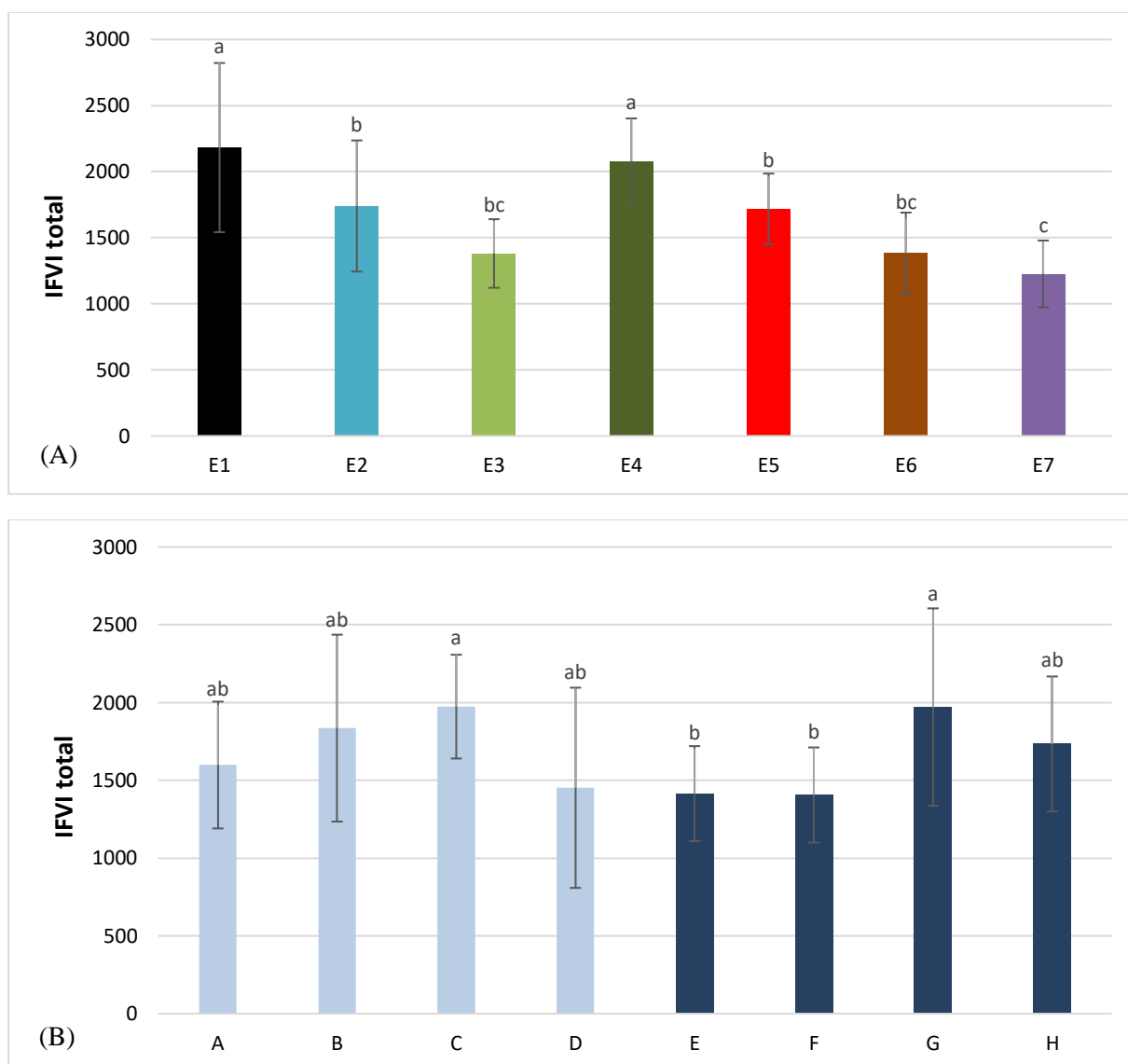


Figure 26 – Moyenne des IFVI total en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes d'appartenance issus d'un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux environnements ou deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distincts. Les variétés précoces sont en bleu foncé et les tardives en bleu clair. Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

Les groupes (a) E1 et E4, (b) E2 et E5, (bc) E3 et E6 et (c) E7 ont été distingués grâce à un test de Newman-Keuls au seuil de 5% (Fig. 26). Les traitements E4, avec un stress azoté tardif, et E1, témoin, présentent les IFVI les plus élevées ($2131 \pm 493^{\circ}\text{C}\cdot\text{jours}\cdot\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$). Les IFVI intermédiaires ($1729 \pm 385^{\circ}\text{C}\cdot\text{jours}\cdot\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$) correspondent au traitement E2, non traité contre la septoriose, et E5, stress hydrique précoce. Les environnements E3, stress azoté précoce, E6, stress hydrique tardif et E7 subissant un stress azoté précoce et un stress hydrique tardif correspondent aux IFVI les plus faibles – $1331 \pm 272^{\circ}\text{C}\cdot\text{jours}\cdot\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$. Par ailleurs, les caractéristiques génétiques *Gen* sont responsables de la part restante de la variation du modèle (p -valeur $< 0,01$). Un test Newman-Keuls à 5% a permis de différencier les groupes suivants : (a) C et G, (ab) A, B, D et H et (b) E et F. Les deux variétés hybrides, G et H, qui sont précoces, présentent des IFVI élevés, mais les IFVI les plus élevés se retrouvent chez certaines variétés tardives. Au final, la précocité *Sdj_Epi* n'est d'ailleurs pas corrélée à l'IFVI ($R^2=0,00$).

Pour expliquer ces résultats, on cherche à décrire l'IFVI total grâce à ses paramètres explicatifs : la densité de peuplement *NBE_m2*, la surface foliaire par plante *SF_totale*, le point d'inflexion de la courbe de Gompertz *T_H_total* et *D_total* correspondant à la durée de sénescence. Il existe par ailleurs une autocorrélation faible entre *D_total* et *NBE_m2* ($R^2=0,27$) tout comme entre *D_total* et *SF_totale* ($R^2=0,15$). La sénescence est plus longue à s'achever dans les couverts les plus denses. L'IFVI total corrèle équitablement par la densité de peuplement *NBE_M2* ($R^2=0,48$) et la surface foliaire par plante ($R^2=0,47$). Comme ces deux variables sont très peu intercorrélées ($R^2=0,08$), le principal déterminant de l'IFVI est donc le produit des deux, c'est-à-dire le LAI ($R^2=0,75$). Le reste correspond à la durée de sénescence *D_total* ($R^2=0,23$) et à la précocité de sénescence *T_H_total* ($R^2=0,08$).

Comme précisé précédemment, les feuilles F1 et F2 sont à la fois les plus importantes pour la photosynthèse, mais aussi celles ayant la sénescence la plus tardive. Comme la feuille F2 est un excellent prédicteur du couvert en ce qui concerne l'IFVI, son analyse est semblable à celle proposée pour *IFVI_total* et ne sera donc pas détaillée. Le modèle statistique complet $IFVI_{F1} = Gen + E + Sdj_Epi$ utilisé pour décrire l'IFVI de la F1 se réduit au modèle candidat $IFVI_{F1} = E$ ($R^2=0,50$ et p -valeur $< 0,01$). Il n'y a donc pas d'effet du génotype ni de la précocité sur l'IFVI. Deux groupes d'environnements (a) E1, E2 et E4 et (b) E3, E5, E6 et E7 ont été distingués par un test de Newman-Keuls au seuil de 5%. Le groupe (a) rassemble les environnements dont la F1 n'a pas subi de stress au cours de son développement ($692 \pm 171^{\circ}\text{C}\cdot\text{jours}\cdot\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$). *A contrario*, le groupe (b) présente des IFVI plus faibles ($433 \pm 94^{\circ}\text{C}\cdot\text{jours}\cdot\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$) car les F1 ont été stressés au cours de leur développement. En effet, la diminution de l'IFVI de la F1 dans les environnements stressants lors du développement de cette feuille s'explique majoritairement par une diminution de surface de la F1 *SF1* ($R^2=0,50$), puis par une diminution du nombre de brins équivalents *NBE_m2* ($R^2=0,33$), donc finalement du LAI ($R^2=0,90$). L'effet des paramètres de sénescence est donc beaucoup plus réduit.

IV – Caractérisation de la résistance et de la tolérance des couverts

1 – Impact des stress subis sur le rendement quantitatif et qualitatif

Le rendement quantitatif et qualitatif – ici la concentration en protéine – sont les deux caractéristiques les plus importantes pour la valorisation économique des céréales.

La Figure 27 présente les rendements en grains en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype, avec les groupes d'appartenance significative (Newman-Keuls au seuil de 5%). Nous commençons donc par évaluer statistiquement l'impact des stress sur les rendements finaux (Rdt) en grain avec le modèle complet $Rdt = Gen + E + Sdj_Epi + Gen:E + Gen:Sdj_Epi + E:Sdj_Epi$, réduit au modèle candidat $Rdt = Gen + E + Gen:E$. Le modèle décrit très bien la variabilité du rendement machine obtenu ($R^2=0,86$).

En premier lieu, les différents traitements ont bien eu des conséquences très significatives sur le rendement (p -valeur $< 0,01$). Un test de Newman-Keuls a permis de différencier quatre groupes distincts de rendement : (a) E1 > (b) E2 > (c) E3, E4, E5 et E7 > (d) E6. Tous les environnements sont distincts du témoin E1 – groupe (a) –, qui possède les rendements les plus élevés ($1073 \pm 118 \text{ g/m}^2$) ; autrement dit, l'ensemble des stress a bien induit une diminution significative de rendement.

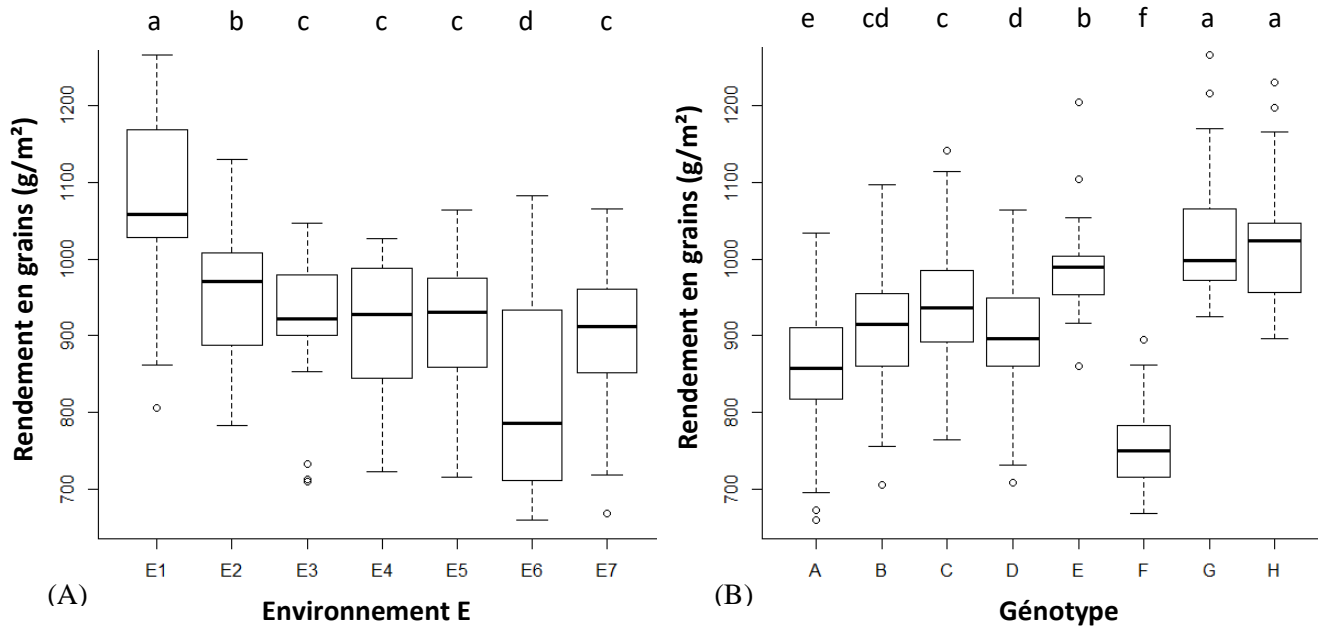


Figure 27 – Boîtes à moustaches des rendements en fonction (A) de l’environnement et (B) du génotype et groupes d’appartenance issus d’un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux environnements ou deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distincts. Les variétés précoces sont en bleu foncé et les tardives en bleu clair. Les barres d’erreurs correspondent aux écarts-types.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.-

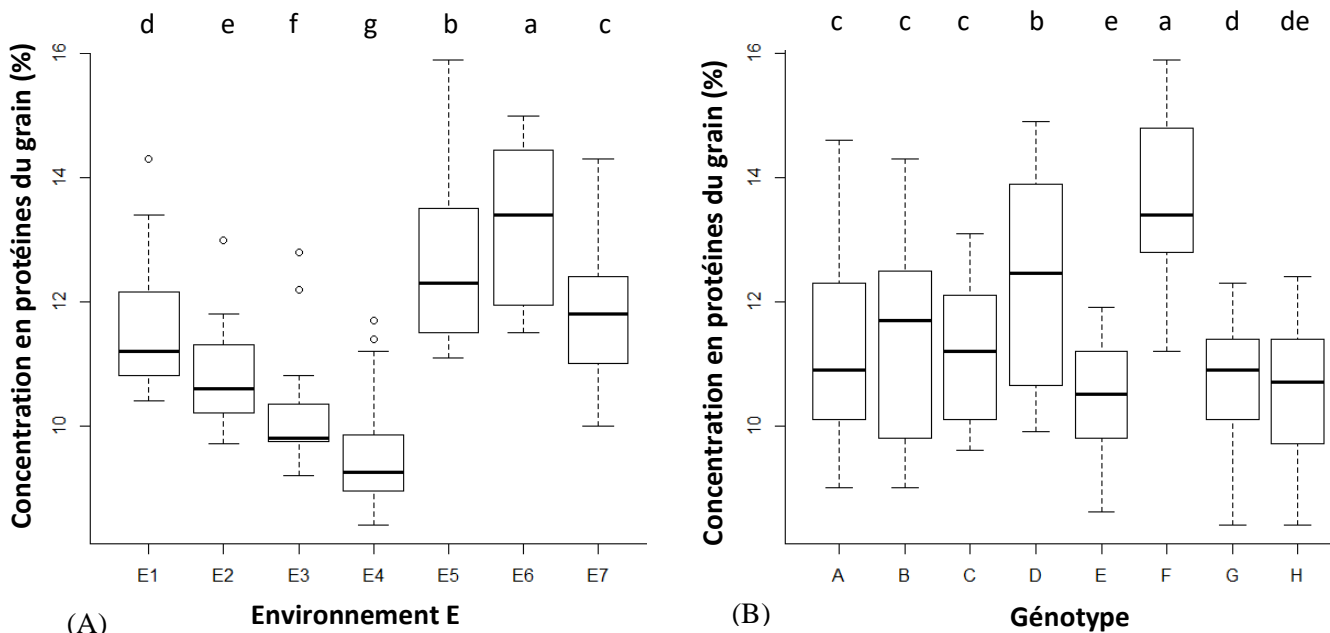


Figure 28 – Boîtes à moustaches des concentrations en protéines du grain (%) en fonction (A) de l’environnement et (B) du génotype et groupes d’appartenance issus d’un test Newman-Keuls de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux environnements ou deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe sont statistiquement distincts.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.-

L'environnement E2, sans traitement contre la septoriose est le traitement ayant subi la plus faible diminution de rendement (951 ± 122 g/m² soit -11% par rapport au témoin) – groupe (b). Les environnements sous stress azotés précoces (E3) et tardifs (E4), tout comme le stress hydrique précoce (E5) et l'environnement E7, soumis à un stress azoté précoce suivi d'un stress hydrique tardif, ont une diminution de rendement intermédiaire (911 ± 91 g/m² soit -15% par rapport au témoin) – groupe (c). Enfin, le stress hydrique tardif (E6), appartenant au groupe (d), est le plus préjudiciable pour le rendement (823 ± 143 g/m² soit -23% par rapport au témoin). On notera que le stress azoté antérieur au stress hydrique en E7 a permis de maintenir un rendement plus élevé dans cet environnement comparativement à un stress hydrique tardif seul (E6). Les baisses de rendement générées restent modérées, entre -10% et -25% du témoin.

Par ailleurs, un effet significatif des variétés sur le rendement est également constaté (p-valeur < 0,01). La Figure 16B montre les groupes de variétés distinguées par le test de Newman-Keuls à 5%. Les variétés hybrides (G et H) ont le rendement le plus élevé (1031 ± 91 g/m²), supérieur à l'ensemble des lignées (892 ± 110 g/m², mais variant de 601 à 1204 g/m²). Globalement, les variétés précoces présentent un rendement plus élevé que les variétés tardives (952 ± 138 g/m² contre 902 ± 99 g/m²), néanmoins, cette réalité « masque » la variabilité existant au sein d'un même groupe de précocité. Ainsi, les variétés tardives présentent des rendements assez homogènes, de valeur moyenne, qui appartiennent aux groupes (c), (d) et (e). A l'inverse, les variétés précoces, globalement à rendement élevé, comportent aussi la variété avec le plus faible rendement, Rebelde (F), qui a un rendement catastrophique (759 ± 56 g/m²).

Par ailleurs, le rendement qualitatif, estimé par la concentration en protéines des grains à la récolte, est aussi étudié par le modèle statistique complet Protéine = $Gen + E + Sdj_Epi + Gen:E + Gen:Sdj_Epi + E:Sdj_Epi$. Le modèle retenu Protéine = $Gen + E + Gen:E$ décrit très bien la variabilité de la concentration en protéines du grain dans le jeu de données ($R^2=0,95$). La Figure 28 présente les résultats sous forme de boîtes à moustaches en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype, avec les résultats du test de comparaison deux à deux de Newman-Keuls.

L'environnement E a induit des différences importantes de concentration en protéines (p-valeur < 0,01) présentées Figure 17A. Le traitement E1, témoin, présente une concentration en protéine de $11,6 \pm 1,0\%$, suffisante pour les standards requis en panification (cf. Annexe I 3- 3.2) – groupe (d). Les trois environnements avec des stress hydriques sont responsables d'une augmentation significative de la concentration en protéines par rapport au témoin E1 ($12,6 \pm 1,4\%$ soit +8,0% par rapport à E1), résultat attendu en raison des pertes de rendement occasionnées par ces différents stress (cf. Synthèse bibliographique I- 2- 2.3). Plus précisément, l'environnement E6, qui induit la plus grande perte de rendement, est aussi responsable de l'augmentation la plus importante de la concentration en protéine de +13,0% – groupe (a), et traduit la relation négative générale existant entre rendement et concentration en protéine (cf. Annexe I 3- 3.3). Les deux autres environnements sous stress hydrique, E5 et E7, sont significativement différents (groupe (b) et (c) respectivement), ce qui suggère que le stress azoté précoce en E7 ait limité suffisamment l'azote dans le peuplement avant épiaison, pour limiter la synthèse en protéines (+1,9%). L'absence de traitement contre la septoriose a induit une faible diminution de la concentration en protéines au sein de E2 ($10,9 \pm 1,1\%$ soit -5,5%), malgré une baisse de rendement significative notée en Figure 16. Enfin, les deux environnements présentant des stress azotés, précoces (E3) et tardifs (E4) montrent des diminutions importantes de la concentration en protéines, respectivement $10,2 \pm 1,1\%$ soit -11,7% et $9,5 \pm 1,1\%$ soit -17,8%, ce qui implique ces traitements, tout comme E2, n'atteignent plus les standards requis pour la panification. La disponibilité en azote a donc été limitante pour la synthèse de protéine du grain, d'autant plus lorsque le dernier apport d'azote est supprimé (E4) ; les apports tardifs sont en effet le principal levier agronomique pour augmenter la concentration en protéines (cf. Synthèse bibliographique I- 3- 3.2).

Par ailleurs, le génotype *Gen* explique aussi une grande part de la variabilité de la teneur en protéines du grain (p-valeur < 0,01). Mise à part D (Soverdo CS) et F (Rebelde), aucune variété n'atteint un pourcentage en protéines suffisant pour les prérequis en panification, puisque la moyenne de l'essai est $11,4 \pm 1,6\%$. Ce résultat s'explique par l'application des stress azotés et fongiques, ayant diminué les concentrations en protéines des grains.

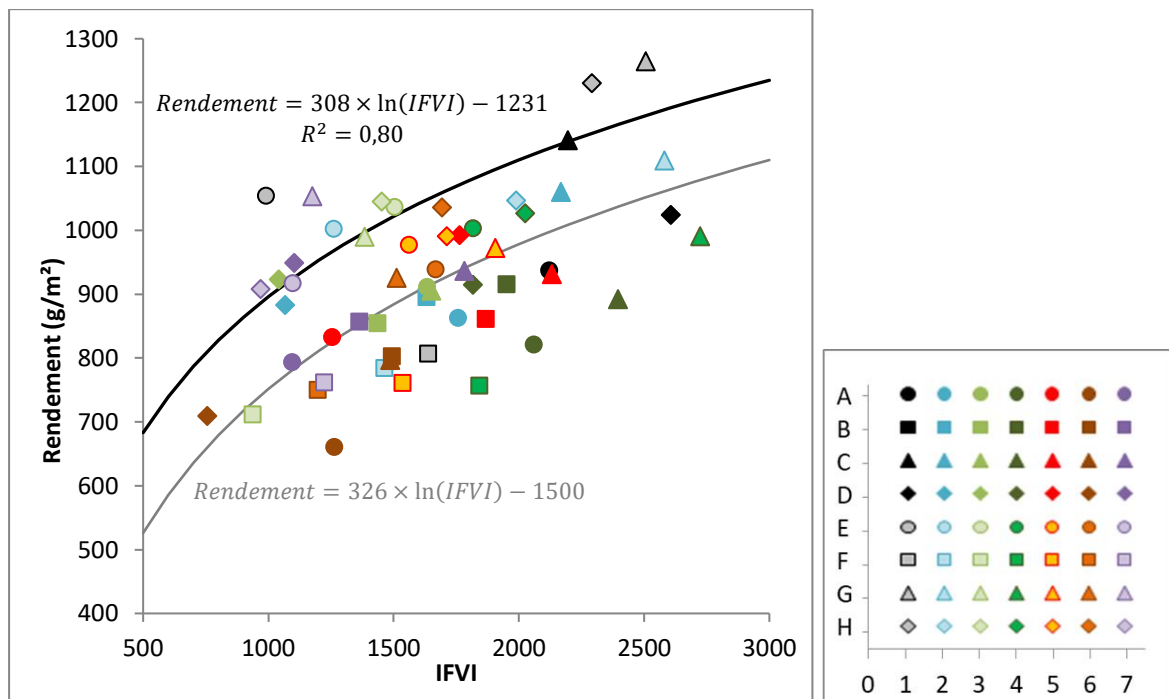


Figure 29 – Rendement quantitatif en fonction de l’IFVI de chaque combinaison G×E. La régression logarithmique enveloppe en grise est celle issue de Gouache *et al.* (2014) et celle en noir est la nouvelle courbe enveloppe proposée.

