

Caractérisation du rythme de développement du blé tendre pour des variétés adaptées aux risques climatiques

François-Xavier OURY*¹, Michel ROUSSET*², Emmanuel HEUMEZ³, Jérôme AUZANNEAU⁴, Jean-Michel DELHAYE⁵, Sébastien DESHAYES⁶, Sylvie DUTRIEZ⁷, David GOUACHE⁸, Pascal GIRAUDEAU⁹, Christophe MICHELET¹⁰, Philippe LEREBOUR¹¹, Jayne STRAGLIATI⁶, Stephen SUNDERWIRTH¹²

* **Coordinateur** : Michel ROUSSET (mrousset@moulon.inra.fr) et François-Xavier OURY (fxoury@clermont.inra.fr)

- 1 - INRA UMR GDEC - 234 avenue du Brézet, 63100 Clermont-Ferrand
- 2 - INRA UMR GV - Ferme du Moulon, 91190 Gif-sur-Yvette
- 3 - INRA UMR SADV - Estrées-Mons, 80203 Péronne
- 4 - Agri-Obtentions - Chemin de la petite Minière, 78041 Guyancourt
- 5 - Lemaire-Deffontaines - Auchy-les-Orchies, 59310 Orchies
- 6 - Limagrain - 5 rue de l'Egalité, 28130 Chartainvilliers
- 7 - Caussade Semences - 82300 Caussade
- 8 - Arvalis-Institut du Végétal - 3, rue Joseph et Marie Hackin, 75116 Paris
- 9 - Secobra Recherches - centre de Bois Henry, 78580 Maule
- 10 - R2n - route d'Epiney, 28150 Louville-la-Chenard
- 11 - Unisigma - 2 rue du petit Sorri, 60480 Froissy
- 12 - SARL Adrien Momont - RN154, 28150 Allones

1. Introduction

Le blé se caractérise par une grande capacité d'adaptation à diverses conditions environnementales. Son rythme de développement, qui dépend des conditions de milieu et du génotype, peut permettre à la plante d'échapper à des stress biotiques et abiotiques.

C'est ainsi, par exemple, que :

- les blés de type "hiver" nécessitent une longue période de températures froides avant que les primordia floraux ne se développent. Ce processus, la vernalisation, limite les risques de dégâts de froid sur des méristèmes fragiles qui apparaîtraient prématurément en hiver.
- les blés sensibles à la photopériode nécessitent une période de jours longs pour permettre la transition de l'état végétatif vers l'état reproducteur de l'apex de la plante. Ces besoins en jours longs à la sortie de l'hiver retardent les stades de la différenciation des pièces florales et de la méiose, qui constituent des étapes de très grande sensibilité de la plante à des froids tardifs en sortie d'hiver, ou à des déficits énergétiques.
- les blés à forte précocité intrinsèque et peu exigeants en longueur de jour peuvent fleurir de manière précoce et éviter ainsi les sécheresses de fin de cycle et/ou les périodes de stress thermique au cours du remplissage du grain.

En France, la hausse des températures due au changement climatique a conduit à un avancement des stades des cultures de l'ordre d'une semaine au cours des 25 dernières années (Gate *et al*, 2008). Pourtant, des études récentes (Brisson *et al*, 2010 ; Oury *et al*, 2012) ont montré que ce même changement climatique était la cause principale de la stagnation des rendements observée depuis le milieu des années 90. Cela signifie que l'évitement naturel des stress de fin de cycle permis par l'avancement des stades de végétation, n'a pas été suffisant pour compenser complètement l'accroissement de ces stress.

Cependant, des simulations réalisées sur la base d'un modèle de phénologie du blé tendre et de différents

scénarios climatiques, ont montré que l'utilisation de génotypes très précoces pouvait être une voie efficace face à l'augmentation des risques climatiques (Gouache *et al*, 2012). Dans ce cadre, une meilleure connaissance du déterminisme génétique de la précocité pourrait permettre de mieux piloter, dans les programmes de sélection, ce type de stratégie d'évitement.

L'objectif de notre projet était d'essayer de mieux comprendre la variabilité de la précocité, au sein d'un ensemble de lignées adaptées aux conditions de l'agriculture française, et d'étudier l'effet de certains gènes ou combinaisons de gènes dans le contrôle de ces mécanismes d'adaptation environnementale du blé tendre. Pour cela, une large collection de génotypes (126 lignées et variétés) a été étudiée au cours des campagnes 2008-2009 et 2009-2010, et ce matériel a fait l'objet :

- d'une caractérisation phénotypique portant sur la précocité à la montaison (stade épi 1 cm), ainsi que sur la précocité à l'épiaison et ses 3 composantes (besoins en vernalisation / sensibilité à la photopériode / précocité intrinsèque).
- d'une caractérisation génotypique, au travers de la diversité allélique observée pour des gènes connus pour être impliqués dans le rythme de développement du blé tendre (Rousset *et al*, 2011 ; Le Gouis *et al*, 2012).

2. Matériel et méthodes

► Matériel végétal

Une collection de 126 lignées et variétés présentant une large gamme de précocité et des rythmes de développement contrastés, a été constituée par les différents partenaires du projet.

Le nombre de génotypes fournis a été de 35 pour l'INRA et Agri-Obtentions, 9 pour Caussade Semences, 10 pour Lemaire-Deffontaines, 15 pour Limagrain, 12 pour Momont, 15 pour R2n, 17 pour Secobra et 13 pour Unisigma.

► Caractérisation phénotypique

Différents dispositifs expérimentaux multi-locaux, de type « pépinière » ou « essai micro-parcelles », ont permis d'évaluer la précocité à la montaison (stade épi 1 cm) et la précocité à l'épiaison des 126 génotypes. Le poids de 1000 grains a également été mesuré sur la plupart de ces expérimentations, et les dispositifs de type « essai » ont de plus permis une évaluation du rendement des lignées.

Des pépinières à semis décalés (4 dates de semis, dont 2 au printemps), implantées en 2009 et en 2010 dans les stations INRA de Clermont-Ferrand et Mons, ont permis d'évaluer les besoins en vernalisation des 126 génotypes.

La serre photopériodique de l'INRA de Mons a été utilisée en 2009 pour évaluer la sensibilité à la photopériode (plantes vernalisées repiquées le 30 décembre 2008 et conduites en jours courts), et la précocité intrinsèque (plantes vernalisées repiquées le 30 décembre 2008 et conduites en jours longs).

Le Tableau 1 récapitule les différentes expérimentations qui ont été réalisées au cours des 2 premières années du projet.

► Caractérisation génotypique

Le marquage moléculaire réalisé au cours de la première année du projet a porté sur le gène de sensibilité à la photopériode *Ppd-1* situé sur le chromosome 2D, et les gènes *Vrn-1* (chromosomes 5A, 5B et 5D) et *FT* (chromosomes 7A et 7D ; aussi nommés *Vrn-3*) impliqués dans les besoins en vernalisation. Les protocoles de marquage moléculaire sont décrits dans Rhoné *et al.* (2008) et Rousset *et al.* (2011) pour *Vrn-1* et *Vrn-3* et dans Beales *et al.* (2007) pour *Ppd-1*.

Pour *Vrn-1* du chromosome 5A, 2 marqueurs étaient disponibles (un dans le promoteur et un dans l'exon 7), alors que pour *Vrn-1* du 5B et *Vrn-1* du 5D, un seul marqueur (situé dans l'intron 1 de ces 2 gènes) a été utilisé.

Année	Site	Sigle	Type d'expérimentation	Date de semis	Caractères évalués			
					Précocité montaison (épi 1 cm)	Précocité épiaison	Rendement	Poids 1000 grains
2009	INRA Clermont-Fd (63)	CF	Essai Semis 1 (2 reps) Semis 2 (1 rep)	12/11/2008 5/1/2009	X	X	X	X
			Pépinière Semis 1 Semis 2 Semis 3 Semis 4	20/11/2008 5/1/2008 25/2/2009 20/3/2009		X X X X		
	INRA Estrées-Mons (80)	EM	Essai (2 reps) micro-parcelles 3m ²	20/10/2008	X	X		X
			Pépinière Semis 1 Semis 2 Semis 3 Semis 4	20/10/2008 24/12/2009 16/3/2009 14/4/2009		X X X X		X X X X
			Serre photopériodique: Jours courts (10h) Jours longs (20h)	repiquage des plantes vernalisées 30/12/2008		X X X		
	INRA - Le Moulon (91)	LM	Pépinière			X		
	Agri-Obtentions La Minière (91)	AO	Essai (1rep)	12/12/2008	X	X	X	X
	Arvalis Villiers-le-Bâcle (91)	AR	Essai (2 reps)	23/10/2008	X	X	X	X
	Limagrain - Montroy (17)	LVH	Essai (2 reps)	29/10/2008	X	X	X	X
	Momont - Allonnes (28)	MH	Pépinière	17/10/2008	X	X		X
Unisigma - Froissy (60)	UNI	Pépinière	30/10/2008	X	X		X	
2010	INRA Clermont-Fd (63)	CF	Essai Semis 1 (1 rep) Semis 2 (1 rep)	28/10/2009 14/12/2009	X	X	X X	X X
			Pépinière Semis 1 Semis 2 Semis 3 Semis 4	29/10/2009 15/12/2009 23/2/2010 24/3/2010		X X X X		
	INRA Estrées-Mons (80)	EM	Essai (2 reps)	23/10/2009	X	X		X
			Pépinière Semis 1 Semis 2 Semis 3 Semis 4	23/10/2009 Non réalisé 4/3/2010 27/4/2010		X X X X		X X X X
			Agri-Obtentions La Minière (91)	AO	Essai (1rep)	30/10/2009	X	X
	Arvalis Villiers-le-Bâcle (91)	AR	Essai (1 rep + 35 numéros 2 reps)	25/11/2009	X	X	X	X
	Caussade Semences Caussade (82)	CAU	Pépinière	29/10/2009	X	X		X
	Secobra - Maule (78)	MAU	Pépinière	29/10/2009	X	X		X
R2n - Louville (28)	LOU	Pépinière	28/10/2009	X	X		X	

Tableau 1 : expérimentations réalisées au cours des campagnes 2008-2009 et 2009-2010.

En bleu : date de semis voisine du solstice d'hiver. En rouge : semis de printemps.

► Méthodes statistiques

L'effet des allèles des gènes impliqués dans le rythme de développement a été étudié à travers des arbres de segmentation. Cette méthode statistique permet d'expliquer une variable quantitative (ici la précocité à la montaison, ou la précocité à l'épiaison ainsi que ses composantes) par des variables qualitatives (ici les compositions alléliques aux marqueurs des gènes *Vrn-1*, *FT* et *Ppd-1*).

Les arbres de segmentation sont construits par partition binaire, le nœud de la première ramification étant appelé la racine, et les ramifications terminales les feuilles de l'arbre. Le choix d'une dichotomie est basé sur des calculs de sommes de carrés d'écart à la moyenne (SCEM) pour la variable expliquée (ce critère est également appelé "déviante") : l'algorithme recherche, parmi toutes les subdivisions en 2 classes réalisables sur l'une ou l'autre des variables explicatives, celle permettant que la somme des SCEM des 2 classes soit la plus petite possible par rapport à la SCEM du nœud de la ramification.

Un modèle de segmentation est d'autant plus pertinent qu'il permet une forte réduction de la déviante totale. Cette réduction de déviante due au modèle s'obtient par le calcul suivant :

$$1 - (\text{somme des SCEM des feuilles} / \text{SCEM de la racine})$$

Nous avons également utilisé la régression PLS (Partial Least Square), pour essayer d'expliquer la précocité en fonction de la composition allélique aux gènes de développement. Cette régression aux moindres carrés partiels permet d'éviter les problèmes observés en régression multiple lorsqu'il y a multicollinéarité des variables explicatives et/ou lorsque le nombre de variables explicatives est élevé par rapport au nombre d'observations. L'objectif est donc le même qu'avec les arbres de segmentation (d'une manière générale, ces 2 méthodes mettent en évidence des résultats assez similaires, mais avec une présentation très différente), cependant la régression PLS conduit à une équation qui permet de faire directement de la prédiction.

