

Plastix : Plasticité des composantes de rendement des céréales à paille

Vincent ALLARD^{1*}, Christine GIROUSSE¹, Jacques LE GOUIS¹, Jean-Charles DESWARTE^{2*},
Stéphanie THEPOT³, Jérôme AUZANNEAU⁴, Sébastien CAIVEAU⁵, Pascal GIRAUDEAU⁶,
Gustavo SLAFER⁷, Denis VILE⁸, Benoit DE SOLAN⁹

1 - INRAE - Université Clermont-Auvergne, UMR GDEC- Chemin de Crouel, 63000 Clermont-Ferrand, FRANCE

2 - Arvalis - ZA des Graviers, 91190 Villiers-le-Bâcle, FRANCE

3 - BASF France SAS - Ferme du Paly, 91490 Milly-la-Forêt, FRANCE

4 - Agri-Obtentions - Chemin De La Petite Minière, 78280 Guyancourt, FRANCE

5 - Syngenta - Avenue Gustave Eiffel, 28000 Chartres, FRANCE

6 - Secobra Recherches - Le Bois Henry, 78580 Maule, FRANCE

7 - Université de Lleida - ETSIA, Av. de l'Alcalde Rovira Roure 191, E-25198 Lleida, ESPAGNE

8 - INRAE - LEPSE - 2 pl P Viala, F-34060 Montpellier, FRANCE

9 - Arvalis - Domaine Saint Paul, Site Agroparc, Bâtiment Climat - 228, route de l'Aérodrome, 84914 Avignon, FRANCE

*Coordinateur du projet : Vincent ALLARD, vincent.allard@inrae.fr / + Rédacteur de l'article : Jean-Charles DESWARTE, jc.deswarte@arvalis.fr

1 Introduction

Au cours des siècles, les gains de rendement des cultures ont été obtenus par des pratiques qui accroissaient la mise à disposition de ressources aux cultures (essentiellement eau et azote), associées à des variétés adaptées à des ressources accrues (Slafer and Andrade, 1991 ; Evans and Fischer, 1999 ; Sinclair and Ruffy, 2012). Les hausses de rendement ont été remarquables pendant la seconde moitié du 20^e siècle, mais se sont réduites au cours des dernières décades (Calderini and Slafer, 1998 ; Brisson *et al.*, 2010 ; Fischer and Edmeades, 2010). En France, la stagnation des rendements n'est pas attribuable à un ralentissement du progrès génétique, constant (+1.0 à +1.3 q ha⁻¹ y⁻¹) (Brisson *et al.*, 2010) ; par contre, elle semble causée en partie par une augmentation de conditions environnementales (dont climatiques) défavorables, alors que les prévisions climatiques annoncent une hausse de la fréquence et de l'intensité des aléas (Stocker, 2014).

La combinaison de moindres gains de rendement et d'une population en hausse (Rosegrant and Cline, 2003) mène à une baisse de la production par personne ; ainsi, il est nécessaire d'accroître les rendements de 50% au cours des prochaines décades (Reynolds *et al.*, 2009). Cet objectif est atteignable à la fois en augmentant le potentiel de rendement des nouvelles variétés, et en identifiant des traits physiologiques qui apportent une plasticité accrue et donc une aptitude accrue à s'adapter aux variations climatiques qui interviennent au cours d'une campagne culturale ou entre campagnes. Ces objectifs requièrent une meilleure compréhension physiologique de l'élaboration du rendement (Slafer, 2003 ; Araus *et al.*, 2008 ; Fischer, 2011 ; Foulkes *et al.*, 2011 ; Reynolds *et al.*, 2012).

Slafer *et al.* (2014) ont proposé une méthode pour analyser le contrôle génétique et l'effet environnemental des composantes de rendement chez le blé : nombre de grains/m² (décomposable en épis/m² et grains/épi) et poids moyen des grains. En effet, génétique et environnement interagissent et conduisent à des relations complexes entre composantes. Des travaux récents sur la plasticité phénotypique ont apporté une interprétation nouvelle des interactions entre composantes (Sadras, 2007; Sadras and Denison, 2009; Gambin and Borrás,

2010; Peltonen-Sainio *et al.*, 2011; Sadras and Slafer, 2012; Sadras and Rebetzke, 2013). Sadras et Slafer (2012) ont ordonné la plasticité des composantes de rendement chez les céréales : le tallage présente la plasticité maximale, et le poids moyen des grains la plus faible. Ainsi, chez le blé, le nombre de grains/m² est le principal déterminant de la variation de rendement sous différentes conditions environnementales ; ses composantes (épis/m² et grains/épi) sont donc des traits privilégiés pour la sélection variétale.

Le nombre final d'épis/m² résulte de l'émission, la croissance et la survie de talles (Slafer *et al.*, 2009 ; Dreccer *et al.*, 2013) ; de la même manière, le nombre de grains/m² découle de l'initiation et de la survie des fleurs au sein de chaque épi en développement (Ghiglione *et al.*, 2008 ; Gonzalez *et al.*, 2011), puis de la fécondation (Ferrante *et al.*, 2013). Chez le blé, la phase d'avortement est critique à la fois pour les épis et pour les fleurs (Fischer, 1985 ; Kirby, 1988 ; Slafer *et al.*, 1994). Etant donné que leurs périodes de mise en place se chevauchent partiellement au cours du cycle, on peut supposer qu'une rétroaction existe entre la survie des épis et celle des fleurs lorsque la culture est exposée à des variables trophiques, de telle sorte que les ressources nécessaires aux unes sont soustraites (ou du moins non accessibles) aux autres. Puisque les ressources et énergies nécessaires pour une talle fertile sont largement supérieures à celles requises par une ébauche de fleur (Fischer and Turner, 1978), il est probable que la densité d'épis constitue un mécanisme de régulation principal et grossier (Zhang *et al.*, 2010 ; Sadras and Rebetzke, 2013), alors que le nombre de grains/épi engendre une régulation plus fine. Ainsi, les deux composantes peuvent répondre à de petits changements environnementaux, mais la densité d'épis semble davantage concernée par de grandes variations.

L'objectif du projet est donc d'acquérir une meilleure description de la relation entre les deux traits Densité d'épis (NEM2) et Nombre de grains par épi (NGE) et de quantifier la variabilité génétique existante associée à la compensation inter-trait. Le cœur du projet Plastix vise à développer les outils techniques et conceptuels permettant de réaliser cette quantification de manière robuste et facilement déployable chez les partenaires socio-économiques.



2 Matériel et méthode

► Valorisation de jeux de données génériques antérieurs et démonstration d'une variabilité génétique de la plasticité de la fertilité épi

Deux sources de données sur blé tendre ont été exploitées pour explorer la variabilité génétique de la plasticité de la fertilité épi en réponse à la densité d'épi. Les données d'essais Post-Inscription d'Arvalis de 2003 à 2020 regroupaient 13821 unités expérimentales (variété x essai) présentant les composantes de rendement d'intérêt (densité d'épis, fertilité des épis). Compte-tenu des différenciations des listes variétales dans le temps et sur le territoire, ce jeu initial s'est avéré très déséquilibré ; il a donc été réduit en sélectionnant uniquement les 78 variétés présentes dans au moins 40 essais, soit au total 6082 observations. En complément, les données de composantes de rendement de 16 essais du projet BreedWheat, regroupant chacun 2 niveaux d'alimentation hydrique ou azotée (Touzy *et al.*, 2019 ; Mini *et al.*, 2023) ont fourni un jeu de données équilibré recroisant 210 variétés dans au moins 30 environnements (année x site x modalité) soit 6646 observations. Dans ces essais, les composantes de rendement n'étaient pas manipulées et résultaient en premier lieu de l'effet de l'environnement.

Une approche par modèles mixtes a été retenue pour analyser les relations entre les composantes du rendement : les effets aléatoires du facteur variété et du facteur essai ont été intégrés dans des modèles linéaires des relations bivariées entre composantes du rendement. Des procédures statistiques par rééchantillonnage (bootstrap) ont permis d'analyser la sensibilité des résultats par rapport à la structure déséquilibrée du jeu de données post-inscription.

► Confirmation de stratégies de plasticité différenciées

Afin d'étudier la plasticité de la fertilité épi *indépendamment de la densité d'épis*, des essais furent menés au champ en 2021 et 2022, associant les deux facteurs Variété et Structure du couvert. Les variétés étudiées étaient définies sur la base de leur comportement observé dans les essais Post-Inscription (variétés faiblement ou fortement compensatrices). Le facteur Structure du couvert visait à induire des densités d'épis très différentes au moment de la constitution de l'épi (montaison). Ainsi, pour éviter un sur-tallage des plantes, la modalité à faible densité d'épis était obtenue par arrachage manuel d'un rang sur deux autour du stade Z32 (second nœud visible), par opposition à la modalité témoin, intacte.

En blé tendre, 4 essais regroupant 20 variétés ont été conduits en 2021 ; en blé dur 3 essais ont été menés (2022) sur 10 variétés.

Pour étudier la réponse de la fertilité des épis à la densité, la densité d'épis par m² a été déterminée au centre des parcelles ; la fertilité des épis a été obtenue par battage et dénombrement des grains sur 50 épis prélevés au centre de la parcelle et battus ensemble.