1 : Témoin non stressé, 2 : Stress septoriose, 3 : Stress azoté précoce, 4 : Stress azoté tardif, 5 : Stress hydrique précoce, 6 : Stress hydrique tardif et 7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

Une grande part de cette variabilité génotypique s'explique par la relation négative entre rendement et concentration en protéines : globalement, toutes les variétés avec un fort rendement présentent une faible concentration en protéines (Fig. 27B et Fig. 28B). Néanmoins, quelques variétés ont des caractéristiques qui sortent de cette loi générale. La variété A (Lear) présente un rendement et une concentration en protéine faible. Ce résultat pourrait s'expliquer par le choix de stopper l'irrigation alors que le cycle de cette variété très tardive n'était pas totalement terminé ; le stockage de protéines dans le grain a peut-être été stoppé prématurément. De plus, les variétés hybrides présentent le rendement le plus élevé, mais pas la concentration en protéine la plus faible – groupe (d) ; elles arrivent donc à limiter le phénomène de dilution des protéines dans les grains. Enfin, l'interaction entre génotype et environnement est elle aussi très significative (p -valeur $<0,01$). Au sein de l'environnement E5, seuls les deux génotypes hybrides ont une concentration en protéines plus faible ; ainsi, la concentration en protéines des hybrides ont été particulièrement impactées par le stress hydrique précoce. De plus, les variétés C (Anncy) et E (Montecristo CS) ont une augmentation en protéines plus importante dans l'environnement E2, sans traitement contre la septoriose.

2 – Résistance des couverts

Tous les stress conduisent à une diminution d'IFVI ; en conséquence, la sensibilité d'un couvert au stress peut se caractériser par la diminution de l'aire sous la courbe de la surface verte causée par le stress, c'est-à-dire : $Sensibilité = \Delta IFVI = IFVI_{témoin} - IFVI_{stressé}$, l'environnement E1 étant le témoin de référence. Plus la variable *Sensibilité* est élevée, plus le couvert est sensible au stress induit. N'ayant pas de répétition sur l'IFVI du couvert, le modèle statistique complet sans interaction $Sensibilité = Gen + E + Sdj_Epi$ est évalué. Le modèle retenu est le suivant : $Sensibilité = Gen + E$ ($R^2=0,87$). L'environnement *E*, tout comme le génotype *Gen*, explique la variabilité de la résistance du couvert (p -valeurs $<0,01$). Le niveau de sensibilité d'un environnement correspond au niveau de stress perçu par les peuplements ; autrement dit, plus le stress est intense, plus les couverts seront sensibles. Un test de Newman-Keuls a permis de distinguer trois niveaux de sensibilité au sein des environnements : (a) E3, E6 et E7 ($852 \pm 677^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$) > (b) E2 et E5 ($453 \pm 637^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$) > (c) E4 ($103 \pm 628^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$). L'environnement E4 – stress azoté tardif – possède les couverts les moins sensibles, suivi des traitements E2 et E5, subissant respectivement une absence de traitement contre la septoriose et un stress hydrique précoce, et les environnements avec les couverts les plus sensibles sont en E3 – stress azoté précoce –, E6 – stress hydrique tardif – et E7 – stress azoté précoce et hydrique tardif.

Il existe néanmoins une très forte variabilité par environnement liée aux différences de comportement des variétés : d'après un test de Newman-Keuls, les variétés B et D sont les plus sensibles ($1263 \pm 339^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$) – groupe (a) –, suivies des variétés A, C, F, G et H du groupe (b) ($520 \pm 439^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$) et enfin la variété E est la plus résistante ($-391 \pm 228^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$) – groupe (c). Globalement, les variétés précoces sont plus résistantes que les variétés tardives ($335 \pm 620^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$ pour les précoces contre $849 \pm 614^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$). La variabilité de sensibilité est plus faible entre génotypes (écarts-types compris entre 240 et 645 avec une moyenne à $376^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$) qu'entre environnements (écarts-types compris entre 573 et 771 avec une moyenne à $666^\circ C \cdot jours \cdot m^2 \cdot m^{-2}$).

3 – Tolérance des couverts

La Figure 29 montre les rendements obtenus en fonction de l'IFVI pour chaque combinaison G×E. La relation entre rendement et IFVI ne suit pas une relation linéaire ($R^2=0,20$), ni une courbe logarithmique ($R^2=0,21$). Comme proposé par Gouache *et al.* (2014), il faut plutôt considérer la « courbe enveloppe » de cette relation saturante qui traduit le maximum de rendement qu'il est possible d'obtenir pour un niveau d'IFVI donné. La courbe enveloppe proposée dans Gouache *et al.* (2014) pour caractériser la relation $Rendement = f(IFVI) = 32,6 \times \ln(IFVI) - 150$ ne correspond pas à la courbe enveloppe de nos données. En effet, cette précédente étude ne possédait pas de génotypes hydriques contrairement à la nôtre ; ces derniers ayant un rendement supérieur aux lignées, ils se situent donc quasiment tous au-dessus de la courbe enveloppe pour les lignées (Fig. 18).

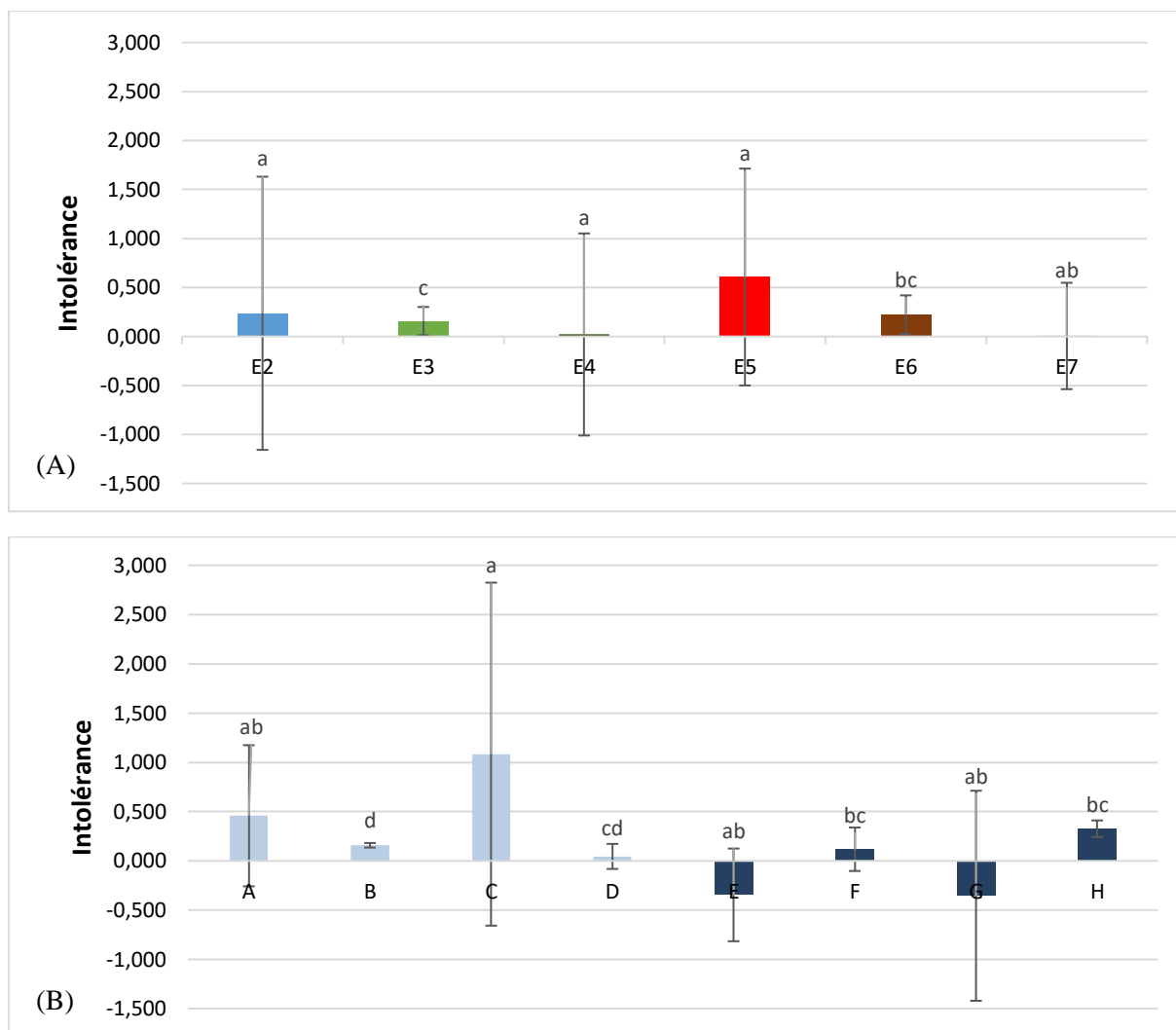


Figure 30 – Moyenne des intolérances en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype et groupes de variances issus d'un test Bonferroni de comparaison deux à deux au seuil de 5%. Deux environnements ou deux variétés présentant des lettres différentes dans leur groupe ont des variances statistiquement distinctes. Les variétés précoces sont en bleu foncé et les tardives en bleu clair. Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Ancey, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

Une nouvelle courbe enveloppe est proposée en sélectionnant 14 points proches de cette courbe théorique. La relation $Rendement = f(IFVI) = 308 \times \ln(IFVI) - 1231$ est obtenue ($R^2=0,80$).

Pour chaque combinaison G×E, l'intolérance des couverts est calculée selon la formule proposée dans Matériels et Méthodes (II- 2-) avec le témoin E1 comme référence. Plus la variable *Intolérance* est faible, plus le couvert est tolérant au stress mesuré par son $\Delta IFVI$. N'ayant pas de répétition sur l'IFVI du couvert, le modèle statistique complet sans interaction $Intolérance = Gen + E + Sdj_Epi$ est évalué. Il n'a pas permis de mettre en évidence de différences significatives de tolérance dans le couvert. Un test Bonferroni de comparaison deux à deux des variances au seuil de 5% a permis de différencier les groupes d'environnements suivants : (a) E2, E4 et E5 avec les variances des plus élevées, (ab) E7, (bc) E6 et (c) E3 avec la variance la plus faible. Autrement dit, les environnements permettant d'obtenir la plus grande variabilité de la tolérance sont les environnements du groupe (a) (écart-type moyen de $1,019 \pm 0,354$). Chaque type de stress étudié est représenté dans ce groupe puis l'environnement E2 correspond à l'absence de traitement contre la septoriose, E4 au stress azoté tardif et E5 au stress hydrique précoce. Ces stress semblent donc les plus adaptés de notre base pour étudier la variabilité de la tolérance.

De la même manière, la variabilité induite par les traitements dépend de la variété. Ainsi, un test de Bonferroni au seuil de 5% met en évidence plusieurs groupes de variance : (a) C avec la plus forte variabilité, (ab) A, E et G, (bc) F et H, (cd) D et (d) B possédant la plus faible variabilité. Ainsi, une variété avec une tolérance à variance élevée – groupe (a) (écart-type moyen de $0,998 \pm 0,552$) – à une tolérance très variable en fonction du stress considéré, alors qu'une faible variance est synonyme d'une réponse uniforme de la variété, quel que soit le stress considéré – groupe (d) (écart-type moyen de $0,075 \pm 0,073$). Ces dernières variétés sont les plus intéressantes car elles sont plus résilientes en cas de stress variable, une caractéristique clé pour faire face au réchauffement climatique. L'ensemble de ces résultats sont montrés Figure 30, présentant les intolérances en fonction (A) de l'environnement et (B) du génotype, et les groupes de variance significatifs au seuil de 5% (test Bonferroni).

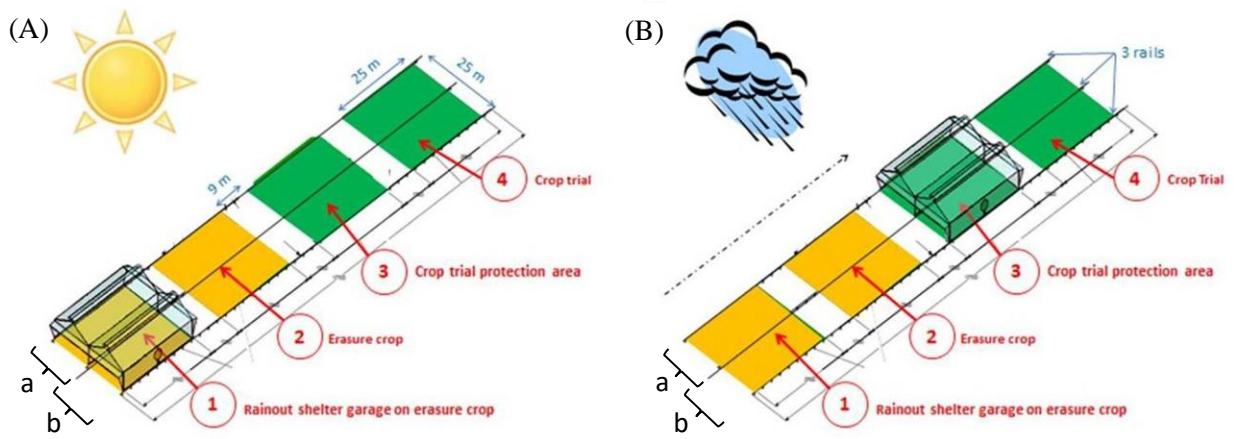


Figure 31 – Positionnement des toits roulants à PhénoField® en fonction du temps (A) ensoleillé et (B) pluvieux – modifié d’après Bauchène *et al.* (2019)

Discussion

Les trois objectifs principaux de cet essai étaient :

- (i) identifier la combinaison de stress la plus susceptible d'exprimer la variabilité de la tolérance des variétés phénotypées,
- (ii) identifier les traits culturels liés à l'élaboration de la tolérance aux stress multiples,
- (iii) évaluer la précision tout comme la robustesse des différents proxys des traits recherchés.

Cette section s'attache à rendre compte de la capacité de l'essai à répondre à ces objectifs.

I – Caractérisation des couverts pour évaluer la variabilité phénotypique

1 – Critique du dispositif expérimental et du suivi de culture

Le dispositif expérimental sous la plateforme de phénotypage est extrêmement contraignant : toutes les microparcelles d'un même traitement doivent être spatialement regroupées pour des raisons techniques de suivi de culture. La Figure 31 montre le positionnement des toits roulants en fonction du temps (A) ensoleillé ou (B) pluvieux. Concrètement, un traitement subissant un stress hydrique doit impérativement être placé en ③ et un traitement à l'ETM en ④, sachant que les positions a et b, bien que correspondant à des traitements différents, sont intimement liées et subissent le même positionnement des toits roulants. Ces contraintes obligent à appliquer les traitements aux grandes parcelles (③a, ③b, ④a et ④b). Il n'est donc pas possible de créer des blocs en fonction de l'hétérogénéité du terrain ni de faire un dispositif en bloc complètement randomisé. Le dispositif expérimental permet simplement de créer trois répétitions statistiques, probablement pas équivalentes dans tous les environnements, notamment E7 dont les RU sont très variables.

Il est important de rappeler que le dispositif est d'abord conçu pour des essais d'amélioration variétale, avec des environnements moins nombreux mais bien contrastés, sans qu'on cherche à les caractériser. Notre essai vise plutôt à évaluer la variabilité G×E vis-à-vis de la tolérance, alors que cette dernière n'est pas quantifiée par les sélectionneurs. Le dispositif expérimental devrait donc permettre non seulement de créer suffisamment de variabilité des combinaisons G×E mais aussi de caractériser chaque environnement avec suffisamment de précision pour en exporter des concepts utilisables en dispositifs conventionnel.

C'est sans doute cette attention plus fine à caractériser les environnements qui nous a conduit à relever plusieurs fois dans les résultats que la parcelle E1 ne serait pas un « bon » témoin de l'essai. Un « bon » témoin, c'est un ensemble de couverts en tous points semblables aux autres, mais n'ayant pas subi de stress au cours du cycle de culture.

Jusqu'à la date d'épiaison, les couverts des environnements E2 – sans traitement contre la septoriose – et E4 – stress azoté tardif – n'ont pas encore été stressés, ces traitements peuvent donc aussi servir de témoin. Les couverts sous E1 présentent en effet un retard dans l'accumulation de biomasse en période végétative par rapports aux autres. C'est aussi en E1 qu'on note un léger retard de la date d'épiaison (cf. Résultats II- 2-). Il est possible, puisque l'été 2018 avait été très sec que cette parcelle ait été insuffisamment réhumidifiée en début de cycle, puisqu'elle est positionnée sur un sol hétérogène avec des RU relativement faibles. Plus tard, durant la phase de remplissage, tous les traitements subissent effectivement un stress et il n'est donc plus possible de se rapporter à un autre témoin. Il est impossible de quantifier le stress subi sous E1, néanmoins, l'environnement E1 est celui qui permet l'IFVI le plus élevé, les couverts les plus efficaces d'après notre indicateur %F1 et le rendement le plus élevé (cf. Résultats II- 2-, III- 2- et IV- 1-). L'environnement E1 est donc bien celui ayant subi le stress le plus faible, ce qui permet tout de même de faire des comparaisons. Dans ce cas, l'étude aura tendance à sous-estimer la sensibilité des variétés par rapport à un « vrai » témoin. Dans le cas d'une étude cherchant à classer les génotypes, cette sous-estimation poserait directement problème. Dans notre cas, où l'on cherche à estimer la tolérance cette sous-estimation ne pourrait que conduire à diminuer la précision des mesures, à condition que la temporalité des stress n'impacte pas les couverts.

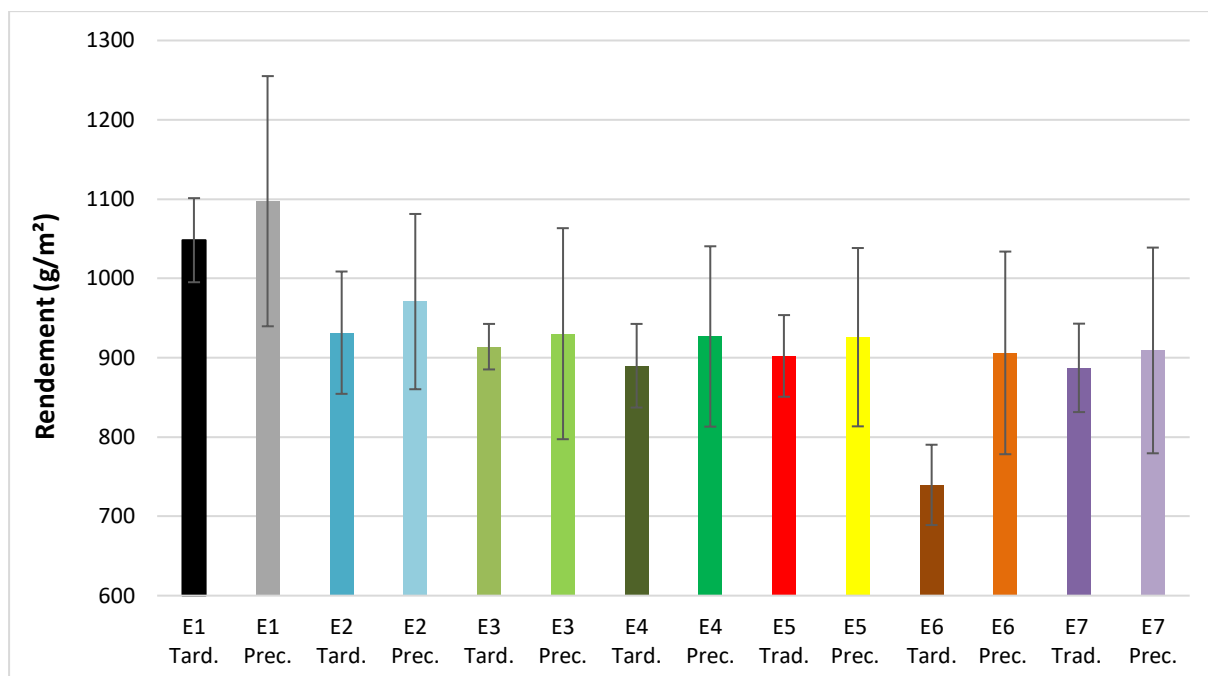


Figure 32 – Rendement (g/m^2) en fonction de l'environnement et du groupe de précocité variétal. Les barres d'erreurs correspondent aux écarts-types.

Tard. : Variétés tardives et Prec. : Variétés précoces.

