

Évaluation de variétés tolérantes à la sécheresse et aux fortes températures : analyse de la composition isotopique du carbone photosynthétique et de l'effet de chocs thermiques (résultats préliminaires)

Jean-Charles DESWARTE¹, Iñaki GARCIA de CORTAZAR-ATAURI², France CASSIGNOL³, Sylvie DUTRIEZ⁴, Philippe GATE⁵, Pascal GIRAUDEAU⁶, Christine GIROUSSE⁷, Patrice SENELLART⁸, Jayne STRAGLIATI⁹, Stephen SUNDERWIRTH¹⁰, Guillaume TCHERKEZ¹¹, David GOUACHE*¹

* **Coordinateur** : David GOUACHE¹, d.gouache@arvalisinstitutduvegetal.fr, Tél. : 01 64 99 22 00

- 1 - ARVALIS - Institut du végétal - Pôle Ecophysiologie - La Minière, 78280 Guyancourt
- 2 - INRA Unité Agroclim, Domaine St Paul-Site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9
- 3 - UFS - 17 rue du Louvre, 75 001 Paris
- 4 - Caussade Semences - ZI de Meaux, BP 109, 82303 Caussade Cedex
- 5 - ARVALIS - Institut du végétal - 3 rue Joseph & Marie Hackin, 75116 Paris
- 6 - Secobra - Centre de Bois-Henry, 78580 Maule
- 7 - INRA - Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial - 234 avenue du Brézet, 63100 Clermont-Ferrand
- 8 - Syngenta Seeds - BP 5, 78910 Orgerus
- 9 - Limagrain Europe - 5 rue de l'Egalité, 28130 Chartrainvilliers
- 10 - Adrien Momont & fils SARL, Station de Recherche - RN 154, 28150 Allones
- 11 - Institut de Biologie des Plantes - Université Paris Sud - CNRS - UMR 8618 Bâtiment 630, 91405 Orsay

1. Introduction

► Contexte climatique

Le changement climatique s'est traduit ces dernières années par l'apparition de déficits hydriques plus fréquents et plus prononcés que par le passé. On peut effectivement citer les années 89, 90, 91, 92, 95, 96, 97, 2002, 2003, 2005 et 2010 comme étant des années à déficits hydriques marqués, y compris en sols profonds. La sécheresse de 2003 accompagnée d'une augmentation importante des températures a été la plus sévère, engendrant une pénalité moyenne de l'ordre de 20% de la production nationale. A l'échelle de certains bassins de production, la production a été beaucoup plus affectée (40%).

Le blé en France est cultivé sur tous types de sol, y compris des sols superficiels à faibles réserves en eau, qui occupent une surface importante de la sole totale (de l'ordre de 25%). Il convient de mentionner que le blé tendre n'est pas une culture irriguée : seules 5% des surfaces en blé font l'objet d'irrigation. Par ailleurs, face à une disponibilité plus faible des ressources, une demande de plus en plus forte des irrigants et des opérateurs politiques émerge : produire durablement avec une ressource en eau qui devient limitée.

En moyenne, le blé perd entre 1,5 et 2 quintaux par hectare à chaque fois que le déficit hydrique s'accroît de 10 mm (Gate, 1995).

► Tolérance à la sécheresse

Les adaptations possibles des couverts et des cultures pour limiter l'impact du stress hydrique ont été regroupées en plusieurs catégories, faisant appel à des procédés physiologiques distincts (Ludlow and Muchow, 1990). Dans le cas du blé, de nombreux auteurs ont mis en avant l'intérêt d'une stratégie de conservation de l'eau du sol, basée notamment sur un mécanisme de régulation stomatique permettant d'économiser l'eau du sol pour allonger la durée effective de photosynthèse et de fonctionnement du

couvert. Le marqueur physiologique utilisé pour identifier ce comportement est la composition isotopique de carbone. En effet, il a été démontré une corrélation robuste entre l'enrichissement en ¹³C (isotope stable du ¹²C) et l'efficacité de la transpiration à l'échelle de la feuille (Condon *et al.*, 2006; Farquhar and Richards, 1984), et son utilisation comme critère de sélection variétale a conduit à l'obtention de variétés plus productives en conditions sèches.

Néanmoins, même si cette stratégie de conservation de l'eau s'est avérée judicieuse dans les programmes de sélection australiens, avec l'obtention de variétés plus productives en situations de fortes sécheresses (Condon *et al.*, 2004; Rebetzke *et al.*, 2002; Richards *et al.*, 2002), elle perd une partie de son intérêt en situation de stress modéré (Condon *et al.*, 2002). La pertinence de cette approche pour sélectionner des variétés plus performantes dans des contextes de moindre stress hydrique est donc remise partiellement en cause par certains auteurs (Blum, 2005; Fischer *et al.*, 1998; Reynolds *et al.*, 2005). Ces résultats apparemment contradictoires illustrent la difficulté de définir un idéotype adapté à des contraintes variables, notamment des sécheresses passagères et d'intensité variable, mais ne remettent pas en cause la pertinence de l'indicateur ¹²C/¹³C comme indicateur de propriétés stomatiques et photosynthétiques particulières (Condon *et al.*, 2006).

► Élévation de température et excès thermiques

Les prévisions liées au changement climatique font état d'une hausse progressive des températures moyennes annuelles, ainsi que d'une fréquence accrue de températures extrêmes ponctuelles. Les températures élevées conduisent simultanément à une augmentation de la vitesse de remplissage des grains et à une forte baisse de la durée calendaire de ce remplissage. Ce phénomène semble ne pas être lié seulement à une baisse de la disponibilité des assimilats, et est dépendant de la variété. L'effet de choc thermique (exposition temporaire à des températures extrêmes, > 35°C) est peu renseigné dans la

bibliographie ; seuls quelques travaux australiens (Nicolas *et al.*, 1984; Nicolas *et al.*, 1985; Stone and Nicolas, 1995) indiquent des effets contrastés selon la période d'apparition de ces accidents thermiques, avec une sensibilité maximale au cours de la phase de multiplication cellulaire qui succède à la fécondation : une baisse du nombre de cellules de l'albumen affecterait la taille potentielle des grains et donc la force du puits d'assimilats.

► Recours à la modélisation

Les modèles de culture permettent de simuler des états de croissance et de développement de couverts sous diverses conditions environnementales. Il est possible de les utiliser pour prédire l'impact potentiel de différents caractères candidats (Semenov *et al.*, 2009), voire même les conséquences à l'échelle de la plante et de la culture de la sélection pour un gène spécifique (Chapman *et al.*, 2003; Tardieu, 2003). La force des modèles est également de prédire dans quel(s) contexte(s) un caractère sera favorable, sans nécessiter un recours systématique et à grande échelle de dispositifs d'expérimentation. Enfin, il est également possible, grâce à cette approche, de se projeter dans un climat fictif non encore avéré sur le terrain, tel que dans l'hypothèse d'un changement climatique global.

Le modèle de culture STICS (Simulateur multi-disciplinaire pour les Cultures Standard) (Brisson *et al.*, 1998) a été développé pour permettre de simuler les écosystèmes agraires, tant sous un angle de quantité et de qualité de la production agricole (rendement, teneurs en protéines) qu'au travers d'indicateurs environnementaux (balance azotée du sol, bilan hydrique). Malgré une bonne valeur prédictive du rendement atteignable, ce modèle ne permet pas une description fine de l'élaboration du rendement à travers les différentes composantes (nombre d'épis, fertilité épi, PMG), paramètres potentiellement cruciaux pour la définition d'un idéotype variétal.

► Objectifs de l'étude

L'objectif des études menées dans le cadre de ce projet était d'une part de mieux comprendre les conditions d'apparition et l'effet de stress thermique sur la croissance du grain lors de la phase de post-floraison, et d'autre part de vérifier la validité des mesures d'isotopes de carbone comme indicateurs d'une meilleure tolérance variétale aux stress hydriques tels qu'ils peuvent se produire sous des climats tempérés tels qu'en France. La consolidation d'un modèle de culture (STICS) en matière de composantes du rendement a également été abordée pour permettre d'étendre les conclusions des essais à d'autres conditions de culture, en utilisant la simulation. Elle s'est appuyée sur la comparaison avec les formalismes d'autres modèles (AZODYN, SIRIUS).

2. Matériel et Méthodes

► Évaluation de la tolérance à la sécheresse

Un réseau d'essais de plein champ a été mis en place et suivi au cours des campagnes 2005-2006 à 2009-2010, dans des milieux variés. Des modalités d'irrigation permettant d'induire des niveaux de stress différenciés en intensité et en période d'apparition ont été mises en place. Plusieurs variétés de blé tendre et de blé dur, de précocité à épiaison comparable, ont été semées dans chaque essai (Tableau 1). Les mesures effectuées systématiquement sur ces essais sont les composantes de rendement (rendement à 15%, PMG,

nombre d'épis) et la détermination de la composition $\delta^{13}C$ sur les grains à la récolte (analyse réalisée à l'Institut de Biologie des Plantes, Orsay), sur un échantillon moyen par traitement. Par ailleurs, d'autres mesures de $\delta^{13}C$ ont été réalisées sur des échantillons de limbes prélevés à floraison et courant remplissage sur certaines modalités.

