

Identification des traits de tolérance à la sécheresse et élaboration des outils d'aide à leur évaluation

Jean-Charles DESWARTE^{1*}, Katia BEAUCHENE², Eric OBER³, Thierry MOITTIE⁴, Camille BEDARD⁵, Laure DUCHALAIS⁶, Jérémy DERORY⁷, Céline ZIMMERLI⁸, Valérie LAURENT⁹, Clément DEBITON¹⁰, Bertrand GAKIERE¹¹, Frédéric BARET¹²

- 1 - ARVALIS-Institut du végétal - ZA des Gravières 91190 Villiers-le-bâcle, France
- 2 - ARVALIS-Institut du végétal - 45 Voie Romaine 41240 Ouzouer-le-marché, France
- 3 - NIAB - Huntingdon Road, Cambridge, CB3 0LE, UK
- 4 - Saaten Union Recherche SAS - 163 avenue de Flandre 60190 Estrées-Saint-Denis, France
- 5 - Secobra Recherches - Le Bois Henry 78580 Maule, France
- 6 - RAGT 2n - Route Epincy 28150 Louville-la-Chenard, France
- 7 - Limagrain Europe - La Garenne 63720 Chappes, France
- 8 - BAYER SAS - Ferme du Paly 91490 Milly-la-Forêt, France
- 9 - Florimond Desprez Veuve et Fils - 59242 Cappelle-en-Pévèle, France
- 10 - UNISIGMA - 2 rue du Petit Sorri 60480 Froissy, France
- 11 - Institut des Sciences des Plantes - Paris-Saclay - Batiment 630, rue Noetzelin 91405 Orsay, France
- 12 - INRA - UMR 1114 - EMMAH - Site Agroparc 84914 Avignon, France

* **Coordinateur** : Jean-Charles DESWARTE, jc.deswarte@arvalisinstitutduvegetal.fr

1. Introduction

Les situations de sécheresse qui peuvent toucher les cultures et les céréales en particulier engendrent des pertes de rendement très significatives (Heisey & Morris, 2006). Malgré l'importance de ce stress abiotique, les progrès en terme d'amélioration variétale restent modestes (Fleury *et al.*, 2010). Les raisons possibles de ces avancées lentes ont déjà été listées et débattues : complexité physiologique et génétique des traits à travailler (Richards *et al.*, 2002), dualité (apparente ?) entre potentiel de rendement, tolérance au stress et efficacité d'utilisation de l'eau (Blum, 2005, 2009; Guan *et al.*, 2010), variabilité des conditions d'apparition (et des intensités) des stress hydriques (Tardieu, 2011).

Les traits physiologiques susceptibles d'apporter de la tolérance à la sécheresse ont été fréquemment listés (Farquhar & Richards, 1984; Morgan & Condon, 1986; Fischer *et al.*, 1998; Ober *et al.*, 2010; Dodd *et al.*, 2011; Kumar *et al.*, 2011; Christopher *et al.*, 2016); cependant, pour être valorisés dans des schémas de sélection, ces traits doivent être faciles, rapides et peu coûteux à mesurer sur de grands nombres de génotypes (Araus *et al.*, 2002, 2008; Reynolds *et al.*, 2009). Une diversité génétique suffisante est également nécessaire dans le germplasm pour permettre de construire des croisements innovants et prometteurs.

Le contexte français et ouest-européen présente des situations de stress hydriques (Foulkes *et al.*, 2001, 2002; Ober & Turner, 2013) potentiellement très différentes des situations rencontrées dans de nombreux travaux publiés (Angus & van Herwaarden, 2001; Slafer *et al.*, 2005; Richards, 2006; Chenu *et al.*, 2011, 2013), et justifie une qualification et une segmentation fines pour faciliter l'identification d'environnements-cibles pour la sélection et la préconisation variétale pour les agriculteurs. De récents travaux de classification des scénarios de stress hydrique (SSH) ont été menés et apportent une vision plus nuancée du phénomène général de « sécheresse » (Chenu *et al.*, 2011, 2013; Christopher *et al.*, 2016). L'intérêt de ce type de classification est de poser des hypothèses plus fines sur les traits physiologiques d'intérêt pour chaque SSH et d'aider ainsi la sélection de variétés adaptées. Des perspectives alléchantes apparaissent également dans l'utilisation de modèles, qu'ils cherchent à faire le lien entre traits (Semenov *et al.*, 2009; Semenov & Stratonovitch, 2013) ou QTL (Chapman *et al.*, 2003) et performance finale.

Le projet mené sur la période 2012-2016 visait à explorer cette diversité de SSH, d'interpréter les interactions Génotype* Environnement au regard de différents scénarios de stress, et d'explorer le lien Trait*Environnement, en se focalisant en particulier sur des indicateurs phénotypiques novateurs et encore peu répandus dans les démarches de sélection. Ceci a été réalisé en s'appuyant sur un réseau d'essais multiloaux (exploration de l'interaction G*E), dont certains ont permis la mise en œuvre de mesures phénotypiques nouvelles (exploration de l'interaction Trait*E, méthodologie autour des nouvelles techniques de screening). Ce réseau d'essais a été replacé dans une typologie de stress hydriques simulés en pluriannuel sur la base de cas-types adaptés pour s'assurer de la représentativité du réseau mis en œuvre.

2. Matériel et méthodes

► Essais multiloaux de mise en évidence de réponses différentes à un stress hydrique

Un réseau de 37 essais mis en place entre 2011-2012 et 2014-2015 visait à exposer un ensemble de variétés à des conditions de croissance variées, a priori représentatives de la gamme de stress hydriques présente dans les zones de production de blé tendre en France. Ces essais comprenaient en moyenne 35 variétés, avec une liste partiellement modifiée au cours de l'expérimentation. Ainsi, au total, 70 variétés ont été présentes 8 fois ou plus dans le réseau d'essais. La majorité des variétés étaient des variétés lignées commerciales récentes également présentes dans le panel BreedWheat ; en plus, 3 variétés hybrides ont été ajoutées à partir de la campagne 2013-2014. Les variables mesurées sur ces essais étaient : le rendement et ses composantes (densité d'épis/m², Poids de Mille Grain), la date d'épiaison. Sur un sous-ensemble d'essais (2013-2014 et 2014-2015), des suivis de sénescence ont été réalisés à partir de photographies numériques verticales répétées au cours de la phase de remplissage. Des analyses de composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$ grains rééc) dans les grains à maturité ont également été réalisées sur des sous-ensembles du réseau : d'une part une mesure à la parcelle pour les témoins Apache et Bermude sur tous les essais de 2013-2014 et 2014-2015, et sur un échantillon moyen par variété sur l'ensemble des variétés présentes dans quelques essais (sélectionnés pour leur précision).