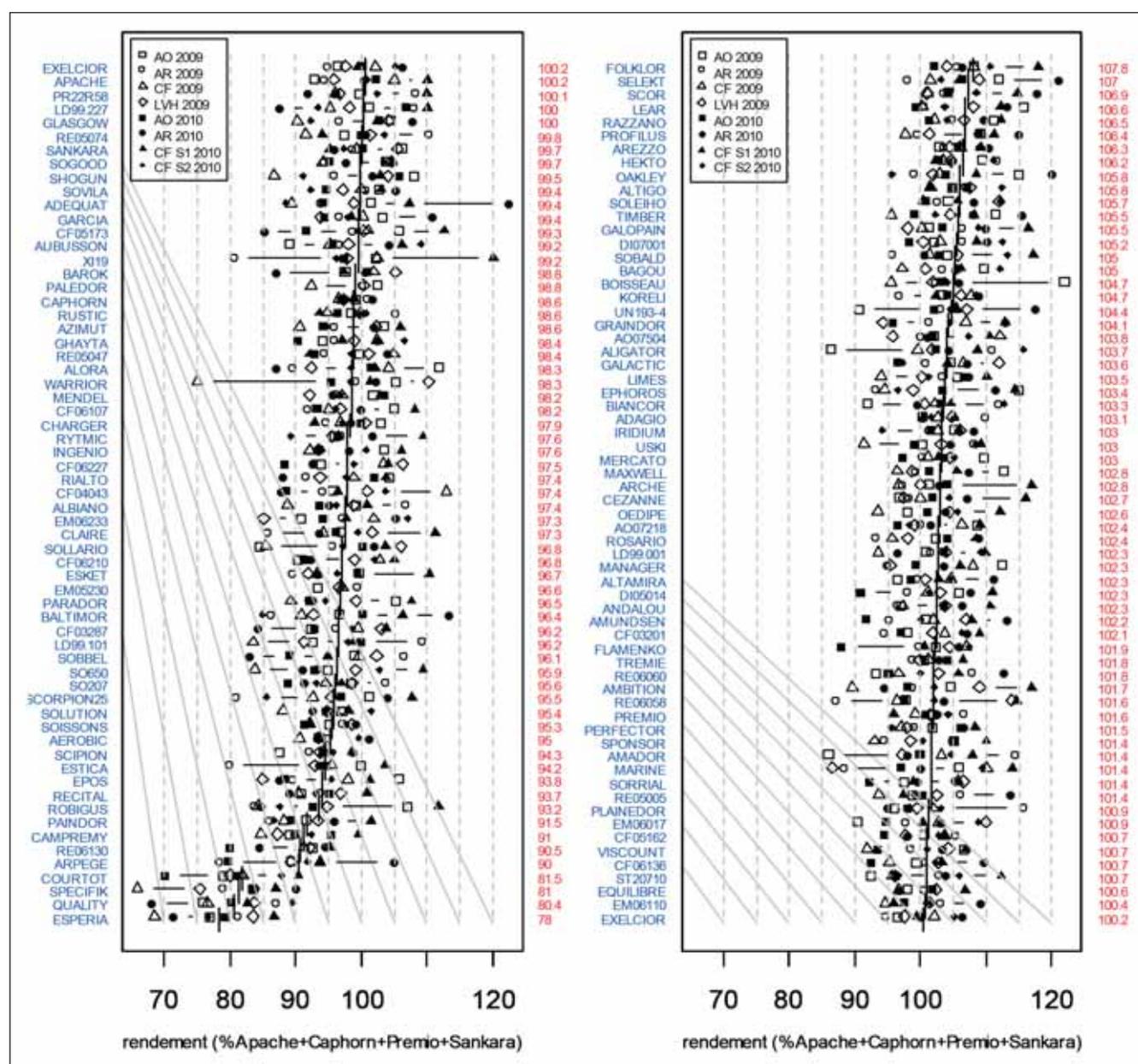


Figure 1 : productivité des 126 lignées, exprimée en pourcentage des témoins (Apache, Caphorn, Premio, Sankara), dans les dispositifs de type « essai micro-parcelles » des campagnes 2008-2009 et 2009-2010.

3. Résultats et discussion

► Validité des dispositifs de type « essai micro-parcelles »

Les essais rendement à 2 répétitions mis en place en 2009 à Clermont (CV = 3.7 ; ETR = 3.4 ; moyenne générale = 93.2q/ha), Montroy (CV = 4.7 ; ETR = 3.9 ; moyenne générale = 82.5q/ha) et Villiers-le-Bâcle (CV = 4.6 ; ETR = 5 ; moyenne générale = 107.9q/ha) ont été de bonne qualité.

Par contre, les essais rendement à une seule répétition mis en place en 2009 sur le site de La Minière (semis au solstice d'hiver), et sur les différents sites d'essai de 2010 (La Minière - semis date normale - ; Villiers-le-Bâcle - semis au solstice d'hiver - ; Clermont - 2 dates de semis -), n'ont permis qu'une estimation assez peu précise de la productivité des lignées.

La Figure 1 récapitule néanmoins les rendements obtenus par les différents génotypes sur l'ensemble des dispositifs de type « essai micro-parcelles ».

► Composition allélique aux marqueurs des gènes de la voie florale

Le Tableau 2 récapitule les résultats du marquage moléculaire réalisé au cours de la première année du projet.

Au niveau des fréquences alléliques, on peut remarquer que :

- pour *Ppd-1* le panel est équilibré pour les allèles *Ppd-D1* (qui confère la sensibilité à la photopériode) et *Ppd-D1a* (qui conduit à une insensibilité à la photopériode).
- pour *Vrn-1A_{prom}* le panel variétal est essentiellement constitué des allèles « hiver » 2 et 3 tandis que les allèles 1, 4 et 5 sont en très faible proportion (et à l'état hétérozygote pour ce qui concerne les allèles 1 et 4).
- Pour *Vrn-1A_{ex7}* il y a une large majorité d'allèle 1 qui confère le type « hiver », mais l'allèle 2 (type « printemps ») est quand même présent de manière significative.
- pour *Vrn-1B_{int1}* le panel variétal est essentiellement constitué de l'allèle « hiver » (1) tandis que l'allèle « printemps » (2) n'est présent que dans 3 lignées.
- pour *Vrn-1D_{int1}* le panel est exclusivement constitué de l'allèle « hiver » 1.
- pour *FT=Vrn3-7A* le panel est assez équilibré pour les allèles 1 et 2.
- pour *FT=Vrn3-7D* le panel est très déséquilibré, avec seulement 7 génotypes portant l'allèle 2 (dont 1 hétérozygote).

Gène	Chromosome	Sigle utilisé pour les graphiques	Marqueur	Allèles	Fréquences Alléliques
<i>Ppd-1</i>	2D	<i>Ppd2D</i>	<i>Ppd-D1</i>	<i>Ppd-D1</i> = 1 <i>Ppd-D1a</i> = 2	D1 = 75 D1a = 51
<i>Vrn-1</i>	5A	<i>Vrn5A</i>	<i>Vrn-1A_{prom}</i>	1, 2, 3, 4, 5	1 = (3) 2 = 109 + (4) 3 = 10 + (1) 4 = (2) 5 = 2
<i>Vrn-1</i>	5A	<i>Vrnex5A</i>	<i>Vrn-1A_{ex7}</i>	1, 2	1 = 101 + (6) 2 = 19 + (6)
<i>Vrn-1</i>	5B	<i>Vrn5B</i>	<i>Vrn-1B_{int1}</i>	1, 2	1 = 123 2 = 3
<i>Vrn-1</i>	5D	<i>Vrn5D</i>	<i>Vrn-1D_{int1}</i>	1, 2	1 = 126 2 = 0
FT = <i>Vrn-3</i>	7A	<i>Ft7A</i>	<i>Vrn-3A_{int2}</i> = Hd3 gA MIC 1	FTA (TG)8 = 1 FTA (TG)9 = 2	1 = 46 2 = 78 NA = 2
FT = <i>Vrn-3</i>	7D	<i>Ft7D</i>	<i>Vrn-3D_{ex3}</i> = Hd3 gD	FTD (G)3 = 1 FTD (G)4 = 2	1 = 112 + (1) 2 = 6 + (1) NA = 7

Tableau 2 : synthèse du marquage moléculaire réalisé au cours de la première année du projet. Les valeurs entre parenthèses indiquent des situations d'hétérozygotie (NA = donnée manquante).

	Ppd1 2D	Vrn1 5A	Vrn1ex7 5A	Vrn1 5B	FT 7A	FT 7D
AO07504	2	2	1	1	2	1
AO07218	2	2	1	1	1	1
CF03201	1	2	1	1	2	1
CF03287	1	2	1	1	2	1
CF04043	1	2	1	1	1	1
FLAMENKO	2	2	1	1	1	1
CF05162	1	2	1	1	1	1
CF05173	1	2	1	1	1	1
CF06107	1	2	1	1	2	1
CF06136	2	2	1	1	1	1
GHAYTA	1	2	1	1	2	1
CF06210	1	2	1	1	2	1
CF06227	1	2	1	1	2	1
COURTOT	1	5	2	1	1	1
DI05014	1	2	1	1	1	1
DI07001	2	2	1	1	1	1
BAROK	1	3	1	1	1	1
EM05230	1	2	1	1	1	1
EM06017	1	2	1	1	1	2
EM06110	2	2	1	1	1	1
EM06233	1	2	1	1	1	1
KORELI	1	2	1	1	2	1
RE05005	1	2	1	1	2	1
FOLKLOR	1	2	1	1	2	1
RE05047	1	2	1	1	1	1
RE05074	1	2	2	1	2	1
RE06058	1	2	1	1	1	1
RE06060	2	2	1	1	1	1
RE06130	2	3	1	1	1	1
RYTMIC	1	2	1	1	1	NA
SORRIAL	2	2	1	1	2	1
SOLLARIO	2	2	1	1	1	1
SO650	2	2	1	1	2	1
SOBBEL	2	3	1	1	2	1
SOVILA	2	2	2	1	1	1
SOBALD	2	2	1	1	2	1
SOLUTION	1	2	1	1	2	1
SOGOOD	1	2	1	1	2	1
SO207	2	3	1	1	2	1
ADEQUAT	1	2	1	1	2	1
EQUILIBRE	1	2	1	1	2	1
ALBIANO	2	3	1	1	2	1
AEROBIC	2	2	1	1	2	1
SPECIFIK	1	1/3/4	2	2	2	2
LD99.227	1	2	1	1	1	1/2
GLASGOW	1	2	2	1	2	1
MAXWELL	1	2	1	1	2	1
LD99.101	2	2	1/2	1	1	1
LD99.001	2	2	1	1	1	1
APACHE	2	2	1	1	1	1
AUBUSSON	1	2	1	1	2	2
AZIMUT	2	2	1	1	1	1
CEZANNE	2	2	1	1	1	1
ESTICA	1	2	1	1	1	1
XI19	1	1/2	2	1	2	1
ARCHE	1	5	2	1	1	1
ALTAMIRA	2	2	1	2	NA	1
ALTIGO	1	2	1	1	2	1
LEAR	1	2	2	1	2	1
CLAIRE	1	2	1/2	1	2	1
LIMES	1	2	1	1	2	1
RECITAL	2	2	1	1	1	1
AMUNDSEN	1	2	1	1	2	NA
SELEKT	1	2	1	1	2	1

	Ppd1 2D	Vrn1 5A	Vrn1ex7 5A	Vrn1 5B	FT 7A	FT 7D
RUSTIC	2	2	1	1	2	1
SOLEIHO	2	2	1	1	1	NA
USKI	2	2	1	1	2	1
ROBIGUS	1	2	2	1	2	1
OAKLEY	1	2	1	1	2	1
VISCOUNT	1	2	1	1	2	1
IRIDIUM	1	2	1	1	1	1
ANDALOU	2	2	1	1	2	1
QUALITY	2	2	1	1	2	1
ESPERIA	2	2	1	1	2	1
MARINE	1	2	2	1	2	2
ST20710	2	2	1	1	2	1
ADAGIO	2	2	1	1	2	1
AREZZO	2	2	1	1	2	NA
MERCATO	2	2	1	1	1	1
MENDEL	1	3	1	1	2	1
HEKTO	2	2	1	1	2	1
PREMIO	2	3	1	1	2	NA
CAPHORN	2	2	1	1	2	1
CHARGER	1	2	1	1	2	1
SANKARA	1	3	1	1	2	1
SHOGUN	1	2	1	1	2	1
PROFILUS	1	2	1	1	2	1
ESKET	1	2	1	1	2	1
WARRIOR	1	2	1/2	1	2	1
RAZZANO	1	2	1	1	2	1
AMBITION	1	2	1	1	2	NA
SCIPION	2	2	1	1	2	1
GARCIA	2	2	1	1	2	1
ROSARIO	1	2	1	1	2	1
PALEDOR	2	2	1/2	1	1	1
OEDIPE	1	2	2	1	1	1
GALACTIC	2	3	1	1	2	1
GALOPAIN	2	3	2	1	2	1
PARADOR	1	2	1	1	1	1
PR22R58	2	2	2	1	1	1
INGENIO	2	2	1	1	1	1
MANAGER	1	1/2	1	1	1	1
EPOS	1	2	1/2	1	2	2
ALORA	1	2	2	2	2	2
BAGOU	1	2	2	1	2	1
BOISSEAU	1	2	2	1	2	1
TIMBER	1	2	2	1	2	1
SPONSOR	1	2	2	1	2	1
GRAINDOR	2	2	1	1	2	1
PAINDOR	1	2	1	1	NA	1
BALTIMOR	1	2	1	1	2	NA
EXELCIOR	2	2	1	1	2	1
CAMPREMY	1	2	1	1	2	1
PERFECTOR	1	2	1	1	1	1
UN193-4	1	2	1	1	2	1
AMADOR	2	2	1	1	2	1
BIANCOR	1	2	1	1	1	1
ALIGATOR	2	2/4	1	1	1	1
SCOR	1	2	1	1	1	1
PLAINEDOR	2	2	1	1	1	1
ARPEGE	2	2	2	1	1	1
TREMIE	1	2	1	1	2	1
RIALTO	1	2	1	1	2	1
SOISSONS	2	2	1	1	2	1
EPHOROS	1	2	1	1	2	1
SCORPION25	1	1/2	1/2	1	2	1

Tableau 3 : allèles aux marqueurs des gènes Ppd-1 (chromosome 2D), Vrn-1 (chromosomes 5A et 5B) et FT (chromosomes 7A et 7D).