Des bilans hydriques détaillés (Brochet and Gerbier, 1974; Jacquart and Choissnel, 1995) ont été réalisés pour chaque traitement de chaque essai afin de déterminer la période d'occurrence et l'intensité du stress hydrique. Ainsi, chaque modalité a pu être caractérisée par un niveau de déficit hydrique (ETM-ETR) sur les périodes Epi 1 cm - Floraison et Floraison - Maturité. Le profil d'épuisement de la réserve en eau du sol a également été déterminé. Les essais ne présentant pas de déficit hydrique ou d'autres facteurs limitants n'ont pas été inclus dans l'analyse. Les variétés trop peu représentées dans le réseau d'essais (< 3 essais) ont également été écartées.

Les essais du Magneraud étant équipés de sondes à neutrons et de tunnels mobiles protégeant les parcelles, il a été possible de déterminer plus finement l'efficacité de l'eau des cultures.

Le tableau 1 résume les essais retenus pour l'analyse.

Année de récolte	Site	Modalités d'irrigation	Variétés implantées
2006	Aix-Vallabre (13)	T1, T2, T3, T4	Cez, Ac, Cl, Ne
2006	Boigneville (91)	T1, T3, T4	Ap, Cez, Hy, So
2006	Etoile-sur-Rhône (26)	T1, T4, T9	So
2006	Gréoux (04)	T1, T3, T4	Cez, Ac, Cl, Ne
2006	St Gilles (30)	T1, T4, T6, T7	Cez, Ac, Ne, Cl
2007	St Gilles (30)	T1, T4, T5, T6	Hy, Ne, Cl
2007	Ouzouer-le-Marché (41)	T1, T2, T3, T4	Hy, Ap, Cez, So
2007	Lyon St Exupéry (69)	T1, T4	Hy, Ap, Cez, So, Bi
2007	Etoile-sur-Rhône (26)	T1, T2, T3, T4	Hy, Ap, Cez, So, Bi
2008	St Gilles (30)	T1, T4, T5, T6	Hy, Ne
2008	Ouzouer-le-Marché (41)	T1, T2, T3, T4	Hy, Ap, Cez, So
2008	Lyon St Exupéry (69)	T1, T4	Hy, Ap, Cez, So, Bi
2008	Le Magneraud (17)	T1, T3	Hy, Ap, Cez, So, Bi, Pe
2009	Etoile-sur-Rhône (26)	T1, T2, T3, T4	Hy, Ap, Cez, So, Bi
2009	Lyon St Exupéry (69)	T1, T2, T3, T4	Hy, Ap, Cez, So, Bi
2009	Le Magneraud (17)	T1, T3	Hy, Ap, Cez, So, Bi, Pe
2010	Etoile-sur-Rhône (26)	T1, T2, T3, T4	Hy, Ap, Cez, So, Bi
2010	Ouzouer-le-Marché (41)	T1, T2, T3, T4	Hy, Ap, Cez, So

Tableau 1 : Détail des essais mis en place pour évaluer la tolérance variétale à la sécheresse

Modalités d'irrigations :

T1 = irrigation à l'ETM
 T2 = irrigation après floraison
 T3 = Irrigation avant floraison
 T4 = modalité non irriguée
 T5 = 1 irrigation
 T6 = 2 irrigations
 T7 = 3 irrigations
 T9 = 50% ETM

Variétés :

Blé tendre = Ap = Apache
 Cez = Cézanne
 Hy = Hysun
 So = Soissons
 Blé dur = Ac = Acalou
 Bi = Biensur
 Cl = Claudio
 Ne = Nefer
 Pe = Pescadou

Par ailleurs, en 2008-2009, des échantillons de grains de 18 autres sites d'essais d'évaluation variétale, répartis en France, ont été prélevés à la récolte pour analyse isotopique du carbone sur une gamme variétale élargie (11 variétés).

► Étude de températures élevées post floraison sur le poids de grains de blé

L'expérimentation a été conduite sur la plateforme C3-GEM à l'INRA de Clermont-Ferrand. Celle-ci est constituée de 4 bulles transparentes sous lesquelles des bacs de 2 m² (et 50 cm de profondeur) peuvent être placés. Ce dispositif expérimental

permet de contrôler la température de l'air, l'humidité relative, mesurer les échanges gazeux d'un couvert de 2 m² sous lumière naturelle. Les plantes ont été semées dans les bacs contenant un mélange terre, terreau, sable et à une densité de 500 plantes par m² en automne. Les bacs ont été maintenus en conditions extérieures jusqu'à l'approche de la floraison. Avant la floraison, 200 épis homogènes (en termes de nombre d'épillets par épi au sein et entre bacs) ont été repérés par bac et la date de floraison des épillets centraux a été notée.

A la floraison, les bacs ont été transférés sur la plateforme C3-GEM. Ils ont été répartis selon 4 traitements :

- un traitement témoin (C) dans lequel le régime de température a été maintenu à 21°C de 6:00 à 21:30 et 14°C le reste de la journée.
- un traitement (CT1) dans lequel un choc thermique a été appliqué pendant la phase précoce (division) du grain, vers 100°Cj après floraison.
- un traitement (CT2) dans lequel un choc thermique a été appliqué pendant la phase de remplissage, vers 420°Cj après floraison.
- Un traitement (CT12) dans lequel un choc thermique a été appliqué à la fois vers 100°Cj (phase précoce de développement) et vers 420°Cj (phase de remplissage).

Les chocs thermiques ont consisté en l'application de températures de 38°C pendant 4 heures entre 12:00 et 16:00 pendant 4 jours consécutifs. L'augmentation et la diminution de température entre 21°C et 38°C se sont faites graduellement à raison de 4,25°C toutes les 30 minutes. Durant les jours d'application des chocs thermiques, la température nocturne était maintenue à 21°C. Ces jours-là, la température moyenne journalière était de 23,8°C.

Les températures étaient enregistrées au-dessus du couvert mais aussi à l'intérieur des grains à l'aide de fins thermocouples insérés dans les grains. Comme l'insertion des thermocouples dans les grains induit des nécroses, les thermocouples étaient déplacés tous les 3 jours environ.

Quel que soit le traitement thermique, les plantes étaient irriguées de manière optimale afin de ne pas induire de sécheresse édaphique.

Deux types de prélèvements ont été effectués :

- Sur plantes entières : une fois par semaine, environ 90 plantes par bac étaient prélevées. Les maîtres-brins et les talles étaient dénombrés ; sur un sous-échantillon des maîtres-brins, les épis ont été dégrénés et les grains dénombrés, la surface des limbes mesurée, et chaque compartiment (tiges, limbes, épis) pesé avant et après étuvage (48h à 80°C). Au total 8 prélèvements ont été réalisés entre la floraison et la maturité, le premier ayant été fait à la floraison et le dernier à la maturité (récolte).
- Sur grains : par traitement, 5 épis (maître-brins) ont été prélevés tous les jours depuis la floraison jusqu'à environ 400°Cj, puis tous les 2-3 jours jusqu'à la maturité. Sur chaque épi, étaient dénombrés les épillets et les grains. Les 2 grains basaux de l'épillet central de chaque épi étaient prélevés et pesés ; leur volume était mesuré par pycnométrie. L'un était mis à l'étuve puis pesé pour mesurer la matière sèche, l'autre grain était disséqué en 3 compartiments (enveloppes, albumen et embryon), pesés en frais. Les enveloppes et l'embryon étaient mis à l'étuve pendant 48 h pour estimer la matière sèche. L'albumen était préparé en vue du comptage des cellules après coloration des noyaux (réaction de Feulgen) et dénombrement par analyse d'images.

► Amélioration du paramétrage STICS

La version utilisée pour tester les modifications de paramétrage et de formalisme était la version STICS 69. Les données utilisées portaient autant sur le blé tendre que sur le blé dur. Il s'agissait de données de rendement et composantes, des INN, des biomasses de plantes et des teneurs en protéines des grains.

Les modifications de formalisme ont porté sur : l'intégration de l'effet d'un stress azoté en cours de cycle sur le nombre de grains, le paramétrage variétal du nombre de grains potentiels par m², l'intégration de fonctions de réponses aux fortes températures. Les formalismes de modèles éprouvés comme AZODYN, SIRIUS ou ARCWHEAT ont été introduits et testés dans STICS avec le même jeu de données afin d'en tester la pertinence en comparaison des formalismes natifs du modèle.

3. Résultats

► Évaluation de la tolérance à la sécheresse et valorisation de la signature isotopique dans le carbone photosynthétique

Essais du Magneraud :

L'équipement disponible sur le site du Magneraud (serres mobiles, sondes à neutrons) permet un suivi plus fin d'une expérimentation sur l'effet du stress hydrique. Au cours des campagnes 2007-2008 et 2008-2009, 6 variétés ont été suivies sous 2 modalités de gestion de l'eau. Le tableau 2 ci-dessous présente les effets des différents facteurs et leurs interactions :

Variable	Facteur	2007-2008		2008-2009	
		F test	P value	F test	P value
Evapo-transpiration	Traitement hydrique	1060,5	<0,001	1075,1	<0,001
	Variété	30,4	<0,001	2,3	0,08
	Inter. Variété x traitement hydrique	4,7	0,02	1,7	0,17
Rendement	Traitement hydrique	137,1	<0,001	878,1	<0,001
	Variété	30,2	<0,001	22,4	<0,001
	Inter. Variété x traitement hydrique	3,8	0,008	10,5	<0,001

Tableau 2 : Détail des effets des facteurs sur les variables Evapo-transpiration et Rendement mesurés au Magneraud en 2008 et 2009.