E1 : Témoin non stressé, E2 : Stress septoriose, E3 : Stress azoté précoce, E4 : Stress azoté tardif, E5 : Stress hydrique précoce, E6 : Stress hydrique tardif et E7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

Un autre problème concerne la parcelle E5 qui n'aurait dû expérimenter qu'un stress hydrique précoce. Il faut remarquer d'abord que le protocole était conçu pour éviter que la sécheresse n'induisse un stress azoté : chaque fertilisation était suivie d'un arrosage. Or, le reliquat d'azote en sortie d'hiver s'est avéré environ deux fois supérieur aux autres environnements en E5, ce qui n'a été compensé que progressivement par le plan de fertilisation. Cette surfertilisation initiale en E5 semble avoir été responsable de nombreuses modifications sur cet environnement au début de la montaison – NDVI et surface foliaire F4 et F5 élevé, ce qui a réduit l'effet attendu du stress hydrique qui s'est installé en cours de montaison. A l'épiaison, la biomasse et le GLAI était tout deux élevés et simultanément, une absence d'effet densité épi a été observée (cf. Résultats II-). Le ratio moyen F1/F4 semble confirmer cette hypothèse car il vaut $0,9 \pm 0,3$ pour le traitement E5 contre $1,4 \pm 0,3$ pour les autres traitements. Ce traitement est le seul présentant une F4 avec une surface supérieure à la F1, ce qui tend à montrer que la surfertilisation précoce a bien eu un impact significatif sur le développement du couvert en faisant émerger des très grosses feuilles en début de culture (F4), puis le stress hydrique a abouti à l'émergence de F1 de petite taille. Globalement, cette surfertilisation pourrait avoir augmenté l'impact du stress hydrique sur cet environnement : l'importance relative des feuilles inférieures en fait un couvert peu efficace mais avec une grande surface évaporative.

2 – Gamme des stress précoces et tardifs subis et impact sur la sénescence et le rendement

L'objectif (i) était de générer des gammes de variations de stress précoces et tardifs, se traduisant par des pertes modérées d'IFVI et de rendement afin de pouvoir évaluer la tolérance des couverts. En effet, des pertes trop importantes ne permettent plus d'extérioriser la tolérance (Ney *et al.*, 2013). La gamme d'IFVI varie dans notre essai de 758 à 3104 °C.jours.m².m⁻² tandis que le rendement varie de 661 g/m² à 1265 g/m². D'après Collin (2017), des gammes de variations bien plus importantes peuvent cependant être obtenues puisque les rendements de ces expérimentations varient entre 450 et 1100 g/m² avec des variétés lignées uniquement et les IFVI varient de 1000 à 4500 °C.jours.m².m⁻². De plus, une partie de la variabilité de notre essai est liée à l'effet variétal. Les baisses de rendement liées à l'environnement restent donc bien modérées, entre -10% et -25% par rapport au témoin. *A contrario*, les pertes d'IFVI sont à la fois plus variables et plus importantes : -5% à -44% du témoin E1. Nos gammes de variations restent donc bien modérées ce qui devait permettre aux combinaisons G×E d'exprimer leur tolérance.

Par ailleurs, la Figure 32 présente les rendements obtenus en fonction de l'environnement et du groupe de précocité auquel la variété appartient. Les résultats présentés dans la section précédente au III- 1- sont bien évidemment visibles sur cette Figure. Il est cependant possible de remarquer que, quel que soit l'environnement stressé considéré, le même *pattern* de réponse est observé : les variétés précoces ont un rendement plus élevé mais aussi plus variable que les variétés tardives, ce qui pourrait être un biais expérimental : il n'y a que quatre variétés précoces, dont deux hybrides à rendement très élevé, et Rebelde (F), qui a systématiquement donné de très mauvais résultats. Quoi qu'il en soit, l'écart moyen entre rendements des variétés précoces et tardives est toujours assez semblable (28 ± 10 g/m²), sauf dans le cas de E1 (49 g/m²) et E6 (166 g/m²), respectivement les environnements témoin et sous stress hydrique tardif. La diminution de rendement un peu plus forte des variétés tardives en E1 pourrait être causée par l'arrêt de l'irrigation un peu avant la fin de leur cycle, la sénescence des variétés précoces étant déjà aboutie. La diminution drastique de rendement en E6 (-18%) pourrait s'expliquer par le stress hydrique à floraison, généralement responsable de pertes substantielles de NG/m² (Brisson et Levrault, 2010). Ce point ne peut cependant pas encore être vérifié à l'écriture de ce rapport. De plus, il faudra expliquer la différence entre E6 et E5 car, comme présenté dans la section Résultats au I- 2-, les variétés précoces comme tardives de l'environnement E5, stress hydrique précoce, ont toutes deux subi un stress hydrique important à floraison, dont l'impact n'est pourtant pas visible sur le rendement comme pour E6. Il est possible que la réduction de croissance foliaire sous E5, qui limite la mise en place de surface évaporante (cf. Synthèse bibliographique I- 2- 2.2) et notamment la faible taille de la F1 dans cet environnement par rapport aux autres (-22,5%) ait constitué une réponse adaptative.

Par ailleurs, le stress azoté précoce appliqué en E7 semble avoir permis de réduire l'intensité du stress hydrique subi par rapport à E6. Cette différence pourrait s'expliquer par la mise en place de feuilles plus petites en E7 à cause du stress azoté, et par la suite moins sensible à une évaporation forte liée au stress hydrique. En effet, la surface foliaire moyenne par plante en E6 vaut 498 ± 3 cm² contre 487 ± 3 cm² en E7. Cette différence est aussi visible sur le rendement, puisque l'environnement E7 a un rendement supérieur à E6. Le stress azoté précoce a réduit la croissance de la plante et limité la mise en place de surface évaporante, donc le stress hydrique perçu, comme dans la réponse adaptative précédente.

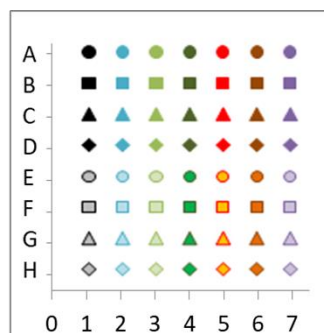
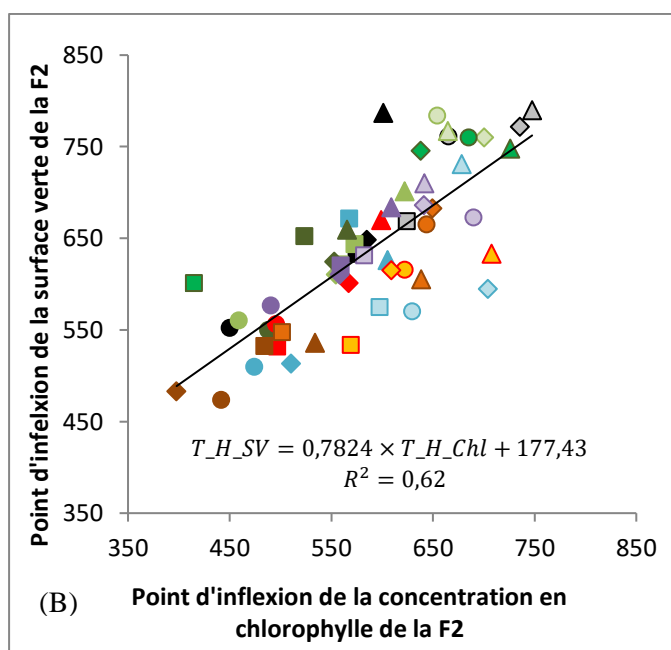
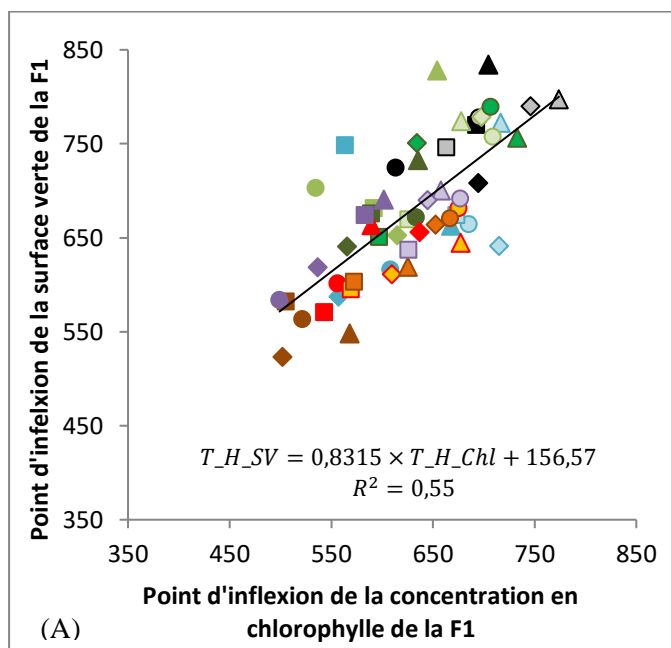


Figure 33 – Corrélations linéaires entre les points d'inflexions de l'IFVI et de l'AUPC de la chlorophylle de (A) la F1 et (B) la F2.

1 : Témoin non stressé, 2 : Stress septoriose, 3 : Stress azoté précoce, 4 : Stress azoté tardif, 5 : Stress hydrique précoce, 6 : Stress hydrique tardif et 7 : Stress azoté précoce et hydrique tardif.

A : Lear, B : RGT Cyclo, C : Annecy, D : Soverdo CS, E : Montecristo CS, F : Rebelde, G : Hybiza et H : Hydrock.

La précocité du stress ne semble donc pas avoir d'impact sur le rendement dans la mesure où il reste modéré, comme dans nos traitements, et ne s'applique pas à un stade critique du développement, comme la floraison.

Enfin, il n'existe pas de corrélation négative entre rendement et tolérance dans notre jeu de données ($R^2=0,00$), ce qui confirme la théorie selon laquelle la tolérance est compatible avec un haut potentiel de rendement (Foulkes *et al.*, 2006 ; Bancal *et al.*, 2015 ; Collin, 2017). Bien que le dispositif expérimental n'ait pas été en capacité de montrer des différences significatives pour la tolérance globale des combinaisons G×E, il est possible que des différences soient significatives si l'on décompose la tolérance entre tolérance intrinsèque et tolérance spécifique à l'aide de la nouvelle courbe « enveloppe » définie dans Résultats IV- 3- (Gouache *et al.*, 2014). Néanmoins, ces analyses n'ont pas pu être menées dans ce rapport.

3 – Suivi de chlorophylle et de surface verte au cours de la sénescence : des études bien distinctes

Il est légitime de se demander si un suivi de chlorophylle est équivalent à un suivi de sénescence. Cependant, il faut remarquer que les mesures de chlorophylle sont rapportées au cm^2 de surface foliaire et ne sont disponibles que pour les F1 et les F2 alors que l'IFVI concerne toutes les strates foliaires et se rapporte au m^2 de surface au sol. Il n'est donc pas surprenant qu'il n'existe pas de corrélation significative entre l'IFVI et l'AUPC de la teneur en chlorophylle de la F1 ($R^2=0,00$) et de la F2 ($R^2=0,04$). Par contre, il existe bel et bien une corrélation entre les points d'inflexion des courbes de Gompertz de la surface verte et de la concentration en chlorophylle ($R^2=0,55$ et $R^2=0,62$ respectivement pour la F1 et la F2), présenté Figure 33. Ces paramètres représentent l'un et l'autre, la 'date' de sénescence des feuilles, qui peut être estimée par la surface verte ou la concentration en chlorophylle. Néanmoins, ces deux variables ne sont pas équivalentes ; par exemple, pour une feuille visuellement entièrement verte, soit un maximum de 100% de surface verte fixé, il existe une forte variation de concentration surfacique en chlorophylle. Par ailleurs, l'étude des phénotypes *stay-green* a conduit à caractériser du vert dit « cosmétique » (Rebetzke *et al.*, 2016), c'est-à-dire que la feuille reste visuellement verte, mais que l'essentiel de la chlorophylle est déjà inactive. Il peut donc théoriquement exister un décalage dans le temps de sénescence selon qu'il est estimé par la surface verte ou par la teneur en chlorophylle. La courbe de régression entre leurs points d'inflexions respectifs permet de tester cette théorie. En effet, en nommant T_{H_SV} le point d'inflexion de la courbe Gompertz de la surface verte et T_{H_Chl} le point d'inflexion de la courbe Gompertz de la teneur en chlorophylle, les courbes sont de la forme $T_{H_SV} = a \times T_{H_Chl} + b$ pour la F1 comme pour la F2, avec une pente a significativement différente de 1 et un décalage b significativement différent de zéro. Si on force la pente telle que $a = 1$, la courbe de la teneur en chlorophylle apparaît en retard sur celle de la surface verte de 52°C.jours pour la F1 et de 49°C.jours pour la F2, c'est-à-dire environ 8% dans les deux cas.

Ces résultats sont importants pour la télémétrie. Il est probable qu'un indice de végétation, même s'il n'est calé exactement ni sur le vert ni sur la chlorophylle, permettra une estimation fiable du point d'inflexion pourvu que les acquisitions soient suffisamment rapprochées pour permettre un ajustement du point d'inflexion. Par contre, comme la caractérisation du vert est distincte de celle de la chlorophylle, il faudra être très précis sur ce qu'on mesure réellement si l'on veut récupérer des données par exemple pour un modèle de fonctionnement des couverts.

II – Evaluation de la tolérance des combinaisons G×E par phénotypage

1 – Evaluation de la qualité des mesures de tolérance

Des études précédentes ont relevé par une approche corrélatrice des traits liés à l'expression de la tolérance : établissement et maintien de la surface verte, NG/m² ou encore PMG (Bancal *et al.*, 2015 ; Christopher *et al.*, 2016). Néanmoins, les données disponibles lors de la rédaction de ce rapport ne permettent que de tester l'établissement et le maintien de la surface verte.

Concernant l'établissement de la surface verte, des indicateurs de surface du couvert peuvent être évalués comme le LAI (*Leaf Area Index*), GLAI (*Green Leaf Area Index*) ou le GAI (*Green Area Index*). Par ailleurs, comme les études de sénescence avec la surface verte ou la teneur surfacique en chlorophylle sont bien distinctes, les différents paramètres des courbes Gompertz de la surface verte et de la chlorophylle peuvent être étudiés : intégrale (IFVI et AUPC), maximum, point d'inflexion et durée de sénescence.

Aucune corrélation significative n'a pu être montrée entre l'intolérance et les données concernant l'établissement et le maintien de la surface verte. Ce résultat semble invalider les calculs de tolérance effectués et met en exergue les limites de l'analyse. Il n'est donc pas possible de conclure avec les résultats de phénotypage classique disponibles lors de la rédaction de ce rapport aux objectifs précités (i), (ii) et (iii). La finalisation du dépouillement des prélèvements devrait permettre d'obtenir un jeu de données suffisamment fiable aux dates d'épiaison et de maturité pour y apporter une réponse.

2 – Limite de l'analyse et nécessité de l'utilisation du phénotypage haut-débit

Théoriquement, l'évaluation de la résistance partielle à la septoriose nécessite de prendre en compte la précocité des variétés en plus de la résistance foliaire intrinsèque car les cultivars précoces sont plus sensibles que les tardifs (Chartrain *et al.*, 2004). Ce résultat est confirmé dans notre essai si l'on prend l'anticipation du point d'inflexion comme critère de sensibilité ($-125 \pm 38^\circ\text{C} \cdot \text{jours}$ pour les précoces contre $-76 \pm 68^\circ\text{C} \cdot \text{jours}$ pour les tardives). Néanmoins, cet effet est inversé si l'on prend l'IFVI comme critère de sensibilité ($-33 \pm 256^\circ\text{C} \cdot \text{jours} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ contre $-850 \pm 770^\circ\text{C} \cdot \text{jours} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ pour les tardives). Ce résultat curieux, est probablement un artefact lié à l'analyse de donnée sans répétition. L'anticipation du point d'inflexion étant en accord avec les notations de sensibilité proposées par Arvalis (cf. Matériel et Méthode I- 1- 1.1), c'est sans doute l'IFVI qui est faux, probablement à cause d'une mauvaise estimation du LAI des couverts.

En effet, pour des raisons pratiques de temps alloué, le LAI a été estimé à partir de mesures sur 15 plantes moyennes extrapolées au m^2 d'après les biomasses d'une unique placette de $0,26 \text{ m}^2$. L'utilisation des répétitions pourrait permettre d'améliorer les estimations au m^2 , mais les analyses de ce rapport sur l'IFVI, l'AUPC de la chlorophylle, la sensibilité et l'intolérance n'ont été évaluées que sur la première répétition. Chaque mauvaise estimation a donc un impact très important dans les analyses. Dans le cas de la sensibilité et de l'intolérance, le « risque » d'erreur est d'autant plus grand car la combinaison testée comme la référence peut être erronée. Ainsi, dans le pire des cas, l'analyse pourrait être complètement biaisée et donner des effets significatifs avec faux-positif ou faux-négatif comme dans le cas de la sensibilité à la septoriose.

Ces données sans répétitions sont donc responsables de l'invalidation des résultats de tolérance (cf. II- 1-). De manière plus générale, la sévérité d'un stress faible est généralement sous-estimée et celle d'un stress supérieur à 25-50% est surestimée ce qui compromet l'évaluation de la tolérance. En effet, la surestimation de faibles symptômes induit une surestimation de la tolérance et la sous-estimation de symptômes sévères cause une sous-estimation de la tolérance (Parker *et al.*, 2004).

Le phénotypage haut-débit permet d'apporter une réponse à ces limites grâce à une estimation fiable et rapide de nombreuses combinaisons G×E (Araus et Cairns, 2014), à condition que ces instruments soient bien étalonnés (Rundquist *et al.*, 2014). Dans notre essai, deux prélèvements de l'ensemble des combinaisons G×E ont été réalisés, à l'épiaison et à maturité des parcelles de blé, sous un spot donné de télémessure (cf. Matériels et Méthodes). L'objectif est à terme d'analyser les données des placettes prélevées en les faisant correspondre avec les données du spot issues de la plateforme de phénotypage. Ces données, avec répétitions, seront bien plus fiables et permettront une analyse plus poussée des couverts et répondre aux objectifs (i), (ii) et (iii). Néanmoins, ces données de télémessure n'étaient pas encore disponibles lors de la rédaction de ce mémoire. Un exemple d'évaluation de proxy de télémessure est présenté dans la partie suivante à titre d'exemple de ce qu'il est théoriquement possible de faire.

3 – Evaluation du NDVI, proxy de phénotypage haut-débit

Le NDVI (*Normalized difference vegetation index*) est un indice de végétation qui permet d'estimer le LAI, le GAI, le fiPAR (*fraction of intercepted Photosynthetically Active Radiation*) et le niveau de stress subi par le couvert (cf. Synthèse bibliographique II- 2- 2.3). Il est donc un proxy de phénotypage haut-débit de l'ensemble de ces caractéristiques du couvert. Notre base de données ne possède pas d'information sur le fiPAR. De plus, les données concernant les stress ne sont pas assez bien calées avec celle des télémessures d'un point de vue temporel pour évaluer la qualité du NDVI pour évaluer le stress hydrique (Christopher *et al.*, 2016) ou azoté (CIMMYT, 2012). L'analyse se concentre donc sur les indicateurs de surface du couvert (LAI, GLAI et GAI).

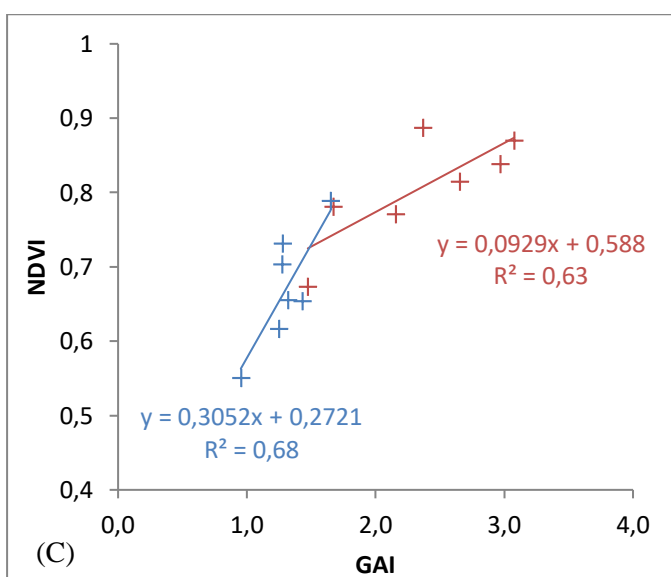
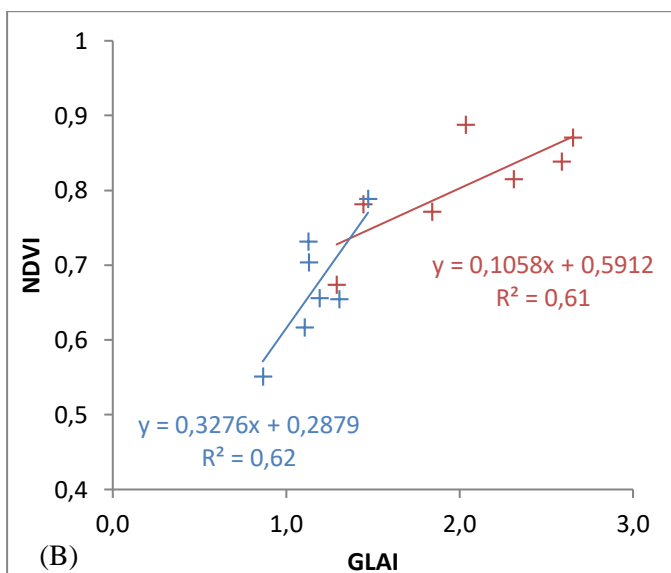
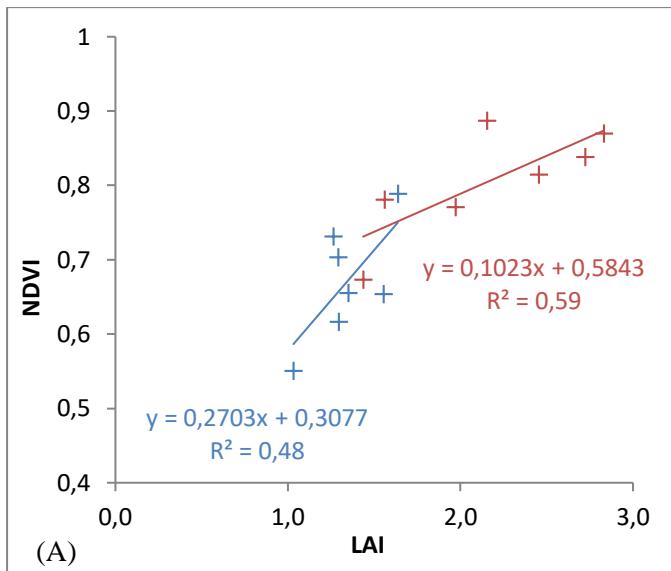


Figure 34 – Droites de régression linéaire entre le NDVI et les indicateurs de surface des couverts : (A) LAI, (B) GLAI et (C) GAI. Les éléments en bleu sur le graphique correspondent au prélèvement du 21 mars et la télémessure du 19 mars. Les éléments en rouge sur le graphique correspondent au prélèvement du 8 avril et la moyenne des télémessures du 4 avril et du 12 avril.