Les mesures de rendement ont été réalisées à l'aide d'une moissonneuse-batteuse expérimentale (parcelles unitaires de 6 à 20m²), les PMG déterminés sur un échantillon issu de la récolte mécanique et les comptages d'épis faits sur 2 à 3 placettes par parcelle. Les suivis de sénescence ont été réalisés par prise de photos successives (5-8 dates) au cours du remplissage, sur des zones fixes des parcelles ; 2 à 3 placettes par parcelle élémentaire ont ainsi été suivies. Les photographies numériques ont ensuite été traitées par un logiciel de classification des pixels permettant d'extraire le pourcentage de surface verte pour chaque image. Ces valeurs successives par placette ont ensuite servi à ajuster un modèle statistique de description de la sénescence ; un formalisme de type logistique a été utilisé, et a permis d'extraire 4 paramètres : la fraction de vert avant le début de sénescence (GF@BBCH 65), la date d'inflexion de la courbe de sénescence (T_{sénescence}), la vitesse de sénescence à la date d'inflexion (k), et l'aire sous la courbe (IFVI). Ces paramètres ont été moyennés à la parcelle pour la suite des analyses.

Les dispositifs mis en place dépendaient des contraintes locales (dispositifs en blocs ou en alpha-plan, 3 ou 4 répétitions) ; ainsi, l'analyse des données a été réalisée en 2 temps : d'abord une analyse essai par essai pour estimer des valeurs ajustées par variété et un écart-type résiduel, puis dans un second temps l'intégration de ces données harmonisées dans un modèle linéaire mixte :

$mod_rdt <- lmer(Yield \sim Genotype + (1|Essai))$

Ceci a permis d'estimer la significativité des différents facteurs et de mettre en évidence des interactions Génotypes*Environnement, d'estimer des valeurs ajustées des variétés, et d'en faire une analyse multivariée (ACP puis Classification Hiérarchique sur Composantes principales).

Le poids et l'effet du stress hydrique, évalué à l'aide d'un bilan hydrique (calcul ETM-ETR, appuyé sur les données météorologiques locale et une description du sol, et calé sur une phénologie de type Apache ajustée à l'essai) ou des mesures de discrimination isotopique du carbone, a ensuite été exploré en remplaçant l'effet « essai » dans le modèle mixte par un effet « déficit hydrique » ou « $\delta^{13}C$ ».

► Essais analytiques de réponse à un stress hydrique.

Deux essais (2013-2014 et 2014-2015) ont été menés en dispositif semi-contrôlé : 8 variétés (présentes dans les essais multilocaux) ont été implantées sous des abris mobiles, sur le site du Magneraud (17). Deux niveaux d'alimentation hydrique ont ainsi été imposés : une modalité à alimentation hydrique non limitante (pas de couverture des parcelles lors des épisodes de pluie, et apport d'irrigation complémentaire selon la méthode Irrinov), et une modalité à alimentation hydrique fortement limitante (fermeture des serres dès le mois de mars lors des épisodes de pluie, et absence d'irrigation). Les mesures réalisées sur ces essais étaient similaires aux essais multilocaux, plus un ensemble de mesures spécifiques : estimation des consommations en eau (suivi des teneurs en eau du sol par sonde neutronique), mesure de biomasse et d'indice foliaire à épi 1 cm et à floraison, mesure de l'indice de récolte à maturité, mesures par drone de température du couvert à 2 dates au début du remplissage. Les mesures destructives étaient réalisées sur une partie de parcelle dédiée, laissant intacte la zone destinée au suivi de la sénescence et à la mesure finale du rendement.

Ce dispositif était constitué de blocs incomplets, et de variétés témoins répétées. Les données des deux années ont donc été analysées séparément dans un premier temps pour extraire des

moyennes ajustées par modalité ; ces valeurs ont ensuite été analysées pour estimer les effets principaux et l'interaction pour chaque trait mesuré. Enfin, une analyse multivariée a été réalisée sur les valeurs ajustées.

► Analyse des scénarios de stress hydrique.

Une analyse fréquentielle des scénarios de stress hydrique (SSH) a été réalisée à l'échelle du territoire français : sur un ensemble de 271 stations météo (données météorologiques journalières disponibles de 1997 à 2016) réparties sur le territoire et associées à des hypothèses de date de semis et de précocité variétale, une estimation de gammes de réserves en eau du sol a été réalisée à dire d'expert. Les valeurs de Décile 2 (sols « superficiels ») et déciles 8 (sols « profonds ») ont été extraites, et utilisées pour réaliser des bilans hydriques dynamiques : par pas de 100°Cj (base 0°C) entre 800°Cj avant floraison jusqu'à 700°Cj après floraison, la valeur du ratio ETR/ETM est calculée. On obtient ainsi une matrice de 10.840 scénarios associés chacun à une dynamique décrite par 16 données chronologiques, auxquels ont été rajoutés l'ensemble des essais (site*lieu*conduite) menés dans le cadre du projet.

Ces scénarios ont fait l'objet d'une classification ascendante hiérarchique (méthode Ward.D2) pour identifier des classes de scénarios de stress les plus représentatives. Les différentes stations météorologiques ont été par ailleurs rattachées à des bassins de production, eux-mêmes qualifiés par leur contribution à la production française de blé tendre (moyenne 2006-2015) ; ceci doit permettre de pondérer les différentes classes de scénarios hydriques avec leur représentativité dans les principales zones de production.

3. Résultats et discussions

► Essais multilocaux de mise en évidence de réponses différentes à un stress hydrique

Mise en évidence d'un effet « stress hydrique » dans le réseau d'essai.

Le calcul d'un déficit hydrique moyen (calculé sur la variété Apache) par essai permet de renseigner la diversité des conditions de croissance rencontrées dans le réseau d'essais. Sur les 35 essais retenus, ces déficits hydriques s'étalent de 0 à 280mm. On observe une corrélation négative et très hautement significative entre les rendements moyens ajustés et ces estimations de stress hydrique (fig 1) : le réseau mis en place a donc bien permis l'expression d'un gradient de stress hydrique.

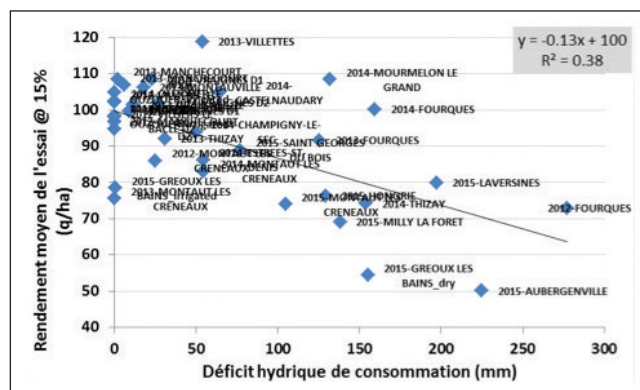


Fig 1 : relation entre déficits hydriques moyens calculés et rendements moyens mesurés dans le réseau d'essais multilocal.

Le calcul de déficit hydrique s'appuie sur une estimation du stock d'eau disponible (profondeur d'enracinement, pierrosité,

humidité pondérale) et des données climatiques (pluviométrie, évapo-transpiration). Une alternative est d'utiliser un indicateur plante intégrateur des conditions de croissance. Les données $\delta^{13}\text{C}$ grains réc de variétés témoin peuvent permettre ce classement des essais selon des stress hydriques ressentis. On constate une corrélation entre cette variable et le rendement final supérieure à celle présentée ci-dessus avec le déficit hydrique calculé. En particulier, certains essais dont les fournitures en eau du sol sont difficiles à estimer (remontées capillaires en sols de craie -Mourmelon-, ou contribution d'une nappe d'eau souterraine proche en sols d'alluvions -Fourques-) semblent mieux cernés. De même, des essais soumis à des contraintes climatiques fortes ne sont pas évalués de la même manière à l'aide de l'indicateur pédo-climatique ETR-ETM ou de l'indicateur plante $\delta^{13}\text{C}$ grains réc (cas de Gréoux, 2015).