Sur le rendement, l'effet variétal s'exprime fortement ($p < 0.001$) au cours des 2 années de suivi, avec une interaction Variété x traitement hydrique nettement significative chaque année. Le niveau d'évapo-transpiration apparaît également être sous contrôle variétal, avec une interaction Variété x traitement hydrique en 2007-2008, alors que les résultats sont non-significatifs en 2008-2009. Les déficits hydriques mesurés sur les essais (ET irrig - ET sec) apparaissent nettement supérieurs aux déficits hydriques calculés pour ce site à partir d'un bilan hydrique, laissant présager que le modèle utilisé et la caractérisation du sol ne sont pas optimaux dans ce contexte.

Le ratio Rendement grain / Evapo-transpiration (Efficacité d'Utilisation de l'Eau Grain EUE_{grain}) a été calculé à partir des valeurs moyennes par traitement (voir graphique 1 ci-dessous) : on constate que les valeurs moyennes d' EUE_{grain} sont relativement stables pour chaque traitement hydrique au cours des deux campagnes suivies, plus élevées pour la modalité non irriguée (respectivement 0.26 et 0.27 q/mm en 2008 et 2009 en modalités non irriguées, contre 0.21

et 0.22 q/mm en 2008 et 2009 en modalités irriguées). Le classement variétal pour EUE_{grain} apparaît comme stable quels que soient le traitement hydrique ou l'année : Hysun, Apache et Cézanne présentent régulièrement les EUE_{grain} supérieures à Biensur, Pescadou et Soissons. Le rendement est peu corrélé à l'évapo-transpiration mesurée, indiquant que les variétés ne se distinguent pas tant sur leur accès à la ressource qu'à son utilisation.

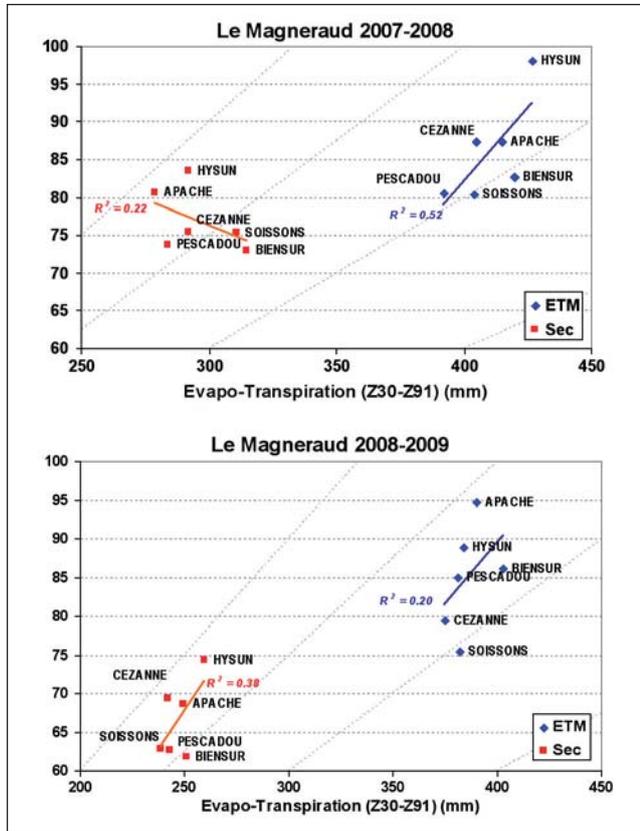


Figure 1 : Relations Evapo-transpiration - rendement grain mesurés sur les essais du Magneraud en 2008-2009.

Le tableau 3 ci-dessous regroupe les corrélations entre variables déterminées sur le panel des 6 variétés étudiées.

Corrélations entre variables

Au sein de chacune situation de croissance (année x traitement hydrique), l'analyse des corrélations indique :

- une forte corrélation entre EUE_{grain} et Rendement, et une corrélation faible entre Rendement et Evapo-transpiration (ET) indiquant que le facteur déterminant de différenciation variétale est davantage l'efficacité de conversion de l'eau que l'évapotranspiration
- en 2009 une corrélation significative entre EUE_{grain} et $EUE_{floraison}$ en situation non irriguée, alors que la corrélation est faible et non significative en modalité irriguée : il semblerait qu'en situation sèche, le comportement pré-floraison soit plus déterminant qu'en situation irriguée (accumulation de biomasse précoce et/ou meilleure remobilisation et accumulation dans les grains)
- l'absence de lien entre le signal isotopique du grain et les variables d'intérêt agronomique, y compris l' EUE_{grain}
- la tolérance du rendement vis-à-vis de la sécheresse (rdt_{sec}/rdt_{irrig}) est négativement corrélée au niveau d'évapotranspiration de la référence à l'ETM (significatif en 2008, non significatif en 2009).

Conservation des corrélations entre conditions de croissance

En comparant les campagnes 2007-2008 et 2008-2009 et les traitements sec et irrigués, il est possible d'analyser la stabilité de certaines variables :

- les rendements 2008 et 2009 sec sont bien corrélés ; seuls ceux de 2009 en irrigué semblent discordants. Il en est de même pour l' EUE_{grain} . Il semble donc s'agir de caractéristiques stables des variétés.
- Les $\delta^{13}C$ grains mesurés en 2008 et 2009 sur les modalités sèches et irriguées ne sont pas corrélés.

	2008										2009															
	Irigué					Sec					Irigué					Sec										
Rdt	1																									
ET	0.72	1																								
EUE_{grains}	0.93	0.43	1																							
EUE_{Flo}	0.50	0.27	0.52	1																						
$\delta^{13}C$	-0.27	-0.63	-0.05	-0.11	1																					
rdt_{sec}/rdt_{irrig}	-0.73	-0.81	-0.54	0.01	0.40	1																				
Rdt	0.87	0.43	0.92	0.72	-0.12	-0.30	1																			
ET	-0.05	0.57	-0.36	-0.30	-0.50	-0.56	-0.47	1																		
EUE_{grains}	0.56	-0.04	0.76	0.61	0.17	0.12	0.88	-0.84	1																	
EUE_{Flo}										1																
$\delta^{13}C$	-0.23	-0.62	0.01	-0.53	0.59	0.05	-0.30	-0.28	-0.04		1															
rdt_{sec}/rdt_{irrig}	-0.73	-0.81	-0.54	0.01	0.40	1.00	-0.30	-0.56	0.12	0.05		1														
Rdt	0.45	0.49	0.34	-0.22	-0.26	-0.89	-0.01	0.58	-0.32	0.31	-0.89	1														
ET	-0.12	0.53	-0.43	-0.52	-0.54	-0.48	-0.52	0.93	-0.82	-0.27	-0.48	0.45	1													
EUE_{grains}	0.54	0.37	0.52	-0.07	-0.10	-0.82	0.17	0.32	-0.08	0.43	-0.82	0.95	0.17	1												
EUE_{Flo}	0.56	0.21	0.61	0.65	0.34	-0.35	0.51	-0.12	0.36	0.06	-0.35	0.32	-0.42	0.49	1											
$\delta^{13}C$	-0.80	-0.79	-0.64	-0.48	0.52	0.84	-0.52	-0.41	-0.10	0.30	0.84	-0.71	-0.21	-0.71	-0.58	1										
rdt_{sec}/rdt_{irrig}	0.38	0.00	0.50	0.80	0.07	0.33	0.78	-0.71	0.87	-0.43	0.33	-0.61	-0.73	-0.43	0.30	-0.02	1									
Rdt	0.95	0.55	0.97	0.66	-0.19	-0.59	0.91	-0.21	0.68	-0.15	-0.59	0.38	-0.35	0.54	0.68	-0.78	0.50	1								
ET	0.81	0.86	0.61	-0.01	-0.39	-0.95	0.44	0.42	0.04	-0.16	-0.95	0.72	0.43	0.65	0.25	-0.74	-0.16	0.62	1							
EUE_{grains}	0.75	0.23	0.87	0.82	-0.05	-0.23	0.89	-0.48	0.81	-0.11	-0.23	0.10	-0.65	0.33	0.70	-0.59	0.70	0.91	0.24	1						
EUE_{Flo}	0.91	0.40	0.98	0.53	-0.11	-0.55	0.88	-0.33	0.72	0.05	-0.55	0.40	-0.43	0.59	0.62	-0.69	0.45	0.97	0.58	0.90	1					
$\delta^{13}C$	-0.46	-0.92	-0.13	-0.11	0.50	0.63	-0.18	-0.67	0.25	0.70	0.63	-0.30	-0.67	-0.10	-0.06	0.54	0.09	-0.23	-0.72	0.09	-0.06	1				
rdt_{sec}/rdt_{irrig}	0.38	0.00	0.50	0.80	0.07	0.33	0.78	-0.71	0.87	-0.43	0.33	-0.61	-0.73	-0.43	0.30	-0.02	1.00	0.50	-0.16	0.70	0.45	0.09	1			

Tableau 3 : Corrélations entre valeurs variétales mesurées pour chaque traitement au cours des essais 2007-2008 et 2008-2009. Les données $\delta^{13}C$ pour 2009 n'étaient pas encore disponibles au moment de la rédaction. L' EUE_{Flo} n'a pas pu être déterminée en 2008 (absence de mesures de biomasses) ; données en rouge : corrélations positives significatives au seuil de 5% ; données en bleu : corrélations négatives significatives au seuil de 5%.