Les dates de télémessures du NDVI ne correspondent pas bien à celles des prélèvements au cours de la montaison. Il faudra à terme faire un modèle cinétique pour bien faire correspondre les données. A titre prospectif, je propose cependant les résultats suivants : le prélèvement du 21 mars correspond à la télémessure du 19 mars et le prélèvement du 8 avril pourrait être comparé à la moyenne de deux télémessures disponibles, 4 et 12 avril. Les résultats de l'analyse sont présentés Figure 34, qui représente les droites de régression linéaire entre le NDVI et les indicateurs de surface.

Une corrélation croissante du NDVI au LAI puis GLAI et enfin au GAI est observée. Les corrélations ne sont pas très serrées (R^2 compris entre 0,48 et 0,68) ce qui peut être mis au compte du dépouillement fragmentaire des données. En effet, Smith *et al.* (2008) a obtenu des corrélations bien supérieures entre le NDVI et LAI ($R^2=0,91$) mais aussi GLAI ($R^2=0,94$). Il semble donc que le NDVI soit effectivement un bon proxy des indicateurs de surface comme proposé dans CIMMYT (2012). Par contre, la pente de la relation est divisée par trois entre le 21 mars (GAI de l'ordre de $1,0 \text{ m}^2/\text{m}^2$) au 8 avril (GAI de l'ordre de $2,5 \text{ m}^2/\text{m}^2$). On retrouve bien l'aspect très non linéaire de la relation du NDVI aux indicateurs du couvert que rapporte la littérature (Smith *et al.*, 2008).

Les mesures de phénotypage classique pour obtenir le LAI, le GLAI et le GAI sont longues, fastidieuses et coûteuses car elle demande beaucoup de main-d'œuvre. L'utilisation du NDVI comme proxy des indicateurs de surface est rapide, précise, car la corrélation est élevée, et robuste, car répétable (Smith *et al.*, 2008). Remplacer les mesures de phénotypage classique par du phénotypage haut-débit est donc un gain de temps et de précision de mesure. Toutefois on voit bien sa limitation quand la montaison progresse, et la nécessité de mettre au point des indicateurs plus performants.



(A)



(B)

Figure 35 – Dispositifs de phénotypage moins contraignants que la plateforme PhénoField® et potentiellement utilisables chez les sélectionneurs : (A) Phénomobile (haut-débit) et (B) drone (moyen-débit) – d’après Arvalis [7][8]

Conclusion

Les données disponibles lors de la rédaction de ce rapport ne permettent pas encore d'apporter toutes les réponses aux objectifs de l'essai. Néanmoins, nous avons pu vérifier que l'essai a permis la création d'une large gamme de phénotypes. Les mesures conventionnelles à moyens restreints sont souvent insuffisantes pour une caractérisation agronomique classique, mais le but de l'essai est plutôt la création d'une banque de données assez large avec correspondance entre données conventionnelles, même bruitées, et télémessures. Leur mise en parallèle permettra d'obtenir des mesures de tolérance G×E bien plus précises. Avec ces résultats, on peut espérer qu'il sera tout d'abord possible d'identifier la combinaison de stress susceptible d'exprimer au mieux la tolérance chez la gamme variétale. La base de données devrait permettre d'identifier de nouveaux traits cultureux, issus du phénotypage classique, liés à l'élaboration de la tolérance. Enfin, la précision et la robustesse des proxys des traits recherchés seront évaluées afin de mesurer la capacité de la plateforme PhenoField® à phénotyper la tolérance.

Cependant, une plateforme haut-débit comme celle de notre essai est un dispositif trop coûteux à concevoir et entretenir mais aussi trop complexe pour envisager une transposition directe chez les sélectionneurs. Bien qu'il soit évidemment possible ces derniers sous-traitent leurs essais à Arvalis, il est plus réaliste de considérer des dispositifs de phénotypage moins contraignants, soit de haut-débit, soit dit de moyen-débit. Par exemple, la Phénomobile, plateforme mobile avec capteurs embarqués, ou les drones (Fig. 35) semblent des dispositifs plus adaptés au phénotypage de la tolérance chez les sélectionneurs.

Par ailleurs, la transposition des traits liés à la tolérance à d'autres espèces de céréales à paille, comme le blé dur, l'orge ou le triticale est un enjeu pour l'acceptation aisée de ces nouvelles techniques par les sélectionneurs. Cet aspect sera abordé dans la dernière partie du projet FSOV. De manière plus générale, la transposition des techniques de phénotypage à d'autres cultures est un défi difficile à relever. En effet, chaque espèce possède ses caractéristiques propres qui rendent souvent les proxys plus difficilement transposables. Du fait de la présence d'épis, le blé est considéré comme un couvert hétérogène comparativement aux espèces sur lesquels la télémétrie a été mise au point (maïs, betterave et soja). La transposition directe des techniques de télémessures aux espèces horticoles, dont les couverts sont bien plus hétérogènes, semble donc aléatoire. D'autre part, les plantes horticoles regroupent des plantes annuelles et pérennes, les stress biotiques et abiotiques auront donc des impacts différents sur ces cultures par rapport aux grandes cultures. Cependant, des études sont menées actuellement pour développer ce pan de la recherche. Parmi tant d'autres exemples, l'imagerie RGB a été utilisée pour phénotyper des plants de poivre (van der Heijden *et al.*, 2012) ou le LIDAR est utilisé pour développer des imageries 3D d'arbres fruitiers (Colaço *et al.*, 2018). De plus, la structure racinaire tout comme les traits liés à la photosynthèse et la quantité de pigment peuvent être phénotypés chez le pois respectivement grâce à l'imagerie par résonance magnétique, par fluorescence et par spectrophotomètre (Rascher *et al.*, 2011).

Ces nombreux exemples montrent l'importance du développement de méthodes de phénotypage haut-débit ou moyen-débit fiables et peu coûteuses pour améliorer l'efficacité de la sélection variétale et répondre aux défis posés par le changement climatique.

Références bibliographiques

- ACRECHE, M. M. et SLAFER, G. A., 2009. Variation of grain nitrogen content in relation with grain yield in old and modern Spanish wheats grown under a wide range of agronomic conditions in a Mediterranean region. In : *The Journal of Agricultural Science*. Vol. 147, n° 6, p. 657-667. DOI [10.1017/S0021859609990190](https://doi.org/10.1017/S0021859609990190).
- AGRESTE, 2017. *Produits agroalimentaires - Céréales*.
- AHDB, 2012. *Septoria tritici in winter wheat*.
- ARAUS, J. L. et CAIRNS, J. E., 2014. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. In : *Trends in Plant Science*. Vol. 19, n° 1, p. 52-61. DOI [10.1016/j.tplants.2013.09.008](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.09.008).
- ARVALIS, 2018. *Synthèse nationale 2018 - Le blé tendre*.
- ATKINSON, N. J. et URWIN, P. E., 2012. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 63, n° 10, p. 3523-3543. DOI [10.1093/jxb/ers100](https://doi.org/10.1093/jxb/ers100).
- BANCAL, M. O., ROBERT, C. et NEY, B., 2007. Modelling wheat growth and yield losses from late epidemics of foliar diseases using loss of green leaf area per layer and pre-anthesis reserves. In : *Annals of Botany*. Vol. 100, n° 4, p. 777-789. DOI [10.1093/aob/mcm163](https://doi.org/10.1093/aob/mcm163).
- BANCAL, P., BANCAL, M. O., COLLIN, F. et GOUACHE, D., 2015. Identifying traits leading to tolerance of wheat to *Septoria tritici* blotch. In : *Field Crops Research*. Vol. 180, p. 176-185. DOI [10.1016/j.fcr.2015.05.006](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.05.006).
- BARET, F. et GUYOT, G., 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. In : *Remote Sensing of Environment*. Vol. 35, n° 2-3, p. 161-173. DOI [10.1016/0034-4257\(91\)90009-U](https://doi.org/10.1016/0034-4257(91)90009-U).
- BARNABÁS, B., JÄGER, K. et FEHÉR, A., 2007. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. In : *Plant, Cell & Environment*. DOI [10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x).
- BLUM, A., 1986. The effect of heat stress on wheat leaf and ear photosynthesis. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 37, n° 1, p. 111-118. DOI [10.1093/jxb/37.1.111](https://doi.org/10.1093/jxb/37.1.111).
- BRISSON, N. et LEVRAULT, F., 2010. *Livre vert du projet CLIMATOR 2007-2010*. S.I. : ADEME.
- CALONNEC, A., BURIE, J-B., LANGLAIS, M., GUYADER, S., SAINT-JEAN, S., SACHE, I. et TIVOLI, B., 2013. Impacts of plant growth and architecture on pathogen processes and their consequences for epidemic behaviour. In : *European Journal of Plant Pathology*. Vol. 135, n° 3, p. 479-497. DOI [10.1007/s10658-012-0111-5](https://doi.org/10.1007/s10658-012-0111-5).
- CARON, D., 2000. *Maladies des blés et des orges*. S.I. : ITCF.
- CHARMET, G., 2011. Wheat domestication: lessons for the future. In : *Comptes Rendus Biologies*. Vol. 334, n° 3, p. 212-220. DOI [10.1016/j.crv.2010.12.013](https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.013).
- CHARTRAIN, L., BRADING, P. A., WIDDOWSON, J. P. et BROWN, J. K. M., 2004. Partial resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat cultivars Arina and Riband. In : *Phytopathology*. Vol. 94, n° 5, p. 497-504. DOI [10.1094/PHYTO.2004.94.5.497](https://doi.org/10.1094/PHYTO.2004.94.5.497).
- CHRISTENSEN, J. H. et CHRISTENSEN, O. B., 2007. A summary of the PRUDENCE model projections of changes in European climate by the end of this century. In : *Climatic Change*. Vol. 81, n° S1, p. 7-30. DOI [10.1007/s10584-006-9210-7](https://doi.org/10.1007/s10584-006-9210-7).
- CHRISTOPHER, J. T., CHRISTOPHER, M. J., BORRELL, A. K., FLETCHER, S. et CHENU, K., 2016. Stay-green traits to improve wheat adaptation in well-watered and water-limited environments. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 67, n° 17, p. 5159-5172. DOI [10.1093/jxb/erw276](https://doi.org/10.1093/jxb/erw276).
- CHRISTOPHER, J. T., VEYRADIER, M., BORRELL, A. K., HARVEY, G., FLETCHER, S. et CHENU, K., 2014. Phenotyping novel stay-green traits to capture genetic variation in senescence dynamics. In : *Functional Plant Biology*. Vol. 41, n° 11, p. 1035. DOI [10.1071/FP14052](https://doi.org/10.1071/FP14052).

- CIMMYT, 2009. Wheat facts and futures. p. 105.
- CIMMYT, 2012. A field guide to wheat phenotyping. p. 140.
- COLAÇO, A. F., MOLIN, J. P., ROSELL-POLO, J. R. et ESCOLÀ, A., 2018. Application of light detection and ranging and ultrasonic sensors to high-throughput phenotyping and precision horticulture: current status and challenges. In : *Horticulture Research*. Vol. 5, n° 1, p. 1-11. DOI [10.1038/s41438-018-0043-0](https://doi.org/10.1038/s41438-018-0043-0).
- COLLIN, F., 2017. The tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) to *Septoria tritici* blotch.
- COWGER, C. et MUNDT, C. C., 2002. Aggressiveness of *Mycosphaerella graminicola* isolates from susceptible and partially resistant wheat cultivars. In : *Phytopathology*. Vol. 92, n° 6, p. 624-630. DOI [10.1094/PHYTO.2002.92.6.624](https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.6.624).
- DEVADAS, R., LAMB, D. W., SIMPFENDORFER, S. et BACKHOUSE, D., 2009. Evaluating ten spectral vegetation indices for identifying rust infection in individual wheat leaves. In : *Precision Agriculture*. Vol. 10, n° 6, p. 459-470. DOI [10.1007/s11119-008-9100-2](https://doi.org/10.1007/s11119-008-9100-2).
- DI, H. J. et CAMERON, K. C., 2002. Nitrate leaching in temperate agroecosystems: sources, factors and mitigating strategies. p. 21.
- DUVEILLER, E., SINGH, R. P. et NICOL, J. M., 2007. The challenges of maintaining wheat productivity: pests, diseases, and potential epidemics. In : *Euphytica*. Vol. 157, n° 3, p. 417-430. DOI [10.1007/s10681-007-9380-z](https://doi.org/10.1007/s10681-007-9380-z).
- ESPINOSA, E. G. et FORNONI, J., 2006. Host tolerance does not impose selection on natural enemies. In : *New Phytologist*. Vol. 170, n° 3, p. 609-614. DOI [10.1111/j.1469-8137.2006.01681.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01681.x).
- EVANS, J. R., 1983. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). In : *Plant Physiology*. Vol. 72, n° 2, p. 297-302. DOI [10.1104/pp.72.2.297](https://doi.org/10.1104/pp.72.2.297).
- FATHI, G., MCDONALD, G. K. et LANCE, R. C. M., 1997. Effects of post-anthesis water stress on the yield and grain protein concentration of barley grown at two levels of nitrogen. In : *Australian Journal of Agricultural Research*. Vol. 48, n° 1, p. 67-80. DOI [10.1071/a96046](https://doi.org/10.1071/a96046).
- FISCHER, R. A., 2007. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. In : *The Journal of Agricultural Science*. Vol. 145, n° 02, p. 99. DOI [10.1017/S0021859607006843](https://doi.org/10.1017/S0021859607006843).
- FONES, H. et GURR, S., 2015. The impact of *Septoria tritici* blotch disease on wheat: an EU perspective. In : *Fungal Genetics and Biology*. Vol. 79, p. 3-7. DOI [10.1016/j.fgb.2015.04.004](https://doi.org/10.1016/j.fgb.2015.04.004).
- FORNONI, J., NUNEZ-FARFÁN, J., VALVERDE, P. L. et RAUSHER, M. D., 2004. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. In : *Evolution*. Vol. 58, n° 8, p. 1685-1695. DOI [10.1111/j.0014-3820.2004.tb00454.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00454.x).
- FOULKES, M. J., PAVELEY, N. D., WORLAND, A., WELHAM, S. J., THOMAS, J. et SNAPE, J. W., 2006. Major genetic changes in wheat with potential to affect disease tolerance. In : *Phytopathology*. Vol. 96, n° 7, p. 680-688. DOI [10.1094/PHYTO-96-0680](https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-0680).
- GASPAR, T., FRANCK, T., BISBIS, B., KEVERS, C., JOUVE, L., HAUSMAN, J F et DOMMES, J., 2002. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. p. 24.
- GASTAL, F. et LEMAIRE, G., 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 53, n° 370, p. 789-799. DOI [10.1093/jexbot/53.370.789](https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.789).
- GASTAL, François, LEMAIRE, Gilles, DURAND, Jean-Louis et LOUARN, Gaëtan, 2015. Quantifying crop responses to nitrogen and avenues to improve nitrogen-use efficiency. In : *Crop Physiology* [en ligne]. S.l. : Elsevier. p. 161-206. ISBN 978-0-12-417104-6. Disponible à l'adresse : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B978012417104600008X>.
- GATE, P., 1995. *Ecophysiologie du blé*.
- GATE, P., GOUACHE, D., BANCAL, M. O., LANNOU, C. et NEY, B., 2006. Quel indicateur plante pour rendre compte de la nuisibilité de la septoriose? In : *8ème conférence internationale sur les maladies des plantes*. S.l. : AFPP.

- GIEC, 2002. Climate Change 2001: the scientific basis. In : *Foreign Affairs*. Vol. 81, n° 1, p. 208. DOI [10.2307/20033020](https://doi.org/10.2307/20033020).
- GIEC (éd.), 2007. *Climate change 2007: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge ; New York : Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-88009-1. QC981.8.C5 C511345 2007
- GIEC, 2018. *Global warming of 1.5°C* [en ligne]. Disponible à l'adresse : <http://www.ipcc.ch/report/sr15/>.
- GOESAERT, H., BRIJS, K., VERAVERBEKE, W.S., COURTIN, C.M., GEBRUERS, K. et DELCOUR, J.A., 2005. Wheat flour constituents: how they impact bread quality, and how to impact their functionality. In : *Trends in Food Science & Technology*. Vol. 16, n° 1-3, p. 12-30. DOI [10.1016/j.tifs.2004.02.011](https://doi.org/10.1016/j.tifs.2004.02.011).
- GOUACHE, D., BANCAL, M. O., BANCAL, P., DE SOLAN, B. et GATE, P., 2014. Tolérance du blé tendre aux stress biotiques et abiotiques.
- GOUACHE, D., BENSADOUN, A., BRUN, F., PAGÉ, C., MAKOWSKI, D. et WALLACH, D., 2013. Modelling climate change impact on *Septoria tritici* blotch (STB) in France: accounting for climate model and disease model uncertainty. In : *Agricultural and Forest Meteorology*. Vol. 170, p. 242-252. DOI [10.1016/j.agrformet.2012.04.019](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.04.019).
- GRDC, 2014. *Septoria tritici blotch fact sheet*.
- GREENHOUSE GAS PROTOCOL, 2016. *Global warming potential values*.
- GUEYE, F., KNOP, S. et RENAUD, S., 2017. Intérêts et techniques du phénotypage multi-échelle pour la compréhension de réponses physiologiques et l'identification de gènes d'intérêt.
- HAWKESFORD, M. J., ARAUS, J. L., PARK, R., CALDERINI, D., MIRALLES, D., SHEN, T., ZHANG, J. et PARRY, M. A. J., 2013. Prospects of doubling global wheat yields. In : *Food and Energy Security*. Vol. 2, n° 1, p. 34-48. DOI [10.1002/fes3.15](https://doi.org/10.1002/fes3.15).
- HEIJDEN, G. van der, SONG, Y., HORGAN, G., POLDER, G., DIELEMAN, A., BINK, M., PALLOIX, A., EEUWIJK, F. van et GLASBEY, C., 2012. SPICY: towards automated phenotyping of large pepper plants in the greenhouse. In : *Functional Plant Biology*. Vol. 39, n° 11, p. 870-877. DOI [10.1071/FP12019](https://doi.org/10.1071/FP12019).
- HEISEY, P. W. et NORTON, G. W., 2007. Fertilizers and other farm chemicals. In : *Handbook of Agricultural Economics* [en ligne]. S.l. : Elsevier. p. 2741-2777. ISBN 978-0-444-51873-6. Disponible à l'adresse : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1574007206030532>.
- HSIAO, T. C., 1973. Plant responses to water stress. p. 52.
- JACQUART, C. et CHOISNEL, E., 1995. Un modèle de bilan hydrique simplifié à deux réservoirs utilisables en agrométéorologie.
- JEUFFROY, M. H. et OURY, F. X., 2012. Impact des nouvelles techniques de production, impliquant de faibles niveaux d'intrants, sur la quantité de protéines.
- JUSTES, E., MARY, B., MEYNARD, J. -M., MACHET, J. M. et THELIER-HUCHE, L., 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. In : *Annals of Botany*. Vol. 74, n° 4, p. 397-407. DOI [10.1006/anbo.1994.1133](https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1133).
- LEITCH, M. H. et JENKINS, P. D., 1995. Influence of nitrogen on the development of *Septoria* epidemics in winter wheat. In : *The Journal of Agricultural Science*. Vol. 124, n° 3, p. 361-368. DOI [10.1017/S0021859600073329](https://doi.org/10.1017/S0021859600073329).
- LEMAIRE, G., JEUFFROY, M. H. et GASTAL, F., 2008. Diagnosis tool for plant and crop N status in vegetative stage. In : *European Journal of Agronomy*. Vol. 28, n° 4, p. 614-624. DOI [10.1016/j.eja.2008.01.005](https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.01.005).
- LOBELL, D. B., SCHLENKER, W. et COSTA-ROBERTS, J., 2011. Climate trends and global crop production since 1980. In : *Science*. Vol. 333, n° 6042, p. 616-620. DOI [10.1126/science.1204531](https://doi.org/10.1126/science.1204531).