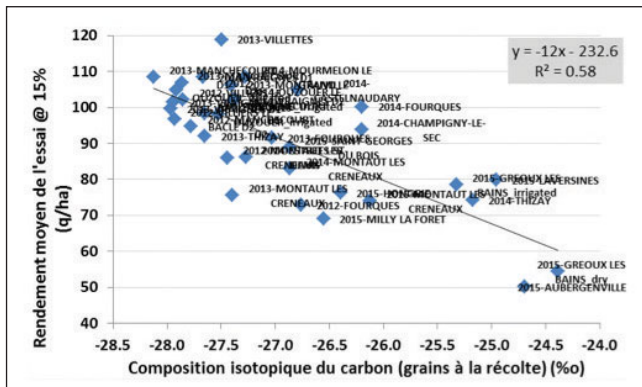


Fig 2 : relation entre composition isotopique du carbone des grains à la récolte (valeur moyenne mesurée sur 2 variétés témoins) et rendements moyens mesurés dans le réseau d'essais multilocal.

Nous disposons ainsi de 2 méthodes différentes de qualification des essais : la première méthode repose sur une caractérisation du sol, des données climatiques et un modèle (bilan hydrique), alors que la seconde s'appuie sur le prélèvement d'un échantillon de grains.

Mise en évidence de comportements différenciés entre variétés.

Le calcul d'une matrice d'écovalence pour le rendement permet dans un premier temps d'identifier les variétés, les essais ou les combinaisons variétés*essais les plus interactives. Elle a permis d'identifier des accidents et d'exclure des situations non représentatives (essai ayant subi du gel en 2012, problème de faculté germinative sur une variété dans quelques essais en 2013). Une fois ces situations expertisées et écartées, le calcul d'écovalence permet de classer les variétés selon leur stabilité dans le réseau. On constate qu'il n'y a pas indépendance entre le niveau d'instabilité (écovalence) et le niveau de productivité (rendement ajusté) au sein de la gamme variétale testée (fig 3).

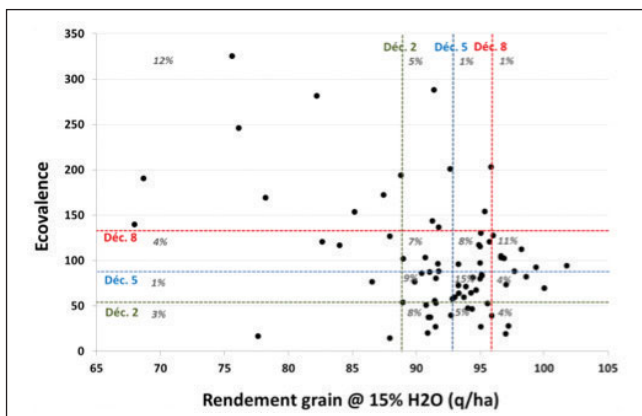


Fig 3 : Positionnement des 70 variétés étudiées en terme de Rendement moyen ajusté et écovalence calculée sur le réseau d'essais. Les pourcentages en gris représentent la proportion observée de variétés présente dans les différents secteurs délimités par les déciles 2, 5 et 8.

La réponse des variétés à l'alimentation hydrique a été analysée par régression du rendement en fonction du déficit hydrique estimé (échelle de l'essai). On note une interaction significative entre variétés et déficit hydrique ($p=1.8e-08$ ***): il apparaît donc des réponses différenciées entre variétés à des stress hydriques croissants (fig 4).

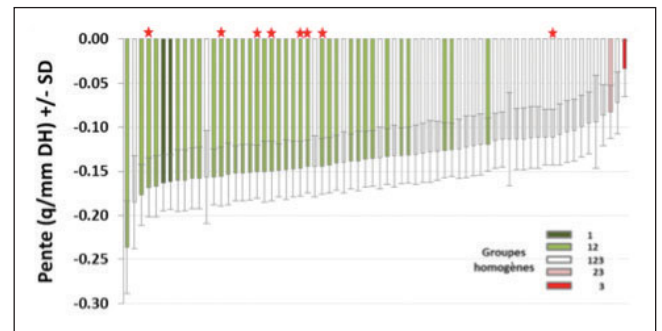


Fig 4 : histogramme illustrant la variabilité génétique de la réponse du rendement au déficit hydrique. Les couleurs des barres indiquent les groupes homogènes. Les étoiles identifient les 8 variétés étudiées dans les essais analytiques du Magneraud.

On constate une diversité génétique, avec notamment seulement 4 variétés extrêmes qui se distinguent. Malgré le nombre élevé d'essais et la diversité des milieux, la distinction entre variétés reste difficile, soit en lien avec une caractérisation insuffisante des conditions de croissance, soit à cause d'une variabilité génétique limitée au sein du panel variétal testé. La même analyse réalisée avec le $\delta^{13}\text{C}$ en guise d'indicateur à la place du déficit hydrique estimé conduit à des conclusions très similaires, avec 3 des 4 variétés identifiées précédemment également repérées pour leurs comportements extrêmes. Il n'existe pas de lien net entre la pente variétale de réponse du rendement et l'instabilité (écovalence) observée sur le réseau d'essais ($r^2=0.08$).

Analyse des nouveaux indicateurs phénotypiques de différenciation des variétés.

Les analyses de $\delta^{13}\text{C}$, menées dans un premier temps sur et al.2 variétés témoins (Apache et Bermude) considérées différentes, sur 16 essais différents, permettent d'explorer la faisabilité de qualifier les essais à l'aide de mesures ponctuelles. On constate sur ce sous-ensemble de données l'effet majeur de l'environnement ($p < 2.2e-16$ ***), la présence d'un effet génotype ($p=0.007$ **), mais l'absence d'interaction G*E ($p=0.43$).

De plus, il est possible d'estimer un écart-type résiduel de la mesure (0.34% sur notre jeu de donnée); néanmoins, on peut constater que cette erreur est moindre dans des essais irrigués ou peu stressés que dans des essais non-irrigués, où l'hétérogénéité du terrain peut davantage s'exprimer (fig 5).

70 variétés ont fait l'objet de prélèvements pour analyse de la composition isotopique du carbone du grain à la récolte, au sein de 25 essais. L'effet génétique est significatif bien qu'inférieur à l'effet environnemental. On ne décèle pas d'interaction G*E pour cet indicateur. On observe une gamme de variation significative au sein du panel variétal testé (fig 6).

$\delta^{13}\text{C}$ grains réc peut être aisément mis en œuvre à la fois pour qualifier des conditions de croissance (indicateur de stress hydrique) et pour classer des variétés sur un critère d'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau; l'absence d'interaction G*E rend relativement robustes les classements obtenus entre modalités.