Il est important de noter que le panel regroupe des types variétaux très distincts : 2 blés durs, 4 blés tendres dont 1 hybride. Cette diversité peut fragiliser les corrélations en faisant intervenir des comportements physiologiques distincts. De plus, l'année 2008-2009 a été marquée par un échaudage thermique ($T_{max} > 25^{\circ}\text{C}$) beaucoup plus important qu'en 2007-2008.

Analyse des essais CSVS :

La mise en place des essais sur 5 campagnes successives, dans des lieux distincts et avec des modalités d'irrigation contrastées

a permis d'obtenir une grande diversité de niveaux de stress, tant précoces (avant floraison) que tardifs (phase floraison-maturité physiologique). La figure 2 illustre la variabilité climatique capturée par le réseau d'essais.

Pour les essais 2005-2006 à 2007-2008 dont les données $\delta^{13}\text{C}$ étaient disponibles, deux analyses ont été réalisées : sur le $\delta^{13}\text{C}$ d'abord, en cherchant les facteurs influençant cette variable, et ensuite sur le rendement grain mesuré, en étudiant le poids respectif de la variété, du climat et du signal $\delta^{13}\text{C}$.

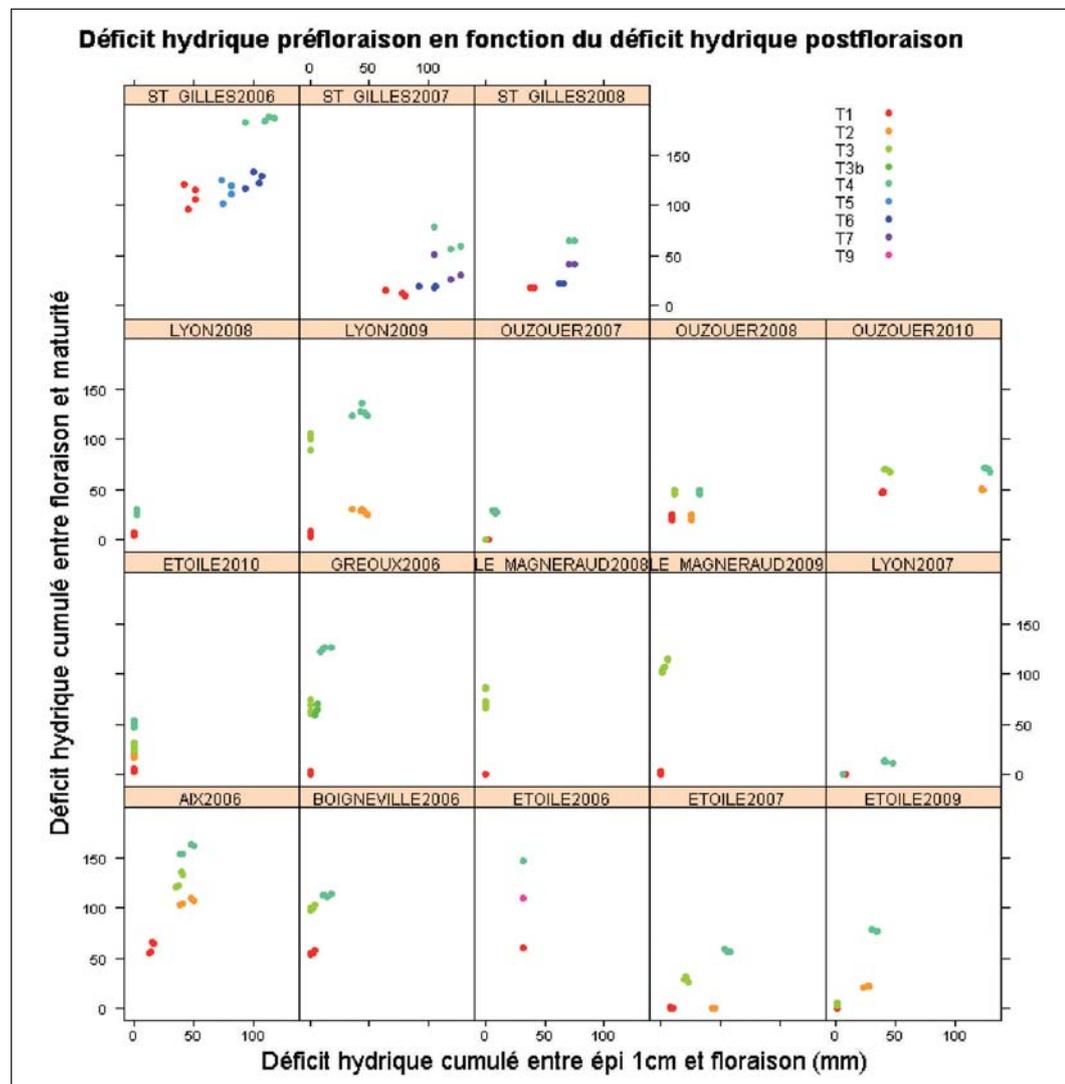


Figure 2 : Inventaire des niveaux de déficit hydriques pré- et post-floraison calculés pour les essais retenus.

Détermination du $\delta^{13}\text{C}_{\text{grain}}$

Un modèle mixte linéaire a été ajusté aux valeurs mesurées de composition isotopique ^{13}C , en tenant compte du facteur variétal et des conditions environnementales (déficit hydrique cumulé d'épi 1 cm à maturité physiologique). Variété et déficit hydrique sont tous deux significatifs (respectivement $p=0.018$ et $p<0.001$), mais aucune interaction entre ces deux facteurs n'a été décelée. Les effets déterminés par le modèle sont illustrés dans la figure 3 ci-contre.

La composition isotopique $\delta^{13}\text{C}$ est donc soumise à une forte influence environnementale (plus le déficit hydrique croît, plus la composition $\delta^{13}\text{C}$ augmente, indiquant une augmentation de l'efficacité intrinsèque de l'eau), et à un déterministe génétique très significatif, et stable quel que soit le niveau de stress hydrique (interaction non significative). Nefer et Hysun se distinguent par des compositions moyennes faibles ; à l'opposé, Claudio se démarque par une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ élevée.

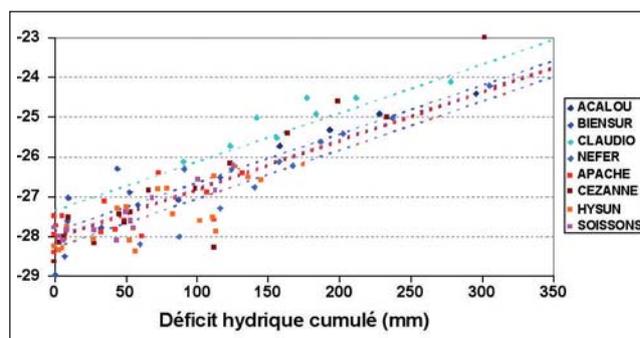


Figure 3 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{grain}}$ mesurées et modèles estimés par variété ; données 2006, 2007 et 2008.

Détermination du rendement grain

Pour tenir compte de la diversité des conditions d'alimentation hydrique rencontrées, les données rendement ont été analysées à l'aide d'un modèle linéaire mixte (effets fixes : variété, déficit hydrique calculé total (DH), $\delta^{13}C$; effet aléatoire : essai). Les facteurs significatifs sont : la variété ($p=0.02$), le déficit hydrique ($p=0.01$), l'interaction variété x $\delta^{13}C$ ($p=0.01$) et l'interaction $\delta^{13}C$ x DH ($p=0.03$). Le $\delta^{13}C$ seul n'est pas indiqué comme un facteur déterminant du rendement ; il est cependant intégré dans la différenciation variétale et l'effet du déficit hydrique, et surtout dans les interactions variété x $\delta^{13}C$ et $\delta^{13}C$ x DH.

L'absence d'interaction var x déficit hydrique semble indiquer que le classement variétal se maintient quel que soit le niveau de stress hydrique.

Tolérance au stress hydrique

La tolérance au stress hydrique est analysée à travers le ratio Rdt sec/Rdt irrigué (r/R). Les résultats sont incomplets et encore en cours d'analyse. La figure 4 illustre graphiquement la relation entre r/R et $\delta^{13}C$ mesuré dans le grain sur la modalité non irriguée.

La tendance générale illustrée dans la figure 4a rappelle la corrélation négative entre $\delta^{13}C$ et r/R valable entre environnements : plus les conditions sont défavorables (déficit hydrique marqué), plus le rendement de la modalité sèche baisse comparativement à un témoin irrigué, et plus le $\delta^{13}C$ augmente, signe d'une efficacité intrinsèque de l'eau plus élevée.