- LOVELL, D.J., PARKER, S.R., HUNTER, T., ROYLE, D.J. et COKER, R.R., 1997. Influence of crop growth and structure on the risk of epidemics by *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) in winter wheat. In : *Plant Pathology*. Vol. 46, n° 1, p. 126-138. DOI [10.1046/j.1365-3059.1997.d01-206.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.1997.d01-206.x).
- LUCAS, J., 2003. Resistance to QoI fungicides: implications for cereal disease management in Europe. In : *Pesticide Outlook*. Vol. 14, n° 6, p. 268. DOI [10.1039/b314850p](https://doi.org/10.1039/b314850p).
- MASCLAUX-DAUBRESSE, C., DANIEL-VEDELE, F., DECHORGNAT, J., CHARDON, F., GAUFICHON, L. et SUZUKI, A., 2010. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. In : *Annals of Botany*. Vol. 105, n° 7, p. 1141-1157. DOI [10.1093/aob/mcq028](https://doi.org/10.1093/aob/mcq028).
- MCDONALD, B. A. et LINDE, C., 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential and durable resistance. In : *Annual Review of Phytopathology*. Vol. 40, n° 1, p. 349-379. DOI [10.1146/annurev.phyto.40.120501.101443](https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.120501.101443).
- MONAGHAN, J. M., SNAPE, J. W., CHOJECKI, A. J. S. et KETTLEWELL, P. S., 2001. The use of grain protein deviation for identifying wheat cultivars with high grain protein concentration and yield. p. 10.
- NEY, B., BANCAL, M. O., BANCAL, P., BINGHAM, I. J., FOULKES, J., GOUACHE, D., PAVELEY, N. et SMITH, J., 2013. Crop architecture and crop tolerance to fungal diseases and insect herbivory. Mechanisms to limit crop losses. In : *European Journal of Plant Pathology*. Vol. 135, n° 3, p. 561-580. DOI [10.1007/s10658-012-0125-z](https://doi.org/10.1007/s10658-012-0125-z).
- ORTIZ, R., SAYRE, K. D., GOVAERTS, B., GUPTA, R., SUBBARAO, G.V., BAN, T., HODSON, D., DIXON, J. M., IVÁN ORTIZ-MONASTERIO, J. et REYNOLDS, M., 2008. Climate change: can wheat beat the heat? In : *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Vol. 126, n° 1-2, p. 46-58. DOI [10.1016/j.agee.2008.01.019](https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.01.019).
- PARKER, S. R., WELHAM, S., PAVELEY, N. D., FOULKES, J. et SCOTT, R. K., 2004. Tolerance of Septoria leaf blotch in winter wheat. In : *Plant Pathology*. Vol. 53, n° 1, p. 1-10. DOI [10.1111/j.1365-3059.2004.00951.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2004.00951.x).
- PONOMARENKO, A., GOODWIN, S. B. et KEMA, G. H. J., 2011. *Septoria tritici* blotch (STB) of wheat. Disponible à l'adresse : <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20137804137>.
- PORTER, J. R. et GAWITH, M., 1999. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. In : *European Journal of Agronomy*. Vol. 10, n° 1, p. 23-36. DOI [10.1016/S1161-0301\(98\)00047-1](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(98)00047-1).
- PORTER, J. R. et SEMENOV, M. A., 2005. Crop responses to climatic variation. In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 360, n° 1463, p. 2021-2035. DOI [10.1098/rstb.2005.1752](https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1752).
- PRABA, M. L., CAIRNS, J. E., BABU, R. C. et LAFITTE, H. R., 2009. Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat. In : *Journal of Agronomy and Crop Science*. Vol. 195, n° 1, p. 30-46. DOI [10.1111/j.1439-037X.2008.00341.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00341.x).
- PRADHAN, S., SEHGAL, V. K., BANDYOPADHYAY, K. K., PANIGRAHI, P., PARIHAR, C. M. et JAT, S. L., 2018. Radiation interception, extinction coefficient and use efficiency of wheat crop at various irrigation and nitrogen levels in a semi-arid location. In : *Indian Journal of Plant Physiology*. Vol. 23, n° 3, p. 416-425. DOI [10.1007/s40502-018-0400-x](https://doi.org/10.1007/s40502-018-0400-x).
- QUARRIE, S. A. et JONES, H. G., 1977. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 28, n° 1, p. 192-203. DOI [10.1093/jxb/28.1.192](https://doi.org/10.1093/jxb/28.1.192).
- RASCHER, U., BLOSSFELD, S., FIORANI, F., JAHNKE, S., JANSEN, M., KUHN, A. J., MATSUBARA, S., MÄRTIN, L. L. A., MERCHANT, A., METZNER, R., MÜLLER-LINOW, M., NAGEL, K. A., PIERUSCHKA, R., PINTO, F., SCHREIBER, C. M., TEMPERTON, V. M., THORPE, M. R., DUSSCHOTEN, D. van, VOLKENBURGH, E. van, WINDT, C. W. et SCHURR, U., 2011. Non-invasive approaches for phenotyping of enhanced performance traits in bean. In : *Functional Plant Biology*. Vol. 38, n° 12, p. 968-983. DOI [10.1071/FP11164](https://doi.org/10.1071/FP11164).

- REBETZKE, G. J., JIMENEZ-BERNI, J. A., BOVILL, W. D., DEERY, D. M. et JAMES, R. A., 2016a. High-throughput phenotyping technologies allow accurate selection of stay-green. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 67, n° 17, p. 4919-4924. DOI [10.1093/jxb/erw301](https://doi.org/10.1093/jxb/erw301).
- ROBERT, C., BANCAL, M. O., NICOLAS, P., LANNOU, C. et NEY, B., 2004. Analysis and modelling of effects of leaf rust and *Septoria tritici* blotch on wheat growth. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 55, n° 399, p. 1079-1094. DOI [10.1093/jxb/erh108](https://doi.org/10.1093/jxb/erh108).
- RUNDQUIST, D., GITELSON, A., LEAVITT, B., ZYGIELBAUM, A., PERK, R. et KEYDAN, G., 2014. Elements of an integrated phenotyping system for monitoring crop status at canopy level. In : *Agronomy*. Vol. 4, n° 1, p. 108-123. DOI [10.3390/agronomy4010108](https://doi.org/10.3390/agronomy4010108).
- SEMENOV, M. A., 2009. Impacts of climate change on wheat in England and Wales. In : *Journal of The Royal Society Interface*. Vol. 6, n° 33, p. 343-350. DOI [10.1098/rsif.2008.0285](https://doi.org/10.1098/rsif.2008.0285).
- SEMENOV, M. A. et SHEWRY, P. R., 2011. Modelling predicts that heat stress, not drought, will increase vulnerability of wheat in Europe. In : *Scientific Reports*. Vol. 1, n° 1, p. 66. DOI [10.1038/srep00066](https://doi.org/10.1038/srep00066).
- SHETTY, N. P., MEHRABI, R., LÜTKEN, H., HALDRUP, A., KEMA, G. H. J., COLLINGE, D. B. et JØRGENSEN, H. J. L., 2007. Role of hydrogen peroxide during the interaction between the hemibiotrophic fungal pathogen *Septoria tritici* and wheat. In : *New Phytologist*. Vol. 174, n° 3, p. 637-647. DOI [10.1111/j.1469-8137.2007.02026.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02026.x).
- SHEWRY, P. R., 2009. Wheat. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 60, n° 6, p. 1537-1553. DOI [10.1093/jxb/erp058](https://doi.org/10.1093/jxb/erp058).
- SHIFERAW, B., SMALE, M., BRAUN, H. J., DUVEILLER, E., REYNOLDS, M. et MURICHO, G., 2013. Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. In : *Food Security*. Vol. 5, n° 3, p. 291-317. DOI [10.1007/s12571-013-0263-y](https://doi.org/10.1007/s12571-013-0263-y).
- SIMMELSGAARD, S. E., 1976. Adaptation to water stress in wheat. In : *Physiologia Plantarum*. Vol. 37, n° 3, p. 167-174. DOI [10.1111/j.1399-3054.1976.tb03952.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1976.tb03952.x).
- SIMPSON, R. J., LAMBERS, H. et DALLING, M. J., 1983. Nitrogen redistribution during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.): IV. development of a quantitative model of the translocation of nitrogen to the grain. In : *Plant Physiology*. Vol. 71, n° 1, p. 7-14. DOI [10.1104/pp.71.1.7](https://doi.org/10.1104/pp.71.1.7).
- SLAFER, G. A., ANDRADE, F. H. et FEINGOLD, Sergio E., 1990. Genetic improvement of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in Argentina: relationships between nitrogen and dry matter. In : *Euphytica*. Vol. 50, n° 1, p. 63-71. DOI [10.1007/BF00023162](https://doi.org/10.1007/BF00023162).
- SMITH, A. M., BOURGEOIS, G., TEILLET, P. M., FREEMANTLE, J. et NADEAU, C., 2008. A comparison of NDVI and MTVI2 for estimating LAI using CHRIS imagery: a case study in wheat. In : *Canadian Journal of Remote Sensing*. Vol. 34, n° 6, p. 539-548. DOI [10.5589/m08-071](https://doi.org/10.5589/m08-071).
- SPANO, G., 2003. Physiological characterization of 'say green' mutants in durum wheat. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 54, n° 386, p. 1415-1420. DOI [10.1093/jxb/erg150](https://doi.org/10.1093/jxb/erg150).
- STEDDOM, K., BREDEHOEFT, M. W., KHAN, M. et RUSH, C. M., 2005. Comparison of visual and multispectral radiometric disease evaluations of *Cercospora* leaf spot of sugar beet. In : *Plant Disease*. Vol. 89, n° 2, p. 153-158. DOI [10.1094/PD-89-0153](https://doi.org/10.1094/PD-89-0153).
- TARDIEU, F., KATERJI, N., BETHENOD, O., HAMARD, P., QUÉTIN, P. et BAL, P., 1990. Relations entre l'état hydrique du sol, le potentiel de base et d'autres indicateurs de la contrainte hydrique chez le maïs. In : *Agronomie*. Vol. 10, n° 8, p. 617-626. DOI [10.1051/agro:19900802](https://doi.org/10.1051/agro:19900802).
- TATE, E. L. et GUSTARD, A., 2000. Drought definition: a hydrological perspective. In : VOGT, Jürgen V. et SOMMA, F. (éd.), *Drought and Drought Mitigation in Europe* [en ligne]. Advances in Natural and Technological Hazards Research. p. 23-48. ISBN 978-94-015-9472-1. Disponible à l'adresse : https://doi.org/10.1007/978-94-015-9472-1_3.
- TAULEMESSE, F., 2015. Analyse écophysio-logique et génétique de l'absorption d'azote post-floraison chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) en relation avec la concentration en protéines des grains. p. 194.

TILLING, A. K., O'LEARY, G. J., FERWERDA, J. G., JONES, S. D., FITZGERALD, G. J., RODRIGUEZ, D. et BELFORD, R., 2007. Remote sensing of nitrogen and water stress in wheat. In : *Field Crops Research*. Vol. 104, n° 1-3, p. 77-85. DOI [10.1016/j.fcr.2007.03.023](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.03.023).

TRIBOI, E., MARTRE, P., GIROUSSE, C., RAVEL, C. et TRIBOI-BLONDEL, A. M., 2006. Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat. In : *European Journal of Agronomy*. Vol. 25, n° 2, p. 108-118. DOI [10.1016/j.eja.2006.04.004](https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.04.004).

VIÑA, A. et GITELSON, A. A., 2005. New developments in the remote estimation of the fraction of absorbed photosynthetically active radiation in crops: remote estimation of faRAR in crops. In : *Geophysical Research Letters* [en ligne]. Vol. 32, n° 17. DOI [10.1029/2005GL023647](https://doi.org/10.1029/2005GL023647). Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1029/2005GL023647>.

VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, Irène et GARNIER, E., 2007. Let the concept of trait be functional! In : *Oikos*. Vol. 116, n° 5, p. 882-892. DOI [10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x).

WARDLAW, I. F., DAWSON, I. A. et MUNIBI, P., 1989. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. In : *Australian Journal of Agricultural Research*. Vol. 40, n° 1, p. 15-24. DOI [10.1071/ar9890015](https://doi.org/10.1071/ar9890015).

Références sitographiques

- [1] FAOSTAT, 2019. Données de l'alimentation et de l'agriculture [en ligne]. Disponible sur : <http://www.fao.org/faostat/fr/#data/QC/visualize> (Consulté le 20 mai 2019)
- [2] ARVALIS, 2019. Septoriose [en ligne]. Disponible sur : http://www.fiches.arvalis-infos.fr/fiche_accident/fiches_accidents.php?mode=fa&type_cul=1&type_acc=4&id_acc=46 (Consulté le 15 mai 2019)
- [3] ARVALIS, 2019. Vous recherchez une variété ? [en ligne]. Disponible sur : http://www.fiches.arvalis-infos.fr/liste_fiches.php?fiche=var&type=512 (Consulté le 26 juillet 2019)
- [4] INRA, Institut National de Recherche Agronomique, 2013. *In* : Phénomène-emphasis. Noeud 4: Ouzouer-le-marché - Semi-contrôlé - Phénofield [en ligne]. Disponible sur : <https://www.phenome-emphasis.fr/Installations/Ouzouer-Semi-controle> (Consulté le 17 juillet 2019)
- [5] ARVALIS, 2019. Rouille jaune [en ligne]. Disponible sur : http://www.fiches.arvalis-infos.fr/fiche_accident/fiches_accidents.php?mode=fa&type_cul=1&type_acc=4&id_acc=48 (Consulté le 25 août 2019)
- [6] ARVALIS, 2019. Fusarioses de l'épi [en ligne]. Disponible sur : http://www.fiches.arvalis-infos.fr/fiche_accident/fiches_accidents.php?mode=fa&type_cul=1&type_acc=4&id_acc=51 (Consulté le 25 août 2019)
- [7] ARVALIS, 2018. La Phénomobile : un outil pour « scanner » au champ des centaines de variétés [en ligne]. Disponible sur : <https://www.arvalis-infos.fr/la-phenomobile-un-outil-pour-scanner-au-champ-des-centaines-de-varietes-@/view-18064-arvarticle.html> (Consulté le 25 août 2019)
- [8] ARVALIS, 2018. Les drones au service de l'expérimentation agricole [en ligne]. Disponible sur : <https://www.arvalis-infos.fr/les-drones-au-service-de-l-experimentation-agricole-@/view-18990-arvarticle.html> (Consulté le 25 août 2019)

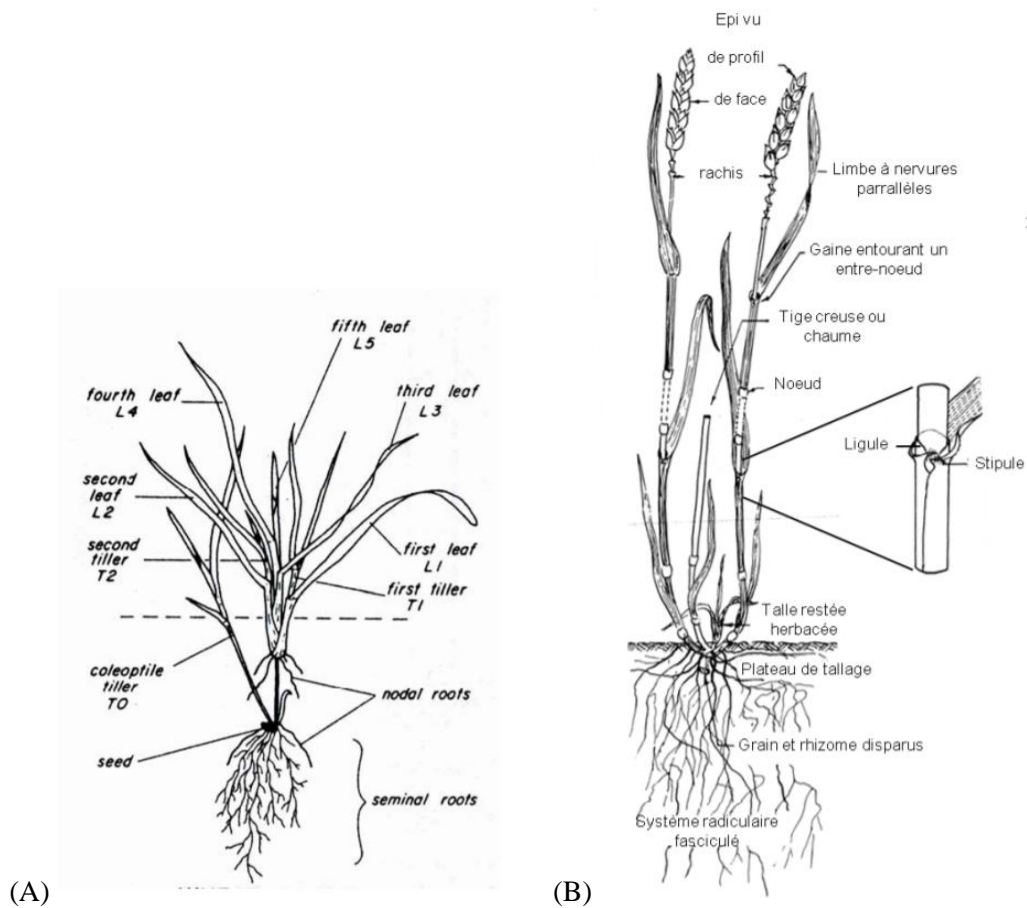


Figure 1 – Agencement des talles d’une plante de blé durant le tallage (A) et structure de la plante de blé après épisaison (B) d’après Klepper *et al.* (1982) et Soltner (1998). Les feuilles du maître-brin sont numérotées de L1 à L5 et les talles secondaires T1 et T2.

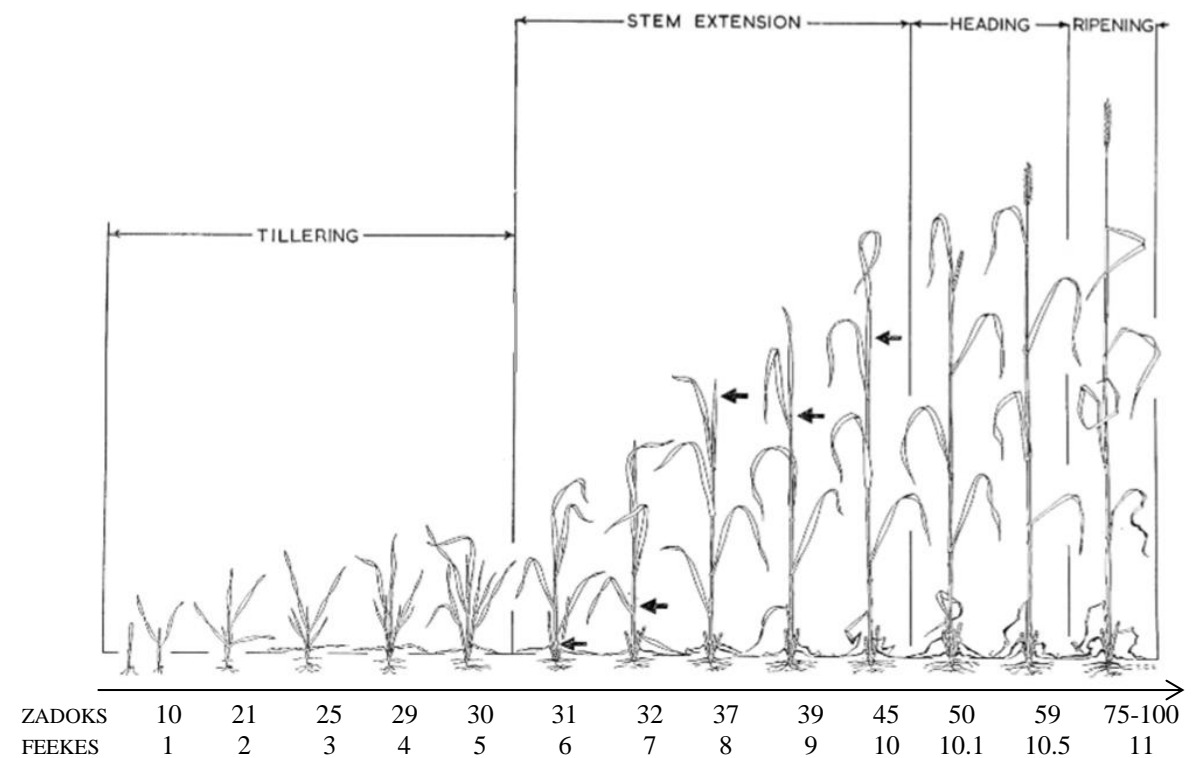


Figure 2 – Stade de développement du blé selon les échelles Zadoks et Feekes, modifié d’après Large (1954) et Tottman *et al.* (1979).

Annexe I – Le blé tendre (*Triticum aestivum* L.)

1 – Eléments botaniques

1.1 La plante de blé

Le blé tendre, *Triticum aestivum* L., est une monocotylédone appartenant à la famille des Poacées. Le blé tendre est une céréale, c'est-à-dire une plante cultivée pour ses grains utilisés en alimentation humaine et/ou animale [1].

La plante de blé est constituée de plusieurs brins nommés talles. La première talle émise depuis le bourgeon apical est appelée maître-brin tandis que les suivantes sont nommées talles secondaires. L'émission des talles secondaires, issues de bourgeons axillaires à la base du plateau de tallage, intervient selon un ordre chronologique qui permet de leur attribuer un numéro d'apparition (Fig. 1) (Klepper *et al.*, 1982).

1.2 Cycle de développement du blé

Le blé est une plante annuelle avec un cycle de développement composé de deux phases disjointes, séparées par la floraison. Tout d'abord, une phase végétative avec production de parties aériennes et racinaires denses, suivie d'une phase reproductrice avec l'apparition de l'épi de blé et le remplissage des grains en post-floraison. Le suivi des stades de développement du blé est normalisé grâce à des échelles phénologiques (Fig. 2 et Tab. 1) (Large, 1954 ; Zadoks *et al.*, 1974).

L'émergence des feuilles et des talles au cours du développement végétatif est rythmée par les sommes de degrés jours en base 0°C (Baker *et al.*, 1980). Il faut environ 70°C.jours pour l'émergence d'une feuille (Cao et Moss, 1989) et environ 200°C.jours pour l'émergence d'une talle (Kirby *et al.*, 1985). Le développement reproductif dépend lui aussi de la température mais également du besoin en vernalisation et de la photopériode (Halse et Weir, 1970 ; Allison et Daynard, 1976 ; Gonsáles *et al.*, 2002). La couverture de ces besoins – ou non – conduit au caractère précoce – ou tardif – d'une variété (Bogard *et al.*, 2014).