Le Tableau 3 donne les résultats du marquage moléculaire pour chacun des 126 génotypes, pour les différents gènes étudiés (sauf *Vrn1-5D*, pour lequel il n'y avait pas de polymorphisme).

► Etude des composantes de la précocité à l'épiaison

La Figure 2 présente les distributions des précocités à l'épiaison obtenues pour les 126 génotypes dans les différents dispositifs à semis décalés (pépinières avec 3 ou 4 dates de semis de Clermont-Ferrand et Estrées-Mons, en 2009 et 2010), ainsi que dans la serre photopériodique d'Estrées-Mons en 2009. Ce sont ces dispositifs qui permettent d'approcher les 3 composantes de la précocité.

► Précocité intrinsèque

La précocité intrinsèque est obtenue grâce à la conduite "jours longs" de la serre photopériodique, qui se caractérise

par l'absence de facteur limitant aussi bien en terme de vernalisation (plantes repiquées après vernalisation), qu'en terme de photopériode (jours longs).

La Figure 3 montre qu'il y a plus de 400°C.jour entre les 2 lignées intrinsèquement les plus précoces (QUALITY et ESPERIA), dont l'épiaison en serre photopériodique « jours longs » est obtenue au bout de 1012°C.jour, et les 2 lignées intrinsèquement les plus tardives (LIMES et CAPHORN), dont l'épiaison se réalise respectivement en 1439 et 1465 °C.jour.

La Figure 4 montre que le jeu de marqueurs utilisé ne permet pas d'expliquer la précocité intrinsèque (la réduction de déviance permise n'est que de 15.5%). Ce résultat était attendu puisque la précocité intrinsèque est par définition indépendante des besoins en vernalisation et en photopériode : il est donc normal de constater un très faible effet des gènes *Vrn-1*, *Ppd-1* et *FT*.

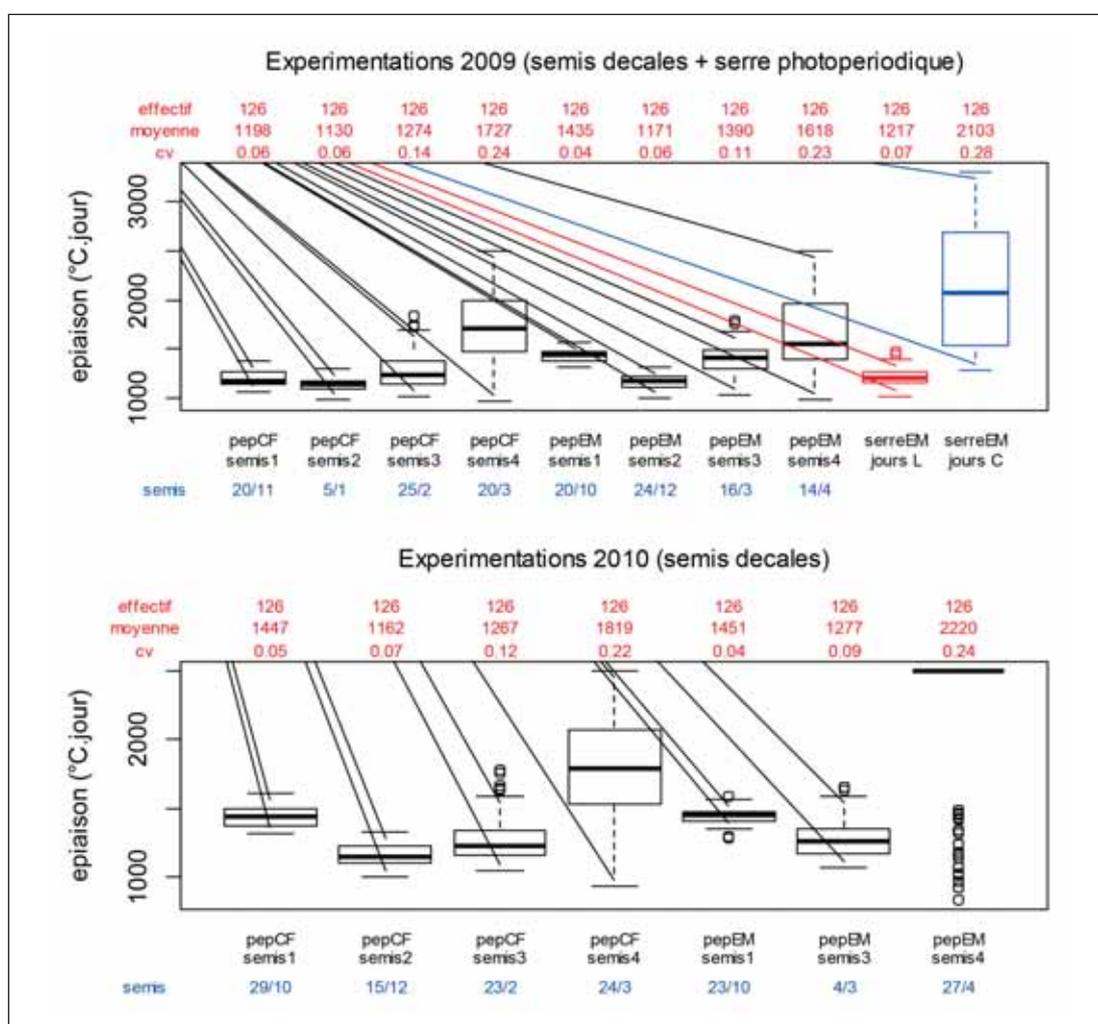


Figure 2 : distributions des valeurs de précocité à l'épiaison pour les pépinières à 3 ou 4 dates de semis (CF et EM, années 2009 et 2010), et pour la serre photopériodique (EM, année 2009) avec conduites "jours longs" (en rouge) et "jours courts" (en bleu).

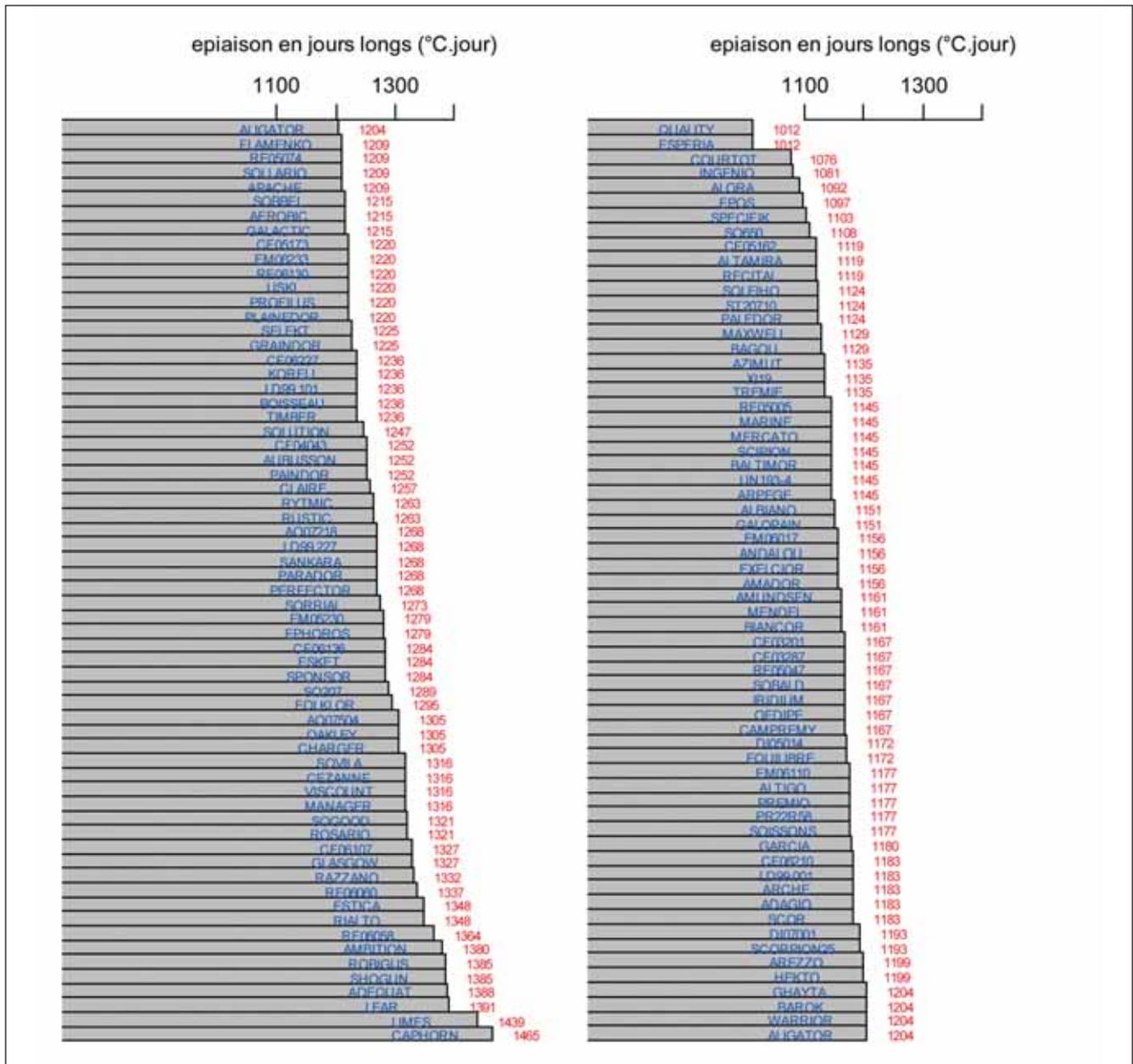


Figure 3 : précocité à l'épiaison en serre photopériodique (conduite "jours longs") pour les 126 génotypes.

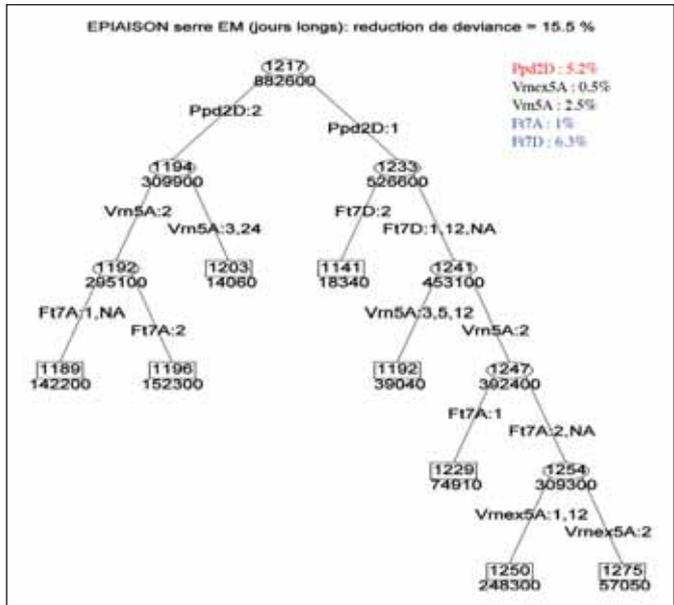


Figure 4 : arbre de segmentation pour la précocité intrinsèque, et pourcentage de déviance absorbé par chacun des marqueurs.

► Sensibilité à la photopériode

La sensibilité à la photopériode est donnée par l'épiaison en conduite "jours courts" de la serre photopériodique (pas de contrainte pour la vernalisation, mais forte contrainte de longueur de jour), à laquelle on retranche la valeur de précocité intrinsèque.

La Figure 5 fait apparaître 2 groupes de lignées. Dans le premier groupe, les valeurs augmentent de manière continue de 123 (USKI) à 555 (EQUILIBRE). Dans le deuxième groupe, les valeurs augmentent de manière continue de 747 (RIALTO) à 1973 (CF06107). Avec une valeur de 640, SHOGUN occupe une position intermédiaire entre les 2 groupes.