A l'inverse, à l'intérieur des essais, et notamment pour les situations les plus stressées (St Gilles 2006 et 2007, Aix-Vallabre 2006, Gréoux 2006), une corrélation positive apparaît entre $\delta^{13}C$ et r/R des différentes variétés (Figure 4b).

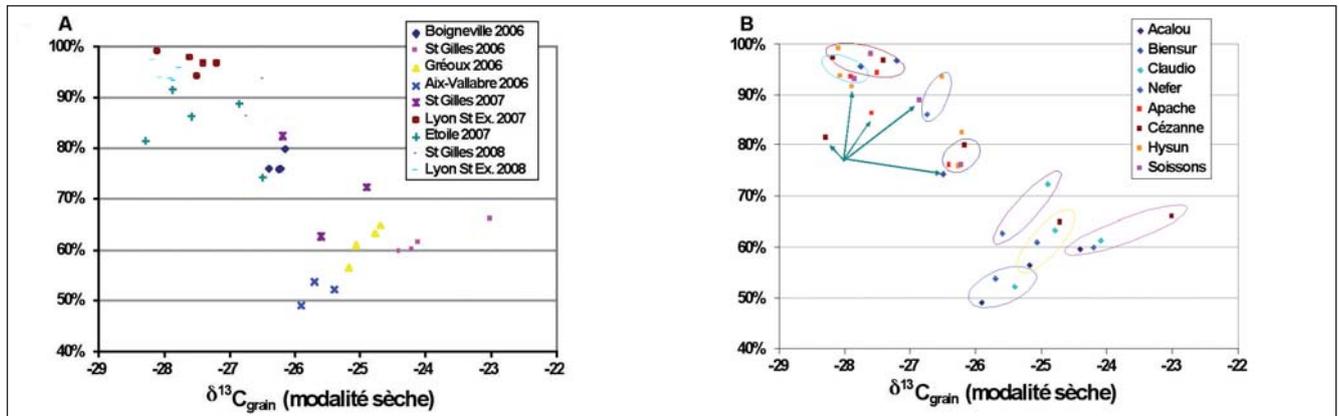


Figure 4 : Relation r/R - $\delta^{13}C$ mesurée sur les modalités non irriguées : a) données regroupées par essai, b) données regroupées par variétés. Les ellipses regroupent les variétés d'un même essai.

Étude de températures élevées post floraison sur le poids de grains de blé

Application des chocs thermiques

L'enregistrement en continu des températures au niveau des grains a bien confirmé que l'élévation de température était transmise à l'intérieur des grains (température de 23 à 26°C

Cette observation ne semble pas valable pour les essais où le stress hydrique a été plus modéré.

Analyse des essais variétés

Des échantillons de grains prélevés dans des essais variétés en 2009 ont permis d'apporter une information sur la variabilité génétique du $\delta^{13}C$ entre quelques variétés de blé tendre très développées à l'échelle nationale ; l'analyse de 11 variétés au travers de 18 essais touchés par des niveaux de stress hydrique faibles à moyens permet de mettre en évidence des différences significatives ($p<0.001$) entre variétés (Figure 5).

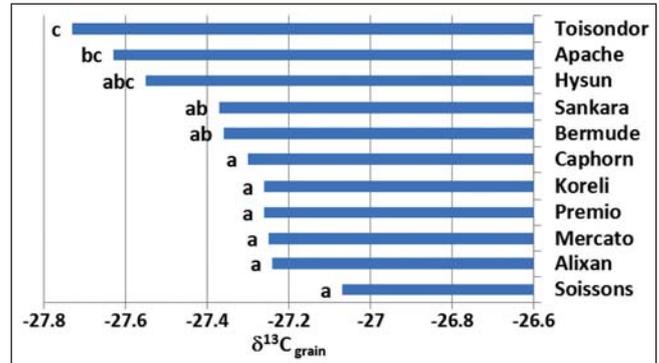


Figure 5 : Valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ mesurées à la récolte sur grain dans 18 essais variétés de la moitié nord de la France en 2009. Les lettres indiquent les groupes homogènes de variétés définis par le test de Tukey.

On constate donc des différences génétiques fortes entre variétés extrêmes (Soissons, Alixan, Mercato, Prémio, Koreli, Caphorn d'une part et Apache et Toisondor d'autre part). Ainsi, les variétés présentes dans les essais CSVS (Hysun et Soissons) n'apparaissent pas significativement différentes dans ce réseau.

enregistrée lors des phases de choc thermique, contre 19°C environ pour le témoin).

Composantes du rendement

A maturité, toutes les plantes restantes au sein de chaque bac ont été prélevées et les composantes de rendement ont été estimées par m². Les données sont rapportées dans le tableau 4.

Traitement	Hauteur couvert (cm)	Nb épis .m ⁻²	Nb moyen grains par épi de maître-brin	Nb grains .m ⁻²	Poids sec moyen par grain (mg)	% N par grain	Qté N par grain (µg)	Rendement (Q.ha ⁻¹)	Rendement N (kg.ha ⁻¹)
C	88	926	40,9	26 262	28,0	1,98	554,3	73,4	146
CT1	79	990	40,1	28 070	24,8	2,02	500,8	69,5	141
CT2	80	1022	40,1	29 341	21,7	2,23	484,2	63,6	142
CT12	85	913	40,4	27 216	22,8	2,30	525,0	62,1	143

Tableau 4 : Composantes de rendement à la récolte pour les 4 traitements thermiques : C = control
CT1 = choc thermique en phase de division
CT2 = choc thermique en phase de remplissage
CT12 = choc thermique en phase de division et de remplissage.

Les couverts de blé à floraison étaient homogènes entre les traitements (pas de différence significative de hauteur de couvert et de nombres de plantes). A maturité, le nombre moyen de grains par épi (des maîtres-brins) n'est pas non plus diminué significativement (Anova, P=0.99) ; pour 10 épis prélevés au hasard et égrainés à la récolte, le nombre moyen de grains par épi est respectivement de : 40.9 ± 5.9, 40.1 ± 2.6, 40.1 ± 0.4 et 40.4 ± 1.2 pour les traitements C, CT1, CT2 et CT12. Il n'y a pas eu non plus d'effet significatif des traitements thermiques sur le nombre de grains avortés (données non montrées). La baisse de rendement consécutive à l'application de chocs thermiques post-floraison est due en priorité à une diminution de la masse moyenne des grains. Les chocs thermiques n'ont pas eu d'impact sur la quantité d'azote par grain, l'augmentation de la teneur en azote par grain étant liée à la baisse de matière sèche par grain. Les chocs thermiques appliqués pendant la phase de remplissage (avec ou sans application pendant la phase de division) ont été plus dommageables en termes de pertes de rendement que le choc thermique appliqué en phase de division. Notons que dans le cas d'une double application de choc thermique les diminutions de rendement atteignent 15.4% par rapport au traitement témoin (et -5.6% et -13.4% respectivement pour les traitements CT1 et CT2 par rapport au témoin).

Évolution au cours du temps des masses et des volumes des grains des différents traitements - Évolution du nombre de cellules de l'albumen des grains

Afin d'approcher les mécanismes et les compartiments au sein des grains, touchés par les chocs thermiques, les deux grains basaux des épillets centraux ont été systématiquement prélevés au cours du temps et mesurés en dimensions et masses. Cette focalisation sur ces grains centraux permet de s'abstraire la variabilité de la taille des grains au sein d'un épi. Les résultats obtenus à maturité sont rapportés dans le tableau 5.

Traitement	Masse fraîche (mg)	Masse sèche (mg)	Masse d'eau (mg)	Teneur en eau (%)	Volume (mm ³)
C	45.2 ± 5.6 a	42.6 ± 4.7 a	5.7 ± 0.9 a	11.8 ± 0.7 a	11.0 ± 0.6 a
CT1	43.7 ± 8.9 a	40.8 ± 7.3 a	5.6 ± 0.7 a	12.3 ± 1.2 a	54.6 ± 7.4 a
CT2	40.2 ± 5.9 a	36.1 ± 4.6 b	4.8 ± 0.9 a	11.7 ± 0.6 a	51.3 ± 5.1 a
CT12	42.0 ± 3.4 a	37.3 ± 3.5 b	4.6 ± 0.5 a	11.0 ± 0.6 a	52.0 ± 3.2 a

Tableau 5 : Masses et volumes à maturité des grains basaux des épillets centraux soumis aux différents traitements thermiques. Moyennes ± écart-type (n=10). Par colonne, les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas au seuil 5% (Test de Scheffe).

