

DUROSTRESS : Stratégie d'adaptation du blé dur aux stress hydriques et thermiques

Matthieu BOGARD¹, Delphine HOURCADE¹, Benoit PIQUEMAL², Michaël COCHARD³, Rita COSTA⁴, Pasquale De VITA⁵, Antonin GRAU⁶, Frédéric MINARD⁷

1 - ARVALIS, 110 Chemin de la côte vieille, 31450 Baziège, FRANCE

2 - ARVALIS, 579 Route de la Jaillière, la Chapelle-Saint-Sauveur, 44370 Loireauxence, FRANCE

3 - Florimond Deprez, rue de l'artisanat, 32700 Lectoure, FRANCE

4 - INIAV, Estrada de Gil Vaz, Apartado 6, PORTUGAL

5 - CREA, SS673, 71122 Foggia FG, ITALIE

6 - INRAE, Chemin de Mezouls À Bosc-Viel, 34130 Mauguio, FRANCE

7 - RAGT2n, 920 Route de la Courtade Haute, 81600 Rivières, FRANCE

**Coordinateurs du projet : Matthieu BOGARD, m.bogard@arvalis.fr - Delphine HOURCADE, d.hourcade@arvalis.fr*

INTRODUCTION

Il est prédit un accroissement de l'occurrence et de l'intensité des périodes de déficit hydrique et de fortes chaleurs en Europe du fait du changement climatique. Le choix de variétés adaptées aux stress thermique (fortes chaleurs) et hydrique est un des leviers utilisables pour maintenir le potentiel agronomique des céréales comme le blé dur. Se mettre en capacité d'identifier ce type de ressources nécessite de caractériser la variabilité génétique disponible et d'identifier les caractères associés à la tolérance à ces stress. Les objectifs du projet étaient :

- De caractériser la réponse d'un panel de variétés et de lignées de sélection au stress hydrique et à la canicule en conditions agronomiques et en conditions contrôlées.
- De rechercher des caractères associés à la tolérance à ces stress.
- De tester des outils (modèles de prédiction génomique, modèle de culture) permettant de caractériser les variétés pour leur tolérance aux stress.

L'action 1 du projet a consisté à évaluer la variabilité de réponses au stress d'un set de génotypes d'origine génétique diverses (élites, sélection française et européenne) par la mise en place d'un réseau d'essais (France et Europe du Sud) en conditions irriguée et pluviale afin d'acquérir une large gamme de traits agronomiques au niveau plante et racines par notations manuelles et capteurs dans des conditions pédoclimatiques contrastées. La dynamique et l'intensité des stress hydriques et thermiques ont été caractérisées afin d'établir une classification des différents essais selon les scénarios de stress rencontrés dans le réseau.

L'action 2 a exploité les données acquises précédemment pour le développement et la validation d'un outil d'idéotypage du comportement des variétés à l'aide du modèle de culture CHN afin d'identifier les grands types d'adaptation aux stress au niveau phénologique et agronomique. Un travail sur l'analyse de la dynamique d'évolution de la surface foliaire et en particulier de la sénescence post-floraison et son association à la tolérance aux stress a été conduit à partir des données de l'action 1.

L'action 3 avait pour but la valorisation de données phénotypiques et génotypiques existantes sur un

panel de diversité génétique évalué dans le cadre d'un précédent projet (FSOV GPDur) par des approches de génétique d'association et de sélection génomique pour des variables liées à la plasticité du rendement et de ces composantes. L'objectif de ce travail était d'évaluer les capacités prédictives des modèles calibrés avec les données GPDur sur les données du projet DUROSTRESS.

Le projet a été conduit dans le cadre d'un partenariat rassemblant deux sélectionneurs français (RAGT, Florimond-Deprez), un sélectionneur Portugais (INIAV), le CREA en Italie, l'INRAE et Arvalis.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

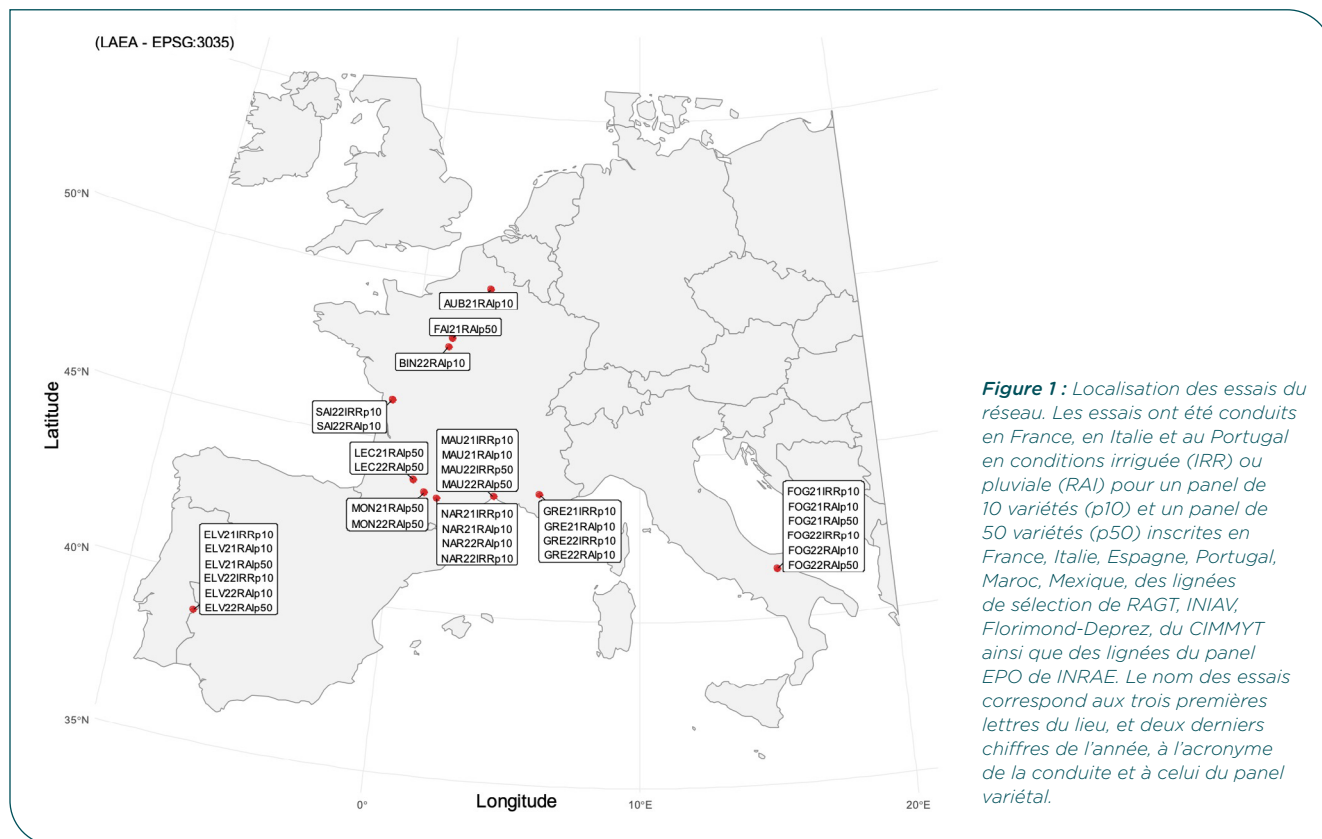
► Caractérisation phénotypique

Un panel de 53 variétés (« panel 50 ») constitué de 32 variétés inscrites en France, Italie, Espagne, Maroc et Portugal, six lignées EPO fournies par INRAE, neuf lignées fournies par INIAV, quatre lignées fournies par Florimond-Deprez, une lignée fournie par RAGT et une lignée CIMMYT a été testé dans le projet (Tableau 1). Ce panel a été testé dans 11 essais en France, Italie et Portugal en condition pluviale (Figure 1). Un essai réalisé à MAUGUIO en 2022 comprenait deux modalités d'irrigation (Irriguée *versus* pluviale). Les caractères mesurés sur ce panel comprenaient la densité de plantes sortie hiver, le rendement en grains, le poids de mille grains, le poids spécifique, la teneur en protéines des grains, la date d'épiaison, la hauteur de plante à floraison ainsi que des mesures d'opportunité si présence de verse ou de maladies. Dans chaque essai, des modèles linéaires mixtes adaptés au design expérimental (blocs complets randomisés ou alpha-lattice) ont été utilisés afin de calculer des BLUES pour chaque variété avec le package *lme4* puis des moyennes ajustées avec le package *emmeans* dans R.

Un ensemble de 10 variétés (« panel 10 ») recoupant partiellement le panel 50 (à l'exception de NADIF et SVEVO) ont été testées dans des essais à deux modalités d'irrigation. Ce panel a été testé dans 22 essais (combinaisons lieu × année × conduite) en France, Italie et Portugal (Figure 1). La modalité pluviale de l'essai réalisé à MAUGUIO en 2021 a été détruite à la suite d'un orage et a donc été écartée réduisant ainsi le nombre d'essais à 21. La caractérisation phénotypique

Genotype.id	Type	Code.obtenteur	Breeder	Country	Panel 10	Panel 50
ANTALIS	Registered cultivar		Limagrain	2013 (IT)	X	X
ANVERGUR	Registered cultivar	SD 81516 B	RAGT	2013 (FR)	X	X
ATOUDUR	Registered cultivar	S5 F 79	Serasem	2011 (FR)		X
CELTA	Registered cultivar		INIAV	Portugal		X
CHAM1	Registered cultivar		ICARDA	1988 (JOR), 1984 (SYR), 1987 (SAU), 1990 (TUR)		X
CIMMYT 41	Breeding line		CIMMYT	Mexique		X
CLAUDIO	Registered cultivar	H 201	Semences de France	1998(ID)	X	X
EL4X_035	Breeding line EPO		INRAe	France		X
EL4X 120	Breeding line EPO		INRAe	France		X
EL4X 427	Breeding line EPO		INRAe	France		X
EL4X_428	Breeding line EPO		INRAe	France		X
EL4X_464	Breeding line EPO		INRAe	France		X
EL4X 504	Breeding line EPO		INRAe	France		X
FADO	Registered cultivar		INIAV	Portugal	X	X
JAMILOU	Breeding line	FDN16DW0729	Florimond Desprez	Espagne/Maroc		X
FDN16DW0758	Breeding line	FDN16DW0758	Florimond Desprez	Espagne/Maroc		X
VERTIGO	Breeding line	FDN17DWO765	Florimond Desprez	Espagne/Maroc		X
FURIO CAMILLO	Breeding line		Florimond Desprez	Espagne/Maroc		X
ICAVERVE	Registered cultivar		ICARDA	Maroc		X
IRIDE	Registered cultivar		Sem Partners	1996 (IT)		X
KANAKIS	Registered cultivar	01 DSM 25	Florimond Desprez	2008 (IT)		X
MAESTA	Registered cultivar		CGS	(IT)		X
MARCO AURELIO	Registered cultivar	508 GD 04/277	Sem Partners	2011 (IT)		X
MIRADOUX	Registered cultivar	BD 95145	Florimond Desprez	2007 (FR)		X
MONASTIR	Registered cultivar	02 DSM 12	RAGT	2009 (IT)		X
NADIF	Registered cultivar		CREA	(IT)	X	
NOBILIS	Registered cultivar	08 D 2450	LG	2014 (FR)		X
PLATONE	Registered cultivar	D20	Sem Partners	2016 (IT)		X
PT27_4.20	Breeding line		INIAV	Portugal		X
PT39_11_20	Breeding line		INIAV	Portugal		X
PT39_18.20	Breeding line		INIAV	Portugal		X
PT39_3_20	Breeding line		INIAV	Portugal		X
PT40 1 20	Breeding line		INIAV	Portugal		X
PT40 3 20	Breeding line		INIAV	Portugal		X
PT40_6 20	Breeding line		INIAV	Portugal		X
RD15436	Breeding line	RD15436	RAGT	Italy		X
RELIEF	Registered cultivar	CCB 10 D 598	Syngenta	2014 (FR).	X	X
RGT AVENTADUR	Registered cultivar	RD 11.142	RAGT	2016 (IT)		X
RGT BRIKODUR	Registered cultivar		RAGT	Italy		X
RGT ESTEDUR	Registered cultivar	RD 16411	RAGT	Italy		X
RGT FESTADUR	Registered cultivar	RD 16421	RAGT	Italy		X
RGT LEONDUR	Registered cultivar		RAGT	Italy		X
RGT SACRADUR	Registered cultivar	RD 16433	RAGT	Italy		X
RGT VOILUR	Registered cultivar	RD 10009	RAGT	2016 (FR)		X
SANTUR	Registered cultivar	D71116B	RAGT	2012 (IT)		X
SARAGOLLA	Registered cultivar		KWS Momont? SYNGENTA	Italy		X
SCULPTUR	Registered cultivar	RABD 03 G 8	RAGT	2008 (FR)	X	X
SEMIDOU	Registered cultivar		Florimond Desprez	Espagne/Maroc		X
SIMETO	Registered cultivar	D 90200	Syngenta	1998(I)		X
SVEVO	Registered cultivar		Società produttori sementi Bologna	1996 (IT)	X	
TE1203	Breeding line		INIAV	Portugal	X	X
TE1401	Breeding line		INIAV	Portugal	X	X
TIREX	Registered cultivar		APSOV	2007 (IT)		X
VADIO	Registered cultivar		INIAV	Portugal		X
ZAGHARIN2	Registered cultivar		ICARDA	Maroc		X