► Analyse fine des mécanismes de compensation

Afin de fournir une compréhension plus fine des mécanismes à l'œuvre lors d'une compensation entre le nombre d'épis par m² et le nombre de grains par épi, une expérimentation a été menée en manipulant le niveau

de ressources disponible pour chaque épi : 5 traitements ont été implémentés en apportant de l'ombrage (« shading » -25% et -50% de rayonnement entre Z31 +150°Cj et floraison) ou en modifiant la densité du couvert (« thinning » -50% de densité obtenu en arrachant un rang sur deux au stade Z31 +150°Cj, et -75% en arrachant un rang sur deux et une plante sur deux sur le rang restant) en comparaison à un témoin non ombré et non éclairci. Deux variétés *a priori* contrastées pour leur plasticité en termes de fertilité épi (Ascott plus plastique et SY Moisson moins plastique) ont été utilisées. Les plantes ont été arrosées et fertilisées de manière optimale. Le dispositif comportait 3 répétitions, en randomisation totale.

L'expérimentation a été implantée en 2022 sur deux sites présentant des environnements très différents : Clermont-Ferrand (Puy-de-Dôme, France) et Lleida (Catalogne, Espagne).

Le nombre de plantes par m², le nombre d'épis par m² et par plante, le PMG et le rendement ont été déterminés ; le nombre de grains par épi a été évalué sur un échantillon de 50 épis prélevés de manière aléatoire et battus individuellement. De plus, une caractérisation fine de la dynamique des fleurons a été réalisée sur 3 niveaux d'épillets (basal, central, apical) pour 5 épis par date / génotype / localisation, en dénombrant le nombre de primordium potentiels et de fleurs fertiles aux stades Z45 et Z65 (floraison).

► Manipuler le couvert et accéder aux composantes de rendement : considérations méthodologiques

La composante « fertilité des épis » est le plus souvent obtenue par calcul à partir du rendement grain final, du PMG à la moisson et de la densité d'épis courant remplissage. Ainsi, l'accès à un outil de dénombrement à haut débit des épis est nécessaire pour garantir l'accès à cette composante et au calcul des autres. Un outil de phénotypage à haut débit léger, associé à la chaîne de traitement adaptée, a été testé pour en permettre l'amélioration et valider les sorties. Le matériel se présente sous la forme de deux caméras solitaires permettant une vision stéréoscopique, portées à environ 1.5 m au-dessus du couvert à l'aide d'une perche véhiculée par un opérateur (Fig 1).



Figure 1 : Présentation d'une perche LITERAL opérée au champ (gauche) et analyse d'une image acquise pour comptage des épis par algorithme (droite).

Le traitement des images est réalisé par apprentissage profond de manière asynchrone avec l'acquisition. La version 2023 du système a été testée sur des essais Post-Inscription ou équivalent en juin 2023 sur blé tendre et

blé dur. La comparaison des méthodes (phénotypage à haut-débit vs manuel) a été réalisée selon plusieurs échantillonnages : à échantillon identique (quadrat de 0.25 m²), ou à échantillonnage recommandé pour chaque méthode (2 à 3 placettes de 2 rangs x 1 m pour le comptage manuel, 4 à 6 acquisitions pour le phénotypage HD). Six essais Variétés Post-Inscription de 2023 (4 en BTH, 2 en BD) ont été utilisés pour évaluer la version la plus aboutie du système.

L'estimation de la plasticité de la fertilité épi sur un jeu de données générique tel que les essais post-inscription requiert un nombre élevé d'essais. A l'inverse, la manipulation du couvert garantit une meilleure expression de la plasticité des épis, en comparant toutes choses égales par ailleurs des peuplements d'épis denses et éclaircis. Pour répéter ces modalités expérimentales à grande échelle, des alternatives à l'arrachage manuel ont été testées : l'arrachage d'un rang sur 2 à l'aide d'une bineuse, ou le semis d'un rang sur deux. Les deux dernières modalités ont été comparées dans un essai spécifique mené en 2021 et 2022 à Villiers-le-Bâcle (91) sur 2 variétés contrastées : Ascott et SY Moisson.

La problématique des tailles de parcelles et d'effets de bordure sur les composantes de rendement a par ailleurs été explorée en 2021 et 2023 à Villiers-le-Bâcle (91). En 2021, des parcelles de 7 rangs, sans rang de bordure et bénéficiant d'un espace inter-parcelle large (> 50 cm) ont été conduites, et les composantes de rendement ont été déterminées rang par rang. En 2023, les facteurs de longueur de parcelle (5 vs 9 m) et de largeur d'inter-parcelles (50 vs 20 cm) ont été évalués sur 2 variétés contrastées : Advisor et Autricum. L'impact sur le rendement et sur l'estimation de la fertilité épi a été analysé.

3 Résultats

► Valorisation de jeux de données génériques antérieurs et démonstration d'une variabilité génétique de la plasticité de la fertilité épi

Données BreedWheat sur blé tendre

La plasticité environnementale a pu être analysée dans le jeu de données du projet BreedWheat (Paux *et al.*, 2022) par une analyse de régression conjointe inspirée de la méthode de Finlay-Wilkinson (1963) qui consiste à extraire les coefficients de régression linéaire entre les valeurs moyennes par environnement et les valeurs observées pour chaque génotype dans chaque environnement. Les estimations des coefficients des modèles mixtes permettent de comparer les génotypes. L'analyse de régression conjointe a permis de mettre en évidence une variabilité génétique significative de la plasticité du rendement et de ses composantes.

Pour le rendement, la variation est principalement expliquée par la variation entre environnements (59%), mais la part de variance expliquée par la variabilité de la pente entre génotypes est de 25% de la part totale. Une relation positive significative ($r = 0.5$, $P < 0.001$) a été observée entre le rendement moyen de chaque génotype et la pente du modèle de régression conjointe (Fig. 2). D'après Finlay-Wilkinson, une interprétation possible de la diversité des stratégies des génotypes analysés est l'identification de génotypes adaptés à tous les environnements (e.g. RUBISKO, PAKITO, FAIRPLAY), des

génotypes bien adaptés aux environnements favorables (e.g. NOGAL, CORVUS), et des génotypes avec une stabilité du rendement supérieure à la moyenne et une bonne adaptation aux environnements défavorables (e.g. ESPERIA, AVENUE, AEROBIC).

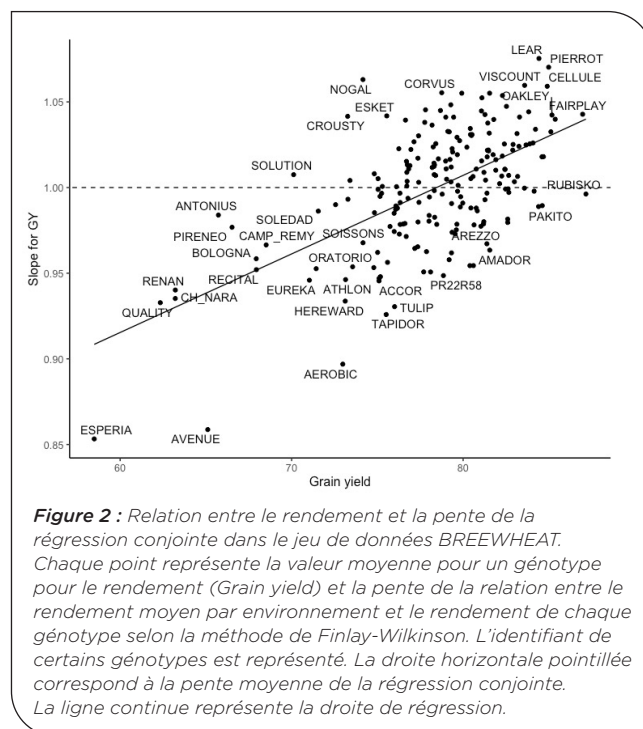


Figure 2 : Relation entre le rendement et la pente de la régression conjointe dans le jeu de données BREEWHEAT. Chaque point représente la valeur moyenne pour un génotype pour le rendement (Grain yield) et la pente de la relation entre le rendement moyen par environnement et le rendement de chaque génotype selon la méthode de Finlay-Wilkinson. L'identifiant de certains génotypes est représenté. La droite horizontale pointillée correspond à la pente moyenne de la régression conjointe. La ligne continue représente la droite de régression.

Pour la densité d'épis, alors que la variabilité entre les environnements contribue à 30% de la variabilité totale, c'est la variabilité des pentes d'un génotype à l'autre qui contribue le plus (50%) à la variabilité totale. Le nombre de grains par m² est quant à lui majoritairement expliqué par les différences entre environnements (63%) et la variabilité des pentes entre génotypes explique seulement 8% de la part totale de la variance.

En terme de plasticité variétale de la fertilité des épis, des différences significatives ont été détectées au sein du panel BreedWheat (Fig. 3) : pour une même variation de la densité d'épis, certaines variétés telles que Ephoros répondent fortement par une modulation de leur fertilité des épis.

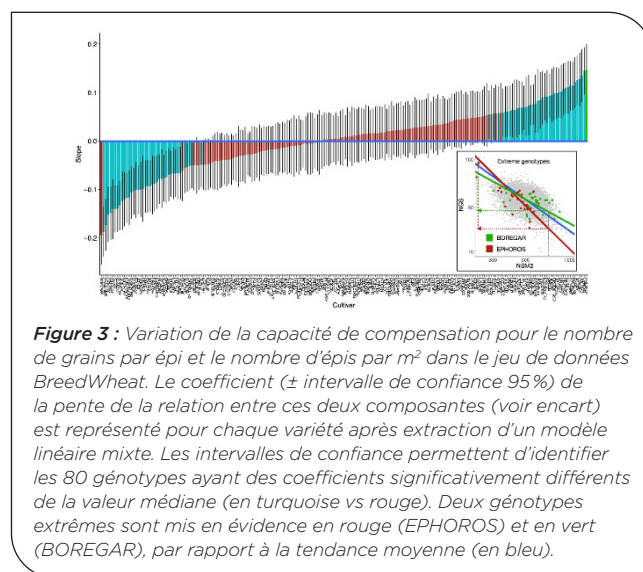


Figure 3 : Variation de la capacité de compensation pour le nombre de grains par épi et le nombre d'épis par m² dans le jeu de données BreedWheat. Le coefficient (\pm intervalle de confiance 95%) de la pente de la relation entre ces deux composantes (voir encart) est représenté pour chaque variété après extraction d'un modèle linéaire mixte. Les intervalles de confiance permettent d'identifier les 80 génotypes ayant des coefficients significativement différents de la valeur médiane (en turquoise vs rouge). Deux génotypes extrêmes sont mis en évidence en rouge (EPHOROS) et en vert (BOREGAR), par rapport à la tendance moyenne (en bleu).