Les chocs thermiques n'ont pas affecté de manière significative les teneurs en eau et le volume des grains à maturité ; par contre ils ont affecté la masse sèche finale. Les chocs thermiques en phase de remplissage (avec (CT12) ou sans (CT2) choc thermique en phase de division) ont entraîné des diminutions significatives de la masse sèche finale des grains. Ces baisses sont de 15% et de 12% respectivement pour les traitements CT2 et CT12. Un choc thermique appliqué en phase précoce de développement (CT1) n'a pas entraîné de diminution significative du poids sec final des grains par rapport au traitement témoin. Les effets des chocs thermiques sur les grains individuels (Tableau 5) apparaissent moins dommageables que lorsque les effets sont observés à l'échelle de l'épi (Tableau 4). Cela suggère que les grains des épillets centraux représentent

des puits prioritaires pour l'eau et les assimilats et les effets observés pour ces grains sont probablement les effets minima pouvant être mesurés. Si ces résultats sont confirmés pour d'autres contraintes thermiques, ces résultats suggèrent que dans le cadre dans un screening pour la tolérance aux fortes températures, il serait intéressant d'utiliser ce type de grains pour mettre en évidence les effets minima pouvant être attendus pour une variété donnée, toutes choses étant égales par ailleurs.

Les prélèvements effectués au cours du temps permettent de tracer les cinétiques de croissance en masse et en dimensions (volume) des grains. Afin de comparer statistiquement ces cinétiques, des ajustements des valeurs observées par des fonctions ont été effectués (Figure 6).

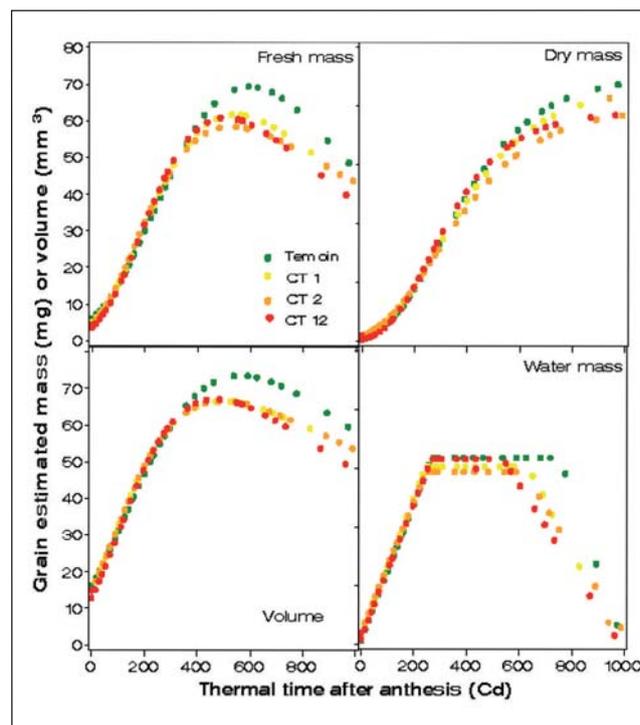


Figure 6 : Évolution au cours du temps des masses fraîches, sèches et d'eau ainsi que du volume des grains pour les 4 traitements. Les valeurs sont les valeurs estimées après ajustement des valeurs observées par des fonctions de croissance (Gompertz pour les masses fraîches et sèches ainsi que pour le volume ; linéaire segmentée pour la quantité d'eau par grain). Ces ajustements permettent la comparaison des courbes des différents traitements entre elles et l'estimation de paramètres de croissance (durée, vitesse).

Quelle que soit la variable considérée (masses, volume), l'analyse comparative de courbes montre que toutes les cinétiques de croissance sont différentes (p<0.001) entre les traitements, les chocs thermiques modifiant différenciellement les vitesses et les durées de croissance en masse et en volume (Tableau 6).

	Durée moyenne (°Cj) d'accumulation des masses ou de croissance en volume				Vitesse moyenne : accumulation de masse (mg.°Cj ⁻¹) ou croissance en volume (mm ³ .°Cj ⁻¹)			
	C	CT1	CT2	CT12	C	CT1	CT2	CT12
Masse fraîche	596 a	542 b	528 c	506 d	0,051 d	0,068 c	0,080 a	0,077 b
Masse sèche	716 a	716 a	709 a	614 b	0,057 a	0,052 b	0,048 c	0,060 a
Vol.	568 a	497 b	497 b	472 c	0,069 b	0,094 a	0,094 a	0,092 a

Tableau 6 : Effets des chocs thermiques sur les durées et vitesse d'accumulation des masses fraîches et sèches et de croissance en volume.

Par exemple, un choc thermique a entraîné une diminution, significative ou non, de la durée d'accumulation de matière fraîche et sèche, et de croissance en volume. Cette diminution de la durée a été compensée totalement ou partiellement par une augmentation de la vitesse d'accumulation / de croissance excepté pour le traitement CT2 où il n'y a pas d'augmentation de la vitesse d'accumulation de la matière sèche pouvant compenser la légère diminution de la durée, conduisant dans ce cas à une diminution nette de la matière sèche finale.

Les effets les plus marqués des chocs thermiques concernent la durée du plateau hydrique (Fig. 5) qui est diminuée respectivement de -19%, -20% et -38% par les traitements CT1, CT2 et CT12. Si les vitesses d'accumulation d'eau dans le grain ne sont pas modifiées par des chocs thermiques, les vitesses de déshydratation du grain sont diminuées par l'application d'un choc thermique, quelle que soit la phase d'application.

La dissection des grains pour le comptage des cellules dans l'albumen a permis le suivi cinétique des trois compartiments principaux du grain : enveloppes, albumen, embryon. Les effets des chocs thermiques sont identiques sur les dimensions et masses de ces trois compartiments à ceux observés pour les grains entiers (données non montrées). Les relations reliant la croissance en masse et en volume des différents compartiments restent inchangées par l'application de chocs thermiques. Il faut noter en particulier, qu'un choc thermique en phase précoce de développement du grain, n'a pas restreint la croissance des enveloppes en comparaison des témoins, ne limitant pas ainsi le volume disponible pour la croissance de l'albumen.

Le nombre final de cellules dans l'albumen était de 86373, 54034, 76399 et 53537 pour les traitements C, CT1, CT2 et CT12 respectivement. Un choc thermique pendant la phase précoce de développement du grain (CT1 et CT12) a réduit de manière significative le nombre de cellules dans l'albumen de 37 et 38% respectivement par rapport au témoin. L'analyse en cinétique des courbes de multiplication cellulaire dans l'albumen montre que la diminution du nombre final de cellules est le résultat d'une diminution à la fois de la durée et de la vitesse de multiplication. La multiplication cellulaire s'arrête en moyenne vers $220 \pm 10^\circ\text{Cd}$ et $186 \pm 20^\circ\text{Cd}$ respectivement pour les traitements (C + CT2 confondus) et (CT1 + CT 12 confondus).

Ainsi, malgré un nombre plus faible de cellules dans l'albumen en fin de phase de division, les grains du traitement CT1 n'ont pas une masse sèche finale significativement plus faible que

celle des grains témoins. Dans ce cas de traitements thermiques, il n'y a pas de corrélation entre le nombre de cellules dans l'albumen en fin de phase de division et la taille finale des grains. Par ailleurs les grains de ces deux traitements ne montrant pas de différence de volume final, il est très probable qu'il y ait une compensation du plus faible nombre de cellules par une taille plus grande des cellules, les capacités d'accumulation n'ayant pas été modifiées. Ces résultats ont été obtenus sur les grains basaux de l'épillet central des épis. Il faudrait étudier si cette éventuelle compensation se fait au détriment des autres grains de l'épi, ceux-ci étant finalement plus pénalisés en n'ayant pas cette capacité compensatrice.

► Amélioration du paramétrage de STICS

Calcul du nombre de grains/m² en intégrant les effets d'une carence azotée et l'effet variétal sur le nombre de grains potentiels.

En configuration d'origine, le modèle présente une faible efficacité de prédiction (<0.5) pour les variables Rendement grain, INN, nombre de grains/m² et C/N du grain, alors que la fiabilité du modèle est bonne pour la biomasse totale (efficacité de 0.81) et moyenne pour la quantité d'azote présente dans la plante.

L'amélioration de la prédiction du nombre de grains et du rendement a été testée à l'aide de plusieurs formalismes ou modifications de paramètres :

- introduction d'un formalisme de type Azodyn qui calcule le nombre de grains à partir de l'état azoté de la plante avant la floraison (évalué à partir de l'indice de stress azoté)
- introduction d'un formalisme de type Sirius qui relie le nombre de grains au poids de l'épi à floraison (traduction des conditions de croissance qui précèdent la floraison et déterminent en partie la constitution de l'épi)
- définition d'un nombre de grains potentiel différencié par variété.
- évaluation d'un paramétrage par variété de certains paramètres qui pilotent le rendement.

Les résultats montrent que les formalismes d'AZODYN ou SIRIUS améliorent le niveau de prédiction du formalisme et paramétrage actuel du modèle. Par ailleurs, la différenciation de certains paramètres par variété (i.e. nombre de grains potentiels) augmente la qualité de prédiction du formalisme actuel du modèle (graphiques 7a et 7b) pour le nombre de grains, même si un certain biais persiste.