Le premier groupe (lignées insensibles à la photopériode) correspond presque exactement aux génotypes porteurs de l'allèle 2 de *Ppd1-2D* (seuls TREMIE, BAGOU, UN193-4, UN177-7-1 et EQUILIBRE sont porteurs de l'allèle 1). Il reste cependant une grande variabilité intra-groupe, qui n'est pas expliquée par *Ppd1-2D*.

Par segmentation sur les allèles des gènes *Vrn-1*, *Ppd-1* et *FT*, on obtient une réduction de 77% de la déviance totale : les

marqueurs actuellement disponibles permettent donc de prendre en compte plus des 3/4 de la déviance totale (Figure 6).

La dichotomie sur les allèles 1 et 2 de *Ppd1-2D* absorbe, à elle seule, 73% de cette déviance totale :

$$1 - \frac{336000 + 10270000}{39340000} = 0.73$$

Pour la sensibilité à la photopériode, une grande partie du phénotype est donc expliquée par le génotype au gène *Ppd1-2D*, avec un petit effet complémentaire de *FT-7A*, *FT-7D* et *Vrn1-5A*.

► Besoins en vernalisation

Les besoins en vernalisation sont obtenus à partir des épiaisons observées pour les 2 dates de semis les plus tardives des pépinières à 4 dates de semis (lieux CF et EM). En effet, on a dans ce cas peu ou pas de contrainte de photopériode (pour les semis 3 et surtout 4, le développement des plantes se fait en jours longs).

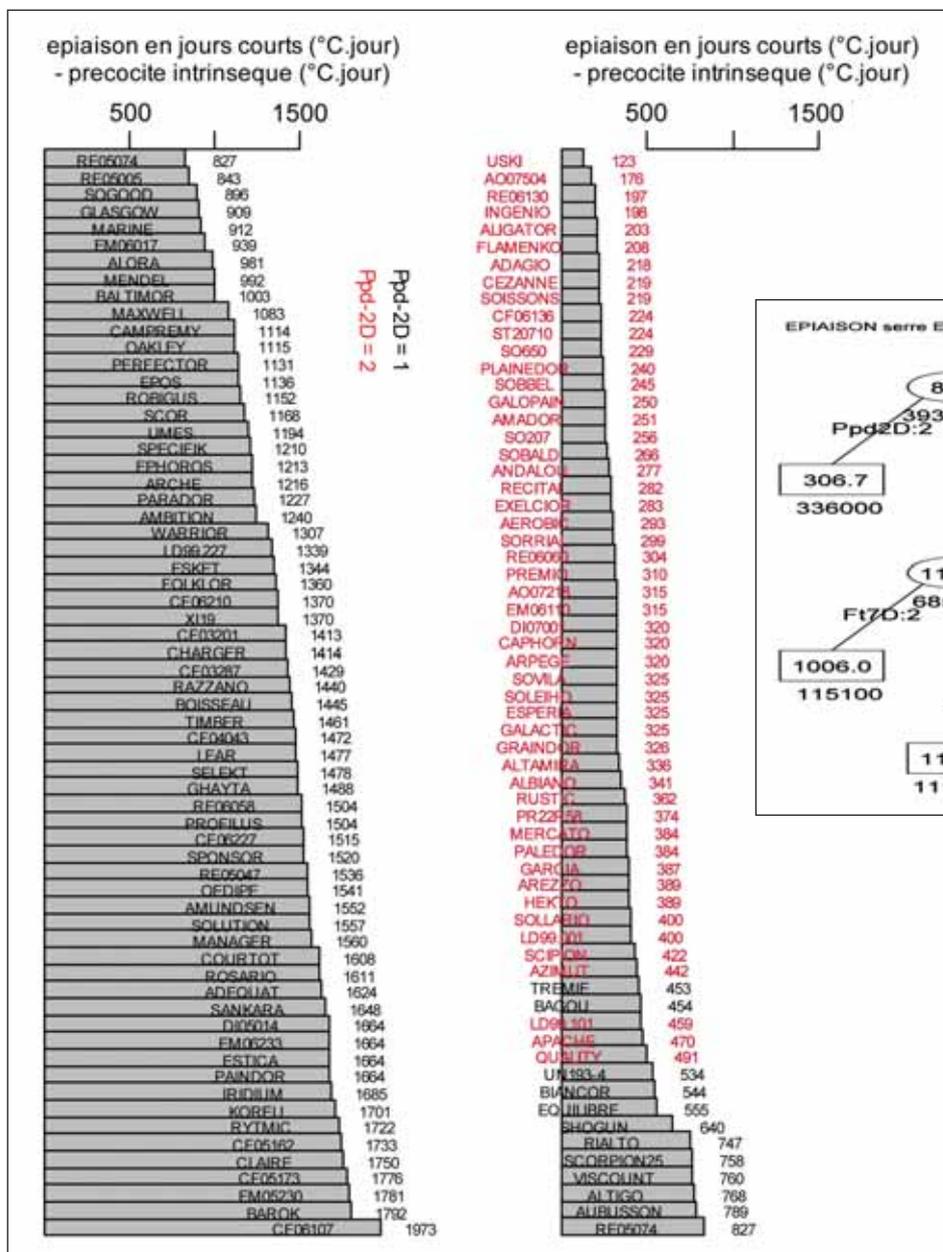


Figure 5 : sensibilité à la photopériode des 126 génotypes (les lignées portant l'allèle 2 de *Ppd-2D* sont figurées en rouge).

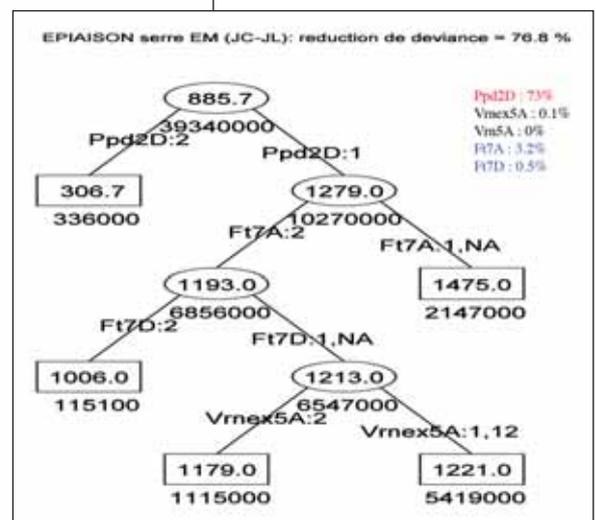


Figure 6 : arbre de segmentation pour la sensibilité à la photopériode, et pourcentage de déviance absorbé par chacun des marqueurs.

La Figure 7 représente, pour les 2 années d'expérimentation, la moyenne des valeurs d'épiaison obtenues par les 126 génotypes pour les 2 semis de printemps de chacun des 2 lieux CF et EM (cependant, en 2010, le semis 4 du lieu EM n'a pas été pris en compte pour le calcul de cette moyenne, car seulement une trentaine de génotypes ont atteint l'épiaison).

Ce graphique ne permet pas de distinguer des classes, car l'évolution des valeurs d'épiaison apparaît quasiment continue. On constate cependant que les génotypes les plus "printemps" portent souvent l'allèle 2 de *Vrn1-5B*, et/ou l'allèle 2 pour l'exon 7 de *Vrn1-5A*, que ce soit à l'état homozygote ou hétérozygote.

On peut voir sur la Figure 7 que les estimations des besoins en vernalisation réalisées sur les 2 années sont tout à fait cohérentes : les valeurs obtenues en 2009 et en 2010 sont très fortement corrélées ($R^2 = 0.81$).

Pour les besoins en vernalisation, la segmentation sur les allèles des gènes *Vrn-1*, *Ppd-1* et *FT* permet une réduction d'environ 50% de la déviance totale, en 2009 et en 2010 (Figure 8). La dichotomie entre les génotypes qui ont l'allèle 1 pour l'exon 7 de *Vrn1-5A*, et ceux qui ont l'allèle 2 (à l'état homozygote ou hétérozygote) absorbe de l'ordre de 35% de cette déviance totale, ce qui indique un effet complémentaire significatif des autres gènes (surtout *Ppd1-2D* et *FT-7A*).

Il faut noter que Rousset *et al* (2011), dans une étude des besoins en vernalisation sur une collection représentative de la diversité génétique mondiale, ont mis en évidence un effet prépondérant des allèles au promoteur de *Vrn1-5A* (type « hiver » pour les allèles 2, 3 et 4, type « printemps » pour les allèles 1 et 5), qui masquait complètement l'effet du polymorphisme à l'exon 7 de *Vrn1-5A*. Notre étude a révélé un effet inattendu des allèles de *Vrn1ex7-5A*, qui

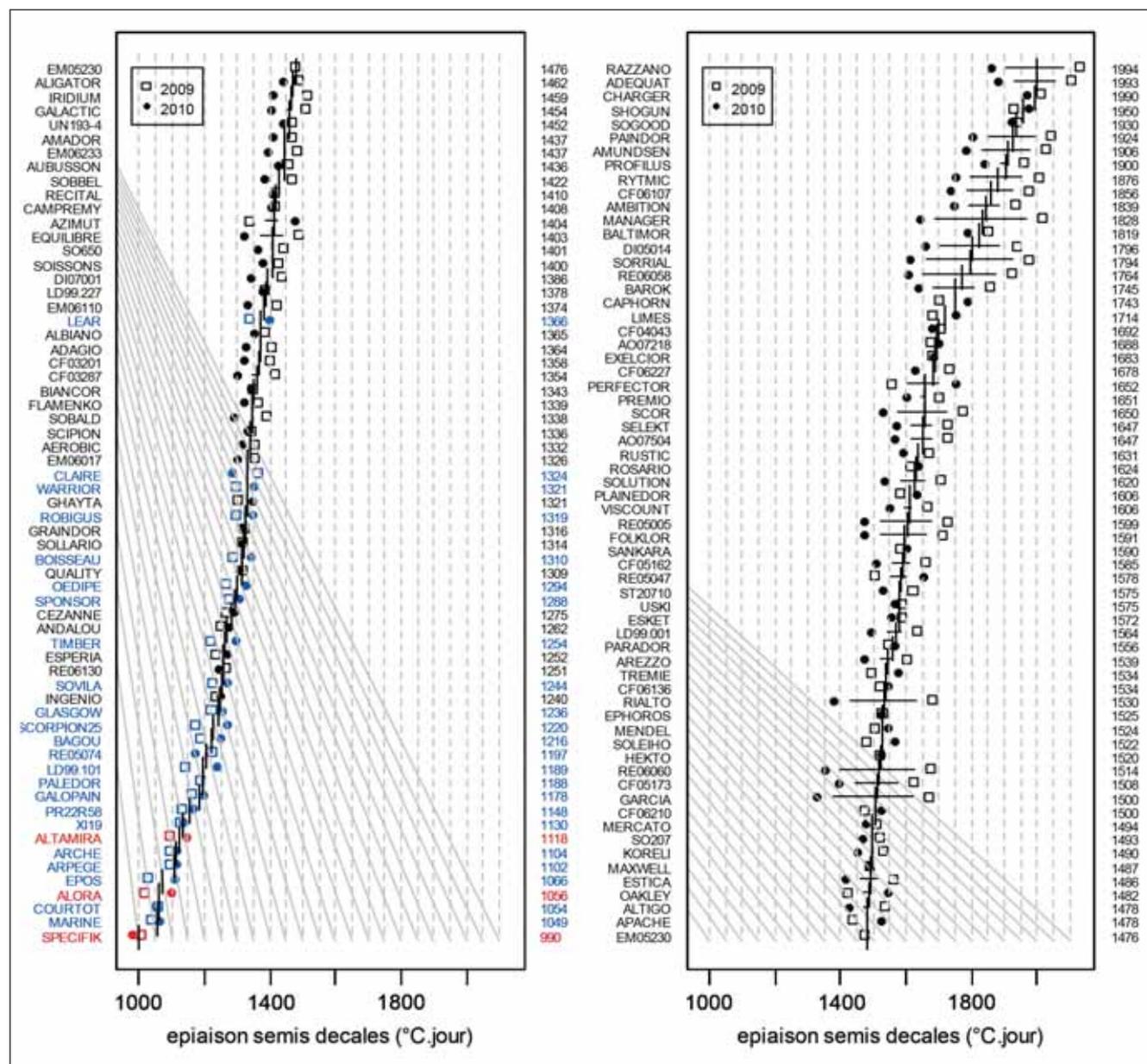


Figure 7 : précocité à l'épiaison des 126 génotypes en semis décalés pour les 2 années (en 2009, moyenne des valeurs obtenues pour les semis 3 et 4 de CF et EM ; en 2010, moyenne des valeurs obtenues pour les semis 3 et 4 de CF, et le semis 3 de EM). Les lignes portant l'allèle 2 de *Vrn1-5B* sont figurées en rouge, et les lignes portant l'allèle 2 de *Vrn1ex7-5A* sont figurées en bleu.