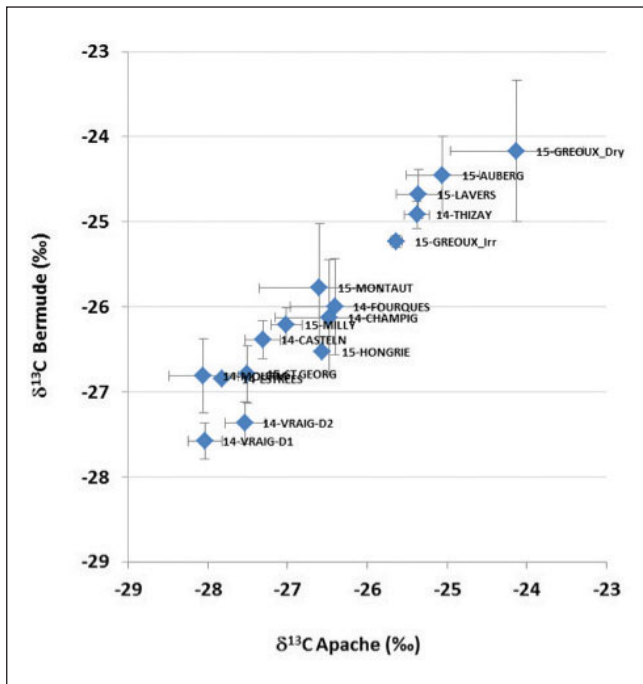


Fig 5 : comparaisons de $\delta^{13}C$ mesurées sur grains à la récolte dans 16 milieux sur 2 variétés. Les barres d'erreur représentent l'écart-type de la mesure.

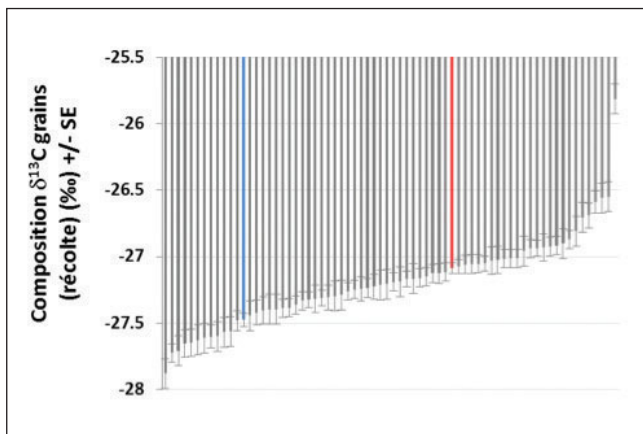


Fig 6 : histogramme illustrant la variabilité génétique (moyenne ajustée) du $\delta^{13}C$ dans le réseau d'essais multilocal. Les barres d'erreur indiquent l'erreur standard. Les barres de couleur repèrent les 2 témoins Apache (bleu) et Bermude (rouge).

Les suivis de canopée ont été réalisés sur 9 essais (2014 et 2015) et 35 variétés ; ils ont mis en évidence des dynamiques de sénescence variées entre variétés. Les effets environnementaux sont particulièrement importants, mais des effets variétaux significatifs ont également été décelés sur 3 paramètres de description de ces suivis : GF @ BBCH65 (correspondant à la fois à un indice et un port foliaire), Tsénescence et IFVI ; k ne présente pas d'effets significatifs. Les paramètres GF @ BBCH65 et Tsénescence sont eux-mêmes légèrement corrélés respectivement positivement ($r=0.35$, $p<0.05$) et négativement (-0.61 , $p<0.001$) à la date d'épiaison, et non corrélés entre eux ($r=0.004$). Il est donc probable qu'il ait un potentiel de sélection de variétés à haut niveau de GF @ BBCH65 et Tsénescence retardée pour atteindre de hauts rendements.

Sur la base des essais utilisés pour déterminer ces paramètres de description de la canopée, il est possible de distinguer par classification 3 groupes de variétés aux physiologies contrastées.

Ceci confirme la possibilité de discriminer des variétés au potentiel différent à l'aide d'indicateurs non-destructifs basés sur le suivi de la canopée post-floraison (fig 7).

Trait	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
Précocité BBCH 55	Tardif	Précoce	Précoce
GF @ BBCH 65	Moyen	Faible	Elevée
Tsénescence	Précoce	Intermédiaire	Tardif
IFVI	Faible	Faible	Elevée
Rendement	Faible	Moyen	Elevé

Fig 7 : Description des groupes de variétés obtenus par classification hiérarchique adossée aux indicateurs de description de la canopée, à la précocité épiaison et au rendement

Des analyses multivariées ont été menées en 2 temps, d'abord pour maximiser le nombre de variétés pour peu de traits (69 variétés et 9 traits), puis pour accroître l'information phénotypique sur moins de variétés (35 variétés et 12 traits : 9 traits mentionnés ci-dessus + 3 indicateurs de description de la canopée).

Sur 69 variétés et 9 traits : le rendement apparaît positivement corrélé en premier lieu à la composante Nombre de grains/m², et négativement à la pente du rendement en fonction du déficit hydrique. La composition isotopique du C est négativement corrélée au Nombre de grains/m² et au rendement (fig 8).

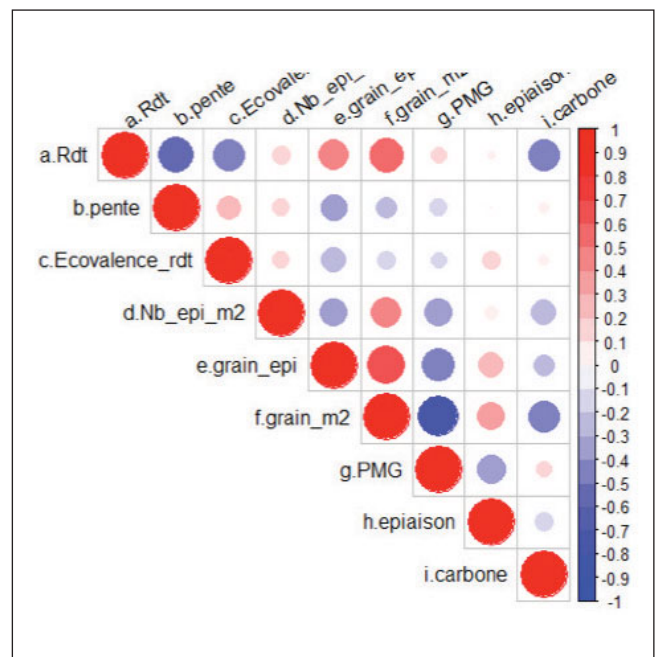


Fig 8 : matrice de corrélation entre variables, établie sur les moyennes variétales ajustées sur l'ensemble des essais où les variables étaient mesurées. 69 variétés incluses.

Une classification ascendante hiérarchique des variétés selon ces caractères phénotypiques distingue 4 groupes et met en évidence la présence d'un groupe extrême (cluster 1) (fig 9). Le tableau 10 précise quels critères différencient chaque groupe du reste du panel.