1.3 L'épi de blé

L'épi de blé est composé de sous-unités nommées épillets. Chaque épillet contient généralement entre trois et cinq fleurs hermaphrodites. La glumelle inférieure ou *lemma* est coriace et peut présenter des barbes selon les variétés contrairement à la glumelle supérieure ou *palea* qui est membraneuse.

La fleur est composée de deux styles plumeux et trois étamines. Le blé est à forte dominance autogame car sa fleur est dite cléistogame c'est-à-dire que le pollen mature est relâché avant l'ouverture de la fleur.

La fécondation de l'ovule conduit à la formation du grain de blé ou caryopse, fruit sec indéhiscent. Il est composé d'une enveloppe protectrice (péricarpe), de tissus nourriciers (albumen) et d'un embryon. En tant que graine sèche, le grain de blé contient moins de 15% d'eau. Il est majoritairement composé d'amidon (environ 70%) et de protéines (environ 12%) [1].

2 – Une culture d'importance économique et sociale

Depuis sa domestication il y a plus de 10000 ans (Charmet, 2011), le blé est à la base de l'alimentation humaine. Le blé est la deuxième céréale la plus cultivée après le maïs et représente environ 1/3 des surfaces et 1/4 des productions mondiales (Shiferaw *et al.*, 2013 ; Agreste, 2017). Cette culture contribue à elle seule à environ 20% des besoins en calories et en protéines dans le monde (Shiferaw *et al.*, 2013).

Durant les années 1960-1990, les avancées en matière de sélection variétale et de pratiques agricoles – mécanisation et utilisation systématique d'intrants – ont été responsables d'une explosion des rendements (Fig. 3 et Fig. 4) (Shiferaw *et al.*, 2013). Cette « Révolution Verte » a participé à réduire la faim et la pauvreté dans le monde (Evenson et Rosegrant, 2003), faisant du blé une culture fondamentale pour la sécurité alimentaire.

Tableau 1 – Principaux stades du blé d’après Zadoks *et al.* (1974).

Stade		Description échelle individuelle
Levée	Z10	Première feuille traverse le coléoptile
Tallage	Z21	Première talle visible
	Z25	Cinq talles visibles
	Z30	Epi 1 cm
Montaison	Z31	Stade 1 nœud
	Z32	Stade 2 nœuds
	Z37	Apparition de la dernière feuille
	Z39	Limbe de la dernière feuille étalé
Epiaison	Z45	Gaine éclatée
	Z55	Moitié de l’inflorescence dégainée
	Z65	Moitié des anthères sorties
Maturaison	Z70	Développement des graines
	Z80	Maturation des graines
	Z87	Maturité physiologique du grain, stade pâteux dur
	Z90	Sénescence

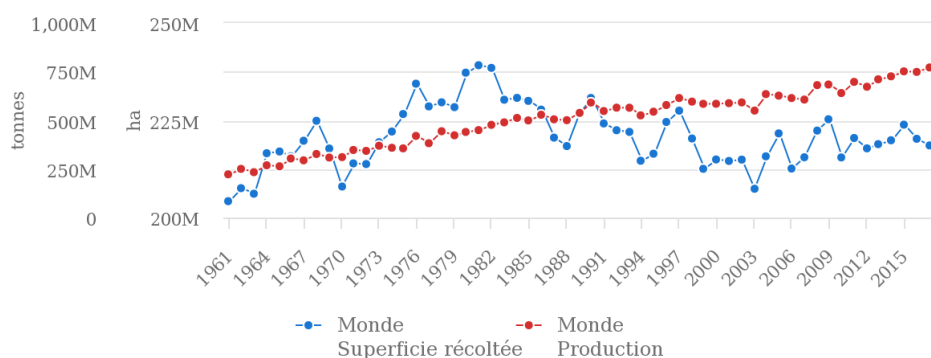


Figure 3 – Production et surface cultivée de blé dans le monde entre 1961 et 2017 [2].

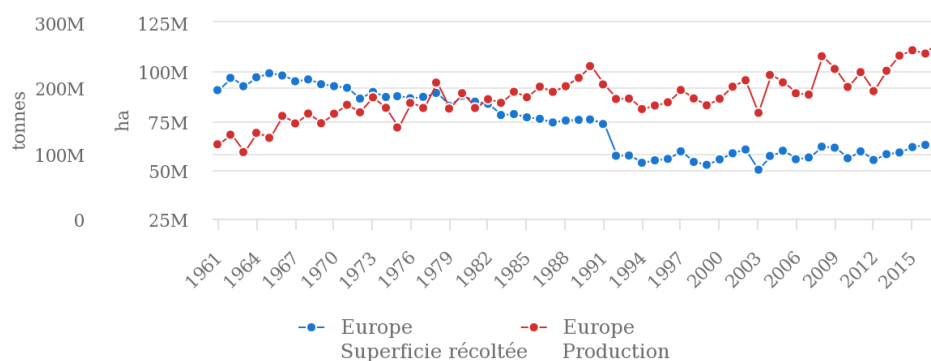


Figure 4 – Production et surface cultivée de blé en Europe entre 1961 et 2017 [2].

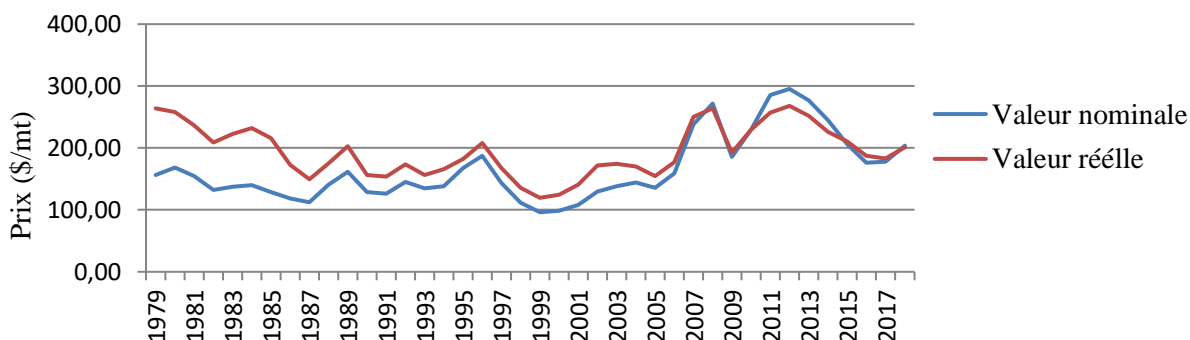


Figure 5 – Evolution du cours du blé tendre en valeur réelle et nominale (\$/mt), d’après la base de données sur le marché des matières premières de la Banque mondiale [3]. Le prix en valeur nominale correspond au prix affiché l’année donnée ; le prix en valeur réel est corrigé de la hausse des prix.

La crise alimentaire de 2007 a mis en lumière que cette sécurité alimentaire était loin d'être garantie (Charmet, 2011 ; Lobell *et al.*, 2011) : le cours du marché international du blé a atteint des prix records (Fig. 5) [3], conduisant à une augmentation de l'indice FAO des prix des produits céréaliers de 145,2 en mars 2007 à 267,5 en mars 2008 [4].

De plus, la croissance démographique actuelle de la population mondiale devrait faire augmenter la demande en blé d'environ 40% d'ici 2030 (CIMMYT, 2009). Répondre à cette demande requiert une augmentation des rendements bien supérieure à l'augmentation actuelle de 0,96% en 2017. Alors même que l'Europe produit 37% du blé mondial, cette région connaît une stagnation de ses rendements depuis les années 90 (Fig. 4) [1].

Le blé domine le marché international des transactions de denrées alimentaires avec un volume importé de 184 millions de tonnes pour une valeur de 39 milliards de dollars en 2010 [1]. L'usage alimentaire humain est l'usage majoritaire de la production de blé et représente 71% de la demande mondiale. Les usages alimentaires animaux ou les divers usages industriels représentent respectivement 20% et 9% de la demande mondiale en blé (Shiferaw *et al.*, 2013).

3 – Evaluation de la qualité de la production

3.1 Les composantes du rendement quantitatif

Le rendement quantitatif du blé correspond à la masse de grains produits par unité de surface. Le rendement est le principal critère de sélection du blé. Le rendement moyen en France en 2018 est de 6,76 tonnes/ha [1]. Ce rendement s'établit durant la phase végétative et la phase reproductrice du blé. Les différentes composantes numériques du rendement en grains sont présentées Figure 6. Seules les principales seront détaillées dans le paragraphe suivant par souci de simplicité.

Les principales composantes qui s'élaborent durant la phase végétative et la phase reproductrice sont le nombre d'épis par m² (NE/m²) et la fertilité-épi (NG/E) qui permettent d'obtenir le nombre de grains produits par m² (NG/m²). Le nombre d'épis par m² est conditionné par la densité de semis, la qualité de la levée et la capacité de tallage de la plante, qui interagissent avec les facteurs de variations environnementaux. Le nombre de grains produits par épi est déterminé durant la phase végétative par le nombre d'épillets par épi, puis durant la phase reproductrice par le nombre de fleurs par épillet et la qualité de la fécondation. Une grande part du rendement final de la culture est donc établi avant le développement du grain puisque la seule composante élaborée en phase de maturation est le PMG (Poids de Mille Grains) (Slafer *et al.*, 1996). Le potentiel de PMG d'une variété a pour déterminant majeur le nombre de cellules final de l'albumen car il conditionne la capacité de stockage du grain ; ce nombre de cellules est fixé à 200°C.jours post-floraison (Brocklehurst, 1977).

Il existe une forte capacité de compensation entre les différentes composantes du rendement, ce qui permet de réduire *in fine* l'impact des accidents culturaux et donc de limiter les variations de rendement. En effet, les composantes sont négativement corrélées, ce qui traduit probablement des processus de compétition pour les ressources disponibles pour la croissance (Slafer *et al.*, 1996).

Le rendement potentiel est le rendement de référence pour une variété de blé ; il correspond au rendement maximum que cette variété peut atteindre en l'absence de stress (Fischer, 2007).

3.2 La concentration en protéines du grain, critère qualitatif majeur

L'influence de la concentration en protéines des grains sur les qualités nutritives (Shewry, 2009) mais surtout sur la panification du blé (Goesaert *et al.*, 2005 ; Shewry, 2009) en fait son principal critère de qualité. La concentration en protéines moyenne du blé français en 2018 est de 12%, avec 84% de la production au-dessus de 11,5%, valeur seuil classique pour la panification du blé (FranceAgriMer, 2018). Ces valeurs sont en nette augmentation depuis ces dernières années afin d'atteindre les standards internationaux perdus dans les années 1990-2000 (Jeuffroy et Oury, 2012) et de revaloriser le prix du blé français.

Des facteurs génétiques et environnementaux interviennent dans la concentration en protéines. En effet, sur plusieurs essais multi-locaux, la variance de la concentration en protéines était expliquée à 20% par un facteur génétique et 60% par l'effet environnemental (Le Gouis *et al.*, 2014).

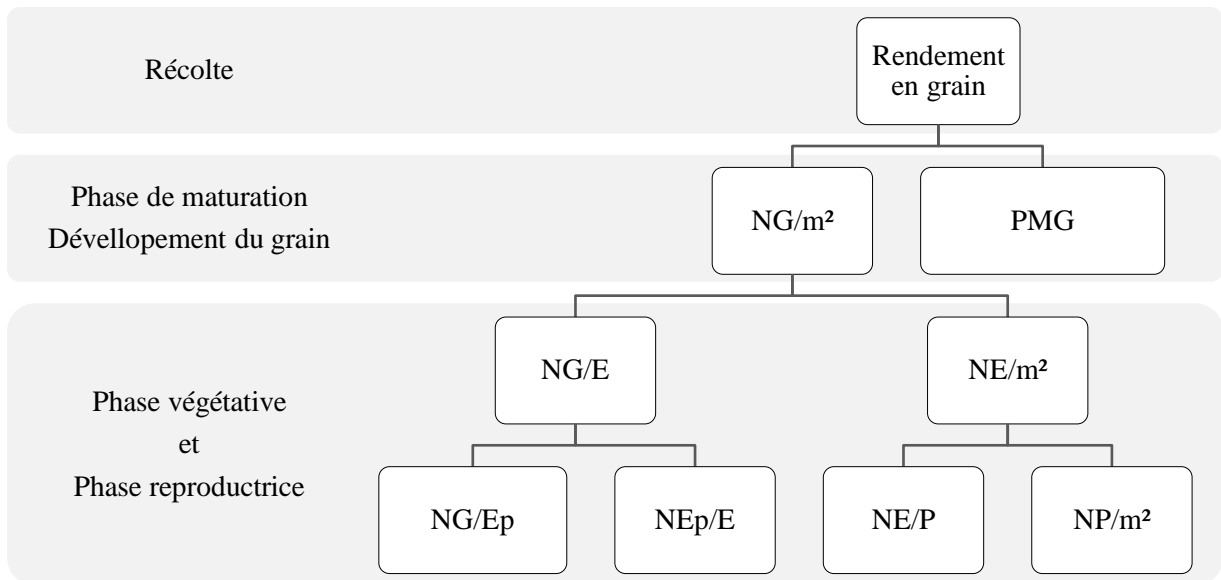


Figure 6 – Schéma des composantes numériques du rendement en grain – modifié d’après Slafer *et al.* (1996).

NG/Ep : Nombre de grains par épillet, NEp/E : Nombre d’épillets par épi, NE/P : Nombre d’épis par plante, NP/m² : Nombre de plantes par m², NG/E : Nombre de grains par épi, NE/m² : Nombre d’épis par m², NG/m² : Nombre de grains par m² et PMG : Poids de Mille Grains.

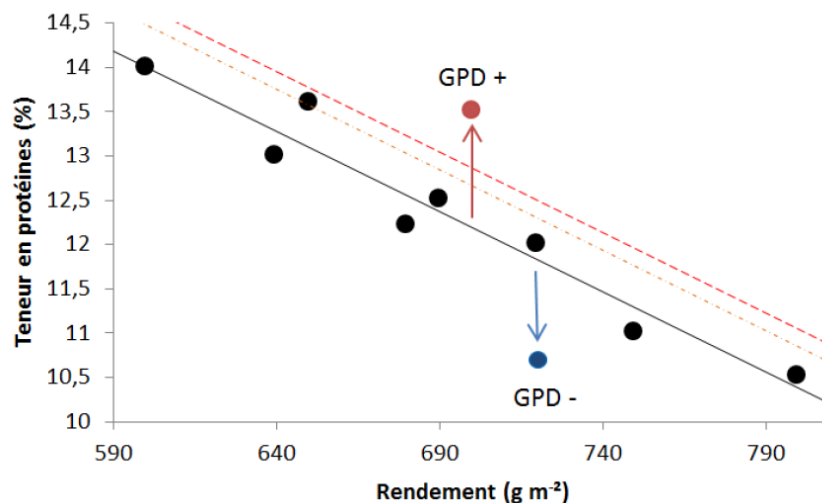


Figure 7 – Exemples de déviations de certains génotypes à la relation négative moyenne entre concentration en protéines et rendement conduisant à la détermination des GPD+ et GPD- – d’après Taulemesse (2015). Les régressions orange et rouge correspondent respectivement aux niveaux GPD +0,5% et +0,7%, seuils d’attributions de bonus GPD par le GEVES (GEVES, 2018).

Par ailleurs, la concentration en protéine du grain est mesurée indirectement par l'azote total du grain selon la relation très robuste : $[protéines] = 5,7 \times N_{tot} \div M_{Stot}$ où 5,7 représente le contenu moyen en azote des protéines du grain (Sosulski and Imafidon, 1990) et M_{Stot} , la matière sèche totale du grain. Ainsi, toute variation d'azote disponible pour la plante peut faire varier la concentration en protéines du grain, ce qui explique le fort effet environnemental montré par Le Gouis *et al.* (2014).

3.3 Le rendement et la concentration en protéines, des variables interconnectées

D'après la formule énoncée au 3.2, la concentration en protéine du grain est donc directement liée à la matière sèche totale du grain, autrement dit du rendement. Ainsi une augmentation de la concentration en protéine peut être due à une augmentation de l'accumulation d'azote dans le grain ou une diminution du rendement. Cette relation négative entre la concentration en protéines et le rendement est sujette à des variations génétiques et environnementales.

Il est fort probable que la sélection variétale, en augmentant le nombre de grains/m², ait aussi augmenté la compétition entre les grains pour les assimilats de la plante. En effet, en l'absence de stress, l'accumulation de protéines est essentiellement limitée par la disponibilité en azote (Martre *et al.*, 2003), contrairement au rendement qui est lui limité par le volume de grains à remplir et au rayonnement disponible pendant son développement. Autrement dit, la sélection aurait déséquilibré le rapport source-puits chez le blé en faveur du puit, c'est-à-dire du rendement (Acreche et Slafer, 2009).

La variabilité génotypique entre ces deux traits est évaluée grâce au GPD (*Grain Protein Deviation*) qui représente les résidus statistiques de la relation linéaire entre la concentration en protéines et le rendement (Monaghan *et al.*, 2001). Par construction, la somme des GPD est nulle et 95% des valeurs de GPD sont comprises entre -1,96 et 1,96. Il semblerait donc que les variétés GPD positifs (GPD+) ont une capacité accrue à valoriser l'azote disponible en protéines par rapport aux variétés GPD négatives (GPD-) (Fig. 7).

Références bibliographiques – Annexe I

- ACRECHE, M. M. et SLAFER, G. A., 2009. Variation of grain nitrogen content in relation with grain yield in old and modern Spanish wheats grown under a wide range of agronomic conditions in a Mediterranean region. In : *The Journal of Agricultural Science*. Vol. 147, n° 6, p. 657-667. DOI [10.1017/S0021859609990190](https://doi.org/10.1017/S0021859609990190).
- AGRESTE, 2017. *Produits agroalimentaires Céréales*.
- ALLISON, J. C. S. et DAYNARD, T. B., 1976. Effect of photoperiod on development and number of spikelets of a temperate and some low-latitude wheats. In : *Annals of Applied Biology*. Vol. 83, n° 1, p. 93-102. DOI [10.1111/j.1744-7348.1976.tb01698.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb01698.x).
- BAKER, C. K., GALLAGHER, J. N. et MONTEITH, J. L., 1980. Daylength change and leaf appearance in winter wheat. In : *Plant, Cell & Environment*. Vol. 3, n° 4, p. 285-287. DOI [10.1111/1365-3040.ep11581834](https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11581834).
- BOGARD, M., RAVEL, C., PAUX, E., BORDES, J., BALFOURIER, F., CHAPMAN, S. C., LE GOUIS, J. et ALLARD, V., 2014. Predictions of heading date in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using QTL-based parameters of an ecophysiological model. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 65, n° 20, p. 5849-5865. DOI [10.1093/jxb/eru328](https://doi.org/10.1093/jxb/eru328).
- BROCKLEHURST, P. A., 1977. Factors controlling grain weight in wheat. In : *Nature*. Vol. 266, n° 5600, p. 348-349. DOI [10.1038/266348a0](https://doi.org/10.1038/266348a0).
- CAO, W. et MOSS, D. N., 1989. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. In : *Crop Science*. Vol. 29, n° 4, DOI [10.2135/cropsci1989.0011183X002900040038x](https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900040038x).
- CHARMET, G., 2011. Wheat domestication: lessons for the future. In : *Comptes Rendus Biologies*. Vol. 334, n° 3, p. 212-220. DOI [10.1016/j.crv.2010.12.013](https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.013).
- CIMMYT, 2009. Wheat facts and futures. p. 105.
- EVENSON, R. E. et ROSEGRANT, M., 2003. The economic consequence of crop genetic improvement programmes. In : *Crop variety improvement and its effect on productivity*. CABI Publishing.
- FISCHER, R. A., 2007. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. In : *The Journal of Agricultural Science*. Vol. 145, n° 02, p. 99. DOI [10.1017/S0021859607006843](https://doi.org/10.1017/S0021859607006843).
- FRANCEAGRIMER et ARVALIS, 2018. *Qualité des blés français à l'entrée des silos de collecte*.
- GEVES, 2018. *Blé tendre d'hiver nouvelles variétés proposées à l'inscription sur la liste A du Catalogue Officiel Français*.
- GOESAERT, H., BRIJS, K., VERAVERBEKE, W. S., COURTIN, C.M., GEBRUERS, K. et DELCOUR, J. A., 2005. Wheat flour constituents: how they impact bread quality, and how to impact their functionality. In : *Trends in Food Science & Technology*. Vol. 16, n° 1-3, p. 12-30. DOI [10.1016/j.tifs.2004.02.011](https://doi.org/10.1016/j.tifs.2004.02.011).
- GONZALEZ, F. G., SLAFER, G. A. et MIRALLES, D. J., 2002. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. In : *Field Crops Research*. p. 13.
- GOUIS, J. le, OURY, F. X., LORGEOU, J. et SENELLART, P., 2014. Plus de protéines grâce à la génétique aujourd'hui et demain ? p. 25.
- HALSE, N. et WEIR, R., 1970. Effects of vernalization, photoperiod, and temperature on phenological development and spikelet number of Australian wheat. In : *Australian Journal of Agricultural Research*. Vol. 21, n° 3, p. 383. DOI [10.1071/AR9700383](https://doi.org/10.1071/AR9700383).
- JEUFFROY, M. H. et OURY, F. X., 2012. Impact des nouvelles techniques de production, impliquant de faibles niveaux d'intrants, sur la quantité de protéines.
- KIRBY, E. J. M., APPLEYARD, M. et FELLOWES, G., 1985. Leaf emergence and tillering in barley and wheat. In : *Agronomie*. Vol. 5, n° 3, p. 193-200. DOI [10.1051/agro:19850301](https://doi.org/10.1051/agro:19850301).
- KLEPPER, B., RICKMAN, R. W. et PETERSON, C. M., 1982. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. In : *Agronomy Journal*. Vol. 74, n° 5, p. 789. DOI [10.2134/agronj1982.00021962007400050005x](https://doi.org/10.2134/agronj1982.00021962007400050005x).