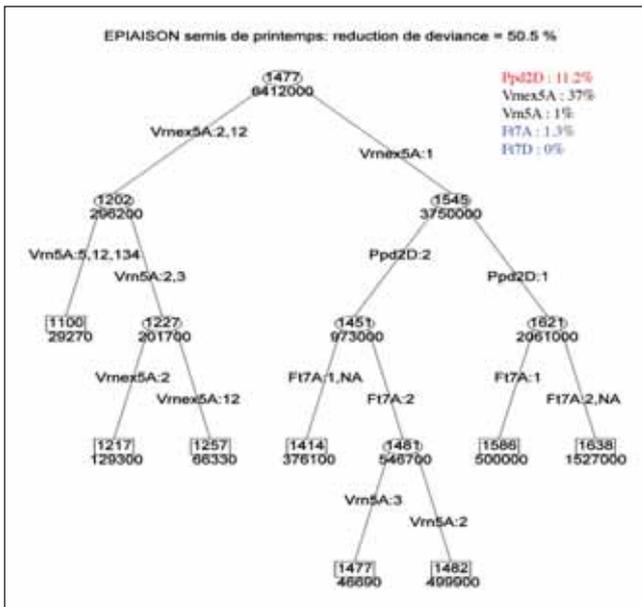


Figure 8 : arbre de segmentation pour les besoins en vernalisation (moyenne des années 2009 et 2010), et pourcentage de déviance absorbé par chacun des marqueurs.

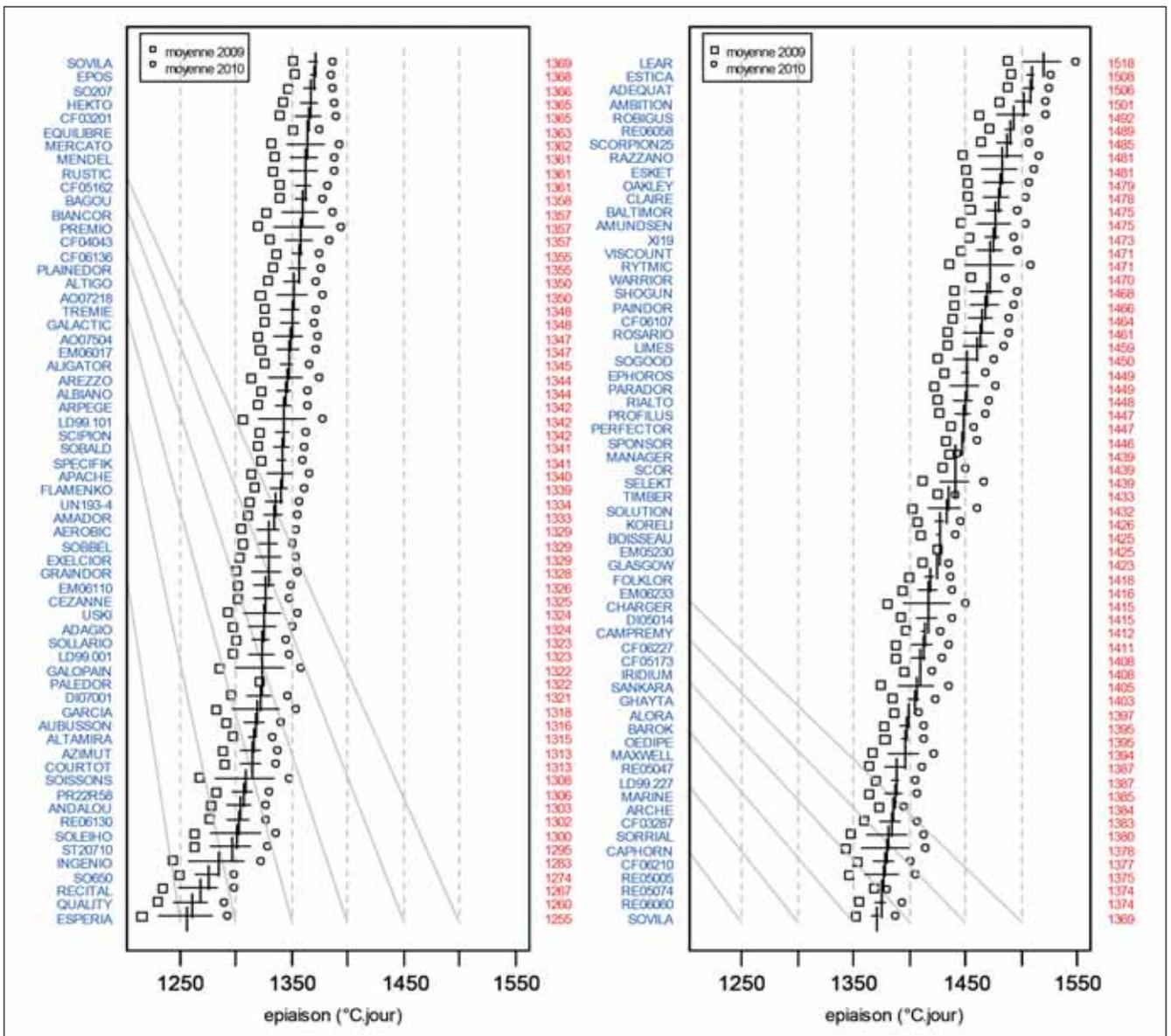
apparaissent déterminants pour la définition des types « hiver » et « printemps » dans le cas du matériel adapté aux conditions de l'agriculture française.

► Etude de la précocité à l'épiaison

La figure 9 présente les valeurs moyennes des précocités à l'épiaison obtenues par les 126 génotypes dans les différentes expérimentations semées du début de l'automne jusqu'au solstice d'hiver, en 2009 et en 2010. On peut voir qu'il y a un peu plus de 260°C.jour entre l'épiaison du génotype le plus précoce (ESPERIA) et l'épiaison du génotype le plus tardif (LEAR).

On peut noter que les valeurs moyennes obtenues en 2009 et en 2010 sont très fortement corrélées ($R^2 = 0.95$), ce qui indique un faible niveau d'interaction « génotype x année », et confirme ainsi le fort déterminisme génétique de la précocité à l'épiaison. Par contre, il y a quand même un effet « année » qui joue sur ce caractère, puisque les moyennes de 2009 sont systématiquement plus faibles que les moyennes 2010 (différence de l'ordre de 50°C.jour).

Figure 9 : valeurs moyennes des précocités à l'épiaison, en 2009 et en 2010, pour les pépinières et essais semés du début de l'automne au solstice.



La Figure 10 présente les distributions des valeurs d'épiaison obtenues, en 2009 et en 2010, pour tous les semis ayant eu lieu du début de l'automne au solstice (les box-plots sont classés dans l'ordre des dates de semis, et pour chaque expérimentation on distingue les génotypes sensibles à la longueur du jour des génotypes insensibles). Ces distributions correspondent à des précocités réalisées dans des conditions agroclimatiques variées mais avec vernalisation naturelle pendant l'hiver.

Pour ces épiaisons exprimées en °C.jour, plus le semis devient tardif, plus les distributions se décalent vers le bas du graphique. Ce phénomène est vraisemblablement dû à des effets photopériodiques, qui correspondent sans doute principalement à l'effet des freins vernalo-photothermiques décrits dans le modèle phénologique de Weir *et al* (1984). En effet, dans le cadre de ce modèle, la durée entre la levée et le stade épi 1 cm est définie par une somme de températures modifiée par des freins. Ces freins (qui prennent des valeurs comprises entre 0 et 1), ralentissent le cumul des températures en fonction de la photopériode et du degré d'avancement de la vernalisation (Gouache *et al*, 2012). La durée entre le stade épi 1 cm et l'épiaison est également concernée, car pendant cette période le frein photopériodique continue à jouer.

Sur la Figure 10, il apparaît que les freins vernalo-photothermiques fonctionnent de la même façon pour les lignées sensibles à la longueur du jour (*Ppd1-2D* = 1), que pour les lignées insensibles (*Ppd1-2D* = 2). En effet, le décalage entre les distributions correspondant à ces 2 catégories reste sensiblement le même quelle que soit la date de semis.

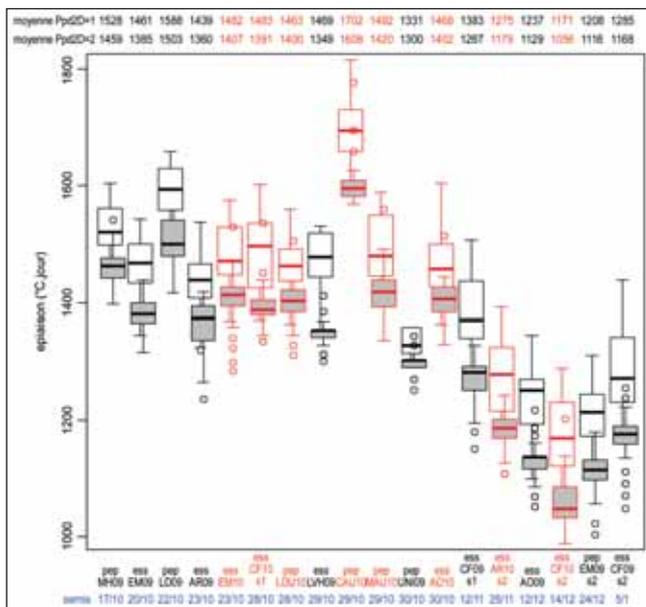


Figure 10 : distributions des valeurs de précocité à l'épiaison pour les pépinières et essais semés du début de l'automne au solstice, dans le cas des lignées sensibles à la longueur du jour (boxplots en blanc), et des lignées insensibles (boxplots en grisé). Les expérimentations de 2009 apparaissent en noir, et celles de 2010 en rouge.

La Figure 11 montre que la segmentation sur les allèles des gènes *Vrn-1*, *Ppd-1* et *FT* permet une réduction de près des 2/3 de la déviance totale. L'effet majeur vient du gène *Ppd1-2D* puisque la dichotomie sur les allèles 1 et 2 de ce gène absorbe, à elle seule, de l'ordre de 50% de cette déviance totale. Pour cette précocité à l'épiaison, qui dépend des 3 composantes "sensibilité à la photopériode", "besoins en vernalisation" et "précocité intrinsèque", on peut noter que les différents gènes (*Ppd1-2D*, *Vrn1-5A*, *FT-7A* et *FT-7D*) apparaissent tous dans

l'arbre de segmentation. Seul *Vrn1-5B*, dont le polymorphisme est trop déséquilibré dans notre échantillon de génotypes (seulement 3 lignées sur 126 ont l'allèle qui confère le type "printemps"), n'apparaît pas.

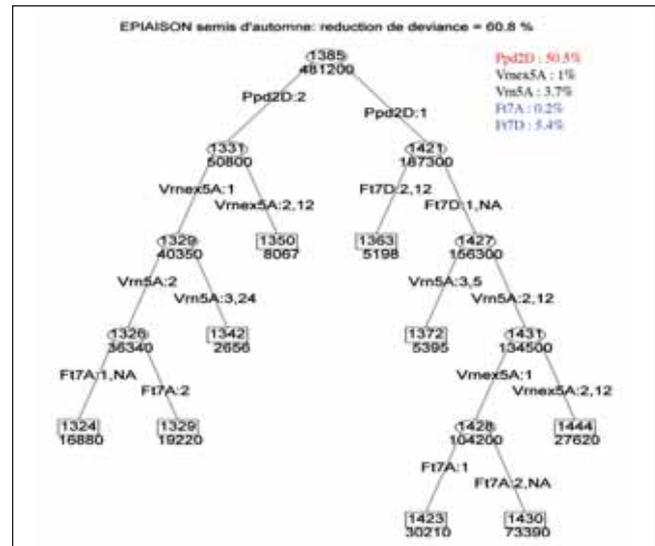


Figure 11 : arbre de segmentation pour la précocité à l'épiaison (moyenne des années 2009 et 2010), et pourcentage de déviance absorbé par les différents marqueurs.

► Prédiction de la précocité à l'épiaison

La régression PLS a été utilisée pour voir s'il était possible d'obtenir des équations de prédiction correctes pour la précocité à l'épiaison.

Lorsqu'on utilise comme variables explicatives les différents allèles des gènes *Vrn-1*, *Ppd-1* et *FT* (codage sous forme de présence = 1, absence = 0), le niveau d'explication du modèle s'avère insuffisant (R^2 de l'ordre de 60% pour les épiaisons moyennes de 2009, ainsi que pour les épiaisons moyennes de 2010).