En dehors du groupe 1, caractérisé par un rendement faible, plutôt instable mais peu sensible au déficit hydrique, les groupes ne se différencient pas (sur la base du découpage retenu) pour le rendement. Le groupe 2 présente une forte sensibilité au stress hydrique (pente forte du rendement en fonction du déficit hydrique).

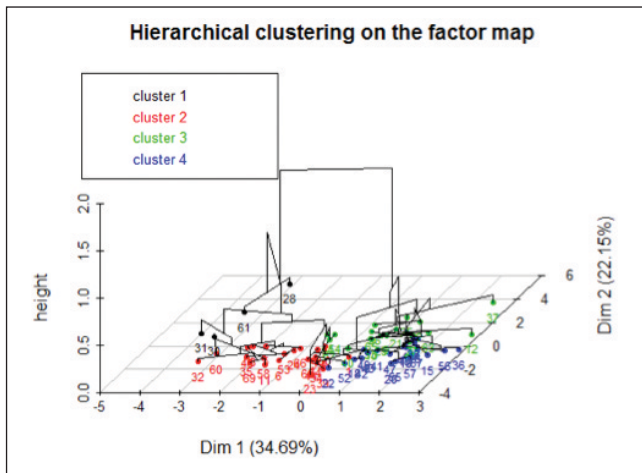


Fig 9 : Arbre de classification ascendante établi sur l'analyse multivariée (ACP).

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4
Effectif	4	23	20	22
Rdt	---			
pente	---	++		
Ecovalence_rdt	+++			
Nb_epi_m2		--	+++	-
grain_epi	---		-	+++
grain_m2	---	--	++	++
PMG		++	-	--
epiaison	-	-		+
carbone	+		-	

Fig 10 : Tableau d'identification des paramètres de différenciation des groupes identifiés par la classification hiérarchique ascendante. Seuls ne figurent les différences significatives entre le groupe et le reste de la population. +++ : valeur moyenne du groupe pour le trait supérieure d'au moins 10% par rapport à la moyenne globale...++ : au moins 5% ; + : moins de 5%.

Sur 35 variétés et 12 traits, en intégrant les caractères de canopée, on retrouve les corrélations mentionnées précédemment, plus des corrélations positives entre rendement et IFVI ou Tsénescence (fig 11).

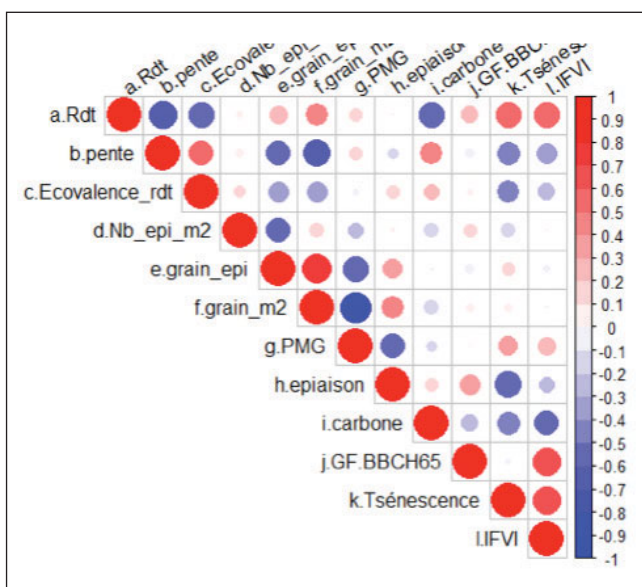


Fig 11 : matrice de corrélation entre variables, établie sur les moyennes variétales ajustées sur l'ensemble des essais où les variables étaient mesurées. 35 variétés incluses.

La classification fait à nouveau apparaître deux variétés extrêmes en terme de comportement (fig 12 et 13) : faible rendement, forte instabilité, et moindre sensibilité du rendement au stress hydrique, associée à un défaut de nombre de grains (par épi ou par m²) et à une sénescence anticipée. Ces deux variétés sont relativement anciennes (inscrites en 1974 et 1990).

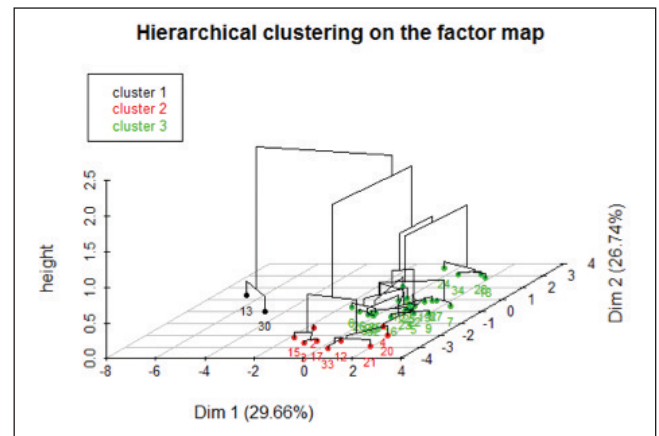


Fig 12 : Arbre de classification ascendante établi sur l'analyse multivariée (ACP).

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
Effectif	2	9	24
Rdt	---		
pente	---		
Ecovalence_rdt	+++		
Nb_epi_m2			
grain_epi	---		+
grain_m2	---	--	+
PMG		+++	-
epiaison		-	-
carbone		-	
GF@BBCH65			
Tsénescence	---	++	-
IFVI		+++	-

Fig 13 : Tableau d'identification des paramètres de différenciation des groupes identifiés par la classification hiérarchique ascendante. Seuls ne figurent les différences significatives entre le groupe et le reste de la population. +++ : valeur moyenne du groupe pour le trait supérieure d'au moins 10% par rapport à la moyenne globale...++ : au moins 5% ; + : moins de 5%.

► Essais analytiques de réponse à un stress hydrique

L'analyse des données des deux années d'essais sur le site du Magneraud met en évidence des effets principaux attendus (génotype, alimentation hydrique), mais également des différences entre années malgré les conditions semi-contrôlées (fig 14). Les écarts de rendement entre les modalités « irriguée » et « stressée » sont de 20 et 17 q/ha respectivement en 2014 et 2015, attestant un réel déficit hydrique. Ce déficit hydrique est important : les écarts de consommation entre modalités sèches et irriguées varient de 175mm en 2014 à 100mm en 2015 ; ils se traduisent par une modification tardive de l'élaboration du rendement (effet significatif sur le PMG, l'accroissement de biomasse post-floraison, la température foliaire pendant le remplissage et la cinétique d'indice foliaire vert de floraison à maturité).

Des interactions Traitement*génotype apparaissent pour certains paramètres mesurés ; par contre, aucune interaction de ce type n'apparaît pour le rendement, contrairement aux objectifs initiaux des essais.

Variables	Traitement	Génotype	Année	Traitement* Génotype	Traitement* Année	Génotype* Année
Epis_m ²		***	**			
grain épi	.	***	**	***		*
Grain_m ²	***	***		***		*
Pmg	**	***	**	**	**	**
Rendement	***	***	**		***	*
Biomasse Z30		***	***			***
Biomasse Z65		*	*			**
Biomasse récolte	***				.	
Indice de récolte		***				*
Consommation totale	***	*	**	*	***	*
EUE totale	***				.	
EUE_grain	***	***	**		.	***
Date épiaison	***	***	***	***	***	***
¹³ C (grains)	***	*	***			*
Temp. couvert rempl.	***			.		
GF @ BBCH 65	***	**	***			**
T sénescence	***	***	***	*	*	***
IFVI	***	**	***	.	*	**

Fig 14 : effets des différents facteurs et des interaction 2 voies mis en évidence par l'analyse de variance sur les expérimentations menées au Magneraud en 2014 et 2015.