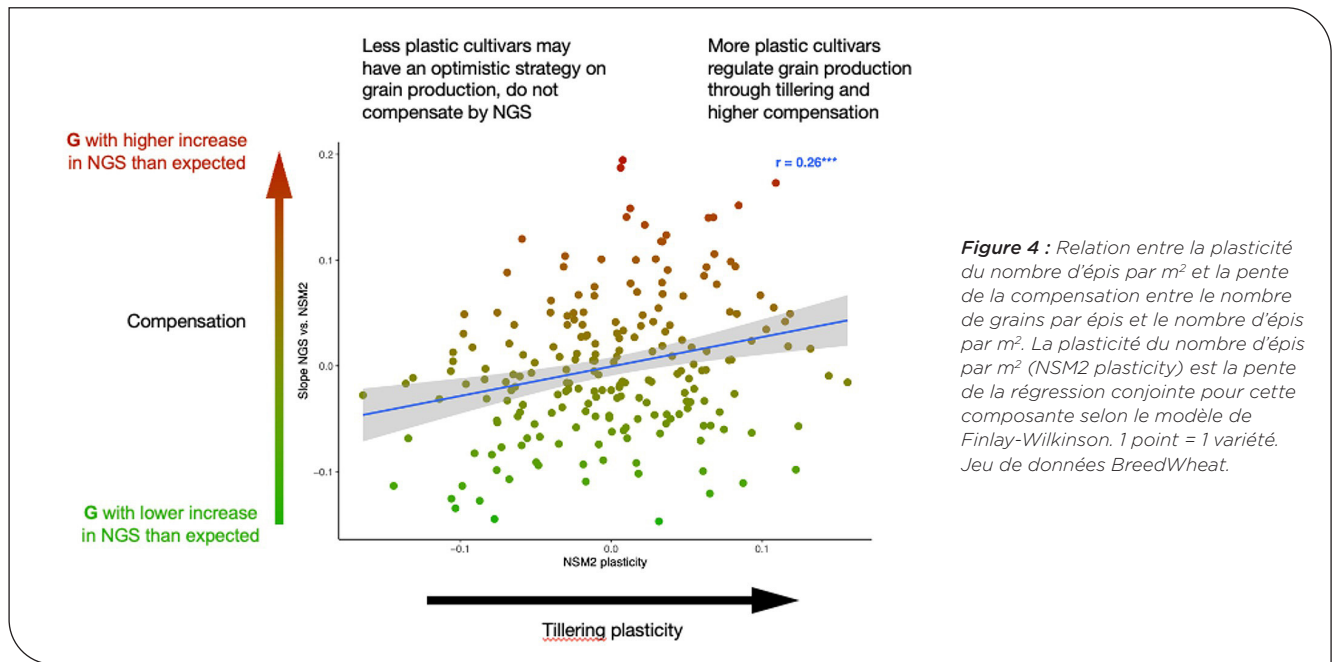


Figure 4 : Relation entre la plasticité du nombre d'épis par m² et la pente de la compensation entre le nombre de grains par épis et le nombre d'épis par m². La plasticité du nombre d'épis par m² (NSM2 plasticity) est la pente de la régression conjointe pour cette composante selon le modèle de Finlay-Wilkinson. 1 point = 1 variété. Jeu de données BreedWheat.

Une relation positive faible mais significative a été observée entre la plasticité du nombre d'épis par m² et la pente de la compensation entre le nombre de grains par épis et le nombre d'épis par m² ($r = 0.26$, $P < 0.001$; Fig. 4). Les variétés moins plastiques compensent peu la réduction du nombre d'épis par le nombre de grains par épis. Les cultivars plus plastiques quant à eux semblent réguler la production de grains par le tallage et une compensation plus élevée.

La composition orthogonale du jeu de données BreedWheat a par ailleurs permis d'estimer l'effectif minimal nécessaire de données de composantes de rendement pour porter un jugement fiable sur le caractère plastique d'une variété. Pour cela, une analyse de sensibilité a été menée en restreignant progressivement le nombre d'environnements utilisés. Par rapport à l'analyse initiale (32 environnements), restreindre le jeu à 24 environnements conduit à déclasser 25% des génotypes considérés comme extrêmes par classification ascendante hiérarchique.

Données post-inscription

Les analyses du jeu de données post-inscription ont permis d'identifier des génotypes au comportement extrême pour leur capacité de compensation du nombre de grains par épis (NGE) face à réduction du nombre d'épis par m² (NEM2).

Dans ce jeu de données blé tendre, la variabilité des pentes entre les environnements (essais) était celle qui contribuait le plus (41%) à la variabilité totale. La variabilité des pentes entre variétés représentait 21% de la variabilité totale. Cette variabilité génétique de la relation NGE/MEM2 nous permet d'identifier des variétés aux comportements tranchés (Fig. 5).

Les résultats révèlent une tendance à ce que les génotypes les plus compensateurs sur la NGE seraient également les plus plastiques en termes de tallage.

Nous nous sommes également intéressés à la plasticité en termes de nombre de grains par m² (NGM2), dont l'intérêt attendu est d'identifier des variétés présentant des faibles valeurs de cette plasticité (génotypes extrêmes

négatifs). Les résultats préliminaires montrent que les génotypes qui ont des valeurs fortes de compensation en termes de NGE/NEM2 auraient tendance à être moins plastiques en termes de NGM2 que la norme et surtout que les génotypes extrêmes positifs.

Convergence des deux jeux de données

Après avoir exclu deux variétés qui présentaient une faible congruence (PR22R58 et ASCOTT), une corrélation positive marginalement significative ($P = 0.085$) a été observée entre les coefficients de compensation du NGE par rapport au NSM2 entre les variétés communes ($n = 45$) aux deux jeux de données post-inscription et BreedWheat. Parmi les 7 variétés ayant des coefficients significativement différents de la tendance moyenne dans les deux jeux de données, 5 (BOLOGNA, ISENGRAIN, SOISSONS, PREMIO et CELLULE) présentaient des coefficients de compensation très similaires, et deux (BAROK et ALIXAN) présentaient des coefficients opposés dans les deux jeux de données.

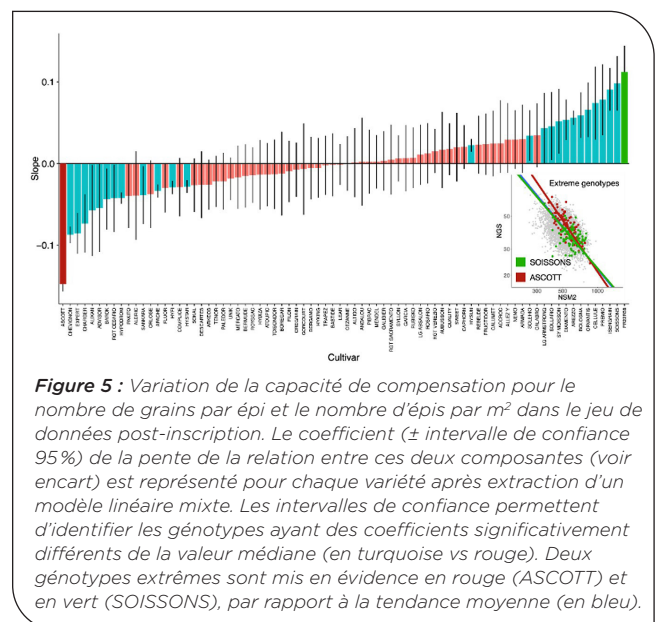


Figure 5 : Variation de la capacité de compensation pour le nombre de grains par épis et le nombre d'épis par m² dans le jeu de données post-inscription. Le coefficient (\pm intervalle de confiance 95%) de la pente de la relation entre ces deux composantes (voir encart) est représenté pour chaque variété après extraction d'un modèle linéaire mixte. Les intervalles de confiance permettent d'identifier les génotypes ayant des coefficients significativement différents de la valeur médiane (en turquoise vs rouge). Deux génotypes extrêmes sont mis en évidence en rouge (ASCOTT) et en vert (SOISSONS), par rapport à la tendance moyenne (en bleu).

► Confirmation de stratégies de plasticité différenciées

Les essais visant à stimuler l'expression de la plasticité des épis s'appuyaient sur la comparaison d'une modalité standard (semis à densité et écartement normal) à une modalité d'éclaircissage obtenue par l'arrachage d'un rang sur deux autour du stade Z32. En dépit de cette manipulation tardive, un sur-tallage des plantes restantes de la modalité éclaircie a pu être observé sur les rangs intacts (+12 à +40% en fonction des sites et des espèces). Ainsi, il est nécessaire de rapporter la variation du nombre de grains par épi à la surface de sol disponible. La diminution de la densité des épis se traduit par une augmentation moyenne du nombre de grains par épi de 0.6 grain/cm² pour le blé tendre en 2021 (Fig. 6), et 0.2 grain/cm² pour le blé dur en 2022 (Fig. 7). Une large variabilité génotypique est observée. Comme pour le sur-tallage, il faut noter une forte interaction génotype × environnement avec des classements qui peuvent varier de façon très significative en fonction des sites. La détermination de ce trait demandera donc soit des essais dans un nombre important de conditions (site × année) pour acquérir une valeur moyenne robuste, soit une compréhension des facteurs environnementaux générant cette interaction pour créer des conditions favorables à l'expression de ce caractère et maximisant la variabilité génotypique.