Par contre, lorsqu'on rajoute la précocité intrinsèque comme variable explicative (Figure 12), on atteint des niveaux d'explication (R^2 de l'ordre de 80% pour 2009 et pour 2010) qui se rapprochent de ce qui serait nécessaire pour avoir des modèles de prédiction intéressants. Malheureusement, la précocité intrinsèque n'est pas un caractère très simple à mesurer, et mettre en œuvre des équations de prédiction qui font appel à cette variable n'est donc pas aisé.

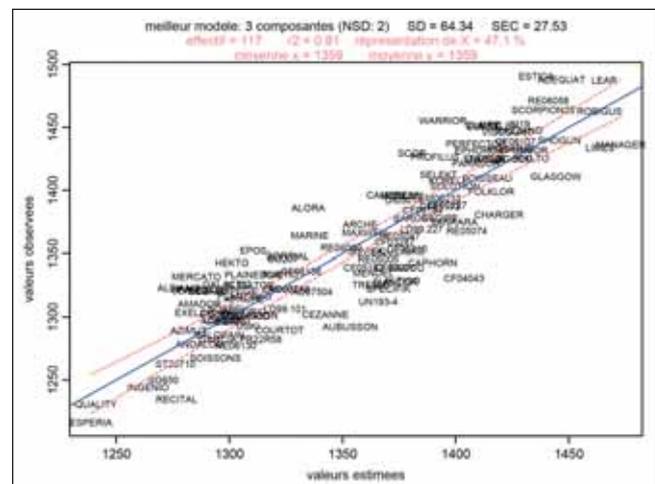


Figure 12 : régression PLS pour expliquer les valeurs moyennes d'épiaison 2009 en prenant comme variables explicatives les allèles aux gènes *Vrn1*, *Ppd* et *Ft*, et la précocité intrinsèque.

► Etude de la précocité à la montaison

Mise au point d'une méthode d'estimation du stade épi 1 cm à partir des mesures de longueur d'épi réalisées au voisinage du stade

La Figure 13 montre les distributions des mesures de longueur d'épi effectuées dans les différents lieux en 2009 et 2010 pour déterminer le stade épi 1 cm. Il apparaît qu'une proportion non négligeable de mesures de longueur d'épi étaient en dehors de la fourchette 0.7 cm - 1.3 cm, à l'intérieur de laquelle Arvalis propose une correction de 10 °C.jour par mm d'écart par rapport à la longueur de référence de 1 cm. Nous avons donc essayé de trouver une méthode de correction plus générale, afin de pouvoir estimer le stade épi 1 cm à partir des mesures de longueur d'épi couramment obtenues lorsqu'on fait des prélèvements au voisinage du stade pour une série de géotypes dont on ne connaît pas la phénologie a priori (soit des mesures qui, comme c'est le cas ici, s'échelonnent entre 0.3 cm et plus de 3 cm).

Pour cela, nous avons récapitulé, sur les 2 années 2009 et 2010, l'ensemble des régressions entre « longueur de l'épi » et « temps en °C.jour », pour chacun des géotypes pour lesquels on disposait d'au moins 4 mesures (2 répétitions x 2 dates) de longueur d'épi à proximité du stade épi 1 cm.

La Figure 14 présente 3 de ces régressions pour des géotypes de précocité contrastée. Elle montre que si la correction proposée par Arvalis est effectivement valable dans l'intervalle 0.7 cm - 1.3 cm (cas de APACHE, pour lequel on a une pente de 0.011 cm par °C.jour, donc très voisine de 1 mm pour 10°C.jour, pour des longueurs d'épi comprises entre 0.5

et 1.6 cm), par contre la correction doit être différente lorsque les longueurs d'épi sont plus faibles (cas de RYTMIC, pour lequel la pente n'est que de 0.007 cm par °C.jour pour un intervalle de mesures allant de 0.3 à 1 cm), ou lorsque les longueurs d'épi sont plus fortes (cas de RE06130, pour lequel la pente est de 0.024 cm par °C.jour, pour des longueurs d'épi comprises entre 0.8 et 2 cm).

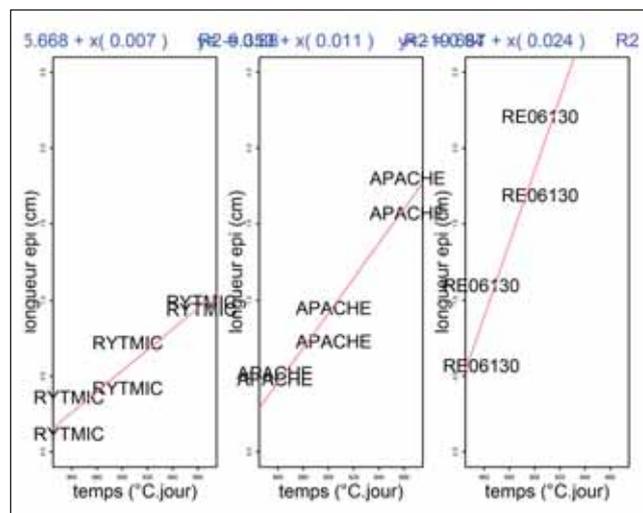


Figure 14 : trois cas contrastés montrant des différences de pente pour la relation entre la longueur de l'épi et le temps, selon que les longueurs mesurées sont faibles (cas de RYTMIC, géotype très tardif), moyennes (cas d'APACHE, géotype assez précoce), ou élevées (cas de RE06130, géotype très précoce). Mesures réalisées sur l'essai LVH 2009.

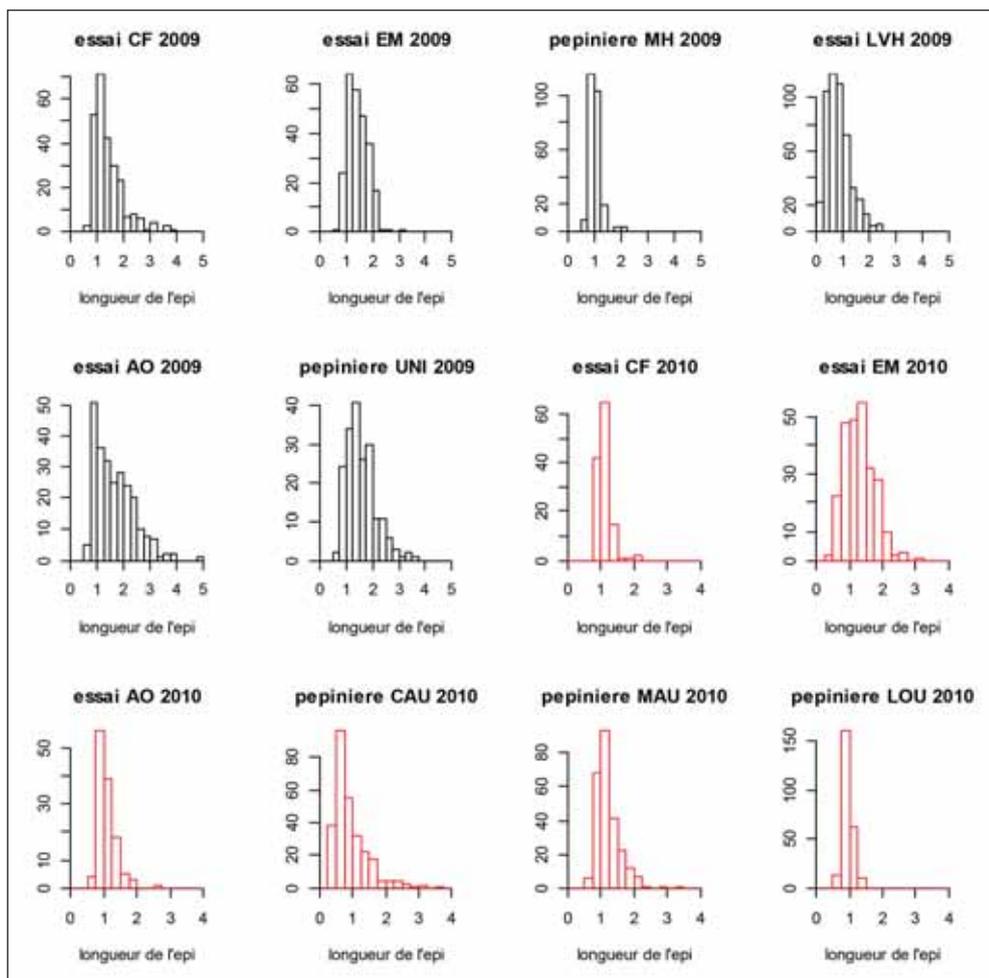


Figure 13 : distribution des longueurs d'épi mesurées au voisinage du stade épi 1 cm en 2009 (histogrammes noirs) et en 2010 (histogrammes rouges).

Nous avons alors, à partir de l'ensemble des régressions disponibles génotype par génotype, représenté la pente de ces régressions en fonction de la longueur maximale de l'épi mesurée sur ces génotypes (Figure 15). Des courbes obtenues par lissage représentent les tendances qui passent au mieux par les différents ensembles de points du graphique (points 2009, points 2010, et total des points).

On voit, sur la Figure 15, que les lissages sur les points des années 2009 et 2010 sont très similaires, ce qui est rassurant par rapport à la méthode de correction proposée. Par contre, il y a quand même une dispersion assez importante des points autour des courbes de lissage (et cela d'autant plus que les mesures de longueur d'épi prennent des valeurs élevées), et il faut donc garder à l'esprit que la méthode de correction proposée ne peut conduire qu'à des estimations de stade épi 1 cm pas très précises.

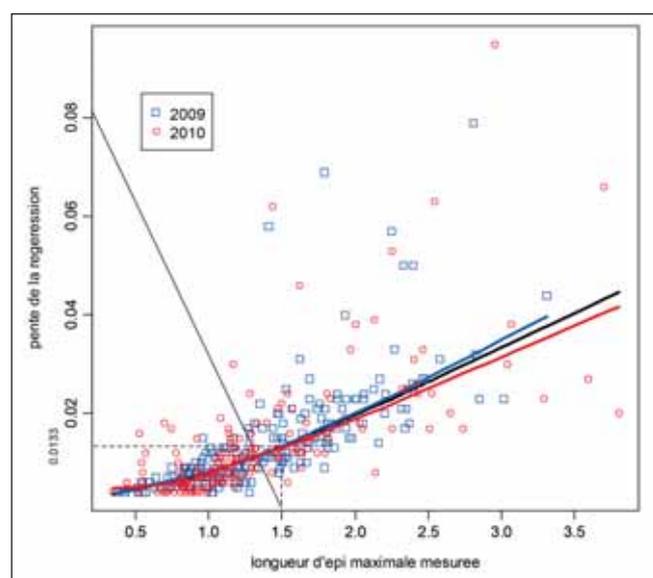


Figure 15 : évolution de la pente des régressions entre « mesures de longueurs d'épi » et « temps en °C.jour » (régressions calculées génotype par génotype sur l'ensemble des données disponibles en 2009 et 2010), en fonction de la mesure de longueur d'épi la plus élevée pour chacun de ces génotypes. La courbe bleue correspond au lissage sur les points 2009, la courbe rouge au lissage sur les points 2010, et la courbe noire au lissage sur l'ensemble des points.

En définitive, les corrections pour estimer les stades épi 1 cm des expérimentations de 2009 et de 2010, ont été basées sur la courbe noire de la Figure 10 (lissage sur l'ensemble des données). Par exemple, une lignée dont la longueur de l'épi aura été mesurée à 1.5 cm, lors d'un prélèvement réalisé à 850 °C.jour, aura une estimation de stade "épi 1 cm" $E1dj$ donnée par :

$$\frac{1.5 - 1}{850 - E1dj} = 0.0133$$

où 0.0133 est la valeur de pente correspondant à une longueur d'épi de 1.5 cm.

Soit $E1dj = 850 - \frac{1.5 - 1}{0.0133} = 812.4$ °C.jour

Le Tableau 4 donne une table des valeurs de pente à utiliser pour avoir une estimation de la précocité à la montaison en °C.jour, à partir de mesures de longueur d'épi pouvant s'échelonner entre 0.344 cm et 3.8 cm. Il faut bien sûr disposer également de la somme de °C.jour au moment où la longueur de l'épi a été mesurée pour pouvoir faire le calcul (voir formule ci-dessus).

Caractérisation phénotypique de la précocité à la montaison

La Figure 16 récapitule les estimations des stades épi 1 cm obtenues en 2009 et en 2010 sur les 126 génotypes. En moyenne, il y a plus de 140°C.jour entre la lignée la plus précoce à la montaison (SO650) et la lignée la plus tardive à la montaison (SCORPION25).