Tableau 1 : Liste variétale du « panel 10 » et du « panel 50 » utilisés durant le projet FSOV DUROSTRESS. Le nom de la variété, le type de matériel, le code obtenteur, l'obtenteur, le pays d'origine et la présence dans le panel10 et/ou le panel50 sont indiqués.



de ce panel comprenait des mesures de densité de plantes sortie hiver, rendement en grains, poids de mille grains, poids spécifique, teneur en protéines des grains, date des stades épi à 1cm et épiaison, hauteur de plante à floraison, biomasse et teneur en azote à floraison et à maturité ainsi que des mesures d'opportunité si présence de verse ou de maladies. En plus de cela, des outils de phénotypage par capteurs (phénomobile, drone, perche Litéral, greenseeker, mini-rhizotrons) ont été déployés sur ces essais à différentes dates au cours du cycle. Dans chaque essai, des modèles linéaires mixtes adaptés au design expérimental (blocs complets randomisés, alpha-lattice, split-plot, alpha plan) ont été utilisés afin de calculer des BLUEs pour chaque variété avec le package *lme4* puis des moyennes ajustées avec le package *emmeans* dans R.

► Caractérisation environnementale

Pour chaque essai du panel 10 et du panel 50, les informations relatives à la conduite culturale (date de semis, de récolte, date et volumes d'irrigation, de fertilisants azotés) ont été collectées. Les données météorologiques de station proches des essais ont été extraites. Une caractérisation du sol a été effectuée (informations de texture, profondeur d'enracinement estimée). Des tensiomètres ont été installés dans les essais afin de piloter l'irrigation. Les apports en fertilisation azoté ont été réalisés de manière à couvrir les besoins des cultures à l'optimum et une protection contre les maladies a été appliquée de sorte qu'il n'est pas attendu de stress liés à l'azote ou à des facteurs biotiques. L'ensemble de ces informations a permis de réaliser une caractérisation environnementale et de classer les essais selon la dynamique de stress hydrique et forte température apparue dans le réseau.

La dynamique de stress hydrique dans chaque essai a été estimée par simulation d'un bilan hydrique journalier à l'aide du modèle de culture CHN. Ce modèle permet de calculer un indice de stress hydrique journalier qui varie entre un (absence de stress) et zéro (stress maximal empêchant l'augmentation de la surface foliaire) en fonction de l'état de la réserve en eau du sol selon un modèle non linéaire.

La dynamique de stress thermique dans chaque essai a été estimée par le calcul de « killing degree days » (KDD) (Butler and Huybers, 2015). Les KDD ont été modifiés selon le niveau de stress hydrique de manière à refléter le fait qu'une augmentation des besoins en eau du fait de la température n'a pas le même impact selon l'état de la réserve en eau du sol :

$$\text{cumKDD-FhLAI} = \begin{cases} \text{cum}(T_{\max} - 30) & \text{if } T_{\max} \geq 30 \text{ if FhLAI} < 0.9 \\ \text{cum}(T_{\max} - 33) & \text{if } T_{\max} \geq 33 \text{ if FhLAI} \geq 0.9 \end{cases}$$

Avec $T_{\max}$ la température maximale journalière et FhLAI la valeur journalière du frein hydrique sur le LAI simulé par CHN. Pour chaque type de stress les essais ont été regroupés en utilisant un algorithme de type *k-means*.

► Caractérisation des stress hydriques par analyse isotopique du carbone

L'air atmosphérique contient deux isotopes du carbone, l'un majoritaire (le ^{12}C) et l'autre minoritaire (le ^{13}C). La photosynthèse conduit à une assimilation préférentielle du ^{12}C et donc à une discrimination du ^{13}C en particulier chez les plantes en C_3 . Il a été démontré qu'en présence de stress hydrique, du fait d'une conductance stomatique plus faible, cette discrimination du ^{13}C est réduite augmentant ainsi le ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (Farquhar *et al.* 1989). Des grains de 5 à 10 variétés ont été collectés

dans 16 essais du réseau DUROSTRESS. Une analyse du ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ a été réalisée en prestation de service par un laboratoire externe afin d'évaluer le niveau de stress hydrique dans les essais.

► **Caractérisation de la dynamique de croissance racinaire**

Dans les essais du panel 10 réalisés à Gréoux-les-Bains en 2021 et 2022 en conditions irriguée et pluviale, un mini-rhizotron a été mis en place dans une parcelle de chaque variété dans deux blocs afin de suivre de manière non-destructive la dynamique de la mise en place des racines à différentes profondeurs. Ce dispositif consiste en des tubes PVC transparents enfoncés dans le sol à 45° entre les rangs dans lesquels il est possible d'introduire une caméra pour effectuer des prises d'images entre 10 et 80cm de profondeur tous les 20cm environ à différentes dates au cours de la culture (<https://www.youtube.com/watch?v=O8GZOHfoTMs>). Les images RGB obtenues ont été analysées avec le logiciel ADMIRAL et la variable RLD (Root Length Density, mm.cm^{-2}) qui représente la longueur totale des racines en fonction de la surface de sol a été calculée.

Deux approches d'analyse des données recueillies par mini-rhizotron ont été testées. Dans les deux cas, elles font intervenir le calcul d'AUC (mm.jour.cm^{-2}) à chaque date d'acquisition des images. Ce calcul a été réalisé pour les images acquises entre -40 et -80cm de profondeur afin d'éviter l'horizon superficiel pour lequel les données peuvent être biaisées avec ce type de système. La première approche consistait à rechercher les corrélations entre les AUC, le rendement et ses composantes et la date d'épiaison dans chaque essai. La seconde approche consistait à calculer pour chaque lieu $\times$ année un écart d'AUC entre la condition irriguée et la condition pluviale. Les corrélations entre écarts de rendement ou de ses composantes (indicateurs de tolérance au stress hydrique) et écarts d'AUC aux différentes dates ont ensuite été calculées.

► **Phénotypage en conditions contrôlées pour le stress thermique**

Une expérimentation en conditions contrôlées a été réalisée en serre sur la station Arvalis de Montardon afin d'évaluer la réponse des variétés du panel 10 à un stress thermique après floraison. Le dispositif était inspiré de travaux précédents sur blé tendre réalisés dans le cadre du projet FSOV HEATWHEAT. Il consistait à cultiver les variétés selon deux modalités : une modalité NS (« no stress ») et une modalité HS (« heat stress »). L'ensemble des variétés en modalité NS ont été cultivées dans une serre avec des températures de consignes de 21°C en phase diurne et 15°C en phase nocturne. En parallèle, les variétés de la modalité HS ont été cultivées avec des températures de consignes de 21°C en phase diurne et 15°C en phase nocturne jusqu'à floraison +7jours (idem modalité NS) puis elles ont été transférées durant 7 jours dans un compartiment de la serre avec des températures de consignes de 31°C en phase diurne et 23°C en phase nocturne. A l'issue de cette période, les plantes ont été transférées à nouveau dans le compartiment avec des températures de consignes de 21°C en phase diurne et 15°C en phase nocturne. Il est attendu que ce traitement conduise à une diminution du poids de mille grains sans affecter le

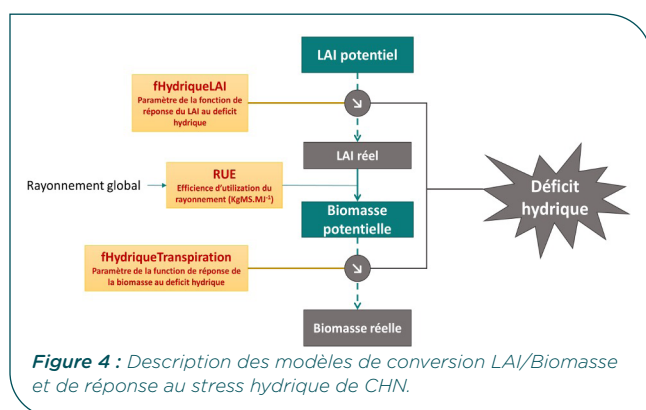
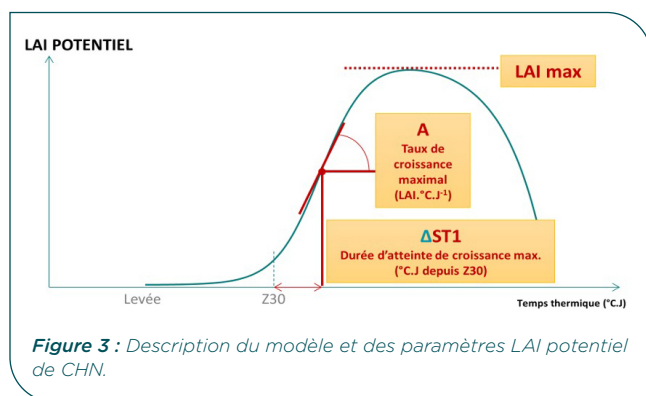
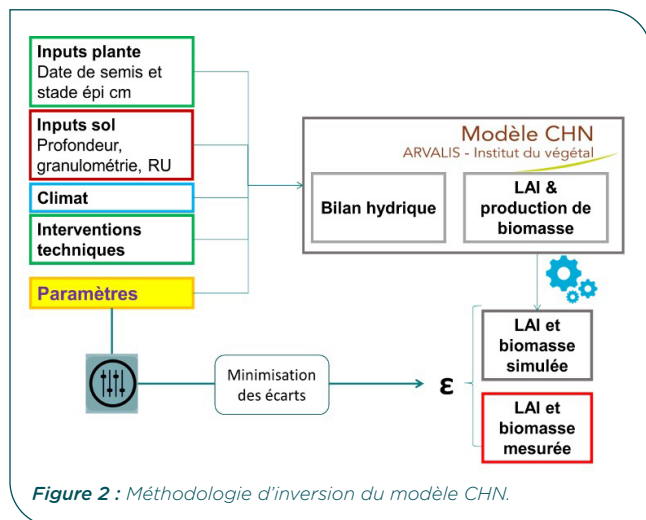
nombre de grains par épi (Prasad and Djanaguiraman, 2014). Pour chaque variété, 13 plantes ont été mises en place dans des pots de 16L contenant du terreau et constituant une unité expérimentale. Pour chaque modalité du facteur température (NS/HS), quatre pots de 16L ont été mis en place représentant quatre répétitions par modalité et un total de 80 unités expérimentales. Le design expérimental était arrangé selon un alpha plan latinisé. Les mesures suivantes ont été réalisées : date d'épiaison et de floraison (anthèse) moyenne à l'échelle de chaque unité expérimentale, suivi visuel de la sénescence tous les 3 à 5 jours sur l'antépénultième feuille sur trois plantes par unité expérimentale, fluorescence de la chlorophylle sur la feuille drapeau de trois plantes par unité expérimentale à floraison +1 jour (soit avant le transfert sous fortes températures pour les pots de la condition HS) puis à floraison +300°Cj jours (soit la veille du rapatriement des plantes en condition standard pour les pots de la condition HS) à l'aide du pocket PEA après adaptation à l'obscurité afin de déterminer le rapport Fv/Fm, prélèvement d'épis à floraison +100°C jours, +450°C jours et +750°C jours sur la talle primaire de quatre plantes par unité expérimentale. Lors de cet essai, les plantes de la variété SVEVO montraient une extrusion des anthères extrêmement réduite rendant très difficile de mesurer la date d'anthèse. Cette variété a donc finalement été écartée.