Les différences de consommation en eau entre variétés, à conduite égale, sont légèrement corrélées à leur tardiveté en 2014 (stress hydrique important) ; ces corrélations disparaissent en 2015.

Les calculs d'efficacité d'utilisation de l'eau ne mettent pas en évidence de différences variétales lorsqu'on considère la totalité de la biomasse aérienne ; par contre, des différences apparaissent pour l'efficacité d'utilisation de l'eau calculée sur la base du rendement : l'indice de récolte est donc un élément discriminant entre les variétés.

Des mesures de température du couvert réalisées par drone au début du remplissage (2 dates) ont mis en évidence une interaction nette avec l'apparition de la sénescence ; seule la première date de mesure a été retenue chaque année (correspondant à des stades variant de BBCH 69 à BBCH 75 en fonction de la précocité de la variété). Aucun effet génétique seul n'a pu être mis en évidence ; par contre, une interaction Variété*Traitement semble apparaître ($p < 0.1$). La gamme de variation de températures relevées lors de ces mesures est restreinte : entre 1.1 et 1.4°C entre variétés selon la modalité et l'année, contre 2 à 3°C entre régimes d'alimentation en eau selon les années.

Les écarts de températures deviennent plus importants à un stade plus avancé (conditions climatiques plus chaude, stress hydrique davantage exprimé), mais la sénescence commence à apparaître et modifie la température du couvert (l'utilisation d'une note de sénescence en guise de covariance pourrait sans doute apporter une correction aux températures relevées tardivement, mais ceci n'a pas été testé).

Les indices de rendement (ration grain/biomasse aérienne à maturité) sont sous fort contrôle génétique ($p < 0.001$), alors que les facteurs Année et Traitement sont respectivement peu ($p < 0.1$) ou pas significatifs. Il n'y a pas d'interaction G*T. On distingue 3 groupes distincts de variétés : 2 variétés extrêmes (respectivement IR=0.53 et IR=0.46), alors que les 6 autres variétés forment un groupe intermédiaire IR∈[0.49 ; 0.50]. Ces indices de rendement ne sont pas corrélés à la précocité.

Lorsqu'on analyse la globalité des moyennes ajustées par variété (années et traitements confondus) par analyse multivariée, on peut constater la colinéarité entre plusieurs traits. Plusieurs idéotypes ressortent de cette analyse.

	Gr 1	Gr 2	Gr 3	Gr 4	Gr 5
Effectif	1	1	1	3	2
Rdt			--		
YTI			---		
DTI				-	
Grains_m2	---				
Biomasse_Z65					+++
Biomasse-total	--				
EUE_Total	--				
EUE_grain			---		
IR	+++				
GF@BBCH65	---				
Tsénescence	+++				

Fig 15 : Tableau d'identification des paramètres de différenciation des groupes identifiés par la classification hiérarchique ascendante. Seuls ne figurent les différences significatives entre le groupe et le reste de la population. +++ : valeur moyenne du groupe pour le trait supérieure d'au moins 10% par rapport à la moyenne globale...++ : au moins 5% ; + : moins de 5%.

Les essais analytiques conduits en conditions semi-contrôlées n'ont pas permis d'analyser finement des différences de réponses du rendement au stress hydrique. Malgré des hypothèses de base justifiant le choix de ces variétés pour cet essai (différences de précocité, de mode d'élaboration du rendement, de $\delta^{13}C$, écarts secs-irrigués observés dans quelques essais), le panel variétal est apparu trop peu diversifié. On peut le constater en observant les pentes $T_{sénescence} / T_{sénescence}$ calculées pour ces 8 variétés sur le réseau multilocal (fig 4). Ces mesures ont toutefois permis de mettre en œuvre des méthodes de phénotypage particulièrement sensibles : suivis de teneur en eau du sol (pour évaluation des consommations et profils de consommation), imagerie thermique, mesures de biomasses et indices de récolte.

► Analyse des scénarios de stress hydrique.

Analyse fréquentielle

La méthode de classification des SSH menée sur les 10840 séries d'indicateurs d'alimentation hydrique a mené à distinguer 5 groupes.

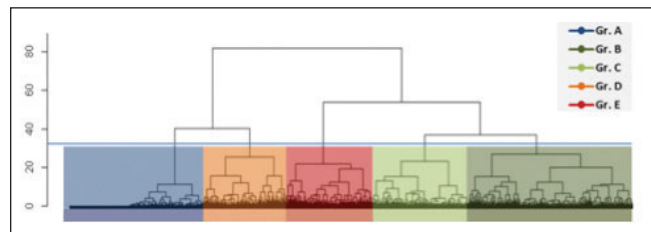


Fig 16 : arbre de classification ascendante hiérarchique des SSH.

Chaque groupe peut être rattaché à un parangon, dont la dynamique d'alimentation en eau pendant la montaison et le remplissage des grains est illustrée ci-dessous (fig 17). En dehors des groupes C et D, les différents groupes se distinguent par des déficits hydriques cumulés (somme des écarts entre évapotranspiration potentielle et évapotranspiration réelle) différents. Les groupes D et C présentent des déficits hydriques similaires, mais des dynamiques différentes (stress précoce autour de floraison vs stress tardif post-floraison).

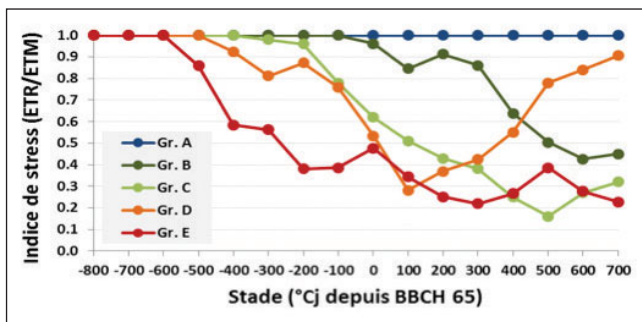


Fig 17 : paragon des 5 groupes de SSH.

Les différents groupes de SSH ne sont évidemment pas représentés de manière homogène sur le territoire ou dans le temps. Le groupe A est essentiellement représenté dans les sols profonds du tiers Nord de la France (Hainaut-Thiérache, Plateau Picard) et dans l'extrême Sud-Ouest (Zone de Pau), ou au cours des campagnes 2016 ou 2012, alors que le groupe E se retrouve particulièrement sur le pourtour méditerranéen (Valensole, coteaux de Provence, Corbières-Roussillon) ou pendant les campagnes 2003 et 2011.