Les valeurs de stade épi 1 cm obtenues en 2009 et en 2010 par les 126 génotypes, apparaissent très fortement corrélées ($R^2 = 0.89$), ce qui indique un faible niveau d'interaction « génotype x année », et montre que la précocité à la montaison, tout comme la précocité à l'épiaison, est fortement déterminée par la génétique. Il apparaît également un fort effet « année », avec des valeurs moyennes pour l'année 2009 systématiquement inférieures à celles obtenues en 2010 (différence supérieure à 50°C.jour). Cet effet « année », que nous avons déjà mis en évidence pour la précocité à l'épiaison (Figure 9), est probablement dû aux freins vernal-photothermiques, dont l'effet est différent selon la séquence climatique annuelle.

Correspondance entre longueur d'épi et pente																					
L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente	L épi	pente		
0.344	0.0037	0.680	0.0057	0.815	0.0066	0.975	0.0077	1.110	0.0091	1.250	0.0106	1.460	0.0129	1.640	0.0151	1.820	0.0174	2.135	0.0214	2.480	0.0261
0.370	0.0038	0.690	0.0058	0.820	0.0066	0.980	0.0078	1.115	0.0091	1.260	0.0107	1.465	0.0129	1.645	0.0151	1.830	0.0175	2.160	0.0218	2.510	0.0265
0.420	0.0041	0.695	0.0058	0.825	0.0067	0.990	0.0079	1.120	0.0092	1.270	0.0108	1.470	0.0130	1.660	0.0153	1.840	0.0176	2.170	0.0219	2.520	0.0267
0.430	0.0042	0.700	0.0058	0.830	0.0067	1.000	0.0080	1.130	0.0093	1.280	0.0109	1.480	0.0131	1.665	0.0154	1.860	0.0179	2.200	0.0223	2.540	0.0270
0.440	0.0042	0.705	0.0059	0.840	0.0068	1.010	0.0081	1.135	0.0093	1.290	0.0110	1.485	0.0132	1.670	0.0155	1.870	0.0180	2.210	0.0224	2.580	0.0275
0.442	0.0042	0.710	0.0059	0.845	0.0068	1.020	0.0081	1.140	0.0094	1.310	0.0112	1.490	0.0132	1.675	0.0155	1.880	0.0181	2.250	0.0229	2.650	0.0285
0.510	0.0046	0.715	0.0059	0.850	0.0068	1.025	0.0082	1.145	0.0094	1.315	0.0113	1.495	0.0133	1.680	0.0156	1.910	0.0185	2.270	0.0232	2.735	0.0297
0.520	0.0047	0.720	0.0060	0.860	0.0069	1.030	0.0082	1.150	0.0095	1.320	0.0113	1.500	0.0133	1.690	0.0157	1.930	0.0188	2.320	0.0239	2.810	0.0307
0.530	0.0048	0.740	0.0061	0.865	0.0069	1.040	0.0083	1.155	0.0096	1.330	0.0114	1.510	0.0135	1.695	0.0158	1.940	0.0189	2.330	0.0240	2.850	0.0313
0.540	0.0048	0.745	0.0061	0.870	0.0070	1.045	0.0084	1.170	0.0097	1.340	0.0115	1.520	0.0136	1.730	0.0162	1.960	0.0192	2.340	0.0242	2.950	0.0327
0.550	0.0049	0.750	0.0062	0.880	0.0070	1.050	0.0084	1.175	0.0098	1.350	0.0116	1.530	0.0137	1.740	0.0163	1.970	0.0193	2.350	0.0243	3.020	0.0337
0.565	0.0050	0.765	0.0063	0.900	0.0072	1.060	0.0086	1.180	0.0098	1.370	0.0119	1.540	0.0138	1.750	0.0165	1.980	0.0194	2.355	0.0244	3.040	0.0339
0.570	0.0050	0.770	0.0063	0.910	0.0072	1.063	0.0086	1.190	0.0099	1.380	0.0120	1.550	0.0139	1.760	0.0166	2.000	0.0197	2.360	0.0244	3.070	0.0344
0.590	0.0051	0.780	0.0064	0.920	0.0073	1.065	0.0086	1.200	0.0101	1.395	0.0121	1.570	0.0142	1.770	0.0167	2.005	0.0198	2.370	0.0246	3.290	0.0374
0.600	0.0052	0.785	0.0064	0.925	0.0073	1.070	0.0087	1.205	0.0101	1.400	0.0122	1.580	0.0143	1.790	0.0170	2.010	0.0198	2.390	0.0249	3.310	0.0377
0.630	0.0054	0.790	0.0064	0.930	0.0074	1.080	0.0088	1.210	0.0102	1.410	0.0123	1.600	0.0146	1.795	0.0170	2.030	0.0201	2.400	0.0250	3.595	0.0417
0.640	0.0055	0.795	0.0065	0.950	0.0075	1.090	0.0089	1.220	0.0103	1.420	0.0124	1.620	0.0148	1.800	0.0171	2.050	0.0204	2.420	0.0253	3.700	0.0432
0.650	0.0055	0.800	0.0065	0.960	0.0076	1.095	0.0089	1.230	0.0104	1.430	0.0125	1.630	0.0149	1.810	0.0172	2.060	0.0205	2.430	0.0254	3.800	0.0446
0.670	0.0056	0.810	0.0066	0.970	0.0077	1.100	0.0090	1.240	0.0105	1.440	0.0126	1.635	0.0150	1.815	0.0173	2.130	0.0214	2.460	0.0258	-	-

Tableau 4 : correspondance entre longueur de l'épi mesurée au voisinage du stade épi 1 cm et valeur de pente à utiliser pour avoir une estimation de la précocité à la montaison en °C.jour.

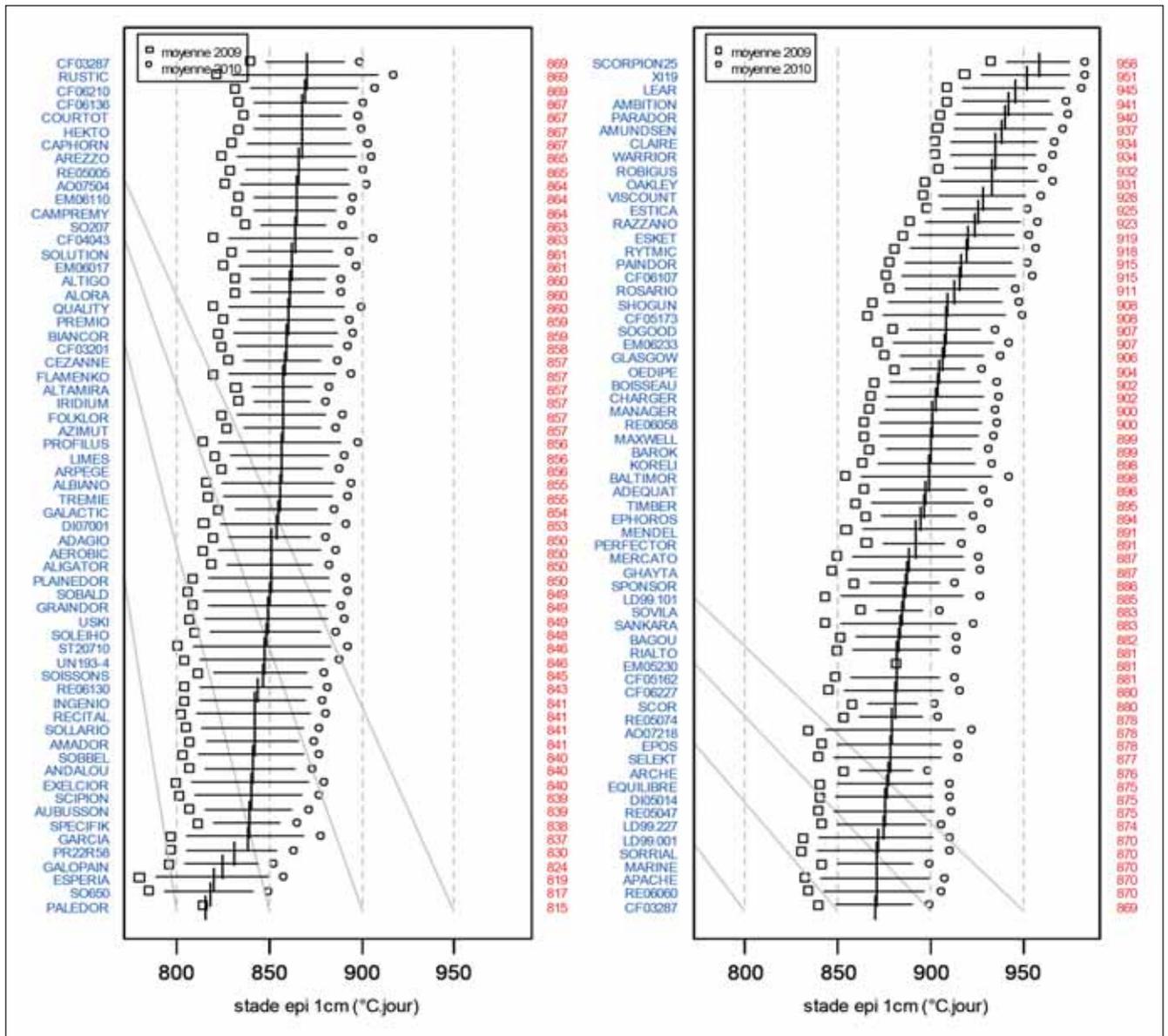


Figure 16 : estimations du stade épi 1 cm pour les 126 génotypes (valeurs moyennes pour les expérimentations de 2009 et pour les expérimentations de 2010).

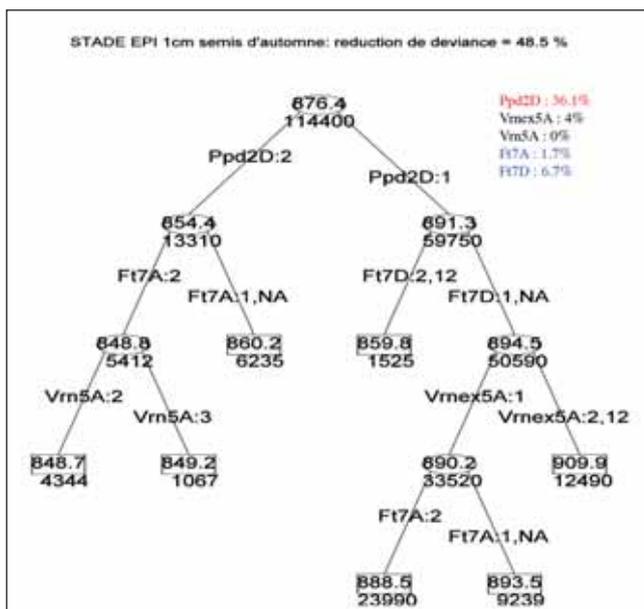


Figure 17 : arbre de segmentation pour la précocité à la montaison (moyenne des années 2009 et 2010), et pourcentage de déviance absorbé par chacun des marqueurs.

Relation entre phénotype et génotype pour la précocité à la montaison

La segmentation sur les allèles des gènes *Vrn-1*, *Ppd-1* et *FT* (Figure 17), permet une réduction de l'ordre de 50% de la déviance totale, moins forte que pour la précocité à l'épiaison (ce qui peut être dû, au moins en partie, à l'imprécision sur la mesure du stade épi 1 cm).

L'effet majeur vient là encore du gène *Ppd1-2D*, puisque la dichotomie sur les allèles 1 et 2 de ce gène absorbe environ 35% de cette déviance totale. Pour la précocité à la montaison, comme pour la précocité à l'épiaison, tous les gènes de développement disponibles (à l'exception de *Vrn1-5B*, au polymorphisme trop déséquilibré), apparaissent dans l'arbre de segmentation.

Relation entre précocité à la montaison et précocité à l'épiaison

La Figure 18 montre que la précocité à la montaison et la précocité à la floraison sont fortement corrélées ($R^2 > 0.7$). Sur la Figure, on remarque aussi qu'il y a un groupe de lignées qui se situent au dessus de la régression : ces génotypes, pour des valeurs de précocité à la montaison analogues, obtiennent des valeurs de précocité à l'épiaison plus élevées que les génotypes situés à proximité de la droite de régression, et se caractérisent donc par une durée « stade épi 1 cm - épiaison » plus importante. Il apparaît que ces lignées (LIMES, PROFILUS, ADEQUAT, etc...), sont les mêmes en 2009 et en 2010.

De la même manière, il y a un groupe de génotypes qui se situent en-dessous de la régression, et qui sont donc caractérisés par une durée « stade épi 1 cm - épiaison » plus faible que les génotypes situés à proximité de la régression. Là aussi, on constate que ce sont les mêmes en 2009 et en 2010 (RECITAL, QUALITY, COURTOT, etc...).

La durée « stade épi 1 cm - épiaison » semble donc être une caractéristique assez fortement déterminée par la génétique.