► **Caractérisation de la tolérance au stress hydrique par inversion d'un modèle de culture**

L'inversion d'un modèle de culture à l'aide de données de phénotypage devrait permettre d'estimer des variables caractérisant le fonctionnement du couvert qui ne sont pas mesurables directement. Les enjeux associés à ce type de méthode sont de compléter les traits utilisés en sélection variétale, de contribuer aux services de conseil en choix variétal et de permettre le paramétrage variétal des modèles de culture. Cette démarche a été appliquée au modèle de culture CHN.

Cette démarche préalablement développée sur des données indépendantes (Piquemal *et al.* 2018) a été appliquée dans le projet à cinq variétés du panel 10 pour lesquelles l'ensemble des données nécessaires au paramétrage étaient disponibles dans tous les essais (caractérisation fine du sol de chaque essai, dates du stade épi 1cm, mesures de l'indice foliaire vert (LAI) répétées à plusieurs dates tout au long du cycle de développement, et mesures de biomasse aérienne à proximité du stade floraison). L'inversion du modèle CHN consistait à ajuster les paramètres de CHN par variété et par essai de façon à minimiser les écarts entre les valeurs de LAI et de biomasse aérienne prédites et celles mesurées (Figure 2). Les paramètres ajustés sont alors considérés comme des traits variétaux présentant l'intérêt d'être interprétables d'un point de vue écophysologique et apportant une information sur le comportement des variétés complémentaire aux variables mesurées directement.

Les paramètres obtenus par inversion peuvent être classés suivant deux axes : le type de variable contrôlée (LAI ou biomasse aérienne), et le type de processus (atteinte du potentiel versus adaptation au stress hydrique). CHN simule une croissance journalière potentielle du LAI en fonction du temps thermique et



de plusieurs paramètres ($\Delta ST1$, A et LAI_{max} ; Figure 3). En situation de stress hydrique, la croissance de LAI potentiel est réduite. L'intensité de cette réduction dépend d'un paramètre qui contrôle une fonction de réponse au déficit hydrique. En résulte une croissance de LAI « réel », c'est-à-dire réduite à cause du stress hydrique (Figure 4). Le LAI réel intercepte le rayonnement qui est ensuite convertit en biomasse potentielle via le paramètre multiplicateur **RUE** (radiation use efficiency, $KgMS.Ha^{-1}.MJ^{-1}$). En situation de stress hydrique, la production de biomasse potentielle est également réduite via un paramètre spécifique à cette variable qui contrôle une fonction de réponse au déficit hydrique. Il en résulte alors la biomasse dite « réelle » (Figure 4). Les paramètres énoncés précédemment ont été ajustés par microparcelle dans un sous-ensemble de cinq essais du panel 10. Néanmoins, les paramètres de réponse au stress hydrique n'ont pu être estimés

que dans quatre essais du fait de l'absence de modalité stressé dans un essai. La qualité d'ajustement du modèle aux mesures de LAI et biomasse a été validée en contrôlant la RMSE pour chacune de ces variables.

La précision des paramètres ajustés a été étudiée à l'aide d'une analyse de la variance :

$$Y \sim \text{Variété} + \text{bloc} + \varepsilon$$

La variable à expliquer étant un paramètre obtenu par inversion du modèle CHN, le facteur « variété » ($n=5$) et le facteur « bloc » ($n=3$) ont servi de variables explicatives. La conduite hydrique n'est pas une variable explicative dans ce modèle, car ce dernier a été mis en œuvre par modalité hydrique. En effet, les paramètres du LAI potentiel et de la biomasse potentielle ont été estimés à l'aide des mesures de LAI et de biomasse obtenus sur la modalité irriguée, tandis que les paramètres de réponse au stress hydrique ont été estimés séparément et dans un second temps à l'aide des données obtenus sur la modalité stressée en eau.

La stabilité des paramètres estimés par inversion dans différents environnements a été évaluée par une analyse de variance à l'aide du modèle mixte :

$$Y \sim \text{Variété} + (1 | \text{Essai}) + \varepsilon$$

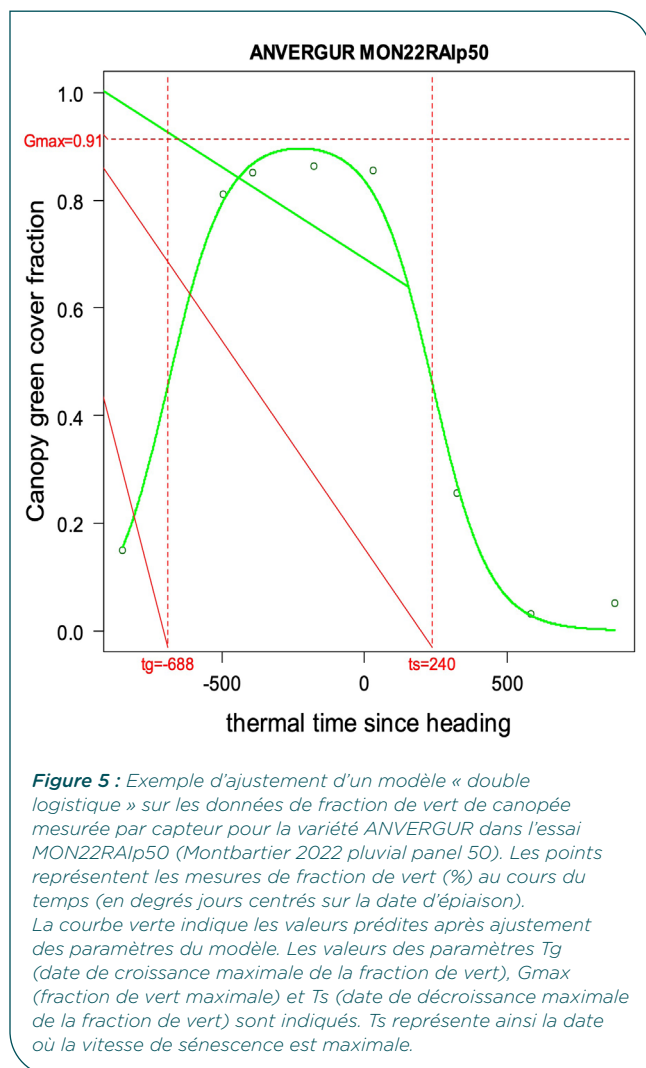
L'inversion du modèle CHN a ici été effectuée en utilisant les moyennes ajustées par variété de LAI et de biomasse au sein de chaque essai. Il est à noter que seuls quatre essais ont pu être utilisés car les moyennes ajustées de LAI n'ont pas pu être calculées dans un essai (ELV21). La variable à expliquer était un paramètre obtenu par inversion du modèle CHN. Le facteur « essai » était à effet aléatoire tandis que le facteur « variété » était à effet fixe.

Enfin, une étude visant à évaluer l'intérêt d'utiliser CHN avec des paramètres ajustés par variété par rapport à des paramètres ajustés pour l'espèce afin de réaliser des prédictions dans de nouveaux environnements a été réalisée. CHN-Blé dur désigne le modèle CHN paramétré pour l'espèce blé dur. Les paramètres ont été établis à l'aide d'une base de données massive constituée d'essais menés depuis plus de 20 ans par Arvalis et comportant une diversité d'environnements et de variétés. CHN-Anvergur désigne CHN paramétré pour la variété Anvergur à l'aide des essais du panel 10 du projet DUROSTRESS. Pour ce faire, les prédictions de biomasse ont été obtenues à partir du paramétrage CHN-Blé dur et du paramétrage CHN-Anvergur pour la variété ANVERGUR sur une base de données indépendantes. Celle-ci était constituée d'un réseau d'essais permettant d'établir des courbes de réponse des variétés de blé dur à la dose d'azote. Seules les modalités ayant reçu une dose totale minimale de 100 KgN/Ha et ayant un INN mesuré au stade floraison compris entre 0.7 et 1.2 ont été retenus. Cela permet de conserver des situations non-stressées en azote, facteur qui n'a pas été pris en compte pour ajuster les paramètres du modèle CHN avec les essais DUROSTRESS. La RMSE de la biomasse a servi d'indicateur pour comparer la qualité de prédiction obtenue avec CHN-Anvergur et CHN-Blé dur.

► Impact de la dynamique de sénescence sur la tolérance au stress hydrique

Une analyse des données a été conduite afin d'évaluer si la dynamique de sénescence était associée à la

tolérance au stress. L'hypothèse sous-jacente était que les variétés capables de maintenir leur surface foliaire verte (« stay-green ») en conditions de stress hydrique (via un meilleur accès à l'eau ou une réduction de la transpiration) étaient associées à une meilleure tolérance au stress. Ce caractère physiologique a par ailleurs déjà été identifié chez d'autres espèces comme le maïs, le sorgho ou le blé tendre comme étant associé à la tolérance au stress hydrique. Deux approches ont été conduites. La première consistait à calculer l'écart de rendement et les écarts d'AUC pour la dynamique de sénescence à l'aide des mesures de fraction de vert de la canopée entre les modalités « irrigué » et « pluvial » d'un même essai. Les corrélations entre écarts de rendement et écarts de sénescence ont été calculées. Il était donc attendu une corrélation positive entre écarts d'AUC pour la dynamique de sénescence et pertes de rendement entre les conditions « irrigué » et « pluvial » (c-à-d que les variétés présentant une faible différence d'AUC pour la dynamique de sénescence entre les deux conditions étaient celles qui perdaient le moins de rendement). La seconde approche a consisté à ajuster un modèle « double logistique » décrivant l'évolution de la fraction de vert de chaque variété dans chaque essai sur l'ensemble du cycle cultural (Figure 5). Les paramètres du modèle ont été extraits et les corrélations entre les paramètres et le rendement et ses composantes ont été calculées.



► Synthèse bibliographique et analyse de gènes candidats

Une revue bibliographique a été réalisée afin de lister des QTLs associés à la tolérance au stress chez le blé dur à partir de 3 reviews d'environ 40 références. Une liste de gènes de tolérance aux stress hydrique et thermique caractérisés et clonés chez le blé tendre, le blé dur ou le riz a été établie à partir de deux reviews rassemblant environ 50 références. Les séquences ont été blastées sur le génome de référence du blé dur SVEVO afin de les cartographier. Enfin, une liste de gènes annotés « High confidence » sur le génome de référence SVEVO a été établie selon leur fonction en lien avec le stress hydrique (mot clé « water deprivation »).