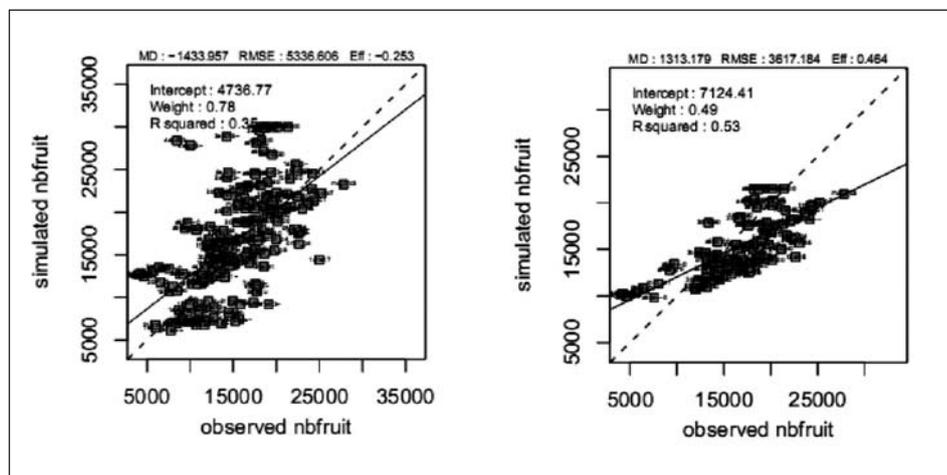


Figure 7 : Prédiction du nombre de grains par STICS sur blé tendre :
a) Nombre de grains simulés vs nombre de grains observés avec le modèle d'origine ;
b) Nombre de grains simulés vs nombre de grains observés avec le modèle intégrant un nombre de grains potentiel distinct par variétés.

Le paramétrage le plus abouti du modèle sur blé tendre permet une amélioration de la qualité de prédiction du rendement grain (efficience en hausse de 0.56 à 0.62) et surtout du nombre de grains (passage de 0.13 à 0.569), mais une baisse de la précision de la teneur en protéines (-0.39 à -0.50). Par ailleurs, une calibration variétale de certains paramètres qui contrôlent le rendement, et qui dans la version actuelle sont spécifiques à l'espèce, avait aussi permis d'améliorer les résultats. Cependant, le nombre de données disponibles par variété dans des situations contrastées est assez réduit, ce qui a permis de faire seulement un travail exploratoire sur ces aspects.

4. Introduction de différentes courbes de réponse à la température pour le calcul du rendement

L'introduction de différentes lois de réponses à la température, notamment avec des distinctions sur l'effet des fortes températures ($T > 25^{\circ}\text{C}$), a été testée dans STICS. Trois approches ont été comparées :

- une première approche basée dans les trois températures moyennes cardinales de réponse de la plante à la température recueillis par Porter et Gawith (1999) ($T_1 = 9.2^{\circ}\text{C}$, $T_2 = 20.7^{\circ}\text{C}$, $T_3 = 31^{\circ}\text{C}$), où l'on définit une réponse maximale à la température à T_2 , nulle à T_1 et T_3 , et variant linéairement entre ces bornes
- un approche simplifié de celui proposé par Arvalis (modèle PANORAMIX) qui donne des lois de réponses différentes pour les températures minimales et maximales : Les températures maximales sont actives à partir de 0°C , avec une phase optimale entre 14 et 26°C et à partir de ce moment l'effet positif de la température diminue. La température minimale a un effet optimal jusqu'à 14°C qui diminue ensuite.
- le modèle existant dans STICS (Brisson *et al.*, 2009)

Une experimentation par simulation de l'effet de ces trois formalismes sur le rendement a été réalisée pour 4 scénarios climatiques distincts : les récoltes 2002, 2003, 2008 et 2009. Les résultats et les dynamiques obtenus ont montré que le formalisme simplifié issu du modèle Panoramix était le plus pertinent pour prendre en compte les effets d'échaudage, contrairement aux deux autres formalismes testés.

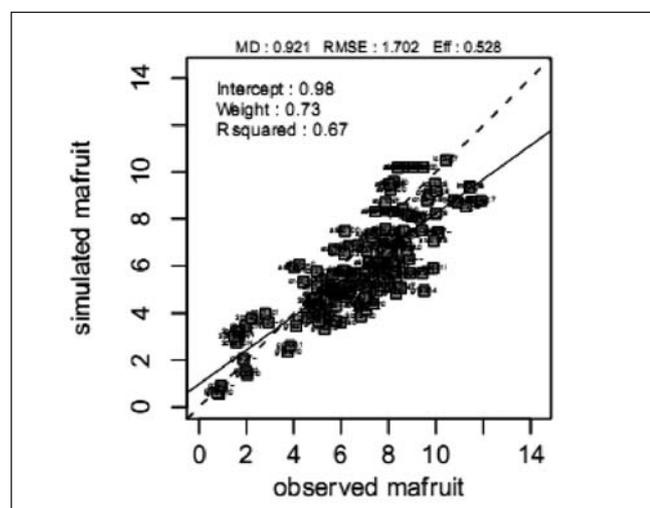


Figure 8 : Prédiction du rendement grains par STICS sur blé tendre après intégration de nouveaux paramètres thermiques.

L'intégration de ce nouveaux formalisme dans STICS affecte légèrement le calcul du rendement sur le jeu de données testé (l'efficience recule de 0.62 à 0.53).

5. Discussions

► Évaluation de la tolérance à la sécheresse et valorisation de la signature isotopique dans le carbone photosynthétique

Les essais du Magneraud ont permis de démontrer qu'au-delà de légères différences variétales de niveau d'évapotranspiration (peut-être dues à des différences en terme de mise en place du LAI qui jouent sur la composante évaporation ou à des artefacts de conditions initiales différentes), l'EUE_{grain} impactait fortement le rendement, confirmant qu'une efficience de l'utilisation de la ressource élevée était primordiale pour constituer un rendement élevé. Dans le cas des essais du Magneraud, cette efficience supérieure constatée chez certaines variétés n'était pas corrélée à une moindre utilisation de la ressource en eau, comme cela peut parfois être mentionné dans la littérature (Blum, 2005). Cependant, les données d'isotope de carbone obtenues sur les échantillons 2008 ne corrèlent pas avec les EUE_{grain} calculées à l'échelle du couvert (-0.04 et -0.05 pour les conditions sèches et irriguées respectivement). Ceci peut s'expliquer par le changement d'échelles entre l'efficience intrinsèque de la feuille (mesurée par les isotopes) et l'efficience de la conversion de l'eau (évapotranspiration) d'un couvert en grain :

- la méthode d'évaluation de la ressource en eau utilisée ne permet pas d'évaluer d'éventuelles différences d'évaporation depuis la surface du sol. Il a cependant déjà été mentionné que l'aptitude d'une culture à couvrir le sol permettait de réduire l'évaporation et de maximiser la part de la ressource effectivement valorisée par la culture via la transpiration (Condon *et al.*, 2004).
- le calcul de l' EUE_{grain} ne reflète pas l'indice de récolte ; ce critère ayant fait l'objet d'actions de sélection, et étant sensible aux conditions climatiques de fin de cycle, des différences marquées entre variétés ont pu être réelles mais non mesurées.
- la cinétique d'accumulation de biomasse peut être différente, notamment avec des types variétaux aussi distincts qu'un hybride et deux espèces différentes. Des mesures de biomasse à floraison et à maturité auraient permis de quantifier accumulation précoce de biomasse, accumulation post-floraison et remobilisation de réserves.

Le réseau d'essais développé entre 2005-2006 et 2009-2010 a permis de multiplier les scénarii climatiques, avec une large gamme de déficits hydriques pré- et/ou post-floraison. Pour les essais dont les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ étaient réalisées à la date de la rédaction de cet article, le déterminisme environnemental (niveau de déficit hydrique total) et variétal a pu être démontré : d'une part, une corrélation positive forte existe entre le déficit hydrique calculé et le $\delta^{13}\text{C}$ (résultat probable d'une régulation stomatique des plantes en conditions adverses) et d'autre part il a été possible de distinguer certaines variétés aux $\delta^{13}\text{C}$ extrêmes (faibles pour Hysun et Nefer, forte pour Claudio). De plus, aucune interaction variétale entre le niveau de déficit hydrique et le $\delta^{13}\text{C}$ n'a été décelée, ce qui indiquerait une bonne conservation du classement variétal sur une large gamme de stress hydrique.

L'analyse des données de tolérance à la sécheresse (r/R) semble apporter un complément d'information à des analyses préliminaires : le classement variétal semble davantage corrélé (positivement) à $\delta^{13}C$ dans des situations à fort stress hydrique et pénalités de rendement élevées ($r/R < 75\%$), alors que les relations semblent nulles dans des situations à faible stress hydrique. Ceci serait parfaitement concordant avec la littérature déjà publiée à ce sujet (Condon *et al.*, 2002), et avec une distinction de comportements variétaux requis selon les conditions de culture : une stratégie "conservatrice" ($\delta^{13}C$ élevé) dans des milieux à stress hydriques terminaux forts, et une stratégie "opportuniste" ($\delta^{13}C$ faible) pour les milieux à stress hydriques modérés et momentanés.

L'analyse d'un nombre plus élevé de variétés a permis de mettre en évidence des différences génétiques pour $\delta^{13}C$ entre cultivars très développés au niveau national ; cependant, ces résultats complémentaires semblent indiquer que certaines variétés présentes dans les essais CSVS (Hysun et Soissons) n'étaient pas suffisamment distinctes pour permettre d'exprimer de réelles différences de comportement.