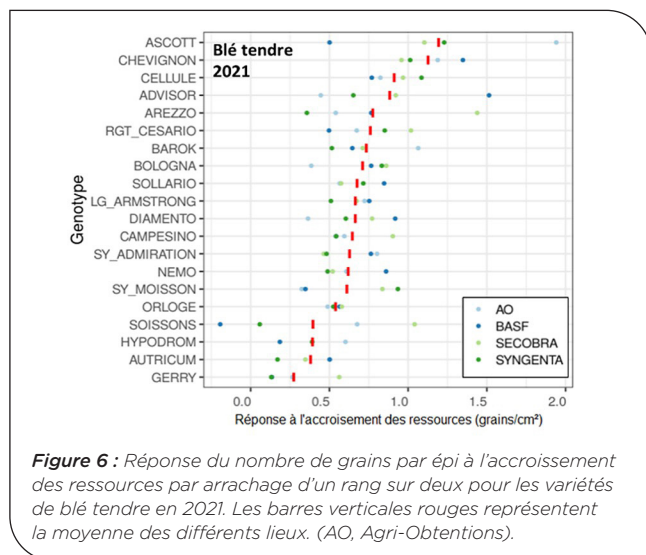


Figure 6 : Réponse du nombre de grains par épi à l'accroissement des ressources par arrachage d'un rang sur deux pour les variétés de blé tendre en 2021. Les barres verticales rouges représentent la moyenne des différents lieux. (AO, Agri-Obtentions).

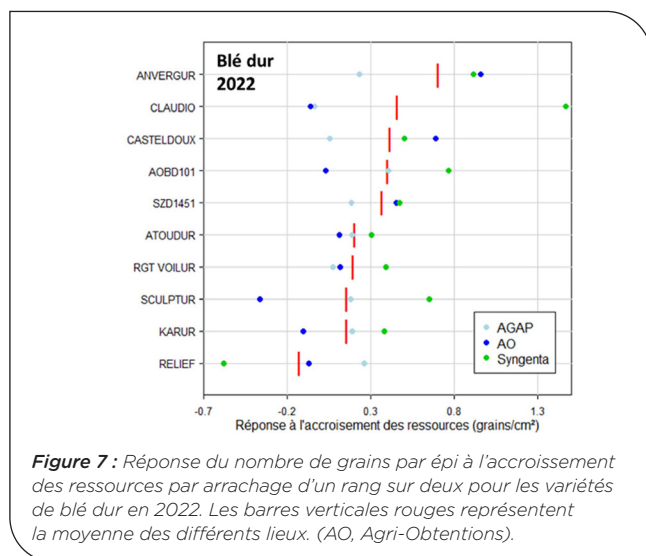


Figure 7 : Réponse du nombre de grains par épi à l'accroissement des ressources par arrachage d'un rang sur deux pour les variétés de blé dur en 2022. Les barres verticales rouges représentent la moyenne des différents lieux. (AO, Agri-Obtentions).

En blé tendre, il a été montré que le sur-tallage est plus faible pour les génotypes ayant une forte densité d'épis en condition témoin et plus fort dans les environnements favorables au tallage.

► Analyse fine des mécanismes de compensation

Les rendements des modalités témoins ont été relativement élevés dans les deux lieux (entre 6.5 et 9 t/ha), sans différence statistique entre les 2 variétés suivies.

Les traitements d'éclaircies (th50 et th75) ont réduit de manière significative le nombre de plantes et donc le nombre de talles porteuses d'épis par m² (Fig. 8). Les traitements d'ombrage (sh50 et sh25) n'ont pas modifié de manière évidente le nombre de talles porteuses d'épis par m². Ces tendances sont similaires quels que soient le génotype ou le lieu considérés.

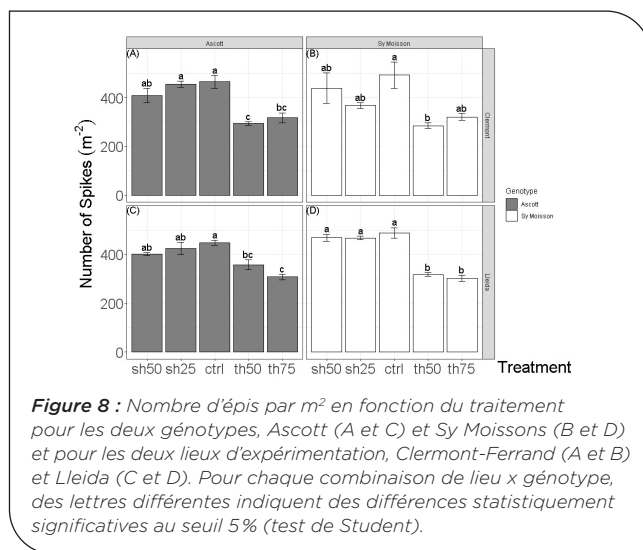


Figure 8 : Nombre d'épis par m² en fonction du traitement pour les deux génotypes, Ascott (A et C) et Sy Moisson (B et D) et pour les deux lieux d'expérimentation, Clermont-Ferrand (A et B) et Lleida (C et D). Pour chaque combinaison de lieu × génotype, des lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives au seuil 5% (test de Student).

A l'inverse, exprimé par plante, le nombre d'épis a été augmenté de manière significative par le traitement d'éclaircissement th75 et cela pour les deux génotypes et les deux lieux d'expérimentation. Relativement au traitement témoin, cette augmentation est d'environ 2.7 fois à Clermont-Ferrand pour les deux génotypes (Ascott et Sy Moisson) alors qu'à Lleida l'augmentation est légèrement plus importante pour le génotype Ascott que pour le génotype Sy Moisson, soit respectivement 2.8 et 2.5 fois par rapport aux valeurs témoins. Le traitement th50 et les traitements d'ombrage n'ont pas modifié de manière systématique et notable le nombre d'épis par plante.

La Figure 9 montre le nombre d'épis par plante lorsque le niveau de ressources disponibles est exprimé relativement au niveau témoin.

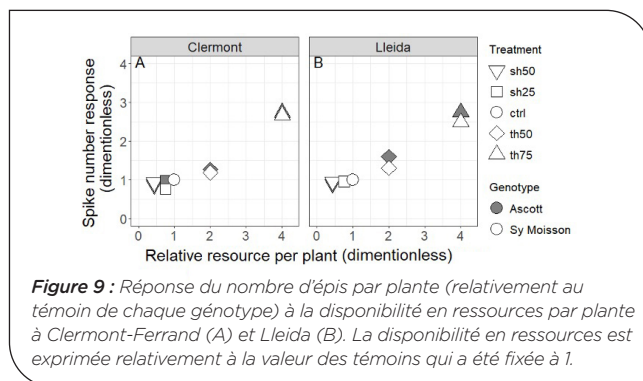


Figure 9 : Réponse du nombre d'épis par plante (relativement au témoin de chaque génotype) à la disponibilité en ressources par plante à Clermont-Ferrand (A) et Lleida (B). La disponibilité en ressources est exprimée relativement à la valeur des témoins qui a été fixée à 1.

Les traitements d'ombrage appliqués pendant la phase d'élongation des tiges n'ont pas induit de mortalité significativement supplémentaire de talles par rapport au témoin alors que les traitements d'éclaircissement ont augmenté la survie des talles ; la survie est particulièrement importante dans le cas du traitement th75, pour lequel le nombre d'épis par plante est 2.5 fois supérieur à celui des témoins pour les deux génotypes et les deux localisations. La réponse du nombre de grains par épi en fonction des ressources disponibles par plante est similaire entre les deux lieux (Fig. 10) : une augmentation des ressources disponibles entre sh50 et th50 entraîne une augmentation linéaire du nombre de grains par épi. Au-delà, pour la modalité th75, cette augmentation est marginale et non significative, et cela pour les deux lieux et les deux génotypes.

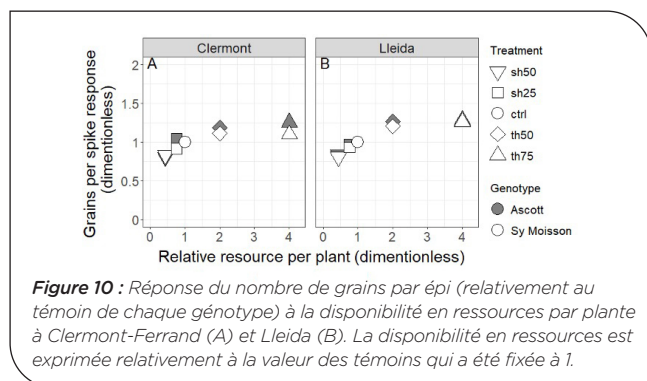


Figure 10 : Réponse du nombre de grains par épi (relativement au témoin de chaque génotype) à la disponibilité en ressources par plante à Clermont-Ferrand (A) et Lleida (B). La disponibilité en ressources est exprimée relativement à la valeur des témoins qui a été fixée à 1.

Cette quasi-absence de réponse pour le traitement th75, alors même que le nombre d'épis augmente très fortement, est probablement dû au fait que parmi les talles survivantes, la proportion de talles d'ordre supérieur (secondaire ou tertiaire) porteur de petits épis est plus importante que pour les autres modalités entraînant une baisse du nombre moyen de grains par épi. Notons que quels que soient les modalités ou le lieu, le génotype Ascott présente des épis avec un nombre plus élevé de grains par épi que le génotype Sy Moisson.