► Génétique d'association et prédiction génomique

Des travaux de génétique d'association et de prédiction génomique ont été réalisés à l'aide des données du projet FSOV GPDUR. Dans ce projet, un panel de 238 variétés issues de trois groupes génétiques (51 variétés inscrites en France, 77 ressources génétiques fournies par l'Université de Bologne et 110 lignées de la population EPO fournies par l'INRAE) a été testé dans 10 essais en France et en Italie en 2028 et 2019 en conditions irriguées et pluviales. Ce panel a été génotypé à l'aide de la puce TaBW280K et environ 100 000 marqueurs génétiques ont été retenus après contrôle qualité pour le calcul d'une matrice d'apparentement et pour les analyses de GWAS. Les données agronomiques et celles issues de phénotypage par capteurs ont été préalablement analysées par GWAS dans le cadre de GPDUR. Nous nous sommes concentrés ici sur l'analyse des pentes des « normes de réaction » selon la méthode de Finlay & Wilkinson (1963) pour le rendement en grains, le poids de mille grains et le nombre de grains par mètre carré. Des modèles de sélection génomique ont été calibrés pour le rendement en grains, le nombre de grains par mètre carré, le poids de mille grains et les pentes des normes de réaction correspondantes. Les capacités prédictives de ces modèles ont été testées sur les données du projet DUROSTRESS comprenant des variétés indépendantes testées dans de nouveaux environnements.

► RÉSULTATS

► Caractérisation phénotypique

Les rendements en grains du panel 50 mesurés dans les différents essais variaient de 9.6 à 97.8 quintaux par hectare avec une grande disparité selon les essais (Figure 6). Les rendements obtenus dans les essais menés au Portugal en 2021 et 2022 (ELV21RAI et ELV22RAI) étaient parmi les plus bas observés dans le réseau du panel 50. A l'inverse, les rendements en grains à FOG21RAI, FOG22RAI et MAU22IRR étaient parmi les plus élevés. Le poids de mille grains variait de 17.7 à 60.8g sur l'ensemble du réseau et les nombre de grains variaient de 3160 à 26866 grains par mètre carré. Les corrélations du rendement en grains entre essais variaient de -0.05 à 0.74 (moyenne 0.29) illustrant les fortes interactions génotype × environnement ($G \times E$) pour cette variable. A l'inverse, les corrélations pour le poids de mille grains entre essais étaient bien plus élevées avec des valeurs variant de -0.13 à 0.85 et une moyenne de 0.47.

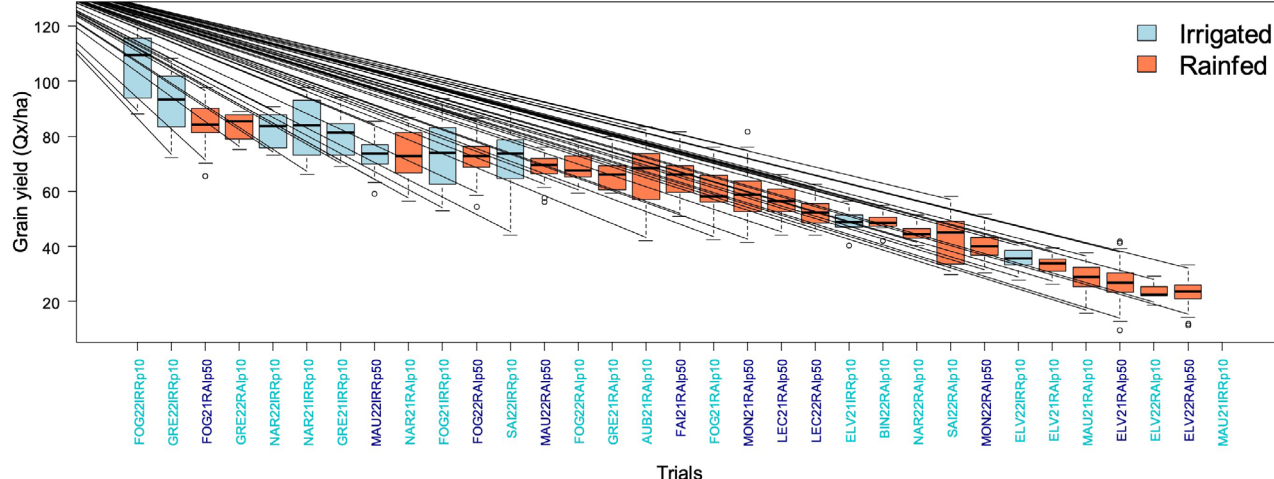


Figure 6 : Rendement en grains dans les différents essais du réseau pour le panel 10 et le panel 50. Les essais en conditions irriguées ou pluviales sont indiqués. Le nom des essais correspond aux trois premières lettres du lieu, et deux derniers chiffres de l'année, à l'acronyme de la conduite (IRR pour « irrigué » et RAI pour « pluvial ») et à celui du panel (p10 pour panel 10 et p50 pour panel 50). Les noms des essais du panel 10 sont en turquoise et les noms des essais du panel 50 sont en bleu foncé.

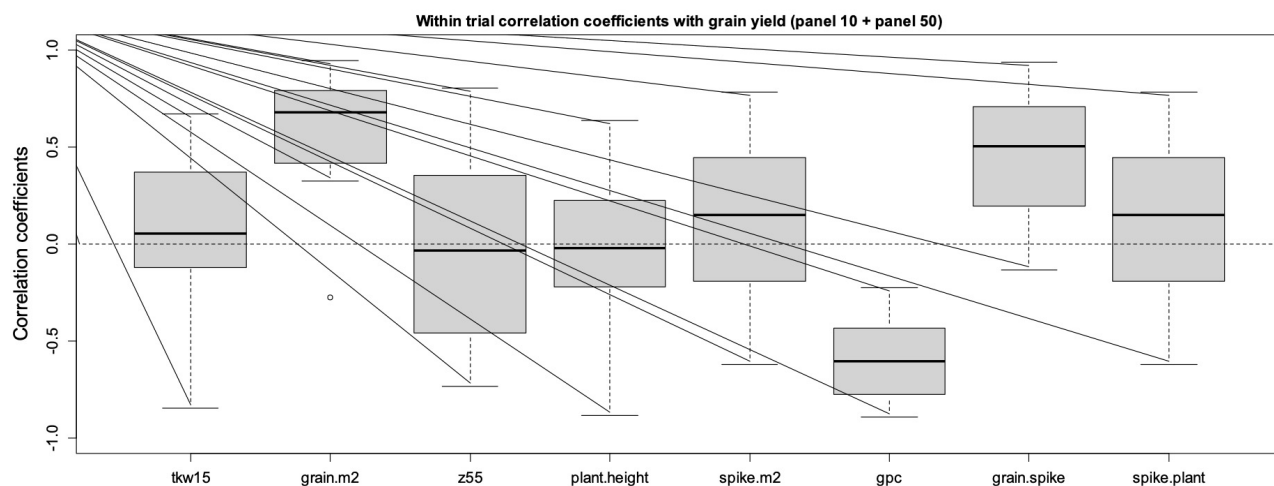


Figure 7 : Distribution des coefficients de corrélation calculés dans chaque essai du panel 10 et du panel 50 entre le rendement en grains et le poids de mille grains (tkw15), le nombre de grains par mètre carré (grain.m2), la date d'épiaison (z55), la hauteur de plante (plant.height), le nombre d'épis par mètre carré (spike.m2), la teneur en protéines des grains (gpc), le nombre de grains par épi (grain.spike) et le nombre d'épis par plante (spike.plant).

Les rendements en grains du panel 10 mesurés dans les différents essais variaient de 15.6 à 124.2 quintaux par hectare avec une grande disparité selon les essais (Figure 6). Comme attendu, pour l'ensemble des essais avec une modalité pluviale et une modalité irriguée, les rendements en grains dans la modalité pluviale étaient inférieurs à ceux de la modalité irriguée. Les rendements obtenus dans les essais menés au Portugal en 2021 et 2022 (ELV21RAI et ELV22RAI) et à MAUGUIO en 2021 (MAU21RAI) étaient parmi les plus bas observés dans le réseau. A l'inverse, les rendements en grains à FOGGIA 2022 en condition irriguée étaient particulièrement élevés avec une différence très importante entre la condition pluviale et la condition irriguée. La moyenne pour les modalités irriguées et pluviales étaient respectivement de 75 et 53 quintaux par hectare. Une analyse de variance a confirmé des effets significatifs pour les facteurs variétés, lieu et conduite avec des pourcentages de variances expliquées respectivement

estimés à 3, 57 et 16%. L'effet année en revanche est apparu non significatif (moyenne 2021 et 2022 respectivement égales à 61 et 64 quintaux par hectare). Les corrélations du rendement en grains entre essais variaient de -0.66 à 0.96 illustrant les fortes interactions GxE pour cette variable (Figure 7). A l'inverse, les corrélations pour le poids de mille grains entre essais étaient bien plus élevées avec des valeurs variant de 0.46 à 0.99 (Figure 8). Ces résultats sont en accord avec ce qui a été observé sur le panel 50. Pour chaque essai du panel 10 et du panel 50, les corrélations entre le rendement et ses composantes ainsi qu'avec la hauteur et la date d'épiaison ont été calculés (Figure 7). Les résultats font apparaître des corrélations positives avec le nombre de grains par mètre carré (moyenne 0.61), le nombre d'épis par mètre carré (moyenne 0.13), le nombre de grains par épi (moyenne 0.46) et des corrélations négatives avec la teneur en protéines (moyenne -0.59) et une moyenne

des corrélations avec le poids de mille grains de 0.05. Ceci indique que le nombre de grains est la variable la plus explicative du rendement en grains. On peut noter de grandes variations dans les corrélations entre rendement en grains et date d'épiaison en fonction des essais (Figure 7). Ainsi, les corrélations avec la précocité pouvaient être négatives ou positives selon les essais (r variant de -0.73 à 0.80). Ceci peut éventuellement s'expliquer par des différences de qualité d'environnement en lien avec l'apparition de stress de fin de cycle (fortes températures, déficit hydrique). De même, une forte variabilité des corrélations entre rendement en grains et poids de mille grains a été observée (-0.43 à 0.56 selon les essais).

► Caractérisation environnementale

La dynamique de l'indice de stress hydrique calculé dans les différents essais est présentée Figure 8. On observe une grande variabilité tant dans la dynamique que dans l'intensité des stress hydriques apparus dans le réseau. Dans les essais pour lesquels étaient installés des tensiomètres, ces dynamiques estimées sur la base de simulation par le modèle CHN étaient très concordantes avec les profils de tensiométrie relevés au cours de la saison sauf à Elvas site pour lequel manifestement les simulations ne correspondaient pas aux observations. Pour ce site, les paramètres de simulation ont donc été modifiés (profondeur de sol

réduite) afin de faire correspondre la dynamique de l'indice de stress hydrique et les relevés de tensiométrie observés. Les essais ont été regroupés en quatre scénarios de stress hydriques différant à la fois pour leur dynamique et leur intensité :

- Groupe 1 : absence de stress hydrique (AUB21RAI, FOG21IRR, GRE22IRR, NAR22IRR, SAI22IRR, FOG22IRR),
- Groupe 2 : stress hydrique tardif en fin de remplissage (NAR21IRR, GRE21IRR, MAU21IRR, MAU22IRR),
- Groupe 3 : stress hydrique démarrant à floraison et s'intensifiant jusqu'à maturité (GRE21RAI, FOG21RAI, MON21RAI, FAI21RAI, BIN22RAI, GRE22RAI, NAR22RAI, SAI22RAI, FOG22RAI, MAU22RAI, ELV21IRR, MON22RAI, LEC22RAI),
- Groupe 4 : stress hydrique démarrant courant montaison et s'intensifiant jusqu'à maturité (NAR21RAI, LEC21RAI, MAU21RAI, ELV22RAI, ELV21RAI).