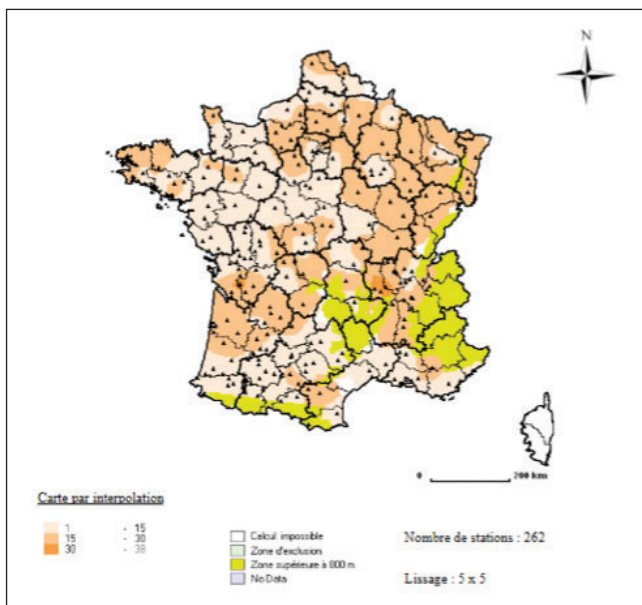


Fig 18 : représentation cartographique de la fréquence d'apparition d'un SSH de type D.

Une tentative de pondération de ces groupes de SSH en fonction de leur représentativité dans la production française a été tentée, en associant des surfaces et/ou des rendements aux différents bassins de production afin de correspondre à une réalité agronomique. Cependant, aucune donnée autre qu'à l'échelle départementale n'était disponible pour affiner l'analyse. Ainsi, en pondérant les fréquences d'apparition des groupes de SSH sur les 271 stations par la production de blé tendre départementale, on retrouve à l'échelle nationale la même représentation des différents SSH.

Classification des SSH des essais.

La classification appliquée aux essais démontre une surreprésentation des SSH A et B, essentiellement au détriment du groupe D (fig 19).

Le groupe D est représenté par deux essais (essai du réseau multilocal Gréoux, 2015, conduite non-irriguée ; essai Panel Breedwheat Gréoux, 2014, conduite non-irriguée), soumis à de fortes températures de fin de cycle. Il n'est donc pas possible d'explorer une éventuelle interaction Génotype*SSH entre les groupes C et D.

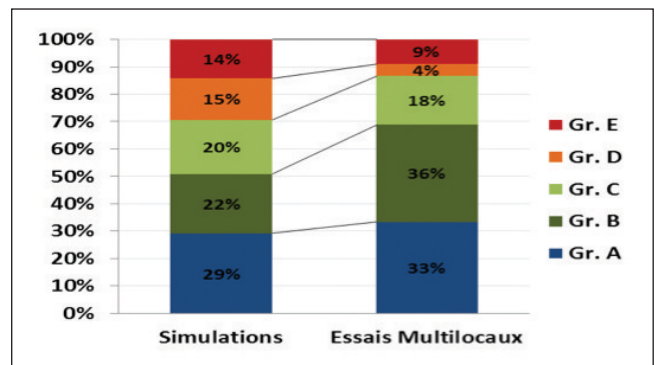


Fig 19 : Occurrence des différents groupes de SSH à l'échelle nationale (simulations 10840 cas-types) et dans le réseau d'essais du projet.

Sur la base des valeurs moyennes par essai relevées sur les essais multilocaux (fig 20), on observe des différences nulles pour le rendement et le $\delta^{13}C$ entre les groupes de SSH A et B ; les groupes C et surtout E semblent se différencier plus nettement (rendement plus faible, $\delta^{13}C$ plus élevé).

Groupes SSH	Nombre d'essais (réseau multilocal)	DH moyen +/- ET (mm)	Rdt moyen +/- ET (q/ha)	$\delta^{13}C$ moyen +/- ET (‰)
A	10	5 +/- 16	95.5 +/- 10.8	-27.4 +/- 0.9
B	14	32 +/- 24	98.7 +/- 10.3	-27.4 +/- 0.4
C	6	132 +/- 18	86.5 +/- 15.9	-26.6 +/- 0.5
D	1	155	54	-24.4
E	4	213 +/- 52	69.2 +/- 13.1	-25.4 +/- 0.9

Fig 20 : Niveaux de rendement, déficit hydrique et $\delta^{13}C$ moyens observés dans les essais multilocaux, en fonction de leur rattachement aux différents groupes de SSH.

La méthodologie de segmentation des SSH testée ici permet donc bien de nuancer la qualification des « sécheresses », malgré des doutes sur l'interprétation de l'indicateur utilisé (ratio ETR/ETM à différents stades, sans pondération de stades éventuellement plus sensibles) ou sur la méthode de classification. Elle met en avant différents profils d'alimentation hydrique, que l'on a pu retrouver dans le réseau d'essais. Néanmoins, la force de cette méthode sur les jeux de données utilisés dans ce projet est de faire ressortir deux groupes de SSH présentant les mêmes niveaux de déficit hydrique (groupes C et D), représentant respectivement un stress précoce progressivement adouci en fin de cycle, et un stress un peu plus tardif et croissant. Il est possible que les parades physiologiques pertinentes pour faire face à ces deux SSH soient différentes, mais elles n'ont pas pu être mises en évidence au cours de ce projet, notamment à cause d'un manque de représentation du groupe D dans le réseau multilocal.

4. Conclusions

Le projet a permis de réunir un jeu de données conséquent, représentant à la fois une large gamme de conditions de croissance, un nombre élevé de variétés et des informations phénotypiques nouvelles.

La tolérance variétale à la sécheresse, évaluée comme la pente du rendement de la variété en fonction du déficit hydrique, présente dans le réseau d'essais une diversité génétique faible (ou difficile à mettre en évidence précisément). Certaines de ces variétés extrêmes en terme de réponse à la sécheresse sont également relativement atypiques dans le panel variétal testé : anciennes, à rendement modeste, et relativement instables. Par ailleurs, aucune corrélation linéaire significative n'a pu être mise en évidence entre cette tolérance variétale et les différents traits physiologiques mesurés.

Les analyses faites sur les essais du Magneraud (conditions semi-contrôlées) semblent confirmer les résultats : des variétés commerciales fortement développées ne se distinguent pas en terme de réponse à la sécheresse, malgré des différences initiales en consommation en eau, efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau ($\delta^{13}\text{C}$), maintien de surface verte, équilibre entre composantes de rendement. L'indice de récolte reste discriminant entre variétés, et permet une conversion intéressante de la biomasse en grain dans les scénarios de stress testés.

Les travaux d'identification de scénarios de stress hydrique (SSH) ont permis de distinguer (et de pondérer) les natures de stress rencontrées en France ; ces simulations pourraient aisément être étendues à d'autres zones ou à du climat prospectif (changement climatique) sous réserve de données d'entrées fiables. Néanmoins, le lien entre SSH et caractères d'intérêt n'a pas pu être mis en évidence au cours de ce projet.