Il est suggéré que l'augmentation des ressources disponibles par plante dans la modalité th75 a favorisé la survie d'un plus grand nombre de talles, conduisant ainsi à une augmentation moindre des ressources disponibles par épi par rapport au traitement th50. L'expression du nombre de grains par épi en fonction de la disponibilité des ressources par épi (Fig. 11) exacerbe la linéarité de la relation ($P < 0.001$ pour les deux lieux et les deux génotypes) entre ces deux variables et souligne la plus grande plasticité en nombre de grains par épi du génotype Ascott (au-delà du plus grand nombre constitutif de grains par épi) par rapport au génotype Sy Moisson.

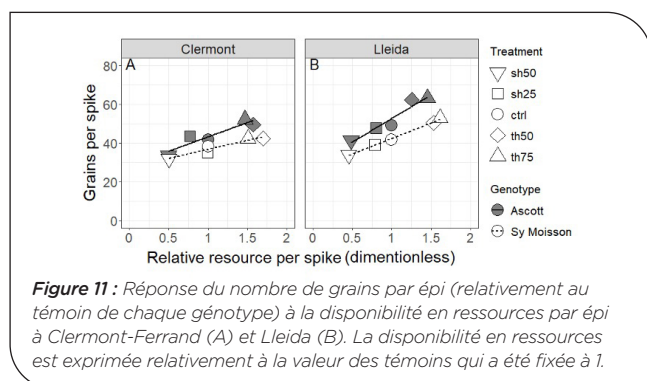


Figure 11 : Réponse du nombre de grains par épi (relativement au témoin de chaque génotype) à la disponibilité en ressources par épi à Clermont-Ferrand (A) et Lleida (B). La disponibilité en ressources est exprimée relativement à la valeur des témoins qui a été fixée à 1.

Quel que soit le génotype, les différentes modalités n'ont pas eu, de manière attendue compte tenu de la date d'application des traitements, d'impact sur le nombre d'épillets par épi ; mais Ascott présente constitutivement un nombre plus élevé d'épillets par épi que Sy Moisson, expliquant en partie le plus grand nombre de grains par épi pour Ascott : le nombre moyen d'épillets par épi est de 22.6 ± 0.1 et 19.3 ± 0.1 respectivement pour Ascott et Sy Moisson.

La dissection des épis aux stades Z45 et Z65 a permis d'estimer le nombre maximal par épillet de fleurons formés (à Z45) ainsi que le nombre de fleurons fertiles (à Z65) :

- Les variétés se distinguent sur le nombre de primordia, et le taux de survie ;
- Les modalités n'impactent que rarement le nombre maximal de fleurons ;
- Le taux de survie des fleurons augmente quand le niveau de ressources par épi augmente, et se manifeste surtout sur les épillets basaux.

► Manipuler le couvert et accéder aux composantes de rendement : considérations méthodologiques

Estimation de la densité d'épis par phénotypage à haut débit (PHD)

Les comparaisons entre la méthode manuelle de référence et le comptage par PHD ont été établies à échantillonnage identique (Fig. 12), et sur les valeurs génotypiques par essai (non présenté).

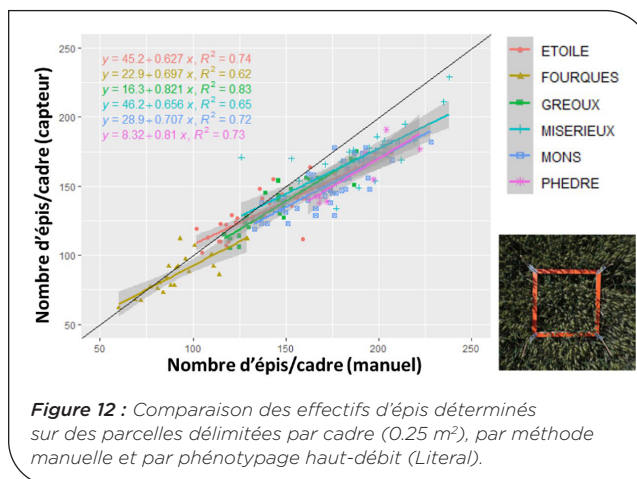


Figure 12 : Comparaison des effectifs d'épis déterminés sur des parcelles délimitées par cadre (0.25 m²), par méthode manuelle et par phénotypage haut-débit (Literal).

On constate une tendance à la sous-estimation de la densité d'épis par PHD, notamment en situations de fortes densités (difficultés de détection des épis de la strate inférieure en situation de faible ensoleillement ; également possible biais méthodologique des comptages humains dans des parcelles hétérogènes, où les manques sont inconsciemment évités) ; cependant, les classements variétaux intra- ou inter-essais ne sont pas modifiés. Les plus petites différences significatives (ppds) sont équivalentes ou inférieures avec l'appareil de phénotypage, et les héritabilités en hausse.

Mécanisation des essais pour exprimer la plasticité de la fertilité épi

Les essais méthodologiques conduits en 2021 (2 variétés) et 2022 (1 variété) ont pu comparer 3 méthodes de modification de la structure du couvert : semis d'un rang sur deux, destruction d'un rang sur deux par binage courant montaison et destruction d'un rang sur deux par coupes successives à partir de Z32.

L'effet de ces modalités sur les composantes (plantes/m², épis/plante, grains/épi et PMG) est systématiquement très significatif ($p < 0.001$), sans interaction entre elles. On constate que le sur-tallage s'exprime de manière plus marquée sur la modalité semée 1 rang sur 2, mais toutes les modalités éclaircies se différencient nettement du témoin pour les composantes épis/plante, grains/épi et PMG (Fig. 13).

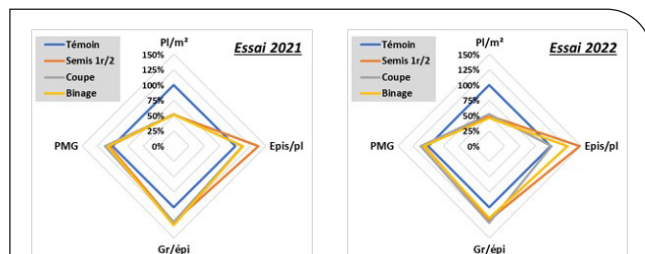


Figure 13 : Diagrammes radar représentant l'évolution des composantes de rendement en fonction des modalités de modification de la structure du couvert (en % du témoin non modifié).

Conséquences de la dimension des parcelles sur l'estimation des composantes et l'expression de la plasticité

L'analyse des composantes de rendement de chaque rang d'une parcelle isolée indique que les rangs 1 et 7 en bordure de parcelle (absence de compétition sur au moins 50 cm sur l'un des côtés) présentent un tallage épi et une fertilité épi en nette hausse par rapport à un rang situé en milieu de parcelle (rang 4). Cet effet de bordure s'estompe rapidement au sein de la parcelle : le rang 2 ne montre qu'un effet modéré sur le nombre d'épis, mais pas de modification sur la fertilité des épis et le poids moyen des grains (Fig. 14).

N° rang	Densité d'épis /ml	Fertilité épi	PMG	Rendement /ml
1 (bord. sud-ouest)	152 %	126 %	103 %	203 %
2	109 %	100 %	100 %	111 %
4 (témoin central)	100 %	100 %	100 %	100 %
7 (bord. nord-est)	144 %	127 %	106 %	200 %

Figure 14 : Impact de la position du rang dans la parcelle sur les composantes de rendement, exprimé en % du rang central. Essai Villiers-le-Bâcle, 2021.

En l'absence de prise en compte des effets de bordure dans le calcul de la surface de la parcelle, les impacts de taille de parcelle et de présence de rangs de bordure (essai de Villiers-le-Bâcle, 2023) modifient très fortement l'estimation du rendement ($p < 0.001$), ainsi que l'expression d'une interaction variété x dispositif ($p < 0.1$). Lorsqu'on estime par calcul la fertilité des épis dans ces dispositifs de taille et de disposition variées (mesure du rendement et du PMG à l'échelle de la parcelle sans correction de la surface de référence, détermination de la densité d'épi au centre de la parcelle), on observe une surestimation marquée en l'absence de rangs de bordures, et/ou en cas de parcelles plus courtes (Fig. 15). Ainsi, si l'on considère que l'absence de concurrence directe s'exprime sur la périphérie des microparcelles sur 15 à 20 cm de profondeur, elle affecte ainsi une part très fluctuante des couverts en fonction des espaces inter-parcelles et des dimensions parcellaires.

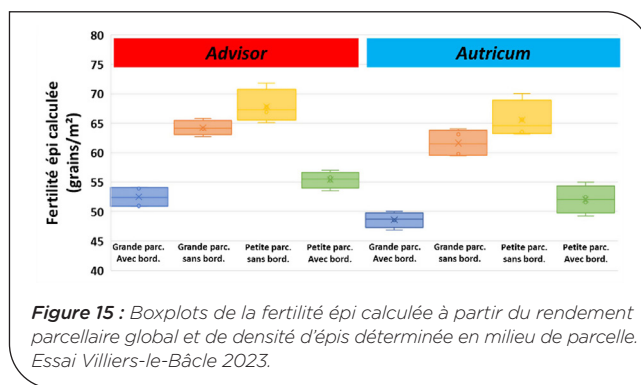


Figure 15 : Boxplots de la fertilité épi calculée à partir du rendement parcellaire global et de densité d'épis déterminée en milieu de parcelle. Essai Villiers-le-Bâcle 2023.

	Long. 5 m	Long. 9 m
Interp. larges	34 %	31 %
Interp. étroites ou rangs de bord	7 %	4 %

Figure 16 : Estimation de la part du peuplement parcellaire concerné par un effet de bordure en fonction du dispositif utilisé (hypothèse : 7 rangs récoltés).