Une régression linéaire entre le rendement en grains moyen par essai et le cumul de l'indice de stress hydrique journalier du semis à la récolte explique 55% de la variance du rendement en grains et il est estimé que pour chaque unité d'indice de stress cumulé, une baisse du rendement en grains de 0.81 quintaux par hectare est observée.

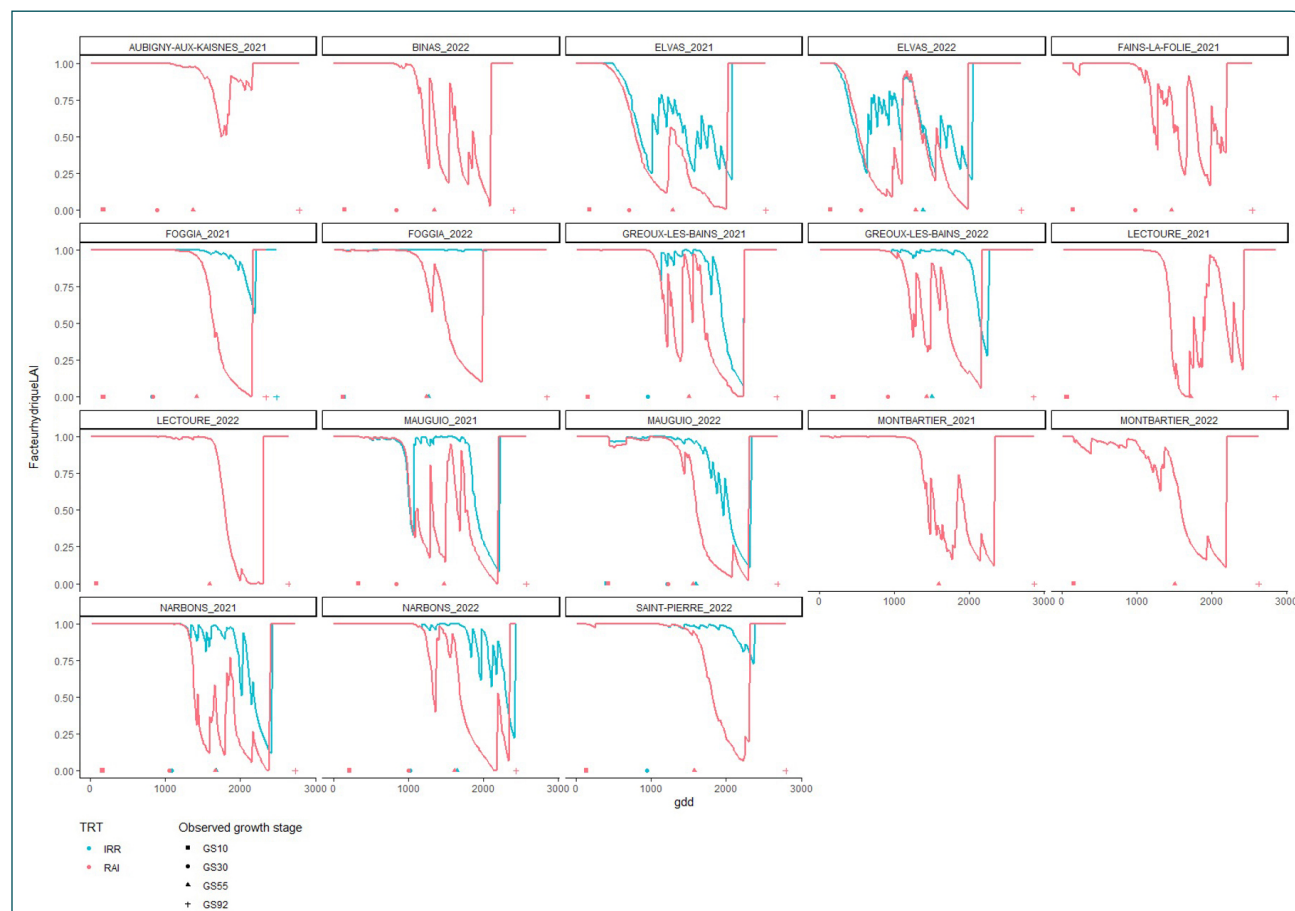
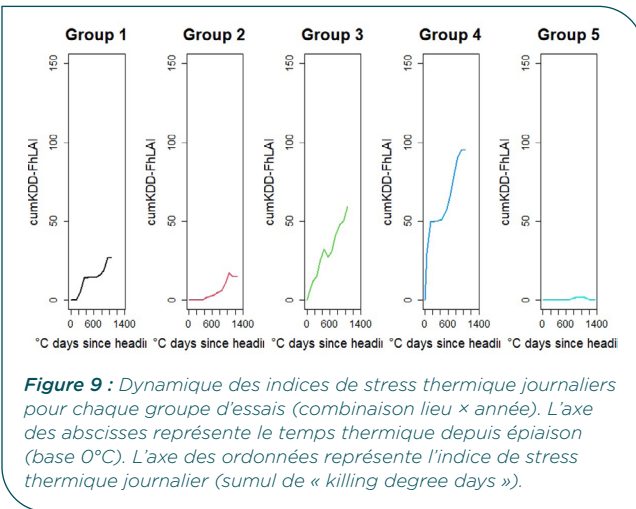


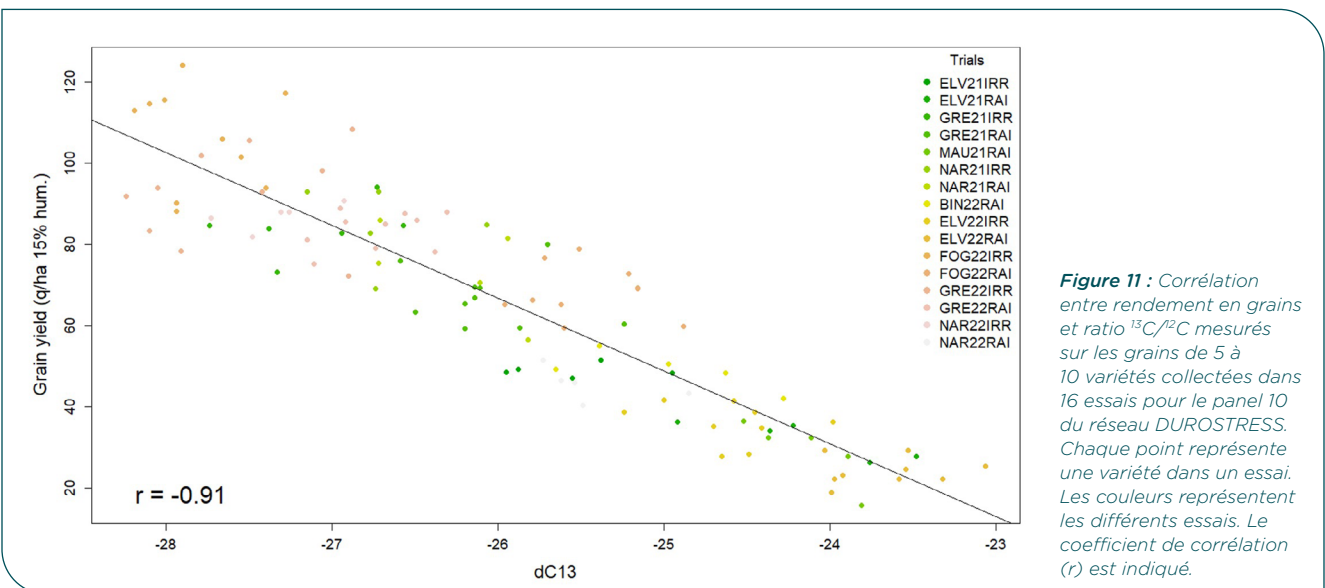
Figure 8 : Dynamique des indices de stress hydriques journaliers simulée à l'aide du modèle de culture CHN pour chaque essai (combinaison lieu × année × modalité d'irrigation). L'axe des abscisses représente le temps thermique depuis épiaison (base 0°C). L'axe des ordonnées représente l'indice de stress hydrique journalier du modèle CHN qui varie entre un (absence de stress) et zéro (arrêt de croissance de la surface foliaire). Pour chaque lieu × année, la courbe rouge représente la condition pluviale et la courbe bleue la condition irriguée. Les dates des stades observés sont indiquées (GS10 émergence ; GS30 épi à 1cm ; GS55 épiaison, GS92 maturité récolte).

Les essais ont été regroupés en cinq scénarios de stress thermique différant à la fois pour leur dynamique et leur intensité (Figure 9) :

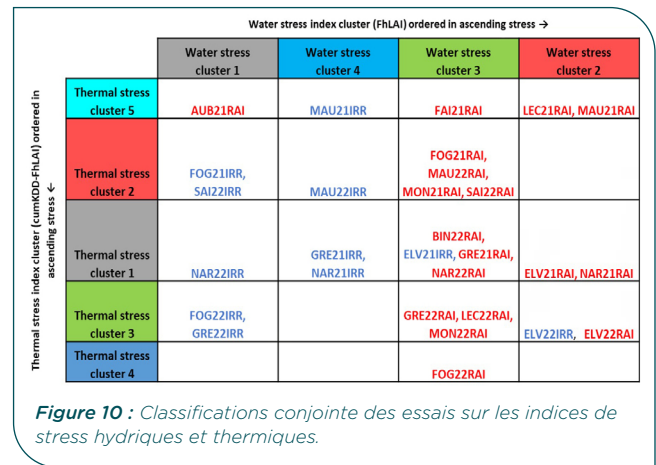
- Groupe 1 : absence de stress thermique (AUB21RAI, FAI21RAI, LEC21RAI, MAU21IRR, MAU21RAI),
- Groupe 2 : léger stress en fin de remplissage (FOG21IRR, FOG21RAI, MON21RAI, SAI22IRR, SAI22RAI, MAU22IRR, MAU22RAI),
- Groupe 3 : léger stress démarrant à floraison (BIN22RAI, ELV21IRR, ELV21RAI, GRE21IRR, GRE21RAI, NAR21IRR, NAR21RAI, NAR22IRR, NAR22RAI),
- Groupe 4 : stress modéré démarrant après épiaison (ELV22IRR, ELV22RAI, GRE22IRR, GRE22RAI, LEC22RAI, MON22RAI, FOG22IRR),
- Groupe 5 : stress de forte intensité démarrant après épiaison (FOG22RAI).



Une régression linéaire entre le rendement en grains moyen par essai et le cumul de l'indice de stress thermique journalier du semis à la récolte explique 27% de la variance du rendement en grains et il est estimé que pour chaque unité d'indice de stress cumulé, une baisse du rendement en grains de 0.57 quintaux par hectare est observée.



Le produit des classifications sur les stress hydriques et thermiques conduit théoriquement à 20 scénarios. Quinze d'entre eux sont représentés dans ce jeu de données avec des effectifs variables selon les scénarios (un à quatre essais par scénario, Figure 10).



► Caractérisation des stress hydriques par analyse isotopique du carbone

La corrélation entre rendement en grains et ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ sur les grains de 5 à 10 variétés collectées dans 16 essais était de 0.91 ce qui montre que ce ratio permet de très bien caractériser l'effet environnement dans ce réseau (Figure 11). En dépit du faible nombre de variétés échantillonnées dans chaque essai (5 à 10 variétés selon les essais), nous avons regardé les corrélations intra-essais entre rendement en grains et ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Celles-ci variaient de -0.88 à 0.66 et étaient significatives ou proches de la significativité à 5% dans seulement deux essais. Il semble donc que cette mesure ne permette pas de caractériser les différences variétales dans ces essais.