- LARGE, E. C., 1954. Growth stages illustration of the Feekes scale. In : *Plant Pathology*. Vol. 3, n° 4, p. 128-129. DOI [10.1111/j.1365-3059.1954.tb00716.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1954.tb00716.x).
- LOBELL, D. B., SCHLENKER, W. et COSTA-ROBERTS, J., 2011. Climate trends and global crop production since 1980. In : *Science*. Vol. 333, n° 6042, p. 616-620. DOI [10.1126/science.1204531](https://doi.org/10.1126/science.1204531).
- MARTRE, P., PORTER, J. R., JAMIESON, P. D. et TRIBOÏ, E., 2003. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat. In : *Plant Physiology*. Vol. 133, n° 4, p. 1959-1967. DOI [10.1104/pp.103.030585](https://doi.org/10.1104/pp.103.030585).
- MONAGHAN, J. M., SNAPE, J. W., CHOJECKI, A. J. S. et KETTLEWELL, P. S., 2001. The use of grain protein deviation for identifying wheat cultivars with high grain protein concentration and yield. p. 10.
- SHEWRY, P. R., 2009. Wheat. In : *Journal of Experimental Botany*. Vol. 60, n° 6, p. 1537-1553. DOI [10.1093/jxb/erp058](https://doi.org/10.1093/jxb/erp058).
- SHIFERAW, B., SMALE, M., BRAUN, H. J., DUVEILLER, E., REYNOLDS, M. et MURICHO, G., 2013. Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. In : *Food Security*. Vol. 5, n° 3, p. 291-317. DOI [10.1007/s12571-013-0263-y](https://doi.org/10.1007/s12571-013-0263-y).
- SLAFER, G. A., CALDERINI, D. F. et MIRALLES, D. J., 1996. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. In : *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*. S.l. : CIMMYT.
- SOLTNER, D., 1998. *Les grandes productions végétales : céréales, plantes sarclées, prairies*. S.l. : Sciences et Techniques Agricoles.
- SOSULSKI, F. W. et IMAFIDON, G. I., 1990. Amino acid composition and nitrogen-to-protein conversion factors for animal and plant foods. In : *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. Vol. 38, n° 6, p. 1351-1356. DOI [10.1021/jf00096a011](https://doi.org/10.1021/jf00096a011).
- TAULEMESSE, F., 2015. Analyse écophysiological et génétique de l'absorption d'azote post-floraison chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) en relation avec la concentration en protéines des grains. p. 194.
- TOTTMAN, D. R., MAKEPEACE, R. J. et BROAD, Hilary, 1979. An explanation of the decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. In : *Annals of Applied Biology*. Vol. 93, n° 2, p. 221-234. DOI [10.1111/j.1744-7348.1979.tb06534.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1979.tb06534.x).
- ZADOKS, J. C., CHANG, T. T. et KONZAK, C. F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. In : *Weed Research*. Vol. 14, n° 6, p. 415-421. DOI [10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x).

Références sitographiques – Annexe I

- [1] FAO, Organisation des Nations Unis pour l'Alimentation et l'Agriculture, 1994. Definition and classification of commodities – Cereals and cereals products [en ligne]. Disponible sur : <http://www.fao.org/waicent/faoinfo/economic/faodef/fdef01e.htm> (Consulté le 15 avril 2019)
- [2] FAOSTAT, 2019. Données de l'alimentation et de l'agriculture [en ligne]. Disponible sur : <http://www.fao.org/faostat/fr/#data/QC/visualize> (Consulté le 20 mai 2019)
- [3] BANQUE MONDIALE, 2019. Commodity markets [en ligne]. Disponible sur : <https://www.worldbank.org/en/research/commodity-markets> (Consulté le 19 avril 2019)
- [4] FAO, Organisation des Nations Unis pour l'Alimentation et l'Agriculture, 2019. Indice FAO des prix des produits alimentaires [en ligne]. Disponible sur : <http://www.fao.org/worldfoodsituation/foodpricesindex/fr/> (Consulté le 19 avril 2019)

Annexe II – Dispositif expérimental

Zone P2, éventuellement couvrable par les serres roulantes										Zone P1, sans contrainte de la pluviométrie									
Parcelle	Code couleur des E	CV/tarif	Cv/précoces	Tem	ETM	X	N	F	Position	Parcelle	Code couleur des cv	CV/tarif	Cv/précoces	Bordures	Position des parcelles	N	M		
"bloc1"	72501 R	72401 R	Rémoef	72301 R	Rémoef	72201 R	Rémoef	72101 R	Rémoef	72001 R	71501 R	71401 A	71301 G	71201 F	71101 D	71001 R			
"bloc2"	72502 R	72402 R	Rémoef	72302 R	Rémoef	72202 R	Rémoef	72102 R	Rémoef	72002 R	71502 R	71402 C	71302 H	71202 E	71102 B	71002 R			
"bloc3"	72503 R	72403 R	Rémoef	72303 R	Rémoef	72203 R	Rémoef	72103 R	Rémoef	72003 R	71503 R	71403 C	71303 E	71203 F	71103 G	71003 R			
"bloc3"	72504 R	72404 R	Rémoef	72304 R	Rémoef	72204 R	Rémoef	72104 R	Rémoef	72004 R	71504 R	71404 D	71304 A	71204 B	71104 H	71004 R			
"bloc3"	72505 R	72405 R	Rémoef	72305 R	Rémoef	72205 R	Rémoef	72105 R	Rémoef	72005 R	71505 R	71405 A	71305 D	71205 E	71105 G	71005 R			
"bloc3"	72506 R	72406 R	Rémoef	72306 R	Rémoef	72206 R	Rémoef	72106 R	Rémoef	72006 R	71506 R	71406 H	71306 B	71206 F	71106 C	71006 R			
"bloc1"	72522 R	72422 R	R	72322 R	R	72222 R	R	72122 R	R	72022 R	71522 R	71422 R	71322 R	71222 R	71122 R	71022 R			
"bloc1"	72523 R	72423 R	R	72323 R	R	72223 R	R	72123 R	R	72023 R	71523 R	71423 R	71323 R	71223 R	71123 R	71023 R			
"bloc2"	72507 R	72407 F	R	72307 D	R	72207 B	R	72107 A	R	72007 R	71507 R	71407 D	71307 G	71207 F	71107 B	71007 R			
"bloc2"	72508 R	72408 G	R	72308 C	R	72208 E	R	72108 H	R	72008 R	71508 R	71408 A	71308 C	71208 E	71108 H	71008 R			
"bloc2"	72509 R	72409 B	R	72309 G	R	72209 H	R	72109 F	R	72009 R	71509 R	71409 D	71309 E	71209 B	71109 F	71009 R			
"bloc3"	72510 R	72410 E	R	72310 C	R	72210 D	R	72110 A	R	72010 R	71510 R	71410 D	71310 H	71210 C	71110 A	71010 R			
"bloc3"	72511 R	72411 C	R	72311 E	R	72211 F	R	72111 A	R	72011 R	71511 R	71411 H	71311 E	71211 C	71111 G	71011 R			
"bloc3"	72512 R	72412 D	R	72312 G	R	72212 B	R	72112 H	R	72012 R	71512 R	71412 A	71312 D	71212 B	71112 F	71012 R			
"bloc1"	82521 R	82421 R	R	82321 R	R	82221 R	R	82121 R	R	82021 R	81521 R	81421 R	81321 R	81221 R	81121 R	81021 R			
"bloc1"	82501 R	82401 E	R	82301 D	R	82201 F	R	82101 A	R	82001 R	81501 R	81401 C	81301 H	81201 G	81101 B	81001 R			
"bloc2"	82502 R	82402 H	R	82302 C	R	82202 B	R	82102 G	R	82002 R	81502 R	81402 A	81302 E	81202 F	81102 D	81002 R			
"bloc2"	82503 R	82403 C	R	82303 A	R	82203 G	R	82103 H	R	82003 R	81503 R	81403 A	81303 C	81203 G	81103 E	81003 R			
"bloc2"	82504 R	82404 B	R	82304 D	R	82204 F	R	82104 E	R	82004 R	81504 R	81404 H	81304 D	81204 B	81104 F	81004 R			
"bloc3"	82505 R	82405 A	R	82305 F	R	82205 E	R	82105 H	R	82005 R	81505 R	81405 D	81305 C	81205 H	81105 F	81005 R			
"bloc3"	82506 R	82406 B	R	82306 G	R	82206 C	R	82106 D	R	82006 R	81506 R	81406 E	81306 A	81206 B	81106 G	81006 R			
"bloc1"	82522 R	82422 R	R	82322 R	R	82222 R	R	82122 R	R	82022 R	81522 R	81422 R	81322 R	81222 R	81122 R	81022 R			
"bloc1"	82523 R	82423 R	R	82323 R	R	82223 R	R	82123 R	R	82023 R	81523 R	81423 R	81323 R	81223 R	81123 R	81023 R			
"bloc1"	82507 R	82407 C	R	82307 D	R	82207 B	R	82107 A	R	82007 R	81507 R	81407 G	81307 H	81207 E	81107 F	81007 R			
"bloc2"	82508 R	82408 G	R	82308 F	R	82208 E	R	82108 H	R	82008 R	81508 R	81408 B	81308 C	81208 A	81108 D	81008 R			
"bloc2"	82509 R	82409 C	R	82309 A	R	82209 D	R	82109 G	R	82009 R	81509 R	81409 E	81309 C	81209 D	81109 G	81009 R			
"bloc2"	82510 R	82410 H	R	82310 B	R	82210 E	R	82110 F	R	82010 R	81510 R	81410 A	81310 H	81210 B	81110 F	81010 R			
"bloc3"	82511 R	82411 B	R	82311 G	R	82211 A	R	82111 C	R	82011 R	81511 R	81411 H	81311 D	81211 C	81111 E	81011 R			
"bloc3"	82512 R	82412 D	R	82312 E	R	82212 F	R	82112 H	R	82012 R	81512 R	81412 G	81312 B	81212 F	81112 A	81012 R			
"bloc3"	82524 R	82424 R	R	82324 R	R	82224 R	R	82124 R	R	82024 R	81524 R	81424 R	81324 R	81224 R	81124 R	81024 R			
Code couleur des E										Code lettres des cv									
Position	CV/tarif	Cv/précoces	Tem	ETM	X	N	F	Position	CV/tarif	Cv/précoces	Bordures	Position des parcelles	N	M					
S8 P1 C2	1							S8 P1 C2	1	A	Montecri	81423	81124	81423					
S7 P1 C1	2							S7 P1 C1	2	B	Rebeide	81421	81122	81421					
S8 P1 C1	3							S8 P1 C1	3	C	Hybiza (I)	81421	81121	81421					
S7 P1 C2	4							S7 P1 C2	4	D	Hydrock	81423	81124	81423					
S7 P2 C2	5							S7 P2 C2	5			81423	81124	81423					
S8 P2 C1	6							S8 P2 C1	6			81422	81122	81422					
S8 P2 C2	7							S8 P2 C2	7			81424	81124	81424					
S7 P2 C1	8							S7 P2 C1	8			Rémoifé							

Figure 1 – Plan de l'essai

	E2	127	130	134	125	
132		129	130	133	125	127
133		129	130	131	124	125
133		129	129	130	123	123
134		129	128	128	123	123
134		128	127	127	122	121
133		127	126	126	120	120
		127	124	124	119	
E5	127	125	129	135		
122	126	124	128	132	131	
122	125	122	125	128	127	
123	125	121	123	124	124	
123	123	119	121	120	121	
122	121	117	118	115	117	
122	120	115	117	111	114	
	120	116	117	108		
E4	124	122	121	116		
127	122	120	118	114	112	
125	121	120	117	111	109	
122	120	119	115	109	106	
121	118	118	112	107	104	
119	117	117	109	104	100	
116	116	116	107	101	97	
	112	115	104	98		
E6	120	123	121	117		
125	120	127	124	116	110	
127	122	127	124	116	110	
130	124	128	124	116	108	
133	126	129	125	115	107	
136	128	130	124	115	106	
140	131	131	125	114	104	
	132	133	125	112		
E3	98	80	70	66		
103	95	81	71	67	54	
103	95	83	75	70	60	
100	94	85	78	73	65	
100	94	87	83	77	71	
98	94	89	86	81	77	
97	94	90	90	85	83	
	92	90	93	87		
E7	137	135	123	108		
155	140	136	121	105	94	
160	142	137	119	102	91	
165	145	138	116	99	88	
171	148	139	116	94	84	
176	151	141	112	90	81	
183	154	144	108	86	75	
	156	148	106	81		
E1	90	90	94	88		
88	90	89	92	86	87	
87	89	87	88	84	84	
86	87	84	84	80	78	
83	86	81	80	75	73	
81	84	78	75	71	67	
77	83	75	71	68	62	
	81	70	69	66		

Figure 2 – Données des RU disponibles par microparcelle, obtenue par Arvalis par forage puis par extrapolation. L'échelle de couleur permet une visualisation comparative rapide où le bleu foncé, le blanc et l'orange foncé correspondent réciproquement aux RUMax, RUMoy et RUMin.

Annexe III – Script R

1 – Modèles de description des stress subis par les couverts

```
data<-read.table("Rubisko.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DE L'INN LORS DE LA MONTAISON ###

### Description de la variable à expliquer : INN ###

hist(INN)
qqnorm(INN)
qqline(INN)
# Répartition normale des données

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(INN)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description de la variable explicative : E ###

table(E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

### Modélisation ###

# Modèle complet et modèle candidat

library(nlme)
mod=lme(INN~E,random=~1|Rep)
anova(mod)
summary(mod)

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~INN)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Mauvaise qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est important

### Etablissement de groupes INN par E ###

plot(E, INN)
pairwise.t.test(INN,E,p.adjust.method="bonferroni",var.equal=F,paired=T)
```

```
### MODELE EXPLICATIF DU DEFICIT HYDRIQUE TOTAL A MATURITE ###

data<-read.table("Hydrique.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
```

```

str(data)# Structure des données
attach(data)

### Description de la variable à expliquer : Def_Z87 ###

hist(Def_Z87)
qqnorm(Def_Z87)
qqline(Def_Z87)
# Répartition moyennement normale des données

# Recherche d'une meilleure répartition grâce à une transformation
hist(log(Def_Z87))
qqnorm(log(Def_Z87))
qqline(log(Def_Z87))
# La transformation log est peut-être meilleure, sans certitude néanmoins

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(Def_Z87)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(Def_Z87~Sdj_Epi)
plot(log(Def_Z87)~Sdj_Epi)
# Pas de corrélation linéaire entre le nombre de degré jours à l'épiaison et le
déficit hydrique à Z87

### Modélisation ###

# Modèles complets
mod1=lm(Def_Z87~E+Gen+Sdj_Epi+Gen:E+E:Sdj_Epi+Gen:Sdj_Epi)
mod2=lm(log(Def_Z87)~E+Gen+Sdj_Epi+Gen:E+E:Sdj_Epi+Gen:Sdj_Epi)
anova(mod1)
anova(mod2)

# Réduction des modèles
mod1=lm(Def_Z87~E+Gen+Sdj_Epi+Gen:E)
mod2=lm(log(Def_Z87)~E+Gen+Sdj_Epi+Gen:E)
anova(mod1)
anova(mod2)
summary(mod1) # R2=0,97
summary(mod2) # R2=0,97
# Les modèles décrivent très bien la variabilité du déficit hydrique à Z87

plot(Def_Z87~E)
mod3=lm(Def_Z87~E)
mod4=lm(log(Def_Z87)~E)
anova(mod3)
anova(mod4)
summary(mod3) # R2=0,90
summary(mod4) # R2=0,90
# Note : Assez logiquement, la plus grande variabilité du modèle s'explique par E

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod1))
qqnorm(residuals(mod1))
qqline(residuals(mod1))
# Les résidus suivent plutôt bien une loi normale

```

```

hist(residuals(mod2))
qqnorm(residuals(mod2))
qqline(residuals(mod2))
# Les résidus suivent bien une loi normale donc le mod2 est retenu

hist(residuals(mod3))
qqnorm(residuals(mod3))
qqline(residuals(mod3))
# Les résidus suivent plutôt bien une loi normale

hist(residuals(mod4))
qqnorm(residuals(mod4))
qqline(residuals(mod4))
# Les résidus suivent bien une loi normale donc le mod4 est retenu

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod2)~log(Def_Z87))
abline(0,1)
plot(residuals(mod2)~fitted(mod2))
abline(0,0)
# Assez bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est assez faible

### Etablissement de groupes Z_87 par E ###

plot(E,Def_Z87)
library(agricolae)
SNK.test(mod2,"E", console=TRUE)

```

2 – Modèles de mise en place du couvert

```

data<-read.table("Rubisko.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DU GLAI LORS DE LA MONTAISON ###

### Description de la variable à expliquer : GLAI ###

hist(GLAI)
qqnorm(GLAI)
qqline(GLAI)
# Répartition non normale des données

hist(log(GLAI))
qqnorm(log(GLAI))
qqline(log(GLAI))
# Répartition un peu plus normale, sans certitude néanmoins

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(GLAI)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description de la variable explicative : E ###

table(E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

```

```

### Modélisation ###

# Modèles complets et modèles candidats

library(nlme)
mod1=lme (GLAI~E, random=~1|Num)
mod2=lme (log (GLAI) ~E, random=~1|Num)

anova (mod1)
anova (mod2)
summary(mod1) # AIC=134
summary(mod2) # AIC=34
# Donc le modèle 2 décrit mieux la variabilité du GLAI

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod2))
qqnorm(residuals(mod2))
qqline(residuals(mod2))
# Les résidus suivent plutôt bien une loi normale, avec un petit écart à la droite
de Henry pour les valeurs extrêmes

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod2)~log(GLAI))
abline(0,1)
plot(residuals(mod2)~fitted(mod2))
abline(0,0)
# Plutôt bonne qualité prédictive de ce modèle car écart à la courbe faible

### Etablissement de groupes GLAI par E ###

plot(E, GLAI)
pairwise.t.test(GLAI,E,p.adjust.method="bonferroni",var.equal=F,paired=T)

```

```

data<-na.omit(read.table("NDVI.txt",header=T))
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DU NDVI LORS DE LA MONTAISON ###

### Description de la variable à expliquer : NDVI ###

hist(NDVI)
qqnorm(NDVI)
qqline(NDVI)
# Répartition non normale des données pour les valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(NDVI)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et non orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type III

plot(NDVI~Sdj_Epi)

```

```

# Pas de corrélation linéaire entre le nombre de degré jours à l'épiaison et le
déficit hydrique à Z87

### Modélisation ###

library(nlme)

# Modèle complet
mod<-lme (NDVI~Gen+E+Sdj_Epi+Gen:E+Sdj_Epi+Gen:Sdj_Epi,random=~1|Num)
Anova(mod,type=3)

# Modèles candiats
mod1<-lme (NDVI~Gen+E+Sdj_Epi+Gen:Sdj_Epi,random=~1|Num)
Anova(mod1,type=3)
summary(mod1) # AIC=-2871

mod2<-lme (NDVI~Gen+E,random=~1|Num)
Anova(mod2,type=3)
summary(mod2) # AIC=-2984
#Donc mod2 est retenu car AICmod1 > AICmod2

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod2))
qqnorm(residuals(mod2))
qqline(residuals(mod2))
# Les résidus suivent plutôt bien une loi normale, avec un petit écart à la droite
de Henry pour les valeurs extrêmes

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod2)~NDVI)
abline(0,1)
plot(residuals(mod2)~fitted(mod2))
abline(0,0)
# Plutôt bonne qualité prédictive de ce modèle car écart à la courbe faible mais
mauvaise prédiction à la première date

### Etablissement de groupes NDVI par E et G ###

data<-read.table("NDVI2.txt",header=T)
summary(data) # Résumé des données
str(data) # Structure des données
attach(data)

plot(E,NDVI)
plot(Gen,NDVI)
pairwise.t.test(NDVI,E,p.adjust.method="bonferroni",var.equal=F,paired=T)
pairwise.t.test(NDVI,Gen,p.adjust.method="bonferroni",var.equal=F,paired=T)

```

3 – Modèles de description du couvert à l'épiaison

```

data<-read.table("stade.txt",header=T)
summary(data) # Résumé des données
str(data) # Structure des données
attach(data)

### MODELE DE PREDICTION DE LA DATE D'EPIAISON ###

### Description de la variable à expliquer : Sdj_Epi ###

```

```

hist(Sdj_Epi)
qqnorm(Sdj_Epi)
qqline(Sdj_Epi)
# ATTENTION : Peu de données entre 1500 et 1550 Sdj et écart à la droite de Henry
aux valeurs extrêmes
# Répartition normale sinon

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(Sdj_Epi)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen & E ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

### Modélisation ###

# Modèle complet et modèle candidat
mod=lm(Sdj_Epi~Gen*E)
anova(mod)
summary(mod)
# R²=0.99 donc le modèle décrit très bien la variabilité de la date d'épiaison

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~Sdj_Epi)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Très bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est faible

### Etablissement de groupes de date d'épiaison en fonction de E et Gen ###

plot(E,Sdj_Epi)
plot(Gen, Sdj_Epi)

library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

### Représentation graphique ###

h<-hist(Sdj_Epi,xlim=c(1300,1800),ylim=c(0,50))
text(h$mids,h$counts,labels=h$counts, adj=c(0.5, -0.5))

```

```

data<-read.table("Nb_Epi.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DU NOMBRE D'EPIS A L'EPIAISON ###

### Description de la variable à expliquer : NE_m2 ###