4 Discussion

► Expression de la plasticité de la fertilité des épis

L'hypothèse physiologique sous-jacente des expérimentations conduites lors de cette étude reposait sur une aptitude des plantes à compenser une faible densité d'épi par davantage de grains par épi. Le tallage étant le premier (en terme chronologique) et le principal (en termes d'ampleur) facteur de compensation, la manipulation de la densité du couvert a dû être réalisée courant montaison, pour ne pas engendrer ou limiter le plus possible le sur-tallage des plantes étudiées. Ainsi, un gain de fertilité des épis a effectivement été observé (en moyenne, +20%), malgré un sur-tallage régulier des plantes restantes (moindre régression des talles supposée). Il semble ainsi difficile expérimentalement d'identifier précisément le stade de développement pour manipuler la densité d'épis et la modification simultanée de ces deux composantes a donc imposé le recours à des métriques spécifiques, décrivant l'augmentation du nombre de grains/épi (NGE) pondéré par le sur-tallage (NEM²), ou le gain de grains/cm² disponible par épi, avec toutes les imprécisions inhérentes à ce type d'estimation.

L'environnement semble également avoir un impact : les essais à fort nombre de grains/m² sur les modalités témoins présentent généralement davantage de sur-tallage. Outre la date d'éclaircissage, les conditions environnementales seront donc à prendre en considération.

► Existence d'un effet variétal sur la plasticité des épis

Les variétés comparées lors des essais ont montré des comportements contrastés entre la modalité témoin et celle éclaircie, sur le sur-tallage d'une part (de +1 à +10 %, avec une forte variabilité inter-essais), et sur la fertilité des épis (+7 à +39%). La combinaison du sur-tallage et de la plasticité de la fertilité épi conduit donc à une large gamme de réponses variétales à l'accroissement de ressources (Fig. 6 & 7). Ces observations réalisées sur blé tendre (4 essais) semblent être transposables

au blé dur (3 essais). Pour le blé tendre, une variété comme Gerry augmentera son nombre de grains par épi suite à l'éclaircissage de +0.25 grain/cm² alors que Ascott l'augmentera de +1.2 grain/cm². Pour le blé dur, la gamme de variation est équivalente compte-tenu du fait que moins de variétés ont été observées, avec Relief montrant la plus faible (0.0 grain/cm²) et Anvergur la plus forte (+0.7) augmentation. Aussi bien sur le blé tendre que sur le blé dur, on observe une tendance pour une réponse plus faible pour les variétés tardives.

► **Caractérisation des variétés par des essais non dédiés ; variabilité de comportement essai par essai**

Les jeux de données issus des réseaux BreedWheat et Post-Inscription en blé tendre ont permis d'étudier la relation nombre de grains/épi en fonction du nombre d'épis/m² dans un ensemble de dispositifs non dédiés.

Les données BreedWheat, équilibrées entre 32 environnements et 210 variétés, ont permis d'identifier 80 variétés extrêmes. Les variétés les plus plastiques pour la fertilité des épis sont en tendance également celles qui produisent le plus d'épis/m², associés à une moindre fertilité d'épis. Cette tendance significative est néanmoins assez lâche, et différents profils de plasticité ont pu être observés dans le panel BreedWheat.

Les données issues d'essais Post-Inscription ont présenté la double particularité d'être plus diversifiées en termes de contextes pédo-climatiques, et d'être déséquilibrées : toutes les variétés ne sont systématiquement présentes dans tous les essais.

La comparaison des plasticités calculées sur les deux jeux de données présente une corrélation positive assez ténue ($p < 0.1$) ; en particulier, on peut noter que le jugement porté sur certaines variétés « extrêmes » dans un réseau peut être contredit dans l'autre. Cette instabilité de classement n'a pas pu être davantage analysée (environnement pédo-climatique et cultural, méthodologie expérimentale), mais elle incite à la prudence dans l'évaluation variétale de la plasticité.

► **Mécanismes sous-jacents à la plasticité de la fertilité des épis**

La modification de la densité de plantes/m² ou l'application d'ombrages d'intensités variées permettent de moduler la quantité de ressource lumineuse disponible par plante et par épi, sans modification de la disponibilité des éléments nutritifs dans le milieu (eau, azote). Ainsi, on observe que le nombre d'épis final par plante répond, de manière non linéaire et moins que proportionnelle, à une modification de la quantité de ressource disponible. De la même manière, le nombre de grains/épi répond à cet accroissement de ressource, de manière asymptotique.

Dans le contexte étudié (modification de l'environnement lumineux en milieu de montaison, soit après le stade épillet terminal), le nombre d'épillets par épi est inchangé, et l'accroissement de la fertilité de l'épi est le résultat d'un nombre accru de grains par épillets : le taux d'avortement des fleurons est réduit lorsque la ressource lumineuse par épi est plus abondante. Cependant, le dispositif mis en place ne permet pas de distinguer si l'origine de la réponse des plantes est strictement la

quantité de lumière disponible par tige restante, ou si un signal qualitatif est impliqué.

Les résultats montrent que le nombre de grains est un trait plus plastique chez Ascott que chez Sy Moisson, confirmant le classement de ces deux génotypes à l'issue des essais conduits en 2021. Cette différence de plasticité est due à une plasticité différente entre les deux génotypes pour les deux composantes du nombre de grains, à savoir le nombre d'épis et le nombre de grains par épi. La plasticité plus élevée du nombre de grains par épi du génotype Ascott par rapport à celle de Sy Moisson a été observée dans les deux lieux, comme le montrent les différences de pentes entre génotypes de la relation entre le nombre de grains par épi et la disponibilité relative en ressources par épi (Fig. 9). Il faut noter que cette plus grande plasticité du génotype Ascott s'observe également si on considère uniquement le maître-brin ou le nombre de fleurons fertiles (données non présentées).

On peut noter que l'expression de la plasticité de la fertilité épi, en modulant le nombre de grains/épillet, et non le nombre d'épillets, est pratiquement indécidable ou quantifiable visuellement au champ. Cette propriété ne peut donc être étudiée et améliorée qu'à travers l'étude de la composante « grains par épi » obtenue à la moisson après récolte du couvert.

► **Précision des mesures et différences entre jeux de données**

Si des essais dédiés impliquant des manipulations de la structure du couvert et donc des composantes de rendement ont permis de confirmer des différences variétales observées dans des jeux de données larges et antérieurs, il est légitime de s'interroger sur l'effectif minimal nécessaire d'essais de type « post-inscription » requis (avec mesure rigoureuse des composantes de rendement) pour porter un jugement fiable sur le caractère plastique d'une variété. Les données du réseau BreedWheat indique que le recours à 24 essais au lieu de 32 dégrade nettement la capacité à convenablement discriminer les variétés les plus extrêmes.

► **Considérations méthodologiques pour l'étude de la plasticité de la fertilité des épis**

Le critère de plasticité de la fertilité épi s'avère donc difficile à évaluer précisément :

- il requiert une mesure précise des composantes Nombre de Grains/épi et Nombre d'épis/m² ;
- les réponses variétales peuvent s'avérer très disparates entre essais, sans qu'il soit en l'état possible d'attribuer cette variabilité à des facteurs climatiques, nutritionnels ou expérimentaux ;
- en l'absence de dispositif dédié, un nombre conséquent d'observations doivent être collectées.

Les méthodes d'expérimentation actuelles semblent donc peu adaptées à la caractérisation routinière et précoce de ce paramètre variétal. Il est cependant possible d'évaluer la plasticité de la fertilité épi en multipliant les déterminations de composantes sur des essais « standard » ou en menant des essais dédiés incluant de la modification de la structure du couvert (destruction d'un rang sur deux courant montaison) comme mis en œuvre dans cette étude.

La détermination de la densité d'épis par phénotypage à haut débit, non destructeur, permet désormais d'accéder à la composante de rendement la plus exigeante en temps de travail. Le dispositif testé dans le cadre de ce projet permet d'échantillonner 1 à 1.5 m² et de déterminer la densité d'épis avec une précision égale ou supérieure à un comptage manuel en moins de 1 minute au champ par parcelle (hors temps de préparation et d'analyse au bureau). L'estimation du nombre de grains par épi reste par contre destructive et moyen débit (échantillonnage d'épis, battage, comptage des grains).

L'éclaircissage du couvert pour laisser la plasticité de la fertilité épi s'exprimer peut être mécanisé pour la mise en place d'expérimentations dédiées de grande dimension. Un éclaircissage précoce (dès le semis ou avant la mi-tallage) va automatiquement engendrer un sur-tallage abondant, qui risque de limiter pour partie la compensation par la fertilité épi, mais peut également mettre en évidence une plasticité supplémentaire : la plasticité de tallage. A l'inverse, un éclaircissage mi-montaison, mécanisable par binage ou par broyage, peut mimer les dispositifs conduits manuellement au cours de ce projet.

D'un point de vue méthodologique, l'expression de la plasticité de la fertilité des épis, voire du tallage en fonction du mode de manipulation du couvert, va avoir lieu dès que l'environnement lumineux permettra leur expression, notamment en microparcelles au niveau des fronts de parcelle (voisinage de l'allée) et/ou en interparcelle si celle-ci s'avère significativement plus large que les interrangs. Ainsi, les plantes présentes à la périphérie d'une microparcelle auront plus de ressources pour produire davantage d'épis et des épis plus fertiles que les plantes présentes à l'intérieur du couvert. Selon la géométrie des parcelles, ces « plantes de périphérie » peuvent représenter de 4 à 34 % du peuplement, et peuvent produire un nombre de grains/plante très substantiellement supérieur à celles présentes en milieu de couvert. Ceci pourrait présenter 2 conséquences significatives :

- pour l'expérimentation, ceci conduit à l'obtention d'un poids parcellaire majoré par rapport à la surface effectivement semée, et donc au calcul d'un nombre de grains/m² et de grains/épi non représentatif du cœur de parcelle (où la densité d'épis est généralement déterminée). Ainsi, dans un réseau

d'essais aux pratiques hétérogènes (nombre et longueurs des rangs variables) tel que BreedWheat, les estimations des composantes de rendement peuvent être altérées, et le comportement des variétés plus difficile à mettre en évidence ;

- pour la sélection, on peut émettre l'hypothèse que les tris réalisés sur la valeur du rendement en très petites parcelles favorisent mécaniquement les variétés plastiques pour le tallage comme pour la fertilité des épis.