► Caractérisation de la dynamique de croissance racinaire

Si l'on considère l'ensemble des dates d'acquisition d'image, les AUC de la RLD moyens étaient supérieurs en 2021 comparé à 2022 (239 et 161 mm.jour.cm⁻² respectivement) et légèrement supérieurs en condition pluviale qu'en condition irriguée (244 contre 236 en 2021 et 165 contre 153 mm.jour.cm⁻² en 2022 respectivement).

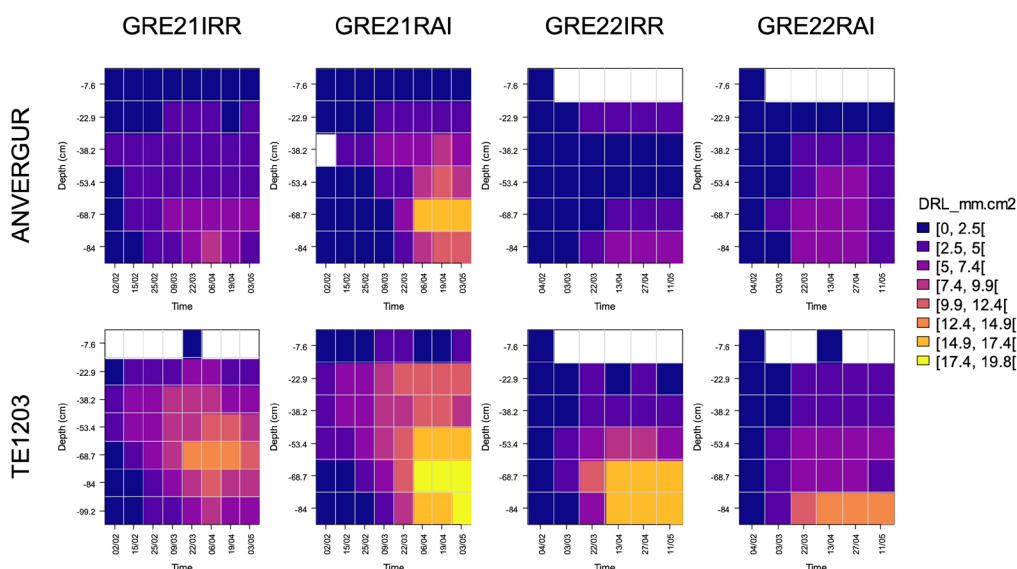


Figure 12 : Heatmap de la Root Length Density (mm.cm-2) pour deux variétés (ANVERGUR, TE1203) dans les essais menés à Gréoux-les-Bains (GRE) en 2021 (21) et 2022 (22) en conditions irriguée (IRR) et pluviale (RAI).

Les résultats font apparaître des comportements variables en condition irriguée et en condition pluviale selon les variétés et les essais (Figure 12). Par exemple, pour les dernières dates d'acquisition d'images par mini-rhizotron en 2021, la variété ANVERGUR présente une AUC de la RLD supérieure en condition pluviale comparée à la condition irriguée alors que cette différence est fortement atténuée en 2022 (Figure 12). En 2021, la variété TE1203 présente aussi une AUC de la RLD supérieure en condition pluviale comparée à la condition irriguée et l'AUC de la RLD de TE1203 semble supérieure à ANVERGUR (Figure 12). A l'inverse, en 2022 TE1203 montre plutôt une diminution de la RLD en profondeur dans la condition pluviale comparée à la condition irriguée (Figure 12). Il sera nécessaire d'approfondir l'analyse et de la conforter sur un plus grand nombre d'essais afin de tirer des conclusions robustes sur un éventuel comportement variétal contrasté.

Les corrélations entre AUC de la RLD et variables agronomiques montrent (Tableau 2) :

- Une corrélation négative significative avec le rendement en grains dans l'essai GRE21IRR pour l'AUC de la RLD ($r=-0.69$) calculée à partir d'images acquises tôt dans le cycle (mi-février). Cette corrélation semble en grande partie expliquée par une corrélation avec la phénologie des variétés. En effet, à cette date, la RLD était plus élevée pour les variétés précoces que les variétés tardives et la phénologie est très associée au rendement dans cet essai ($r=0.59$). Le même pattern est observé dans la condition pluviale de cet essai.
- Une corrélation négative encore plus forte avec le rendement en grains a été observée dans l'essai GRE22IRR ($r=-0.99$) sur des dates comparables (début mars). Là aussi, la phénologie était associée à l'AUC de la RLD dans cet essai même si dans ce cas ce sont les variétés tardives qui présentaient une AUC de la RLD plus élevée que les variétés précoces à des dates ultérieures.

La seconde approche testée visait à rechercher des corrélations entre les écarts d'AUC et les écarts de

rendement en grains entre les conditions irriguée et pluviale dans chaque lieu $\times$ année. Des corrélations négatives très significatives ont été observées pour GRE21 (r variant de -0.63 à -0.80 selon les dates) et proches de la significativité pour GRE22 avec les écarts de poids de mille grains (r égal à -0.70). Néanmoins, le signe de la corrélation apparaît contre-intuitif. En effet, cela signifie que des variétés présentant des écarts d'AUC élevés (davantage de RLD en condition irriguée qu'en condition pluviale) montrent des écarts de rendement faibles alors que l'on attend que des variétés présentant une plasticité de la croissance racinaire en faveur d'une RLD plus importante en condition pluviale qu'en condition irriguée soient plus tolérantes au stress.

Essai	Variable	Date	r	p.value
GRE21IRR	gy15	15/02/2021	-0.64	0.06
GRE21IRR	gy15	25/02/2021	-0.69	0.04
GRE21RAI	gy15	02/02/2021	-0.73	0.04
GRE22IRR	grain.m2	04/02/2022	-0.69	0.09
GRE22IRR	z55.obs.doy	04/02/2022	-0.69	0.09
GRE22IRR	gy15	03/03/2022	-0.99	0.00
GRE22IRR	gy15	22/03/2022	-0.94	0.00
GRE22IRR	tkw15	22/03/2022	-0.69	0.09
GRE22IRR	gy15	13/04/2022	-0.86	0.01
GRE22IRR	tkw15	13/04/2022	-0.78	0.04
GRE22IRR	gy15	27/04/2022	-0.85	0.01
GRE22IRR	tkw15	27/04/2022	-0.80	0.03
GRE22IRR	gy15	11/05/2022	-0.88	0.01
GRE22IRR	tkw15	11/05/2022	-0.73	0.06

Tableau 2 : Corrélations entre l'AUC pour la densité de longueur racinaire, la date d'épiaison (z55.obs.doy), le rendement en grains (gy15), le poids de mille grains (tkw15) et le nombre de grains par mètre carré (grain.m2) pour les essais menés sur le panel 10 à Gréoux-les-Bains (GRE) en 2021 (21) et 2022 (22) en conditions irriguée (IRR) et pluviale (RAI). Les dates d'acquisitions des images par mini-rhizotron, les valeurs de corrélations (r) et les p-values sont indiquées.

Essai	Variable	Date	r	p.value
GRE21	tkw15.abs	02/02/2021	-0.65	0.08
GRE21	grain.m2.abs	02/02/2021	0.65	0.08
GRE21	gy15.abs	22/03/2021	-0.63	0.10
GRE21	gy15.norm	22/03/2021	-0.64	0.08
GRE21	gy15.abs	06/04/2021	-0.83	0.01
GRE21	gy15.norm	06/04/2021	-0.77	0.03
GRE21	gy15.abs	19/04/2021	-0.80	0.02
GRE21	gy15.norm	19/04/2021	-0.72	0.04
GRE21	gy15.abs	03/05/2021	-0.80	0.02
GRE21	gy15.norm	03/05/2021	-0.70	0.05
GRE22	tkw15.abs	03/03/2022	-0.69	0.09
GRE22	tkw15.norm	03/03/2022	-0.68	0.09
GRE22	tkw15.norm	22/03/2022	-0.70	0.08

Tableau 3 : Corrélations entre les écarts d'AUC pour la densité de longueur racinaire et les écarts de rendement en grains (gy15), poids de mille grains (tkw15), nombre de grains par mètre carré (grain.m2) entre les conditions irrigué et pluvial dans les essais menés sur le panel 10 à Gréoux-les-Bains en 2021 (GRE21) et 2022 (GRE22) en valeur absolue (abs) ou en pourcentage de la condition irriguée (norm). Les dates d'acquisitions des images par mini-rhizotron, les valeurs de corrélations (r) et les p-values sont indiquées.

► Phénotypage en conditions contrôlées pour le stress thermique

Les résultats obtenus ont permis d'identifier des profils contrastés pour la dynamique de sénescence selon les variétés (Figure 13). Ainsi, les variétés RELIEF et TE1401 montraient une dynamique de sénescence similaire entre les modalités NS et HS tandis que les a variétés ANVERGUR ou TE1203 montraient une sénescence accélérée en condition HS comparé à la condition NS (Figure 13). Néanmoins, ces observations ne sont pas accompagnées de tests statistiques permettant d'évaluer la significativité des résultats et devront donc être confirmés par une analyse plus poussée.

Les mesures de fluorescence de la chlorophylle réalisées à floraison et à floraison +300°C jours (soit

après le passage en condition de stress pour les plantes de la modalité HS) sont apparues incohérentes par rapport à l'attendu. En effet, la fluorescence aurait dû baisser davantage entre les deux dates de mesures pour les plantes de la modalité HS que pour celle de la modalité NS. Or, les résultats n'ont pas montré la variation attendue sans que l'on puisse en expliquer la raison. Seule la variété TE1203 montrait une variation conforme à l'attendu.

Les prélèvements d'épis ont permis de mesurer le nombre de grains et le poids total des grains. Le poids moyen d'un grain a ensuite été calculé. Une moyenne ajustée des effets blocs à chaque date de prélèvement et pour chaque combinaison variété x modalité du traitement température a été calculée à l'aide d'un modèle mixte avec l'effet bloc en aléatoire. Dans la plupart des cas, aucun effet du traitement « fortes température » n'a pu être observé. Au contraire, dans certains cas, l'effet inverse à l'effet attendu a été observé à savoir un poids des grains supérieur en condition HS comparé à la condition NS.

► Caractérisation de la tolérance au stress hydrique par inversion d'un modèle de culture

L'analyse de variance pour évaluer la précision des paramètres dans chaque essai montre que l'effet « variété » n'est jamais significatif au seuil de 5%, à l'exception du paramètre RUE dans l'essai NAR20 (Tableau 4 et 5). L'inversion du modèle CHN n'est donc pas une méthode suffisamment précise dans ce type d'essai pour estimer des variables permettant de distinguer des variétés, pourtant choisies pour leurs comportements et performances contrastées.

L'analyse de variance pour évaluer la stabilité des paramètres estimés dans les différents essais montre que l'effet variété n'est pas significatif pour aucun des paramètres (Tableau 6). Il n'est pas exclu que cette absence de significativité soit due au moins en partie à la variabilité environnementale du réseau d'essais, toutefois l'imprécision de la méthode d'estimation observée à l'échelle d'un essai ne permet pas de conclure formellement en ce sens.