```



```

hist(NE_m2)
qqnorm(NE_m2)
qqline(NE_m2)
# Répartition normale des données, léger écart aux valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(NE_m2)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen et E ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

### Modélisation ###

# Modèle complet et modèle candidat
mod=lm(NE_m2~Gen+E+Gen:E)
anova(mod)
summary(mod)
# R²=0,26 donc le modèle décrit moyennement la variabilité du nombre d'épis

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~NE_m2)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Qualité prédictive de ce modèle assez mauvaise car l'écart à la courbe est important

### Etablissement de groupes NE_m2 par E et Gen ###

plot(NE_m2~E)
plot(NE_m2~Gen)

library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

data<-read.table("Z55.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### ETABLISSEMENT DE LA CORRELATION LINÉAIRE ENTRE MS_brin ET Sdj_P ###

### Description de la variable à expliquer : MS_brin ###

hist(MS_brin)
qqnorm(MS_brin)
qqline(MS_brin)
# Répartition normale des données, léger écart aux valeurs extrêmes

```

```

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(MS_brin~Sdj_P)
anova(mod)
summary(mod) #R²=0,18

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent plutôt bien une loi normale, avec un écart pour les valeurs
extrêmes

### MODELE DE CORRECTION DE LA MASSE SECHE A L'EPIAISON ###

### Description de la variable à expliquer : MS_brin ###

hist(MS_brin)
qqnorm(MS_brin)
qqline(MS_brin)
# Répartition normale des données, léger écart aux valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(MS_brin)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_P ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(Sdj_P~MS_brin)
# Corrélation linéaire entre la somme des degrés jours au prélèvement et la masse
sèche par brin

### Modélisation ###

### Modélisation ###

# Modèle complet sans interactions
mod=lm(MS_brin~Gen+E+Sdj_P)
anova(mod)
summary(mod) #R²=0,80
# Un modèle plus parcimonieux est recherché

# Modèle candidat
mod=lm(MS_brin~Gen+Sdj_P)
anova(mod)
summary(mod)
# Le modèle candidat est donc plus parcimonieux
# R²=0,79 donc le modèle décrit très bien la variabilité de la masse sèche

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

```

```

plot(fitted(mod)~MS_brin)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est faible

```

```

### MODELE EXPLICATIF DE MS0 A L'EPIAISON ###

### Description de la variable à expliquer : MS0 ###

hist(MS0)
qqnorm(MS0)
qqline(MS0)
# Répartition normale des données

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(MS0)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(Sdj_Epi~MS0)
# Corrélation entre les deux variables : les variétés les plus précoces ont une
biomasse plus faible à l'épiaison

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(MS0~Gen+E+Sdj_Epi+Gen:E+Gen:Sdj_Epi+E:Sdj_Epi)
anova(mod)

# Modèle candidat
mod=lm(MS0~Gen+E+Sdj_Epi)
anova(mod)
summary(mod)
# R²=0,66 donc le modèle décrit plutôt bien la variabilité de MS0

mod=lm(MS0~Sdj_Epi)
anova(mod)
summary(mod)
# Corrélation avec R²=0,19

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~MS0)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est faible

```

```
### Etablissement de groupes MS0 par E et Gen ###
```

```
plot(MS0~E)  
plot(MS0~Gen)
```

```
library(agricolae)  
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)  
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)
```

```
### MODELE EXPLICATIF DE GLAI A L'EPIAISON ###
```

```
### Description de la variable à expliquer : GLAI ###
```

```
hist(GLAI)  
qqnorm(GLAI)  
qqline(GLAI)  
# Répartition normale des données, avec léger écart aux valeurs extrêmes
```

```
# Vérification des valeurs aberrantes  
dotchart(GLAI)  
# Pas de valeurs aberrantes a priori
```

```
### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###
```

```
table(Gen,E)  
# Données croisées et orthogonales  
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I
```

```
plot(Sdj_Epi~GLAI)  
# Corrélation entre les deux variables : les GxE précoces ont GLAI plus faible que  
les GxE tardifs
```

```
### Modélisation ###
```

```
# Modèle complet  
mod=lm(GLAI~Gen+E+Sdj_Epi+Gen:E+Gen:Sdj_Epi+E:Sdj_Epi)  
anova(mod)
```

```
# Modèle candidat  
mod=lm(GLAI~Gen+E+Gen:E)  
anova(mod)  
summary(mod)  
#  $R^2=0,57$  donc le modèle décrit correctement la variabilité du GLAI à l'épiaison
```

```
mod=lm(GLAI~Sdj_Epi)  
anova(mod)  
summary(mod)  
# Corrélation avec  $R^2=0,06$ 
```

```
### Vérification des hypothèses ###
```

```
hist(residuals(mod))  
qqnorm(residuals(mod))  
qqline(residuals(mod))  
# Les résidus suivent bien une loi normale
```

```
### Qualité prédictive du modèle ###
```

```
plot(fitted(mod)~GLAI)  
abline(0,1)  
plot(residuals(mod)~fitted(mod))  
abline(0,0)
```

```

# Qualité prédictive de ce modèle moyenne car l'écart à la courbe est assez important

### Etablissement de groupes GLAI par E et Gen ###

plot(GLAI~E)
plot(GLAI~Gen)

library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

data<-read.table("Z55.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DU POURCENTAGE DE SURFACE VERTE SUPERIEUR A L'EPIAISON ###

### Description de la variable à expliquer : F1 ###

hist(F1)
qqnorm(F1)
qqline(F1)
# Répartition plutôt normale des données avec écart aux valeurs faibles

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(F1)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(Sdj_Epi~F1)
# Corrélation linéaire entre la date d'épiaison et la surface verte de F1

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(F1~Gen+E+Sdj_Epi+Gen:E+Gen:Sdj_Epi+E:Sdj_Epi)
anova(mod)

# Modèle candidat
mod=lm(F1~Gen+E+Gen:E)
anova(mod)
summary(mod)
# R2=0,75 donc le modèle décrit bien la variabilité de la surface verte de la F1

mod=lm(F1~Sdj_Epi)
anova(mod)
summary(mod) # Non significatif

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

```

```

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~F1)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Bonne qualité prédictive de ce modèle correct car l'écart à la courbe est plutôt
faible

### Etablissement de groupes de surface verte de F1 par E et Gen ###

plot(F1~E)
plot(F1~Gen)

library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

4 – Modèles de description de la sénescence du couvert

```

### MODELE EXPLICATIF DE L'AUPC DE LA CHLOROPHYLLE DE LA F1 ###

data<-read.table("Chl.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### Description de la variable à expliquer : AUPC_F1 ###

hist(AUPC_F1)
qqnorm(AUPC_F1)
qqline(AUPC_F1)
# Répartition normale des données, avec un écart faible à la droite de Henry aux
valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(AUPC_F1)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(AUPC_F1~Sdj_Epi)
# Corrélation linéaire entre le nombre de degré jours à l'épiaison et l'aire sous
la courbe des F1
# Autrement dit une variété précoce est plus riche en Chl qu'une variété tardive
# HYPOTHESES :
# 1) Les variétés précoces ont une AUPC plus élevée car ils restent verts plus
longtemps (point d'inflexion plus retardé).
# 2) Les variétés précoces ont une AUPC plus élevée car ils ont une [Chl]
initiale plus élevée.

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(AUPC_F1~Gen+E+Sdj_Epi)
anova(mod)

```

```

# Modèle candidat
mod=lm(AUPC_F1~Gen+E)
anova(mod)
summary(mod)
# R²=0.8315 donc le modèle décrit plutôt bien la variabilité de l'AUPC de la F1

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~AUPC_F1)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Plutôt bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est faible

### Etablissement de groupes d'AUPC [Chl] F1 par E et Gen ###

plot(AUPC_F1~E)
plot(AUPC_F1~Gen)

library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

### MODELE EXPLICATIF DE L'AUPC DE LA CHLOROPHYLLE DE LA F2 ###

data<-read.table("Chl.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

### Description de la variable à expliquer : AUPC_F2 ###

hist(AUPC_F2)
qqnorm(AUPC_F2)
qqline(AUPC_F2)
# Répartition normale des données, avec un écart faible aux valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(AUPC_F2)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales !
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(AUPC_F2~Sdj_Epi)
# Corrélation linéaire correcte entre le nombre de degré jours à l'épiaison et
l'aire sous la courbe des F2
# Autrement dit une variété précoce est plus riche en Chl qu'une variété tardive
# HYPOTHESES :
# 1) Les variétés précoces ont une AUPC plus élevée car ils restent verts plus
longtemps (point d'inflexion plus retardé).

```

```

# 2) Les variétés précoces ont une AUPC plus élevée car ils ont une [Chl] initiale
plus élevée.

### Modélisation ###

# Modèle complet et modèle candidat
mod=lm(AUPC_F2~Gen+E+Sdj_Epi)
anova(mod)
summary(mod)
# R²=0.72 donc le modèle décrit plutôt bien la variabilité de l'AUPC de la F2

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~AUPC_F2)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Plutôt bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est faible

### Etablissement de groupes d'AUPC [Chl] F2 par E et Gen ###

plot(AUPC_F2~E)
plot(AUPC_F2~Gen)

library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

### CORRELATIONS ENTRE PRECOCITE ET AUPC ###

data<-na.omit(read.table("Chl_F1.txt",header=T))
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

cor(Sdj_Epi,Gomp_F1) # r=-0.7651892
cor(Sdj_Epi,T_H_F1) # r=-0.5058
cor(Sdj_Epi,M_F1) # r=-0.4704839

data<-na.omit(read.table("Chl_F2.txt",header=T))
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données
attach(data)

cor(Sdj_Epi,Gomp_F2) # r=-0.5780353
cor(Sdj_Epi,T_H_F2) # r=-0.7473601
cor(Sdj_Epi,M_F2) # r=0.5052677

```

```

data<-read.table("IFVI.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données

```



```

attach(data)

### DETERMINATION DU MEILLEUR PREDICTEUR SIMPLE DE L'IFVI TOTAL DU COUVERT ###

### Description de la variable à expliquer : IFVI_tot ###

hist(IFVI_tot)
qqnorm(IFVI_tot)
qqline(IFVI_tot)
# Répartition normale des données avec léger écart à la droite de Henry aux valeurs
extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(IFVI_tot)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : IFVI_F1, IFVI_F2, IFVI_F3 et IFVI_F4
###

plot(IFVI_tot~IFVI_F1)
plot(IFVI_tot~IFVI_F2)
plot(IFVI_tot~IFVI_F3)
plot(IFVI_tot~IFVI_F4)
# Corrélation linéaire entre l'IFVI total et l'IFVI de chacune des feuilles

## Modélisation ###

mod=lm(IFVI_tot~IFVI_F1)
anova(mod)
summary(mod) # R2=0.81

mod=lm(IFVI_tot~IFVI_F2)
anova(mod)
summary(mod) # R2=0.96

mod=lm(IFVI_tot~IFVI_F3)
anova(mod)
summary(mod) # R2=0.89

mod=lm(IFVI_tot~IFVI_F4)
anova(mod)
summary(mod) # R2=0.32

# Donc l'IFVI de la F2 est le meilleur prédicteur de l'IFVI total du couvert et
décrit très bien la variabilité totale de l'IFVI

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale MAIS écart à la courbe sur les valeurs
extrêmes

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~IFVI_tot)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est faible

```

```

### MODELE EXPLICATIF DE L'IFVI TOTAL ###

### Description de la variable à expliquer : IFVI_total ###

hist(IFVI_total)
qqnorm(IFVI_total)
qqline(IFVI_total)
# Répartition normale, léger écart aux valeurs faibles

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(IFVI_total)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales !
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(IFVI_total~Sdj_Epi)
# Pas de corrélation linéaire entre la précicoté et l'IFVI total

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(IFVI_total~Gen+E+Sdj_Epi)
anova(mod)

# Modèle candidat
mod=lm(IFVI_total~E+Gen)
anova(mod)
summary(mod) # R²=0.56 donc le modèle décrit bien la variabilité de l'IFVI total

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale mais avec écart à la courbe aux valeurs faibles

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~IFVI_total)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Bonne qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est plutôt faible

### Etablissement de groupes d'IFVI total par E et Gen ###

plot(IFVI_total~E)
plot(IFVI_total~Gen)
library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

### MODELE EXPLICATIF DE L'IFVI DE LA F1 ###

### Description de la variable à expliquer : IFVI_F1 ###

hist(IFVI_F1)

```

```

qqnorm(IFVI_F1)
qqline(IFVI_F1)
# Répartition bimodale de IFVI_F1 mais mettre en place une sous-analyse en fonction
des variétés en stress hydrique ou non ne fonctionne pas non plus
# Transformation standard ne fonctionnent pas non plus
# L'anova étant assez robuste, l'analyse est néanmoins menée pour voir si les
hypothèses sont vérifiées

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(IFVI_F1)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(IFVI_F1~Sdj_Epi)
# Pas de corrélation linéaire entre la précocité et l'IFVI des F1

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(IFVI_F1~Gen+E+Sdj_Epi)
anova(mod)

# Modèle candidat
mod=lm(IFVI_F1~E)
anova(mod)
summary(mod)
# R2=0.50 donc le modèle décrit correctement la variabilité de l'IFVI de la F1

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale MAIS écart à la courbe sur les valeurs
extrêmes

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~IFVI_F1)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Assez mauvaise qualité prédictive de ce modèle car l'écart à la courbe est très
important

### Etablissement de groupes d'IFVI de la F1 par E ###

plot(IFVI_F1~E)
plot(IFVI_F1~Gen)
library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)

```

5 – Modèles de caractérisation de la résistance et de la tolérance

```

data<-read.table("Rendement.txt",header=T)
summary(data) # Résumé des données

```

```

str(data)# Structure des données
attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DU RENDEMENT QUANTITATIF ###

### Description de la variable à expliquer : Rdt ###

hist(Rdt)
qqnorm(Rdt)
qqline(Rdt)
# Répartition normale, moyennement valable pour les valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(Rdt)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales donc utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(Rdt~Sdj_Epi)
# Pas de corrélation linéaire entre le nombre de degré jours à l'épiaison et le
rendement

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(Rdt~Gen+E+Sdj_Epi+Gen:E+Gen:Sdj_Epi+E:Sdj_Epi)
anova(mod)

# Modèle candidat
mod=lm(Rdt~Gen+E+Gen:E)
anova(mod)
summary(mod)# R2=0.86 donc le modèle décrit correctement la variabilité du rendement

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~Rdt)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Qualité prédictive de ce modèle correcte car l'écart à la courbe est moyen

### Etablissement de groupes de rendement par E et Gen ###

plot(Rdt~E)
plot(Rdt~Gen)
library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

data<-na.omit(read.table("Rendement.txt",header=T))
summary(data)# Résumé des données

```

```

str(data)# Structure des données
attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DU RENDEMENT QUALITATIF ###

### Description de la variable à expliquer : Proteine ###

hist(Proteine)
qqnorm(Proteine)
qqline(Proteine)
# Répartition normale, moyennement valable pour les valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(Proteine) # Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées mais NON orthogonales donc utilisation d'une ANOVA de type III

plot(Proteine~Sdj_Epi)
# Pas de corrélation linéaire entre précocité et le % de protéines

### Modélisation ###

# Modèle complet
library(car)
mod=lm(Proteine~Gen+E+Sdj_Epi+Gen:E+Gen:Sdj_Epi+E:Sdj_Epi)
Anova(mod,type=3)

# Modèle candidat
mod=lm(Proteine~Gen+E+Gen:E)
Anova(mod,type=3)
summary(mod)
# R2=0.95 donc le modèle décrit très bien la variabilité du % en protéines

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~Proteine)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Bonne qualité prédictive de ce modèle correcte car l'écart à la courbe est moyen

### Etablissement de groupes de % en proteine par E et Gen ###

plot(Proteine~E)
plot(Proteine~Gen)
library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

data<-read.table("Tolerance.txt",header=T)
summary(data)# Résumé des données
str(data)# Structure des données

```

```

attach(data)

### MODELE EXPLICATIF DE LA SENSIBILITE DES COUVERTS ###

### Description de la variable à expliquer : Sensibilite ###

hist(Sensibilite)
qqnorm(Sensibilite)
qqline(Sensibilite)
# Répartition normale

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(Sensibilite)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales donc utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(Sensibilite~Sdj_Epi)
# Faible corrélation linéaire entre le nombre de degré jours à l'épiaison et la
résistance des couverts

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(Sensibilite~Gen+E+Sdj_Epi)
anova(mod)

# Modèle candidat
mod=lm(Sensibilite~Gen+E)
anova(mod)
summary(mod)
# R2=0.87 donc le modèle décrit bien la variabilité de la résistance

### Vérification des hypothèses ###

hist(residuals(mod))
qqnorm(residuals(mod))
qqline(residuals(mod))
# Les résidus suivent bien une loi normale MAIS peu valable pour les valeurs faibles

### Qualité prédictive du modèle ###

plot(fitted(mod)~Sensibilite)
abline(0,1)
plot(residuals(mod)~fitted(mod))
abline(0,0)
# Bonne qualité prédictive de ce modèle correcte car l'écart à la courbe est faible

### Etablissement de groupes de sensibilité par E et Gen ###

plot(Sensibilite~E)
plot(Sensibilite~Gen)
library(agricolae)
SNK.test(mod,"E", console=TRUE)
SNK.test(mod,"Gen", console=TRUE)

```

```

### MODELE EXPLICATIF DE L'INTOLERANCE DES COUVERTS ###

### Description de la variable à expliquer : Intolerance ###

```

```

hist(Intolerance)
qqnorm(Intolerance)
qqline(Intolerance)
# Répartition normale non valable pour les valeurs extrêmes

# Vérification des valeurs aberrantes
dotchart(Intolerance)
# Pas de valeurs aberrantes a priori

### Description des variables explicatives : Gen, E et Sdj_Epi ###

table(Gen,E)
# Données croisées et orthogonales
# Utilisation possible d'une ANOVA de type I

plot(Intolerance~Sdj_Epi)
# Pas de corrélation linéaire entre le nombre de degré jours à l'épiaison et la
tolérance des couverts

### Modélisation ###

# Modèle complet
mod=lm(Intolerance~Gen+E+Sdj_Epi)
anova(mod)
# Non significatif donc égalité des moyennes de tolérance

### Etablissement de groupes de tolérance par E et Gen ###

plot(Intolerance~E)
plot(Intolerance~Gen)

# Test d'égalité des variances
library(RVAideMemoire)
pairwise.var.test(Intolerance,E,p.method="bonferroni")
pairwise.var.test(Intolerance,Gen,p.method="bonferroni")

```




Diplôme : Diplôme d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences
Agronomiques, Agroalimentaires Horticoles et du Paysage
Spécialité : Horticulture
Spécialisation / option : Protection des Plantes et Environnement appliquée à l'Horticulture (PPE-H)
Enseignant référent : Mme Valérie Leclerc

Auteur : Mélanie MAKAROVSKY

Date de naissance : 06/06/1995

Nb pages : 125 Annexe(s) : 3

Année de soutenance : 2019

Organisme d'accueil : INRA – UMR EcoSys

Adresse :

Route de la ferme,
78850 Thiverval-Grignon

Maîtres de stage : Mme Marie-Odile BANCAL et
M. Pierre BANCAL

Titre français : Phénotypage de la tolérance aux stress du blé

Titre anglais : Phenotyping of wheat multi-stress tolerance

Résumé (1600 caractères maximum) :

Le changement climatique devrait induire une augmentation de la variabilité des stress subis par le blé tendre, mettant en danger la durabilité des systèmes de production. De plus, en pénalisant les rendements, les stress hydriques, azotés et cryptogamiques (*Septoria tritici*) ont une importance actuelle et future majeure. La tolérance est une réponse à ces enjeux car elle augmente l'assurance de rendement en cas de stress multiples en maintenant un niveau de production élevé malgré la présence de symptômes. Cependant, son phénotypage est complexe ; le développement de méthodes haut-débit fiables et peu coûteuses est fondamental pour améliorer l'efficacité de la sélection variétale de la tolérance.

Cette étude propose de générer des gammes de stress précoces et tardifs importantes, causant des pertes d'IFVI et de rendement modérées, afin de favoriser l'expression de la variabilité G×E de la tolérance. La complémentarité du phénotypage classique et haut-débit (PhenoField®) devrait être en mesure de répondre aux objectifs de l'essai : identifier la combinaison de stress exprimant la gamme de tolérance la plus variée, les traits culturels liés à la tolérance et évaluer la précision et la robustesse des proxys des traits recherchés.

En montrant que le dispositif expérimental a bien permis la création d'une large gamme de phénotypes, cette étude est une première étape du phénotypage de la tolérance. La mise en parallèle des mesures classiques et des télémessures permettra à terme d'obtenir des mesures de tolérance bien plus précises pour apporter une réponse aux objectifs précités.

Abstract (1600 caractères maximum) :

Climate change is expected to increase the variability of stress experienced by common wheat, jeopardizing the sustainability of production systems. In addition, drought, nitrogen and cryptogamic stresses (*Septoria tritici*) have a current and future major importance, by penalizing yields. Tolerance is an answer to these issues because it increases yield insurance in case of multiple stress by maintaining a high level of production despite the presence of symptoms. However, its phenotyping is complex; the development of reliable and inexpensive high-throughput methods is fundamental to improve the efficiency of varietal selection of tolerance.

This study aims at generating large ranges of early and late stress, causing moderate IFVI and yield losses, to promote the expression of G×E variability in tolerance. The complementarity of conventional and high-throughput phenotyping (Phenofield®) should allow to meet the goals of the trial: identify the combination of stress expressing the largest tolerance range, the cultural traits related to tolerance and evaluate the accuracy and robustness of the proxies of the desired traits.

This study is a first step in the phenotyping of tolerance by showing that the experimental setup has indeed enabled the establishment of a wide range of phenotypes. The combination of conventional and telemetry measures will ultimately allow a much more precise tolerance measurement to provide an answer to the previous goals.

Mots-clés : *Triticum aestivum*, changement climatique, phénotypage classique et haut-débit, multi-stress, stress hydrique, stress azoté & *Septoria tritici*

Key Words: *Triticum aestivum*, climate change, usual and high-throughput phenotyping, multi-stress, drought stress, nitrogen stress & *Septoria tritici*