► Stratégies variétales de composantes de rendement

L'étude menée met en exergue les différences variétales sur la plasticité des composantes : s'il est couramment admis que l'altération d'une composante C peut ouvrir la voie à une variation de la composante C+1, la diversité génétique dans le matériel végétal inscrit est peu ou pas analysée, à la différence des valeurs moyennes des composantes variétales. Or le projet Plastix illustre que la valeur moyenne d'une composante ne renseigne pas suffisamment l'aptitude de la variété à adapter ses composantes aux conditions de croissance.

Différentes stratégies variétales peuvent être imaginées : forte plasticité du tallage et de la fertilité épi, faibles plasticités pour les deux composantes, etc... et l'analyse du panel BreedWheat renseigne que ces différents comportements se retrouvent dans les variétés françaises ; il semble cependant qu'il y ait un lien préférentiel entre plasticité du tallage et de la fertilité. Il existe donc des variétés « plastiques » qui ajustent fortement leurs composantes NEM2 et NGE au cours du cycle, et d'autres plus « stables » ; la conséquence de la plasticité des composantes NEM2 et NGE semble néanmoins conduire à une stabilisation de la composante NGM2.

Les conclusions du projet ne permettent pas d'aboutir à des propositions d'idéotypes de plasticité en fonction des milieux et des aléas rencontrés, faute d'avoir pu analyser l'effet des plasticités sur la stabilité du rendement final, et l'effet de quelques stress courants (sécheresse printanière, excès d'eau ou gel hivernaux, carence précoce en azote) sur le maintien de l'aptitude à compenser. Cependant, le projet Plastix a produit ou validé un ensemble de cadres conceptuels d'analyse, de méthode de travail au champ et d'accès à la mesure des composantes pour permettre d'instruire efficacement la question de la recommandation variétale.

Références bibliographiques

- Araus, J. L., Slafer, G. A., Royo, C., and Serret, M. D.** (2008). Breeding for Yield Potential and Stress Adaptation in Cereals. *Crit. Rev. Plant Sci.* 27, 377-412. doi: 10.1080/07352680802467736
- Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F.-X., and Huard, F.** (2010). Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Res.* 119, 201-212. doi: 10.1016/j.fcr.2010.07.012
- Calderini, D. F., and Slafer, G. A.** (1998). Changes in yield and yield stability in wheat during the 20th century. *Field Crops Res.* 57, 335-347. doi: 10.1016/S0378-4290(98)00080-X

- Dreccer, M. F., Chapman, Scott. C., Rattey, A. R., Neal, J., Song, Y., Christopher, J. (Jack) T., et al.** (2013). Developmental and growth controls of tillering and water-soluble carbohydrate accumulation in contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes: can we dissect them? *J. Exp. Bot.* 64, 143-160. doi: 10.1093/jxb/ers317
- Evans, L. T., and Fischer, R. A.** (1999). Yield Potential: Its Definition, Measurement, and Significance. *Crop Sci.* 39, 1544-1551. doi: 10.2135/cropsci1999.3961544x

- Ferrante, A., Savin, R., and Slafer, G. A.** (2013). Is floret primordia death triggered by floret development in durum wheat? *J. Exp. Bot.* 64, 2859–2869. doi: 10.1093/jxb/ert129
- Fischer, R. A.** (1985). Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105, 447. doi: 10.1017/S0021859600056495
- Fischer, R. A.** (2011). Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop Pasture Sci.* 62, 95. doi: 10.1071/CP10344
- Fischer, R. A. (Tony), and Edmeades, G. O.** (2010). Breeding and Cereal Yield Progress. *Crop Sci.* 50. doi: 10.2135/cropsci2009.10.0564
- Fischer, R. A., and Turner, N. C.** (1978). Plant Productivity in the Arid and Semiarid Zones. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29, 277–317. doi: 10.1146/annurev.pp.29.060178.001425
- Foulkes, M. J., Slafer, G. A., Davies, W. J., Berry, P. M., Sylvester-Bradley, R., Martre, P., et al.** (2011). Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62, 469–486. doi: 10.1093/jxb/erq300
- Gambín, B. L., and Borrás, L.** (2010). Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Ann. Appl. Biol.* 156, 91–102. doi: 10.1111/j.1744-7348.2009.00367.x
- Ghiglione, H. O., Gonzalez, F. G., Serrago, R., Maldonado, S. B., Chilcott, C., Curá, J. A., et al.** (2008). Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat. *Plant J.* 55, 1010–1024. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03570.x
- Gonzalez, F. G., Miralles, D. J., and Slafer, G. A.** (2011). Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth. *J. Exp. Bot.* 62, 4889–4901. doi: 10.1093/jxb/err182
- Kirby, E. J. M. (1988). Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Res.* 18, 127–140. doi: 10.1016/0378-4290(88)90004-4
- Mini, A., Touzy, G., Beauchêne, K., Cohan, J.-P., Heumez, E., Oury, F.-X., et al.** (2023). Genetic regions determine tolerance to nitrogen deficiency in European elite bread wheats grown under contrasting nitrogen stress scenarios. *Theor. Appl. Genet.* 136, 218. doi: 10.1007/s00122-023-04468-x
- Paux, E., Lafarge, S., Balfourier, F., Derory, J., Charmet, G., Alaux, M., et al.** (2022). Breeding for Economically and Environmentally Sustainable Wheat Varieties: An Integrated Approach from Genomics to Selection. *Biology* 11, 149. doi: 10.3390/biology11010149
- Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., and Sadras, V. O.** (2011). Phenotypic plasticity of yield and agronomic traits in cereals and rapeseed at high latitudes. *Field Crops Res.* 124, 261–269. doi: 10.1016/j.fcr.2011.06.016
- Reynolds, M., Foulkes, J., Furbank, R., Griffiths, S., King, J., Murchie, E., et al.** (2012). Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ.* 35, 1799–1823. doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02588.x
- Reynolds, M., Foulkes, M. J., Slafer, G. A., Berry, P., Parry, M. A. J., Snape, J. W., et al.** (2009). Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.* 60, 1899–1918. doi: 10.1093/jxb/erp016
- Rosegrant, M. W., and Cline, S. A.** (2003). Global Food Security: Challenges and Policies. *Science* 302, 1917–1919. doi: 10.1126/science.1092958
- Sadras, V. O.** (2007). Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Res.* 100, 125–138. doi: 10.1016/j.fcr.2006.07.004
- Sadras, V. O., and Denison, R. F.** (2009). Do plant parts compete for resources? An evolutionary viewpoint. *New Phytol.* 183, 565–574. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02848.x
- Sadras, V. O., and Rebetzke, G. J.** (2013). Plasticity of wheat grain yield is associated with plasticity of ear number. *Crop Pasture Sci.* 64, 234. doi: 10.1071/CP13117
- Sadras, V. O., and Slafer, G. A.** (2012). Environmental modulation of yield components in cereals: Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crops Res.* 127, 215–224. doi: 10.1016/j.fcr.2011.11.014
- Sinclair, T. R., and Rufty, T. W.** (2012). Nitrogen and water resources commonly limit crop yield increases, not necessarily plant genetics. *Glob. Food Secur.* 1, 94–98. doi: 10.1016/j.gfs.2012.07.001
- Slafer, G. A.** (2003). Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142, 117–128. doi: 10.1111/j.1744-7348.2003.tb00237.x
- Slafer, G. A., and Andrade, F. H.** (1991). Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world: A review. *Euphytica* 58, 37–49. doi: 10.1007/BF00035338
- Slafer, G. A., Calderini, D. F., Miralles, D. J., and Dreccer, M. F.** (1994). Preanthesis shading effects on the number of grains of three bread wheat cultivars of different potential number of grains. *Field Crops Res.* 36, 31–39. doi: 10.1016/0378-4290(94)90050-7
- Slafer, G. A., Kantolic, A. G., Appendino, M. L., Miralles, D. J., and Savin, R.** (2009). "Crop Development: Genetic Control, Environmental Modulation and Relevance for Genetic Improvement of Crop Yield," in *Crop Physiology*, (Elsevier), 277–308. doi: 10.1016/B978-0-12-374431-9.00012-8
- Stocker, T. ed.** (2014). Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge University Press.
- Touzy, G., Rincet, R., Bogard, M., Lafarge, S., Dubreuil, P., Mini, A., et al.** (2019). Using environmental clustering to identify specific drought tolerance QTLs in bread wheat (*T. aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 132, 2859–2880. doi: 10.1007/s00122-019-03393-2
- Zhang, H., Turner, N. C., Simpson, N., and Poole, M. L.** (2010). Growing-season rainfall, ear number and the water-limited potential yield of wheat in south-western Australia. *Crop Pasture Sci.* 61, 296. doi: 10.1071/CP09288

PLASTIX : Plasticité des composantes de rendement des céréales à paille

Vincent ALLARD¹, Christine GIROUSSE¹, Jacques LE GOUIS¹, Jean-Charles DESWARTE², Stéphanie THEPOT³, Jérôme AUZANNEAU⁴, Sébastien CAIVEAU⁵, Pascal GIRAUDEAU⁶, Gustavo SLAFER⁷, Denis VILE⁸, Benoît DE SOLAN⁹