La Figure 19 donne les valeurs obtenues par les 126 génotypes pour la durée « stade épi 1 cm - épiaison ». Cette durée est inférieure à 480°C.jour pour QUALITY, RECITAL, ESPERIA, COURTOT, INGENIO et ST20710 ; et supérieure à 600°C.jour pour ADEQUAT, LIMES, PROFILUS, RE06058 et ESTICA. La

corrélation entre les valeurs de 2009 et de 2010 est très forte ($R^2 = 0.88$), ce qui indique un faible niveau d'interaction « génotype x année », et montre bien que cette durée a un fort déterminisme génétique. De plus, il n'apparaît pas d'effet « année », puisque les 2 points d'un même génotype sont presque toujours très proches.

4. Conclusion

Au cours des deux années d'expérimentation du projet, nous avons réuni un jeu de données particulièrement conséquent. Celui-ci a permis :

- de mettre au point une méthode de correction pour pouvoir estimer la précocité à la montaison à partir de mesures de longueur d'épi pouvant aller de 0.3 cm à 3 cm, ce qui est souvent le cas lorsqu'on réalise des prélèvements d'épis au voisinage du stade épi 1 cm sur des génotypes à la phénologie inconnue.
- de montrer que la durée « stade épi 1 cm - épiaison » est un caractère fortement dépendant du génotype. Si on arrivait à trouver de bons marqueurs de ce caractère, le problème de la détermination du stade épi 1 cm pourrait être en partie résolu puisqu'on pourrait alors l'estimer à partir de la date d'épiaison.
- de confirmer le fort déterminisme génétique de la précocité à la montaison et de la précocité à l'épiaison,

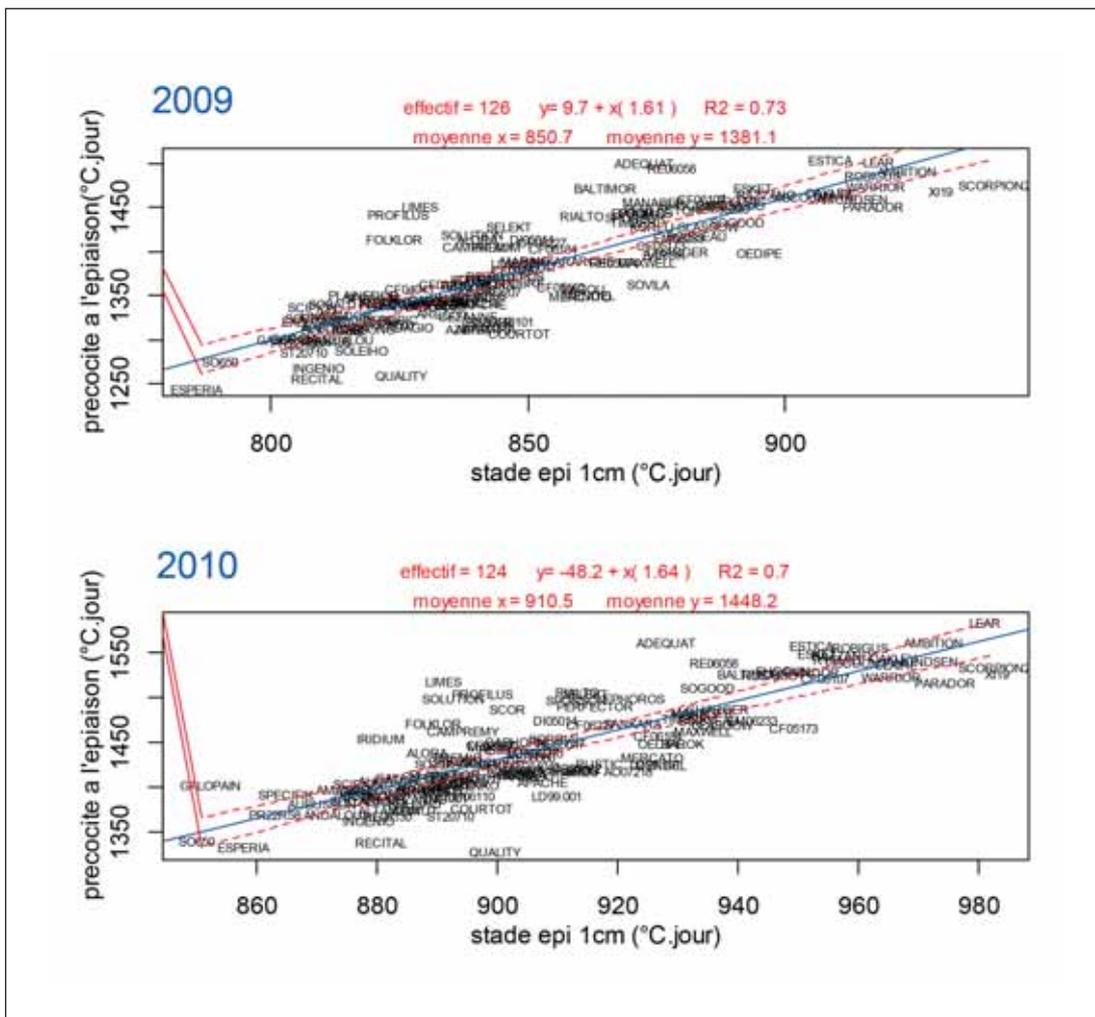


Figure 18 : relation entre précocité à la montaison et précocité à l'épiaison. Régressions calculées sur les valeurs moyennes obtenues en 2009 (graphique du haut), et en 2010 (graphique du bas).

et de montrer qu'avec un faible nombre de marqueurs aux gènes *Ppd-1*, *Vrn-1* et *FT*, on peut expliquer une part importante de la variabilité de ces caractères. Il serait maintenant intéressant de compléter ce travail de marquage avec d'autres gènes impliqués dans le déterminisme de la précocité, comme les gènes *Luminidependens* (*LD*) et *Gigantea* (*G*) situés sur le groupe 3, *Reduced height* (*Rht*) situé sur le groupe 4, *Constans* (*CO* (*HvCO3*)) situé sur le groupe 5, et *Constans* - *TaHd1* (*CO*) situé sur le groupe 6, pour voir si un modèle de prédiction de la précocité basé sur les seuls marqueurs peut atteindre une valeur prédictive suffisante (ce qui n'est pas encore le cas avec les marqueurs dont nous disposons pour cette étude).

- de révéler un effet inattendu du polymorphisme à l'exon 7 de *Vrn1-5A*, qui apparaît déterminant pour la définition des types « hiver » et « printemps » pour le matériel adapté à l'agriculture française. Dans des études antérieures basées sur une diversité génétique beaucoup plus large, la diversité allélique à l'exon 7 semblait avoir un effet insignifiant.
- de souligner l'importance de la précocité intrinsèque, dont la connaissance semble indispensable pour avoir des modèles génétiques de prédiction de la précocité vraiment performants, alors qu'on a encore très peu d'idée sur son déterminisme.

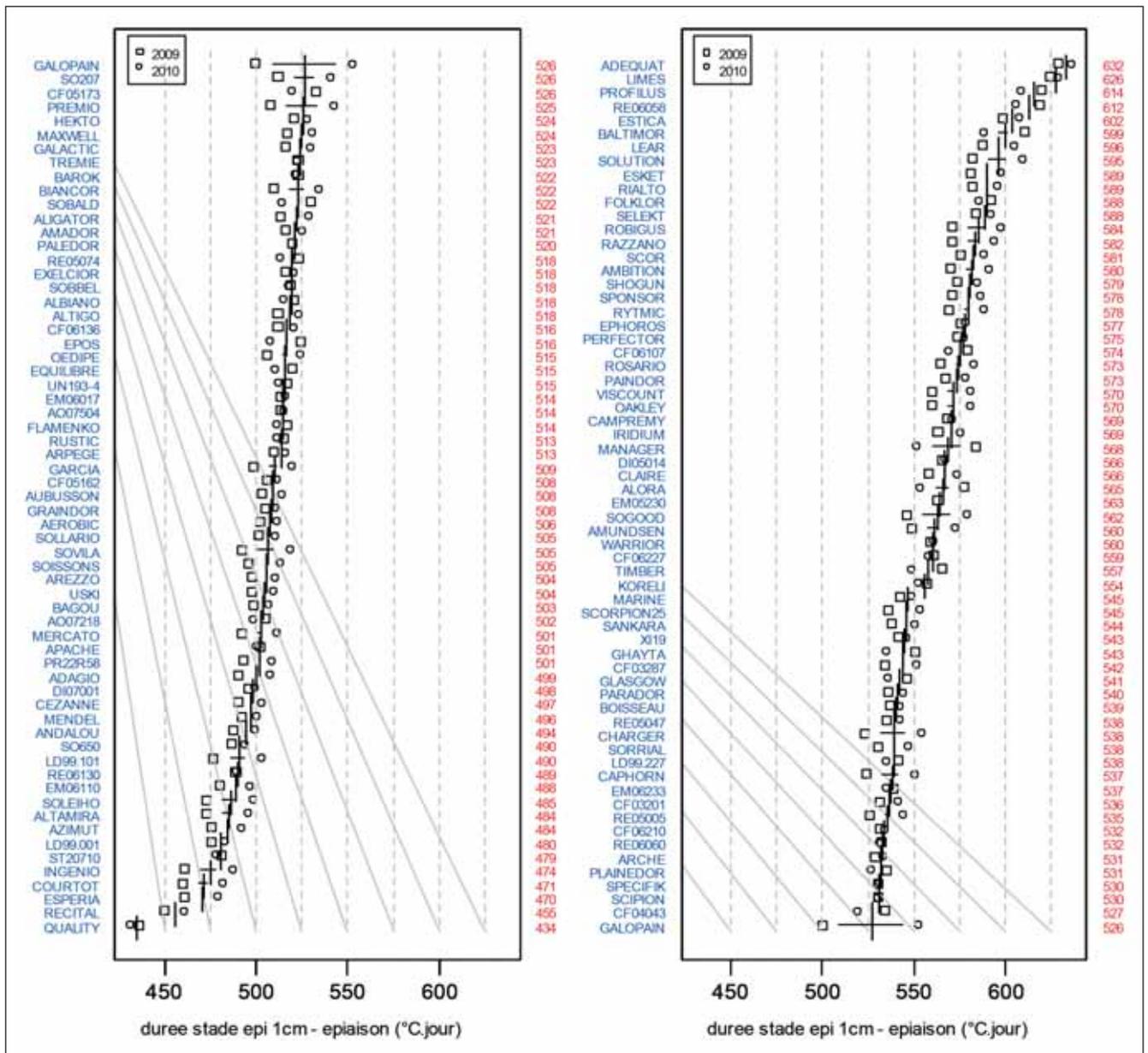


Figure 19 : durée entre le stade épi 1 cm et l'épiaison pour les 126 génotypes (valeurs moyennes pour les expérimentations de 2009 et pour les expérimentations de 2010).

Références bibliographiques

- Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J.W., Laurie D.A. (2007) A Pseudo-Response Regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) *Theoretical and Applied Genetics* 115:721-733.
- Brisson N., Gate P., Gouache D., Charmet G., Oury F-X., Huard F. (2010) Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research* 119:201-212.
- Gate P., Blondlot A., Gouache D., Deudon O., Vignier L. (2008) Impacts du changement climatique sur la croissance et le développement du blé en France : quelles solutions et quelles actions à développer ? *Oléagineux, Corps gras, Lipides* 15 :332-336.
- Gouache D., Le Bris X., Bogard M., Deudon O., Pagé C., Gate P. (2012) Evaluating agronomic adaptation options to increasing heat stress under climate change during grain filling in France. *European Journal of Agronomy* 39:62-70.
- Le Gouis J., Bordes J., Ravel C., Heumez E., Faure S., Praud S., Galic N., Remoué C., Balfourier F., Allard V., Rousset M. (2012) Genome-wide association analysis to identify chromosomal regions determining components of earliness in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 124:597-611.
- Oury F-X., Godin C., Mailliard A., Chassin A., Gardet O., Giraud A., Heumez E., Morlais J-Y., Rolland B., Rousset M., Trottet M., Charmet G. (2012) A study of genetic progress due to selection reveals a negative effect of climate change on bread wheat yield in France. *European Journal of Agronomy* 40:28-38.
- Rhoné B., Remoué C., Galic N., Goldringer I., Bonnin I. (2008) Insight into the genetic bases of climatic adaptation in experimentally evolving wheat populations. *Molecular Ecology*, 17: 930-943.
- Rousset M., Bonnin I., Remoué C., Falque M., Rhoné B., Veyrieras J-B., Madur D., Murigneux A., Balfourier F., Le Gouis J., Santoni S., Goldringer I. (2011) Deciphering the genetics of flowering time by an association study on candidate genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 123:907-926.
- Weir A.H., Bragg P.L., Porter J.R., Rayner J.H. (1984) A winter wheat crop simulation model without water or nutrient limitations. *Journal of Agricultural Science* 102:371-382.