D'après ces premiers résultats, les travaux nécessiteraient donc d'être approfondis sur trois points :

- la relation "Efficience de l'eau - Rendement" semble difficile à cerner et peut être impactée par des scénarii climatiques différents ; une meilleure compréhension de la physiologie d'une culture de blé tendre est donc nécessaire, avec en parallèle le développement d'un indicateur robuste utilisable en sélection variétale (discrimination isotopique du carbone ou autre),
- la variabilité génétique existante dans les gammes variétales actuelles doit être mieux connue, car elle ne permet pas, pour le moment, de choisir au mieux les variétés à tester dans nos dispositifs expérimentaux,
- la caractérisation des scénarii climatiques et des caractéristiques de sol qui rendent les variétés "conservatrices" plus intéressantes, en analyse fréquentielle, que les variétés "opportunistes" ou "dépendantes" est indispensable pour évaluer la part de la sole française intéressée par l'un ou l'autre des types variétaux.

► Étude de températures élevées post floraison sur le poids de grains de blé

L'objectif de cette étude prospective de la réponse de la croissance des grains à des augmentations de température était de préciser les stades/compartiments/processus du développement des grains sensibles à ces modalités de contraintes environnementales qui pourraient s'avérer de plus en plus fréquentes suite au changement climatique.

A l'échelle du grain individuel, les diminutions de masses des grains les plus importantes ont été enregistrées en présence de chocs thermiques appliqués soit pendant la phase de remplissage seule soit pendant les phases de division et de remplissage. Toutefois, nos résultats montrent que la phase de division est également affectée par des variations des facteurs environnementaux et que le processus de multiplication cellulaire est sensible notamment à une augmentation de températures à l'intérieur du grain. Nos résultats suggèrent que des mécanismes de compensation à l'intérieur du grain interviennent pour compenser le nombre de cellules de l'albumen par leur taille, conduisant à l'absence d'effet sur la masse finale des grains lorsque la contrainte thermique a été appliquée en phase précoce de

développement du grain et qu'elle n'est pas suivie pas d'autres contraintes. Cela souligne l'importance d'étudier cette phase de développement du grain malgré l'absence d'effet visible des contraintes appliquées à la récolte.

Nos résultats ont mis en évidence que les effets majeurs observés à l'échelle du grain reflètent essentiellement les effets sur l'albumen, ce qui n'est guère surprenant, ce compartiment représentant près de 80% en volume ou en masse du grain entier. La dissection des grains en trois compartiments et le suivi des masses et dimensions de ces trois compartiments a permis de constater que les relations de croissance ne sont pas modifiées par des fluctuations des facteurs environnementaux. La coordination et la synchronisation des processus entre les compartiments semblent être conservées. Cela soulève la question des signaux et des informations échangées entre les différents compartiments.

Enfin, nos études se sont focalisées sur les grains basaux prélevés sur les épillets centraux des épis, de manière à limiter la variabilité intra-épi et intra-épillet. Nos résultats suggèrent que ces grains seraient des organes puits prioritaires pour l'eau et les assimilats, conduisant à des effets minima des contraintes étudiées sur le grain. Il conviendrait de vérifier cette hypothèse en conduisant des études similaires sur des grains situés plus haut ou plus bas sur l'épi et étudier si des effets tels que la compensation taille/nombre de cellules dans l'albumen sont retrouvés dans ces grains-là. L'extension de ce type de connaissance à l'échelle de l'épi et de la plante pourrait mener à une meilleure compréhension des effets des stress thermiques sur des couverts et idéotypes aux caractéristiques d'élaboration du rendement différentes.

► Amélioration du paramétrage STICS

L'intérêt d'un modèle de culture tel que STICS pour évaluer la pertinence de choix physiologiques dans la définition d'idéotypes en situation de changement climatique et de stress hydrique est double : évaluation de la disponibilité en eau au cours du cycle, pour permettre un choix judicieux de la stratégie à adopter vis-à-vis du déficit hydrique (stratégies "conservatrices" ou "opportunistes" citées précédemment), et évaluer plus globalement un type variétal dans de nombreuses conditions pédo-climatiques à partir d'extrapolations d'essais initiaux qui auront permis sa caractérisation fine.

Les travaux complémentaires réalisés dans le cadre de ce projet ont permis de renforcer la capacité prédictive de STICS sur l'élaboration des composantes du rendement, avec une prise en compte des caractéristiques variétales plus fines (i.e. nombre de grains potentiel).

La modification de la prise en compte des températures élevées permet de prendre en compte l'effet des fortes températures sur le rendement de manière plus réaliste. Néanmoins, le nouveau formalisme reste assez empirique, et donc des études plus approfondies sur les effets des fortes températures, tant dans la description des températures-seuils (Porter and Gawith, 1999) que dans les fonctions d'impact ou dans l'éventuelle variabilité génétique de la réponse face à ce type de stress, sont nécessaires dans le futur.

Une meilleure définition des critères écophysologiques déterminants en situation de stress hydrique et/ou thermique reste nécessaire pour avancer dans la définition d'idéotypes adaptés à ces conditions. Dans l'optique d'une modélisation mécaniste fine, les fonctions d'impact qui y sont associées devront à leur tour être (re)définies si nécessaire, et les différentes variétés paramétrées.

Références bibliographiques

- Blum A.**, 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential- are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research* 56:1159-1168.
- Brisson N., Mary B., Ripoche D., Jeuffroy M., Ruget F., Nicoullaud B., Gate P., Devienne-Barret F., Antonioletti R., Durr C., Richard G., Beaudoin N., Recous S., Tayot X., Plenet D., Cellier P., Machet J., Meynard J., and Delecolle R.**, 1998. STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18:311-346.
- Brisson N., Launay M., Mary B. and Beaudoin N.**, 2009. Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model, Quae (Eds), Versailles, 297 p.
- Brochet P., and Gerbier N.**, 1974. L'évapotranspiration : aspect agroclimatologique, évaluation pratique de l'évapotranspiration potentielle, Paris.
- Chapman S., Cooper M., Podlich D., and Hammer G.**, 2003. Evaluating Plant Breeding Strategies by Simulating Gene Action and Dryland Environment Effects, pp. 99-113, Vol. 95.
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J. and Farquhar G.D.**, 2002. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. *Crop Science*:122-131.
- Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J. and Farquhar G.D.**, 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 55:2447-2460.
- Condon A.G., G.D. Farquhar G.D., Rebetzke G.J. and Richards R.A.**, 2006. The application of Carbon Isotope Discrimination in cereal improvement for water-limited environments, p. 171-222, In J.-M. Ribaut, ed. Drought adaptation in cereals. Food Products Press, Binghamton, NY.
- Farquhar G.D. and Richards R.A.**, 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian journal of plant physiology* 11:539-552.
- Fischer R.A., Rees D., Sayre K.D., Lu Z.M., Condon A.G. and Larque Saavedra A.**, 1998. Wheat Yield Progress Associated with Higher Stomatal Conductance and Photosynthetic Rate, and Cooler Canopies. *Crop Science* 38:1467-1475.
- Gate P.**, 1995. Ecophysiologie du blé Technique et Documentation Lavoisier.
- Jacquart C., and Choisnel E.**, 1995. Un modèle de bilan hydrique simplifié à deux réservoirs utilisable en agrométéorologie, p. 29-44 La Météorologie 8e série ed.
- Ludlow M.M., and Muchow R.C.**, 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in agronomy* 43:107-153.
- Nicolas M.E., Gleadow R.M. and Dalling M.J.**, 1984. Effects of Drought and High Temperature on Grain Growth in Wheat, pp. 553-566, Vol. 11.
- Nicolas M.E., Gleadow R.M. and Dalling M.J.**, 1985. Effect of Post-anthesis Drought on Cell Division and Starch Accumulation in Developing Wheat Grains, pp. 433-444, Vol. 55.
- Porter J.R. and Gawith M.**, 1999. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy* 10:23-36.
- Rebetzke G.J., Condon A.G., Richards R.A. and Farquhar G.D.**, 2002. Selection for Reduced Carbon Isotope Discrimination Increases Aerial Biomass and Grain Yield of Rainfed Bread Wheat. *Crop Science* 42:739-745.
- Reynolds M.P., Mujeeb-Kazi A. and Sawkins M.**, 2005. Prospects for utilising plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environments. *Annals of Applied Biology* 146:239-259.
- Richards R.A., Rebetzke G.J., Condon A.G. and Van Herwaarden A.F.**, 2002. Breeding Opportunities for Increasing the Efficiency of Water Use and Crop Yield in Temperate Cereals. *Crop Science* 42:111-121.
- Semenov M.A., Martre P. and Jamieson P.D.**, 2009. Quantifying effects of simple wheat traits on yield in water-limited environments using a modelling approach. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:1095-1104.
- Stone P.J. and Nicolas M.E.**, 1995. Effect of Timing of Heat Stress During Grain Filling on Two Wheat Varieties Differing in Heat Tolerance. I. Grain Growth, pp. 927-934, Vol. 22.
- Tardieu F.**, 2003. Virtual plants: modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends in Plant Science* 8:9-14.