D'un point de vue méthodologie, le projet a permis de mettre en œuvre certains indicateurs cités pour caractériser les variétés, notamment dans un contexte de tolérance à la sécheresse :

- Caractérisation du milieu : la démarche de prospection des sites d'essais à la tarière + description du sol à l'aide d'un profil pédologique (assorti à un ensemble de mesures physique et/ou le rattachement à un référentiel) permet de mettre en œuvre un bilan hydrique a priori (description du déficit hydrique et de la cinétique de stress). Néanmoins, certains essais ont pu illustrer les limites de la méthode, en particulier dans des milieux à remontée capillaire. Dans ces situations, l'accès à un indicateur plante est préférable

- $\delta^{13}\text{C}$ grains réc a été mise en œuvre avec 2 finalités :

- la caractérisation des conditions de croissance, révélée sur des témoins. Les résultats se sont avérés plutôt satisfaisants : relativement précis, sans besoin de mesures ou échantillonnage spécifiques, non concernés par un risque d'interaction G*E, mais une interprétation « en relatif » entre essais.
 - La différenciation de variétés. L'indicateur étant très peu sujet à des interactions G*E (hors gros effets de phénologie), il est relativement stable. Par contre, il est difficile d'associer un classement variétal pour le $\delta^{13}\text{C}$ et une tolérance à la sécheresse dans nos conditions d'essais. Il existe une corrélation négative entre $\delta^{13}\text{C}$ et le rendement : les variétés peu efficaces seraient donc plus performantes en tendance.
- Le suivi de la canopée (proxi d'indice foliaire à floraison, retard de sénescence, indice foliaire vert intégré) a été mis en œuvre avec succès à l'aide de photos numériques verticales. Il apparaît corrélé positivement au rendement, et négativement à la tolérance au stress hydrique. Les effets de précocité interviennent également à la marge. Cet indicateur nécessite un suivi régulier du couvert pendant le remplissage, mais peut vraisemblablement être modernisé ou automatisé (capteur porté sur drone, chaîne de traitement intégrée).
- L'imagerie thermique est apparue difficile à mettre en œuvre : les conditions idéales de mesures (absence de vent, ensoleillement stable pendant plusieurs heures) sont rarement rencontrées sous nos latitudes à un moment où les stress apparaissent le plus souvent (début remplissage). De plus, l'apparition de sénescence liée à l'âge des plantes pose des difficultés d'interprétation sur une gamme variétale étendue.

Références bibliographiques

- Angus JF, van Herwaarden AF.** 2001. Increasing Water Use and Water Use Efficiency in Dryland Wheat. *Agronomy Journal* 93: 290-298.
- Araus JL, Salfer GA, Reynolds MP, Royo C.** 2002. Plant Breeding and Drought in C-3 Cereals: What Should We Breed For? *Annals of Botany* 89: 925-940.
- Araus JL, Slafer GA, Royo C, Serret MD.** 2008. Breeding for Yield Potential and Stress Adaptation in Cereals. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27: 377-412.
- 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.
- Blum A.** 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112: 119-123.
- Chapman S, Cooper M, Podlich D, Hammer G.** 2003. Evaluating Plant Breeding Strategies by Simulating Gene Action and Dryland Environment Effects. 95: 99-113.
- Chenu K, Cooper M, Hammer GL, Mathews KL, Dreccer MF, Chapman SC.** 2011. Environment characterization as an aid to wheat improvement: interpreting genotype*environment interactions by modelling water-deficit patterns in North-Eastern Australia. *Journal of Experimental Botany* 62: 1743-1755.
- Chenu K, Deihimfard R, Chapman SC.** 2013. Large-scale characterization of drought pattern: a continent-wide modelling approach applied to the Australian wheatbelt - spatial and temporal trends. *New Phytologist* 198: 801-820.
- Christopher JT, Christopher MJ, Borrell AK, Fletcher S, Chenu K.** 2016. Stay-green traits to improve wheat adaptation in well-watered and water-limited environments. *Journal of Experimental Botany* 67: 5159-5172.
- Dodd IC, Whalley WR, Ober ES, Parry MAJ.** 2011. Genetic and management approaches to boost UK wheat yields by ameliorating water deficits. *Journal of Experimental Botany* 62: 5241-5248.
- Farquhar GD, Richards RA.** 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian journal of plant physiology* 11: 539-552.
- Fischer RA, Rees D, Sayre KD, Lu ZM, Condon AG, Larque Saavedra A.** 1998. Wheat Yield Progress Associated with Higher Stomatal Conductance and Photosynthetic Rate, and Cooler Canopies. *Crop Science* 38: 1467-1475.
- Flcury D, Jefferies S, Kuchel H, Langridge P.** 2010. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany* 61: 3211-3222.
- Foulkes MJ, Scott RK, Sylvester-Bradley R.** 2001. The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: resource capture. *The Journal of Agricultural Science* 137: 1-16.
- Foulkes MJ, Scott RK, Sylvester-Bradley R.** 2002. The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: formation of grain yield. *The Journal of Agricultural Science* 138: 153-169.
- Guan YS, Serraj R, Liu SH, Xu JL, Ali J, Wang WS, Venus E, Zhu LH, Li ZK.** 2010. Simultaneously improving yield under drought stress and non-stress conditions: a case study of rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany* 61: 4145-4156.
- Heisey PW, Morris ML.** 2006. Economic impact of water-limited conditions on cereal grain production. In: Ribaut J-M, ed. *Drought adaptation in cereals*. Binghamton, NY: Food Products Press, 17-48.
- Kumar BNA, Azam-Ali SN, Snape JW, Weightman RM, Foulkes MJ.** 2011. Relationships between carbon isotope discrimination and grain yield in winter wheat under well-watered and drought conditions. 149: 257-272.
- Morgan JM, Condon AG.** 1986. Water use, grain yield and osmoregulation in wheat. *Australian journal of plant physiology* 13: 523-532.
- Ober ES, Clark CJA, Perry A.** 2010. Traits related to genotypic differences in effective water use and drought tolerance in UK winter wheat. *Aspects of Applied Biology* 105: 1222.
- Ober ES, Turner J.** 2013. Adding value to variety trial data: a performance rating for wheat varieties for dry conditions.
- Rebetzke GJ, Condon AG, Richards RA, Farquhar GD.** 2002. Selection for Reduced Carbon Isotope Discrimination Increases Aerial Biomass and Grain Yield of Rainfed Bread Wheat. *Crop Science* 42: 739-745.
- Reynolds MP, Manes Y, Izanloo A, Langridge P.** 2009. Phenotyping approaches for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Annals of Applied Biology* 155: 309-320.
- Richards RA.** 2006. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agricultural Water Management* 80: 197-211.
- Richards RA, Rebetzke GJ, Condon AG, van Herwaarden AF.** 2002. Breeding Opportunities for Increasing the Efficiency of Water Use and Crop Yield in Temperate Cereals. *Crop Science* 42: 111-121.
- Semenov MA, Martre P, Jamieson PD.** 2009. Quantifying effects of simple wheat traits on yield in water-limited environments using a modelling approach. *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 1095-1104.
- Semenov MA, Stratonovitch P.** 2013. Designing high-yielding wheat ideotypes for a changing climate. *Food and Energy Security* 2: 185-196.
- Slafer GA, Araus JL, Royo C, Del Moral LFG.** 2005. Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments. *Annals of Applied Biology* 146: 61-70.
- Tardieu F.** 2011. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *Journal of Experimental Botany* 63: 25-31.