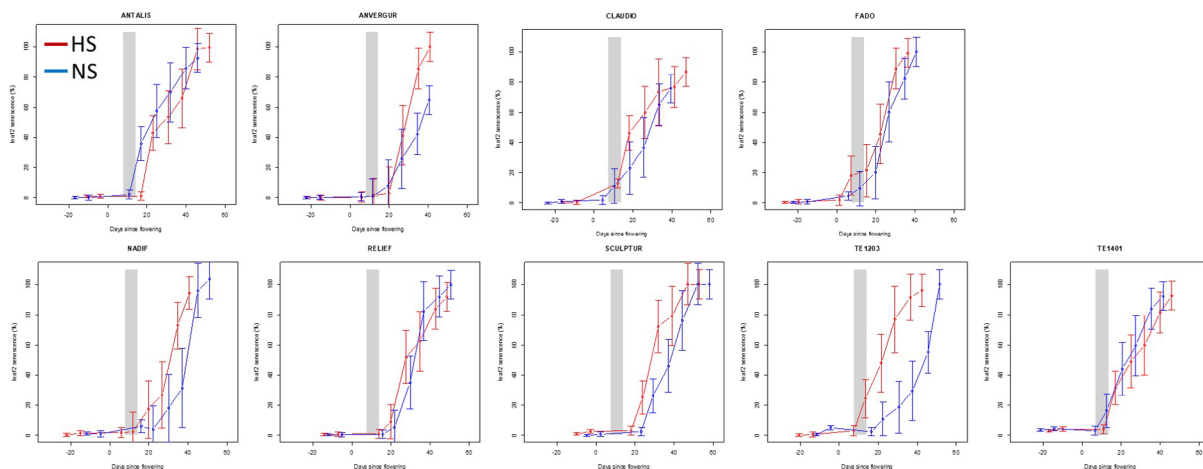


Figure 13 : Suivi visuel de la sénescence sur l'antépénultième feuille d'une plante par unité expérimentale en fonction du nombre de jours après floraison. Pour chaque variété, la ligne rouge représente les plantes de la modalités HS (exposées à de fortes températures durant 7 jours à partir de floraison +7 jours), la ligne bleue les plantes de la modalité NS (condition contrôle). Le rectangle gris représente la période de transfert des plantes de la modalité HS en condition de fortes températures. Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance de la moyenne calculée sur trois plantes pour chaque modalité du facteur température.

Essai	LAI_DeltaT1	LAI_A	LAI_Max	RUE
ELV21	Bloc : 0.29 Variété : 0.24	Bloc : 0.35 Variété : 0.34	Bloc : 0.43 Variété : 0.12	Bloc : 0.61 Variété : 0.47
NAR21	Bloc : 0.43 Variété : 0.67	Bloc : 0.45 Variété : 0.11	Bloc : 0.44 Variété : 0.18	Bloc : 0.29 Variété : 0.75
AUB21	Bloc : 0.66 Variété : 0.42	Bloc : 0.88 Variété : 0.07	Bloc : 0.82 Variété : 0.11	Bloc : 0.48 Variété : 0.26
GRE22	Bloc : 0.71 Variété : 0.54	Bloc : 0.49 Variété : 0.77	Bloc : 0.42 Variété : 0.48	Bloc : 0.47 Variété : 0.86
NAR22	Bloc : 0.83 Variété : 0.11	Bloc : 0.47 Variété : 0.35	Bloc : 0.18 Variété : 0.87	Bloc : 0.07 Variété : 0.007

Tableau 4 : Probabilité critique pour l'effet Variété et l'effet Bloc sur les paramètres potentiels LAI et biomasse obtenus par inversion de CHN. N=3 blocs pour chaque analyse de variance.

Essai	F_hydrique_LAI	F_hydrique_transpiration
ELV21	Bloc : 0.49 Variété : 0.50	Bloc : 0.27 Variété : 0.06
NAR21	Bloc : 0.09 Variété : 0.89	Bloc : 0.003 Variété : 0.08
GRE22	Bloc : 0.30 Variété : 0.70	Bloc : 0.16 Variété : 0.61
NAR22	Bloc : 0.85 Variété : 0.81	Bloc : 0.63 Variété : 0.33

Tableau 5 : Probabilité critique pour l'effet Variété et l'effet Bloc sur les paramètres de réponse au stress pour le LAI et la biomasse obtenus par inversion de CHN. N=3 blocs pour chaque analyse de variance.

Type de processus	Paramètre	P-value du facteur Variété
Potentiel	LAI_DeltaT1	0.82
	LAI_A	0.29
	LAI_Max	0.53
	RUE	0.63
Réponse au stress hydrique	F_hydrique_LAI	0.29
	F_hydrique_transpiration	0.40

Tableau 6 : Probabilité critique pour l'effet « variété » sur les paramètres obtenus par inversion de CHN. N=4 essais pour chaque analyse de variance.

Essai	Vector	Correlation	p-value
ELV21	literal	-0.34	0.329
GRE21	phenomobile	-0.30	0.393
NAR21	literal	0.32	0.360
GRE22	phenomobile	0.79	0.007
NAR22	literal	-0.31	0.387
STP22	literal	-0.73	0.039

Tableau 7 : Corrélations entre écarts d'AUC pour la dynamique de sénescence estimée à partir de la fraction de vert de la canopée mesurée par à l'aide de la phénomobile ou de la perche littéral et écarts de rendement en grains entre les conditions irrigués et pluviales de différents essais en conditions agronomiques. Les coefficients de corrélation et les p-values associées sont présentés.

Essai	Variable	Ts.r	Ts.p	Gmax.r	Gmax.p	z55.r	z55.p
ELV21IRRp10	tkw15	0.81	0.00	-0.59	0.07	-0.82	0.00
ELV21IRRp10	grain.m2	-0.59	0.07	0.36	0.31	0.53	0.11
ELV21RAIp10	tkw15	0.66	0.04	-0.64	0.05	-0.83	0.00
GRE21IRRp10	tkw15	0.80	0.01	0.67	0.03	-0.08	0.82
GRE21IRRp10	grain.m2	-0.67	0.03	-0.79	0.01	0.54	0.11
GRE21RAIp10	tkw15	0.75	0.01	0.51	0.13	0.06	0.87
GRE21RAIp10	grain.m2	-0.88	0.00	-0.77	0.01	0.43	0.22
GRE22IRRp10	tkw15	0.77	0.01	-0.23	0.52	-0.37	0.29
NAR22IRRp10	tkw15	0.86	0.00	-0.02	0.97	-0.76	0.01
NAR22IRRp10	grain.m2	-0.93	0.00	-0.20	0.59	0.89	0.00
NAR22RAIp10	tkw15	0.63	0.05	-0.04	0.91	-0.63	0.05
NAR22RAIp10	gy15	0.65	0.04	-0.01	0.99	-0.56	0.09
SAI22IRRp10	gy15	-0.56	0.09	-0.04	0.92	0.59	0.07
ELV21RAIp50	tkw15	0.67	0.00	-0.10	0.46	-0.81	0.00
ELV21RAIp50	gy15	0.33	0.02	0.09	0.51	-0.55	0.00
LEC22RAIp50	grain.m2	-0.25	0.08	0.10	0.48	0.30	0.04

Tableau 8 : Corrélations entre le rendement en grains (gy15), le poids de mille grains (tkw15), le nombre de grains par mètre carré (grain.m2) et les paramètres Ts (date de sénescence maximale) et Gmax (fraction de vert maximale) après ajustement d'un modèle « double logistique » sur les données de fraction de vert de la canopée et la date d'épiaison (z55) pour différents essais du panel 10 (p10) ou du panel 50 (p50) en conditions agronomiques. Les coefficients de corrélation (r) et les p-values (p) associées sont présentés.

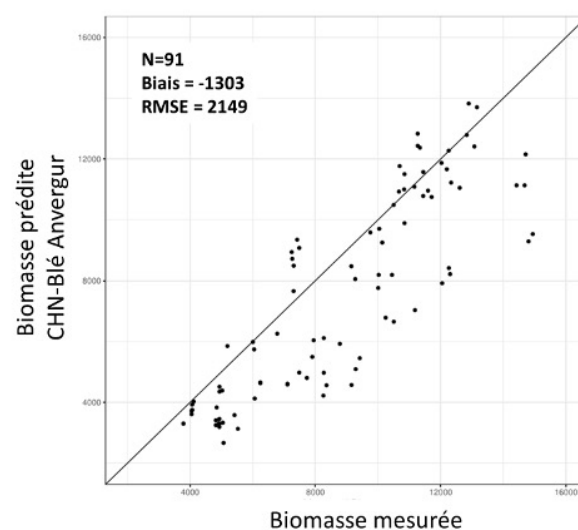
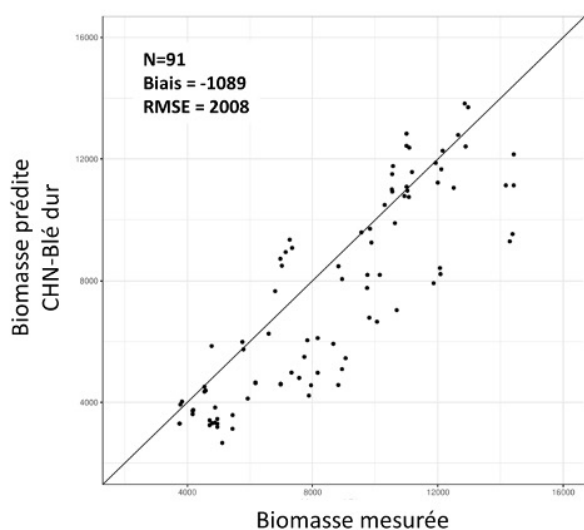


Figure 14 : Biomasse prédite ~ Biomasse mesurée. A gauche, les prédictions sont issues de CHN-Blé dur, à droite celles de CHN-Anvergur. Valeurs exprimées en KgMS.Ha-1.

L'erreur de prédiction de la biomasse d'ANVERGUR avec le paramétrage CHN-Anvergur était supérieure à celle obtenue avec le paramétrage CHN-Blé dur (Figure 14). L'utilisation de paramètres variétaux ne semble donc pas apporter d'amélioration significative voire une détérioration de la qualité de prédiction par rapport aux paramètres ajustés pour l'espèce.

► Impact de la dynamique de sénescence sur la tolérance au stress hydrique

La première approche faisant intervenir le calcul d'AUC pour la dynamique de sénescence a montré des corrélations variant de -0.73 à 0.79 entre les différences d'AUC et les pertes de rendements entre les conditions irriguée et pluvial (Tableau 7). Ces corrélations étaient significatives dans seulement deux essais : GRE22 avec une corrélation de 0.79 et STP22 avec une corrélation de -0.73. Cette valeur négative est contraire à l'attendu et reste inexpiquée. Il semble que cette approche ne permette pas d'établir de lien clair entre dynamique de sénescence et pertes de rendement dues au stress hydrique sur ce panel et dans ces environnements.

La seconde approche faisant intervenir l'ajustement d'un modèle « double logistique » pour la fraction de vert et le calcul des corrélations entre les paramètres du modèle et les composantes du rendement a permis de montrer des corrélations positives significatives entre le poids de mille grains et la date où la vitesse de sénescence maximale était atteinte dans sept essais sur treize (un essai supplémentaire était proche de la significativité avec une p-value = 0.051 ; Tableau 8). En revanche, les corrélations entre ce paramètre et le rendement en grains étaient significatives dans seulement deux essais (Tableau 8). Cela peut s'expliquer par l'importance du nombre de grains dans la détermination du rendement sur ce panel et dans ces environnements.

► Synthèse bibliographique et analyse de gènes candidats

La revue bibliographique a permis de lister 714 QTLs identifiés pour la tolérance au stress chez le blé dur ainsi que 58 gènes de tolérance aux stress hydrique et thermique caractérisés et clonés chez le blé tendre, le blé dur ou le riz. Enfin, une liste de 150 gènes en lien avec le stress hydrique a été identifiée à partir de l'annotation du génome de SVEVO.

► Génétique d'association et prédiction génomique

Les résultats de GWAS pour les normes de réaction font apparaître :

- Une absence de QTL pour la plasticité du rendement en grains.
- Deux QTLs sur les chromosomes 2A et 2B pour la plasticité du poids de mille grains.
- Trois QTLs sur les chromosomes 1A, 2A et 4A pour la plasticité du nombre de grains par mètre carré. Le QTL sur le 2A étant identique à celui pour le poids de mille grains avec un effet antagoniste.

Les résultats de sélection génomique font apparaître :

- Des capacités prédictives variant de 0 à 0.21 pour le rendement et ses composantes.
- Des capacités prédictives variant de 0 à 0.23 pour les pentes des normes de réaction du rendement et de ses composantes.

Ces faibles capacités prédictives sont à mettre en relation avec la faible représentativité de la diversité génétique du panel de test dans le panel GPDur (Figure 15).

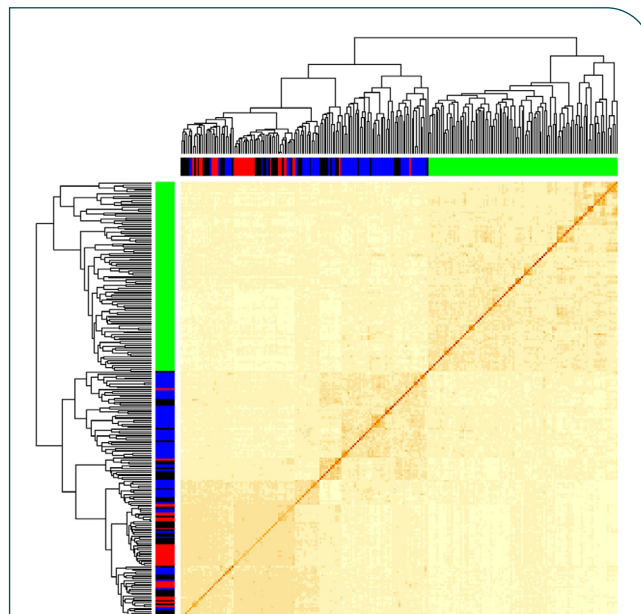


Figure 15 : Matrice d'apparement calculée pour l'ensemble des variétés des panel GPDur (population EPO en vert, variétés françaises en bleu et accessions fournies par l'université de Bologne en noir) et DUROSTRESS (rouge).

DISCUSSION

► Caractérisation phénotypique dans un réseau d'essai contrastés pour les stress hydriques et thermique

Les essais réalisés dans le projet ont permis de recueillir des données dans des environnements très contrastés du fait notamment de l'étendue du réseau expérimental. La grande variabilité des rendements en grains observés en est le reflet. L'analyse des indicateurs de stress hydrique et thermique a permis de confirmer le poids de ces stress dans les effets environnements apparus dans le réseau et leur impact sur les rendements observés. L'utilisation d'analyses isotopiques du carbone dans des échantillons de grains a confirmé la classification des essais obtenus à partir des indices de stress hydriques calculés avec le modèle CHN. Néanmoins, le coût élevé de ces analyses ne permet pas d'envisager d'utiliser cette méthode en routine sur de larges réseaux expérimentaux.

De fortes interactions G×E ont également été mises en évidence sans doute dues en partie aux différences de précocité des variétés utilisées. Ce facteur précocité est susceptible d'avoir impacté certainement les réponses physiologiques en fonction des types d'environnements.

► Caractérisation de la dynamique de croissance racinaire

Les analyses réalisées à partir des données acquises à l'aide des mini-rhizotrons semblent montrer des comportements contrastés entre variétés et entre essais. A ce stade, il est difficile d'en tirer des conclusions robustes du fait du nombre réduit d'essai et de variétés mais également du faible échantillonnage intra-parcellaire (un seul tube avait été mis en place dans chaque parcelle). Par ailleurs, il semble difficile d'interpréter ces résultats sans tenir compte de l'effet de la précocité sur la croissance racinaire. Il apparaît donc nécessaire de mieux prendre en compte la phénologie mais aussi de tenir compte d'autres facteurs afin de mieux comprendre l'intérêt de ce type de

données pour étudier les caractères racinaires associés à la tolérance au stress hydrique dans ce contexte.

► **Caractérisation de la tolérance au stress hydrique par inversion d'un modèle de culture**

Les conditions de réalisation de l'inversion du modèle de culture CHN à l'aide d'essais menés au champ comprend une intensité en mesures plantes élevée par variété (mesures répétées de LAI, prélèvement pour mesure de biomasse, détermination du stade épi 1cm). Ce n'est donc pas une méthode qui pourrait être appliquée à de larges panels variétaux. D'ailleurs, 3 à 4 des 11 essais du panel 10 n'ont pas pu être utilisés pour réaliser l'inversion à cause d'un problème de données disponibles, ce qui est révélateur de l'exigence en mesures que cette méthode requiert.

Les résultats obtenus dans cette étude montrent que cette méthode, bien que prometteuse, est en l'état insuffisamment précise pour distinguer des variétés au comportement contrasté au sein d'un essai. Cela pourrait venir des nombreuses sources d'incertitudes auxquelles elle est liée : elle combine plusieurs types de mesures individuellement entachées d'erreur, à cela s'ajoute l'incertitude venant du modèle de culture lui-même, et enfin la variabilité environnementale intra-essai. Il faudra donc largement perfectionner cette méthode et un tel modèle de culture avant d'obtenir des résultats suffisamment précis. Etant donné l'imprécision actuelle de cette méthode, il n'est pas étonnant de ne pas pouvoir conclure quant à la stabilité des paramètres variétaux obtenus à l'échelle du réseau d'essai. Une perspective d'amélioration est la caractérisation environnementale fine des caractéristiques hydriques du sol, à l'échelle de la microparcelle, grâce à des méthodes de cartographie par résistivité mises en œuvre sur le site de Gréoux par exemple. Etant donnée qu'une partie de l'incertitude vient de la variabilité environnementale liée au sol au sein d'un essai, avoir la capacité de tenir compte de cette variabilité permettra sans doute un gain de précision.

L'intérêt d'un paramétrage variétal par rapport à un paramétrage de l'espèce afin de réaliser des prédictions à l'aide du modèle CHN dans de nouveaux environnements n'a pas pu être établi ici. Cependant, une des limites de cette étude vient du fait que seule la variété Anvergur est commune au réseau panel 10 et à la base de données indépendante utilisée pour comparer les deux modalités de paramétrage. Il aurait fallu pouvoir comparer les deux modalités de paramétrage avec d'autres variétés pour conclure plus largement. De plus, il se trouve que les paramètres établis pour l'espèce ont été obtenus sur une base de données beaucoup plus massive que celle du panel 10, et qu'elle comporte une majorité de situations avec la variété Anvergur : il faudrait pouvoir comparer un paramétrage variétal avec un paramétrage pour l'espèce obtenu avec une variété présente non-majoritairement dans la base de données utilisée pour paramétrer l'espèce.

► **Impact de la dynamique de sénescence sur la tolérance au stress hydrique**

Les résultats obtenus dans cette étude ne semblent pas totalement conclusifs. En effet, des corrélations positives entre sénescence retardée et poids de mille grains ont pu être observées dans un grand nombre

d'essais, aussi bien en condition irriguée qu'en condition pluvial. Néanmoins, ces corrélations se sont rarement traduites par des effets sur le rendement en grains. Dans ce réseau, il semble que la variable la plus importante pour l'explication des différences de rendement était le nombre de grains par mètre carré et que le poids de mille grains a joué un rôle marginal dans les variations de rendement observées. Par ailleurs, malgré un ajustement du modèle logistique sur des données converties en temps thermique depuis épiaison, des corrélations persistent entre phénologie et date de sénescence. Il semble donc nécessaire de mieux tenir compte de ces facteurs afin de mettre en évidence le poids du caractère « stay-green » dans la tolérance au stress et les performances des variétés.

► **Phénotypage en conditions contrôlées pour le stress thermique**

Rétrospectivement, cette expérimentation en conditions contrôlée présentait des biais majeurs qui peuvent expliquer au moins en partie le fait que l'on ne retrouve pas les effets attendus du stress forte températures :

- Des effets de bordure important ont été observés au sein d'un même pot, ces effets ne pouvant être contrôlés avec le plan expérimental mis en place
- L'utilisation d'une date de floraison moyenne sur 13 plants pour déterminer les dates de prélèvement. Cela a pu induire d'importantes différences de stade de développement entre les plantes prélevées à une même date

Pour de futures expérimentations de ce type et pour contrôler ces biais, il apparaît nécessaire

- De mettre en place des pots en bordure de l'essai pour réduire les effets de bordure.
- De mettre en place une plante par pot et de réaliser un suivi du développement pour chaque plante.

► **Génétique d'association et prédiction génomique**

Les résultats de génétique d'association ont montré quelques QTL potentiellement intéressants pour la stabilité du rendement et de ses composantes. Ceux-ci restent à valider sur des données indépendantes. Les capacités prédictives des modèles de prédiction génomique pour les paramètres de stabilité du rendement et de ses composantes se sont avérées décevantes. Il semble que ce type d'approche ne permette pas de prédire avec précision la stabilité des variétés. Néanmoins, ces résultats sont probablement biaisés du fait de la distance génétique entre le panel de calibration et le panel utilisés dans ce projet.

► **CONCLUSION**

Le projet DUROSTRESS a permis de générer une grande quantité de données de phénotypage dans des conditions très contrastées en termes de stress hydrique et thermique. La très grande variabilité des rendements en grains observés dans ce réseau d'essai témoigne de la grande variété de situations rencontrées. Les efforts d'envirotypage à l'aide d'indicateurs simulés et par l'analyse isotopique du carbone se sont avérés convergents et ont permis de classer les essais en scénarios de stress hydriques. Un indicateur basé sur les températures maximales journalières a également

permis dans une première approche de définir différents scénarios de stress thermique. Les résultats indiquent néanmoins que ces données ne permettent pas de paramétrer un modèle de culture de manière fiable afin de classer les variétés en fonction de leur tolérance au stress hydrique. Les résultats montrent un lien entre sénescence retardée et augmentation du poids de mille grains dans la moitié des essais environ mais peu de corrélations avec le rendement en grains. Des corrélations ont également été observées entre densité de longueur racinaire et rendement en grains mais nécessitent d'être confortées sur un plus grand nombre de situations. Les

confusions d'effet dus aux différences de phénologie des variétés nécessitent d'être mieux prises en compte dans l'analyse des données.



REMERCIEMENTS

Nous remercions l'ensemble des collaborateurs de tous les partenaires qui ont contribué à ce projet dans l'acquisition des données expérimentales et dans l'analyse des résultats. Nous remercions vivement le FSOV et son comité d'engagement pour le financement du projet DURSOTRESS.

Références bibliographiques

Butler EE, Huybers P (2015) Variations in the sensitivity of US maize yield to extreme temperatures by region and growth phase. *Environ Res Lett* 10:034009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/3/034009>

Finlay KW, Wilkinson GN (1963) The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Aust J Agric Res* 14:742-754. <https://doi.org/10.1071/ar9630742>

Piquemal B, De Solan B, Jézéquel S, Moulin O, Camous M, Thomas S, Beauchêne K, Cohan J.P. (2018) Crop Model

Inversion in Field High Throughput Phenotyping Tool: First Results and Perspectives in Breeding and Commercial Wheat Varieties Characterization, 5th International Plant Phenotyping Symposium, Adelaide, Australia.

Prasad PVV, Djanaguiraman M, Prasad PVV, Djanaguiraman M (2014) Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: sensitive stages and thresholds for temperature and duration. *Functional Plant Biol* 41:1261-1269. <https://doi.org/10.1071/FP14061>