1 - INRAE - Université Clermont-Auvergne, UMR GDEC- Chemin de Crouel, 63000 Clermont-Ferrand, FRANCE

2 - Arvalis - ZA des Gravières, 91190 Villiers-le-Bâcle, FRANCE

3 - BASF France SAS - Ferme du Paly, 91490 Milly-la-Forêt, FRANCE

4 - Agri-Obtentions - Chemin De La Petite Minière, 78280 Guyancourt, FRANCE

5 - Syngenta - Avenue Gustave Eiffel, 28000 Chartres, FRANCE

6 - Secobra Recherches - Le Bois Henry, 78580 Maule, FRANCE

7 - Université de Lleida - ETSIA, Av. de l'Alcalde Rovira Roure 191, E-25198 Lleida, ESPAGNE

8 - INRAE - LEPSE - 2 pl P Viala, F-34060 Montpellier, FRANCE

9 - Arvalis - Domaine Saint Paul, Site Agroparc, Bâtiment Climat 228, route de l'Aérodrome, 84914 Avignon, FRANCE

*Coordinateur : Vincent ALLARD, vincent.allard@inrae.fr

Résumé

- La plasticité des composantes s'intéresse à la variation d'une composante par rapport à une autre. Il est supposé que la plasticité du tallage et de la fertilité épi constituent un levier variétal d'adaptation aux stress climatiques ou nutritionnels.
- La valorisation des larges jeux de données existants sur blé tendre (essais BreedWheat, réseau post-inscription) permet d'explorer les variations des composantes dans des contextes pédo-climatiques variés, sans induire de manipulation des couverts. Des différences variétales fortes ont été observées.
- Des essais dédiés, incluant une manipulation de la densité des épis, a pu démontrer la variabilité génétique de la plasticité de la fertilité épi. L'accès aux ressources lumineuses semble être le déclencheur de la compensation via le nombre de grains par épi.
- La plasticité de la fertilité des épis résulte d'une modification du nombre de grains/épi, et non du nombre d'épillets. Elle n'est donc décelable qu'à travers le comptage effectif des grains ou le calcul de la composante « grains/épi ». Ce calcul requiert un accès aisé à la densité de semis, désormais accessible avec des outils de phénotypage à haut débit.
- La configuration des parcelles peut avoir un impact fort sur l'expression de la plasticité des épis, et sur les valeurs de composantes de rendement estimées par calcul.

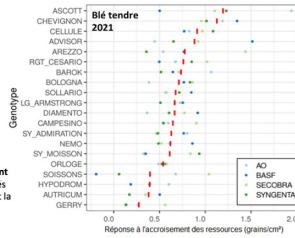
Matériel - méthodes

- Les données de composantes de rendement mesurées sur les essais antérieurs (projet BreedWheat, réseau Post-Inscription Blé Tendre) ont été analysées à l'aide d'une approche par modèles mixtes des relations bivariées entre composantes. Le rendement et le PMG ont été mesurés à la récolte (parcelle entière); la densité d'épis a été déterminée au centre de la parcelle; la fertilité a été obtenue par calcul à partir des autres composantes.
- Des essais factoriels dédiés ont été menés entre 2020 et 2023 en microparcelles (3-4 répétitions), avec manipulation de la densité d'épis du couvert (suppression d'un rang sur deux, éventuellement ombrage) afin d'étudier la plasticité de la fertilité épi de différentes variétés de blé tendre et de blé dur, indépendamment de la réponse du tallage. Densité d'épis et fertilité épi ont été mesurées sur des placettes au centre des parcelles.
- L'estimation de la densité des épis par capteur a été évaluée sur le matériel Litéral (développement Capte); 4 essais Blé Tendre et 2 essais Blé Dur menés en 2023 ont fourni le support pour des estimations paires (quadrats de 0.25m²) ou non paires (mode opératoire propre à chaque méthode de la densité d'épis).
- L'impact des rangs de bordures, espacement entre parcelles et dimensions de parcelles a été évalué en 2021 et 2023 (Villiers-le-Bâcle, 91) sur deux variétés de blé tendre.

Résultats

- Les expérimentations dédiées à l'expression de la plasticité de la fertilité épi (avec suppression d'un rang sur deux sur 2 m-montaison) ont confirmé l'existence d'une variabilité génétique forte en blé tendre comme en blé dur (Fig. 1).

Fig. 1 : Réponse du nombre de grains par épi à l'accroissement des ressources par arrachage d'un rang sur deux pour les variétés de blé tendre en 2021. Les barres verticales rouges représentent la moyenne des différents lieux. (AO, Agri-Obtentions)



- Les essais non dédiés tels que BreedWheat permettent également d'explorer la plasticité des composantes (variations conjointes de la densité d'épis et de leur fertilité); la variabilité de la réponse de la fertilité des épis à la densité d'épis présente une composante variétale très significative, avec 80 variétés (sur 210) qui se distinguent de la réponse moyenne (Fig 2). Cependant le nombre de données pour obtenir un classement stable est important (>20 essais environ).
- L'analyse combinée de la densité d'épis et de la fertilité des épis montre qu'il existe différentes stratégies de plasticité au sein du panel; en tendance, la plasticité de la fertilité épi est corrélée à la plasticité du tallage (Fig 3).

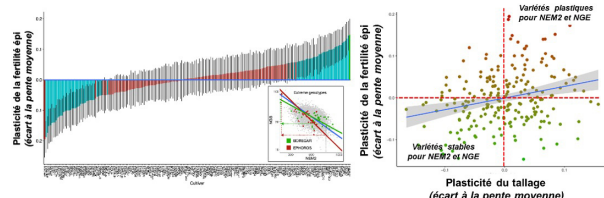


Fig. 2 : Variation de la capacité de compensation pour le nombre de grains/épi et le nombre d'épis/m² dans le jeu de données BreedWheat. Deux génotypes extrêmes sont mis en évidence en rouge (EPHOROS) et en vert (BOREGAR), par rapport à la tendance moyenne (en bleu).

Fig. 3 : Relation entre la plasticité du nombre d'épis/m² et la pente de la compensation entre le nombre de grain/épi et le nombre d'épis/m². Chaque point représente une variété.

- La réponse de la fertilité des épis à une faible densité d'épis semble déclenchée par un signal lumineux (vraisemblablement quantitatif). Le gain provient d'un nombre accru de grains/épillets, et non d'épillets/épi. Les variétés plus plastiques répondent plus fortement à l'accroissement des ressources lumineuses.

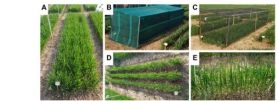
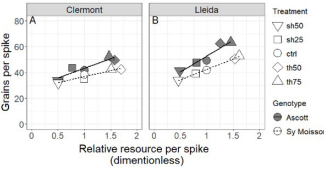


Fig. 4 : Réponse du nombre de grains par épi (relativement au témoin de chaque génotype) à la disponibilité en ressources par épi à Clermont-Ferrand (A) et Lleida (B). La disponibilité en ressources lumineuses est exprimée relativement à la valeur des témoins qui a été fixée à 1.

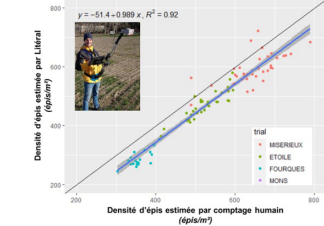
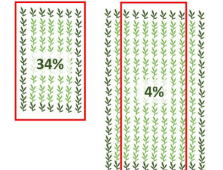


Fig. 6 : Comparaison des estimations de densité d'épis par Litéral (y) et par comptage humain (x). Valeurs moyennes par génotype et par essai.

- Les effets de bordure varient en fonction de la configuration des parcelles d'expérimentation (Fig. 7), et peuvent fausser l'estimation du rendement et des composantes

Fig. 7 : Représentation schématique des effets de bordure selon la configuration des parcelles. Estimation pour microparcelles de 7 rangs et 5m (gauche) et 11 rangs et 9m avec rangs de bordure (droite). La part de couvert récolté est représentée par le périmètre rouge.



Conclusions

- Les variétés de blé tendre et de blé dur se distinguent à la fois sur la valeur moyenne de leurs composantes de rendement, mais aussi sur leur plasticité et donc leur capacité de compenser.
- La plasticité de la fertilité des épis, en réponse à une fluctuation de la densité d'épis, se manifeste par un nombre accru de grains/épillet et non pas une modification du nombre d'épillets. La ressource lumineuse par tige semble être le stimulus déclenchant la réponse.
- Il est possible d'évaluer les variétés par des essais spécifiques, en manipulant une composante C pour mesurer la réponse de la composante C+1. Peu d'essais spécifiques sont requis pour aboutir à une caractérisation variétale, et une mécanisation est envisageable.
- La valorisation d'essais génériques de type Post-Inscription est possible, mais se heurte à la non-orthogonalité des listes variétés dans le réseau, et au nombre élevé d'observations requises. La configuration des parcelles pouvant induire des effets de bordure très nets, le travail multi-partenaires requiert une attention méthodologique particulière.
- Le développement d'outils de phénotypage haut débit capables d'estimer la densité d'épi doit permettre d'obtenir plus aisément l'ensemble des composantes de rendement nécessaires à l'évaluation de la plasticité des composantes. L'outil Litéral basé sur l'analyse d'images permet d'estimer la densité d'épis avec un léger biais, mais un débit très élevé (<1 minute/parcelle)
- Différentes stratégies de plasticité sont présentes dans les panels variétaux français. Les scénarii de stress doivent être confrontés à la réponse de chaque stratégie pour aboutir à une préconisation variétale

Financé par:

