

PHEDRE : PHEnotypage de la Durée du REmplissage du grain

Jean-Charles DESWARTE¹, Christine GIROUSSE², Guillaume BARRAL-BARON³, Gemma MOLERO³, Sylvie DUTRIEZ⁴, Stéphanie THEPOT⁵, Guillaume MELOUX⁵, Julien RATET⁶, Sébastien CUVELIER⁶, Pascal GIRAudeau⁷, Romain LAMERAND⁷, Aubert AVALLE⁸, Guillaume ROULLET⁸, Pierrick VARENNE⁹, Anne-Valérie DUMAS⁹, Romain DELEMME¹⁰, Anne-Charlotte LOMBARD¹⁰, Thierry MOITTE¹¹

1 - ARVALIS - Station de Villiers-le-Bâcle - ZA des Gravières, Route de Châteaufort, 91190 Villiers-le-Bâcle

2 - INRAE UMR INRAE/UCA 1095 Génétique, Diversité et Ecophysiologie des Céréales- Site de Crouel, 5 chemin de Beaulieu, 63000 Clermont-Ferrand

3 - KWS-MOMONT - 7 Rue de Martinval, 59246 Mons-en-Pevele

4 - LIDEA - 24 Rue Saint-Pierre, 28150 Reclainville

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

6 - DSV France - 34 Rue de Charette, 28140 Terminiers

7 - SECOBRA Recherches - Le Bois Henry, 78580 Maule

8 - UNISIGMA - 2 Rue du Petit Sorri, 60480 Froissy

9 - LIMAGRAIN Europe - Ferme de l'Étang, 77390 Verneuil-l'Étang

10 - LEMAIRE-DEFFONTAINES SAS - 180 Rue du Rossignol, 59310 Auchy-les-Orchies

11 - ASUR PLANT BREEDING - Pôle Végétal de la Plaine d'Estrées, 6 Rue du Jeu d'Arc, 60190 Estrees-Saint-Denis

*Coordinateur du projet : Jean-Charles DESWARTE, jc.deswarte@arvalis.fr

INTRODUCTION

La phase de remplissage du grain correspond à la finalisation de la constitution du rendement : elle conditionne le poids final des grains et la quantité et la nature des protéines. Elle correspond essentiellement à une période de transfert d'assimilats des parties aériennes (assimilats néoformés ou remobilisation de réserves) vers les grains en formation. Cette accumulation dans les grains est influencée par la vitesse de transfert (en mg par unité de temps calendaire ou thermique), et la durée de ce transfert ; la combinaison des deux permet de définir le poids final d'un grain (Mou and Kronstad, 1994; Fischer, 2011). Ces deux variables sont impactées par des facteurs génétiques et environnementaux.

Les fortes températures causeraient une diminution de la durée de remplissage (Sofield *et al.*, 1977, Wiegand & Cuellar, 1981, Nasehzadeh & Ellis 2017, Baillot, 2019, Girusse *et al.*, 2021) et de l'accumulation de masse des grains (Ullah *et al.*, 2022). Une étude de Wiegand & Cuellar (1981) a démontré qu'une hausse de 1°C/jour pendant le remplissage pouvait causer jusqu'à une diminution de 3 jours de la durée de remplissage. Le manque d'eau peut également causer une diminution de la durée de remplissage comme l'ont mis en évidence Abdoli *et al.* (2016). Ces conditions climatiques peuvent provoquer en même temps une hausse de la vitesse de remplissage qui compense rarement la réduction de la durée (Baillot, 2019).

Les travaux qui ont porté sur ces paramètres mentionnent cependant l'existence d'une variabilité génétique (Robert *et al.*, 2002; Charmet *et al.*, 2005; Kamaluddin *et al.*, 2007; Clarke *et al.*, 2012), variabilité supérieure pour la vitesse de croissance que pour la durée.

Face aux stress climatiques de fin de cycle, des stratégies d'esquive doivent permettre de limiter les conséquences néfastes et de sécuriser le rendement (Slafer and Whitechurch, 2001). Ces stratégies sont le plus souvent élaborées autour du positionnement de la floraison, en cherchant à moduler la durée des

phases précédentes. La notation aisée de l'épiaison, et dans une moindre mesure de la floraison, ont permis de décrire finement le déterminisme de la phénologie des céréales à paille, jusqu'à l'établissement de modèles phénologiques prédictifs (Jamieson *et al.*, 1998; Brisson *et al.*, 2003), d'identification de QTLs et de gènes impliqués, et par la suite de prédictions génomiques qui conduisent à une réflexion totalement intégrée de la combinaison génomique permettant un calage du cycle minimisant les risques climatiques (Bogard *et al.*, 2021).

Il est néanmoins nécessaire de remarquer que la variabilité de durée de la dernière phase du cycle est assez peu exploitée.

L'enjeu en termes de jours d'activité de cette variabilité supplémentaire est relativement réduit, mais il intervient lors d'une période climatique présentant des forts rayonnements, mais aussi des aléas intenses et potentiellement préjudiciables. Il pourrait donc constituer un levier supplémentaire d'adaptation au milieu, soit en visant un arrêt rapide dans les situations à risque élevé de stress, ou à l'opposé en permettant un métabolisme prolongé lorsque les conditions sont favorables (Semenov and Stratonovitch, 2013). La dynamique de remplissage est d'ailleurs un argument régulièrement mis en avant par les acteurs du développement en faveur de certaines variétés, sans que les méthodes d'évaluation ne soient partagées entre acteurs de la filière, ni que les enjeux ne soient parfaitement quantifiés et objectivés.

La mesure des paramètres du remplissage des grains (vitesse de croissance et durée de remplissage) est fastidieuse et destructive : elle consiste à prélever à pas de temps régulier des grains pour en mesurer la masse sèche. La cinétique peut dès lors être décrite par une courbe en S (parfois simplifiée en relation linéaire + plateau) dont les paramètres de durée et de vitesse de remplissage peuvent être extraits (Darroch and Baker, 1990). D'autres indicateurs de la maturité physiologique sont indiqués dans la littérature : indicateurs de couleur des grains ou des péduncles, ou de texture des grains (Tottman, 1987; Pask, 2012). Cependant, ils traduisent

dans les faits des mécanismes distincts dont les corrélations peuvent être dégradées par les conditions de milieu. Ainsi, l'analyse des paramètres de durée et de vitesse de remplissage est délicate sur de grands nombres de modalités.

Le maintien du métabolisme de la plante pendant le remplissage peut alternativement être monitoré par télédétection, en suivant la dynamique de sénescence des feuilles. Il est notamment avancé que certaines variétés s'avèrent plus aptes à retarder le début de la sénescence (dites « stay green », SG), se traduisant par un gain de rendement (Silva *et al.*, 2001; Farooq *et al.*, 2011; Christopher *et al.*, 2018). Cependant, le lien entre la sénescence du couvert et le remplissage des grains peut être questionné, tant du point de vue de la variabilité génétique que des effets de l'environnement.

De nombreuses études montrent que les variétés SG permettent d'obtenir un meilleur rendement que ce soit en conditions contrôlées sous serre ou en essai au champ, avec des stress abiotiques ou non (Spano, 2003; Luo *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2010; Christopher *et al.*, 2014, 2016; Pinto *et al.*, 2016; Moraga *et al.*, 2022).

En l'absence de stress, l'étude de Lopes and Reynolds (2012) montre une absence de différence de rendement entre des variétés SG et des variétés témoins alors que le rendement du SG était supérieur au témoin en présence de stress thermiques. Cette différence pourrait être due à une limitation de l'effet puits du grain (Fahy *et al.*, 2018).

Aujourd'hui, les avancées techniques de phénotypage au champ permettent de caractériser finement la dynamique de sénescence des couverts (Gouache *et al.*, 2016; Chapman *et al.*, 2018). Ces méthodes présentent deux intérêts principaux. Elles sont rapides et non destructives et donc permettent de suivre facilement une dynamique d'état du couvert. De plus, elles permettent d'obtenir différents indices multispectraux en fonction de la mesure réalisée. Les valeurs NDVI (Jiang *et al.*, 2003) sont modélisées pour obtenir des paramètres qui servent à étudier les différences variétales de cinétiques de la sénescence. La méthode de modélisation la plus courante consiste à utiliser une régression logistique (Christopher *et al.*, 2014). Cette méthode semble être la plus adaptée pour décrire les cinétiques de sénescence en présence ou absence de stress (Pinto *et al.*, 2016).

L'hypothèse portée dans ce projet est que la durée de remplissage (définie arbitrairement entre le début de la floraison Z61, ou plus simplement depuis la mi-épiaison Z55, et le stade de maturité physiologique Z89) impacte la performance de la variété (Dias and Lidon, 2009) en limitant l'exposition aux stress de fin de cycle, mais aussi en agissant sur sa capacité à étendre la durée du cycle et ainsi sur son aptitude à cumuler tardivement de la biomasse. Cependant, la détermination au champ du stade de maturité physiologique est longue et destructive (prélèvement séquentiel de grains pour mesurer leur masse) (Darroch and Baker, 1990; Panozzo and Eagles, 1999). Ainsi, l'existence d'une corrélation entre la cinétique de remplissage des grains et la cinétique de sénescence de la canopée permettrait d'explorer puis d'exploiter la variabilité génétique de la durée d'activité en fin de cycle afin d'aboutir à un calage phénologique optimal.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

4 ensembles expérimentaux distincts ont été mobilisés pour répondre aux questions soulevées dans le projet PHEDRE :

1. Un premier screening variétal de 30 variétés modernes, suivies par NDVI pour évaluer les différences variétales de cinétique de sénescence
2. Un réseau d'essais aux conditions environnementales contrastées pour établir un lien entre caractéristiques de remplissage des grains et cinétique de sénescence de la canopée
3. Un réseau-observatoire monovariétal de suivi des dynamiques de remplissage pour évaluer l'ampleur des effets environnementaux sur la dynamique de remplissage des grains
4. Un essai portant sur un panel variétal élargi (177 variétés), conduit en situations irriguée et pluviale, avec déploiement de phénotypage haut-débit de la canopée et mesure du rendement final, pour mesurer l'impact sur le rendement des variations de dynamique de sénescence.

► Screening variétal préliminaire

30 variétés commerciales récentes ont été mises en essais dans 9 sites expérimentaux, constitués de microparcelles (env. 5m²) répétées (2 blocs).

L'itinéraire technique appliqué était conforme aux pratiques expérimentales habituelles pour les dates et densités de semis, et pour la protection sanitaire. La fertilisation azotée a été conduite à un niveau sub-optimal (X-80 ou 2/3X) sur la fin de cycle de manière à exacerber la sénescence du couvert.

Les observations et mesures réalisées étaient : le stade Z55, le rendement final et des acquisitions successives du NDVI parcellaire (drone ou Greenseeker) entre floraison et maturité.

Les données de NDVI ont été utilisées pour ajuster un modèle de type logistique comme décrit par Moraga *et al.* (2022), à l'échelle de la parcelle, en fonction du temps thermique (°C, base 0°C) depuis l'épiaison.

$$NDVI = N_f + \frac{N_{max} - N_f}{1 + e^{-\left(\frac{t - TFN_{50}}{SR}\right)}}$$

Le paramètre TFN_{50} (exprimé en °Cj depuis l'épiaison) est retenu comme un indicateur de précocité de la sénescence.

Les paramètres ajustés issus des dynamiques parcellaires ont été analysés pour identifier les facteurs (essai ou variété) significatifs.

Les effets variétaux ont ensuite fait l'objet d'une analyse de corrélation, et d'une classification ascendante hiérarchique basée sur les paramètres les plus significatifs et discriminants.

► Réseau d'essais de comparaison des cinétiques de remplissage des grains et de sénescence de la canopée

6 variétés issues du screening variétal préliminaire et contrastées pour leur cinétique de sénescence et leur précocité à épiaison ont été testées dans 11 environnements

distincts (4 sites mobilisés sur 1 à 2 années, regroupant éventuellement des conduites contrastées) : la date de semis, la fertilisation azotée ou l'alimentation hydrique ont été modulées pour générer des conditions optimales ou stressantes. Chaque essai était constitué de 3 blocs, et chaque microparcelle était dédoublée pour permettre des observations non destructives d'une part et des prélèvements destructifs d'autre part.

La cinétique de sénescence a été établie à partir de mesures NDVI obtenues par Greenseeker, drone ou arche de phénotypage ; les données mesurées ont été utilisées pour ajuster un modèle dynamique du NDVI en fonction du temps, de la variété et de l'environnement, comme indiqué en 2.1. Les effets variétaux et environnementaux sur les paramètres de cinétique ont été analysés par Anova.

Parallèlement, la dynamique de remplissage des grains a été établie de la manière suivante : à 5 dates entre Z55+550°C et Z55+1000°C environ, 3 placettes de 50 épis par parcelle ont été prélevés et battus. Les grains ont été comptés et pesés après séchage pour déterminer un Poids de Mille Grains à chaque date. La cinétique de remplissage des grains a été ensuite modélisée à partir des PMG mesurés à l'aide d'un modèle de type logistique proposé par Darroch and Baker (1990) :

$$PMG(t) = \frac{PMG_{final}}{1 + e^{-(B-Ct)}}$$

Par convention, compte-tenu de la forme asymptotique de la cinétique, la date d'arrêt du remplissage des grains est estimée lorsque 95% du PMG final est atteint. Les effets variétaux et environnementaux sur les paramètres de cinétique ont été analysés par Anova. Pour finir, des corrélations linéaires ont été recherchées entre paramètres de sénescence et de remplissage.

► Observatoire monovariétal pluriannuel : effets environnementaux sur les paramètres de remplissage des grains

Les données des observatoires Ecophysiologie d'Arvalis ont été mobilisées pour évaluer la variabilité environnementale des paramètres de remplissage des grains, et les facteurs explicatifs ou corrélatifs. La variété Rubisko a été expérimentée dans 172 situations entre 2014 et 2022 dans 34 sites distincts. Les mesures réalisées correspondaient à un suivi du développement (Z10, Z30 et Z55), de la biomasse aérienne (Z30, Z37, Z65 et Z89), du statut azoté INN (Z30, Z37, Z65, teneurs en azote grain et paille à Z89), de l'élaboration du rendement (tallage à Z30, densité d'épis, fertilité, PMG à la récolte, dynamique de PMG courant remplissage).

Les données de cinétique de remplissage des grains ont été modélisées selon Darroch et Baker (1990). Les paramètres moyens par situation ont été extraits et analysés (distribution) ; ils ont fait l'objet d'une classification ascendante hiérarchique pour identifier des trajectoires-types de remplissage des grains. Celles-ci ont été décrites à l'aide de variables environnementales (températures, rayonnements, etc) ou d'état (indice de récolte, état à floraison, etc). Les variables les plus discriminantes ont été identifiées par des tests de Kruskal-Wallis et de comparaison multiples entre classes.

► Essai de validation sur panel variétal élargi

Un essai issu du réseau Breedwheat conduit en 2016 sur le site de Gréoux-les-Bains (04) a été réanalysé pour les besoins du projet : les acquisitions de phénotypage à haut débit (Phénomobile® ; 8 acquisitions entre fin montaison et récolte) ont été réanalysées pour produire des valeurs de NDVI à la parcelle, pour un panel de 177 variétés commerciales, conduites en 2 conditions distinctes : irriguée et pluviale.

L'essai consistait en un dispositif en blocs incomplets avec des témoins répétés. Chaque variété était donc présente 2 à 3 fois dans chaque environnement. La conduite culturale était standard, à l'exception de l'alimentation hydrique : la modalité irriguée a été pilotée à l'aide de la méthode Irrinov® (5 apports de 35mm chacun, entre Z30 et Z69), tandis que la modalité pluviale n'a reçu aucun apport d'eau complémentaire.

Les données collectées à la parcelle étaient : la date d'épiaison, la valeur du NDVI, le rendement grain à la récolte (récolte mécanique). Les cinétiques de sénescence ont été ajustées à la parcelle comme indiqué en 2.1. En modalité pluviale, les paramètres estimés ont été corrigés des effets de sols à l'aide d'un bilan hydrique spatialisé. Les valeurs moyennes variétales (paramètres de sénescence, rendement) ont été estimées à l'aide d'un modèle mixte intégrant le dispositif expérimental incomplet. Les corrélations linéaires entre paramètres variétaux (paramètres de sénescence, précocité, rendement, sensibilité du rendement au stress hydrique) ont été établies. Deux variétés présentes dans ce panel (Rubisko, Arkeos) étaient également présentes dans la liste variétale de screening préliminaire, et dans le réseau d'essais de comparaison des cinétiques de remplissage des grains et de sénescence de la canopée.

► RÉSULTATS

► Screening variétal multisite

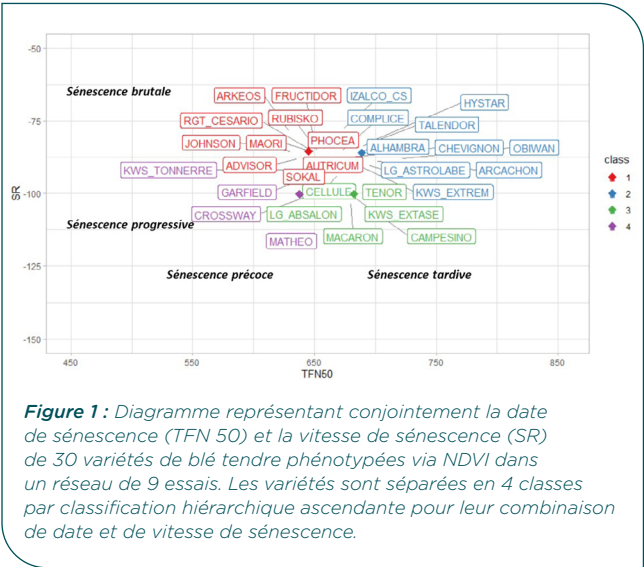
Parmi les 9 essais mobilisés pour réaliser un screening variétal, les périodes d'acquisitions de valeurs NDVI ont été contrastées. En particulier, certains suivis ont débuté tardivement, ou au contraire ont cessé trop tôt. En particulier, l'essai Lidéa de Reclainville a stoppé son suivi dès Z55+670°C (stade moyen sur l'essai), alors que le NDVI n'avait pas terminé sa décroissance. Ce suivi incomplet conduit à des estimations très imprécises et atypiques des paramètres de cinétique. Pour cette raison, cet essai a été écarté de l'analyse.

Sur la base des 8 essais retenus, un modèle emboîté permet de démontrer que les facteurs Essai, Bloc et Variété sont significatifs. Ce modèle présente de bonnes qualités d'ajustement aux données : Biais=-0.03, RMSE=0.11, Efficience=0.8. Les paramètres N_f , TFN_{50} et SR présentent des différences variétales significatives, à la différence du paramètre N_{max} (le NDVI sature aisément sur des couverts denses observés autour de l'épiaison ou de la floraison). Cependant, le paramètre N_f semble mal estimé lorsque les suivis par capteur sont interrompus trop tôt (cas des essais KWS-Momont, Lemaire-Deffontaines, Secobra).

Les paramètres de sénescence de la canopée ne sont pas forcément bien corrélés. En particulier, le TFN_{50}

et le SR ne sont pas corrélés entre eux ($r=-0.1$), ce qui signifie que la précocité de la sénescence n'est pas forcément liée à la vitesse de sénescence. Par contre, ces 2 paramètres TFN_{50} et SR sont négativement corrélés à la précocité à épiaison : les variétés précoces à épiaison ont en tendance une sénescence retardée ($r=-0.66$) et plus brutale ($r=-0.54$).

Le panel variétal est étudié en réalisant une typologie (classification ascendante hiérarchique) sur la base des paramètres TFN_{50} et SR. 4 classes ont été ainsi définies. Ceci permet ainsi de catégoriser les 30 variétés selon une typologie décrivant conjointement la précocité (TFN_{50}) et la vitesse (SR) de sénescence (fig 1).



Une analyse de sensibilité de l'estimation des paramètres de sénescence a été réalisée pour évaluer le nombre d'acquisitions requises et leur positionnement temporel. Compte-tenu du nombre de paramètres à estimer, de la forme asymptotique de la courbe, et de la variabilité phénologique entre variétés dans ces essais, 8 acquisitions de phénotypage haut-débit, réparties de manière homogène au cours de la sénescence semblent être nécessaires.

Les variétés Arkeos, Advisor, Rubisko, Chevignon, KWS Extase et Obiwan ont été retenues à la suite de cette tâche, pour fournir la typologie suivante (fig 2) :

► Réseau d'essais de comparaison des cinétiques de remplissage des grains et de sénescence de la canopée

Compte-tenu de conditions stressantes (stress hydrique) générant de l'hétérogénéité à l'échelle métrique, 2 environnements parmi les 11 n'ont pas pu être suivis pour la cinétique de remplissage des grains. Ainsi, au final, 9 environnements contrastés (rendements moyens s'échelonnant de 47 à 139 q/ha) ont pu être analysés pour les

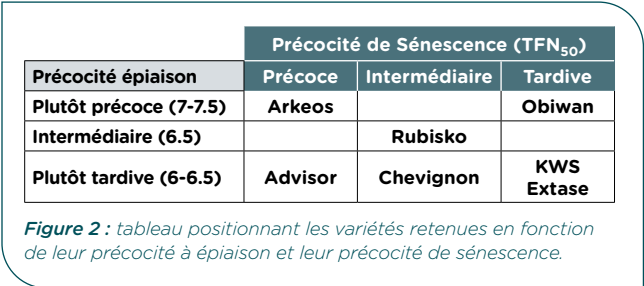
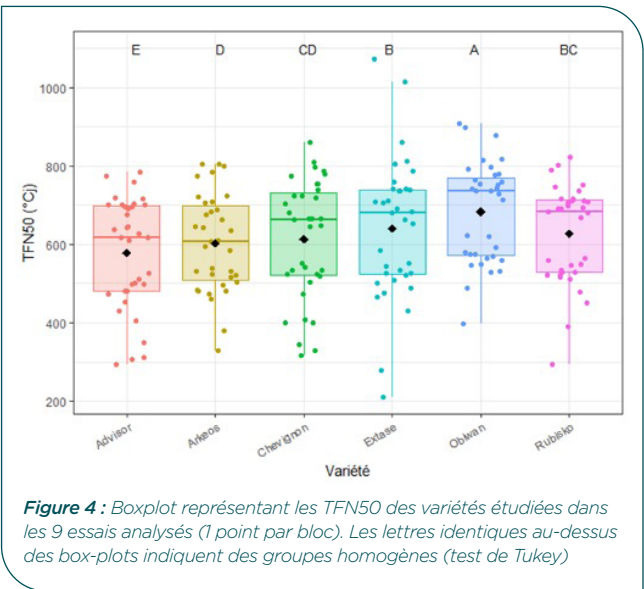
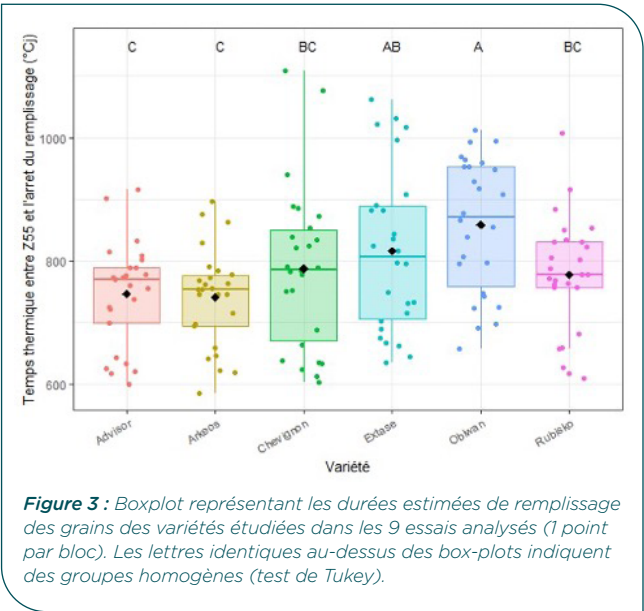


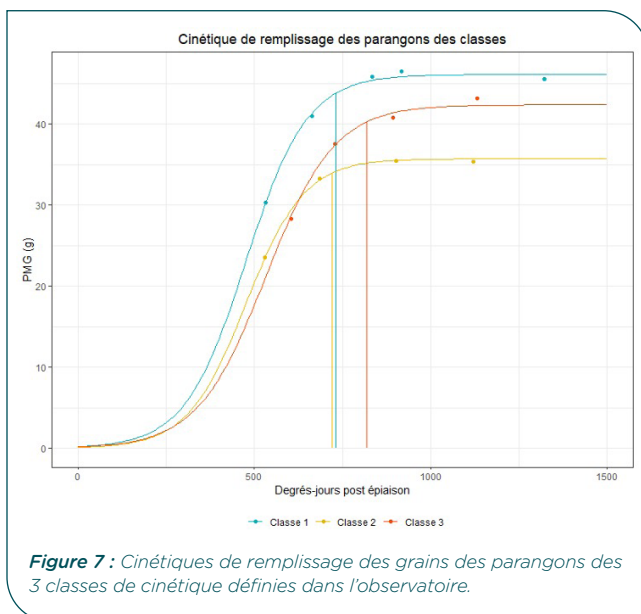
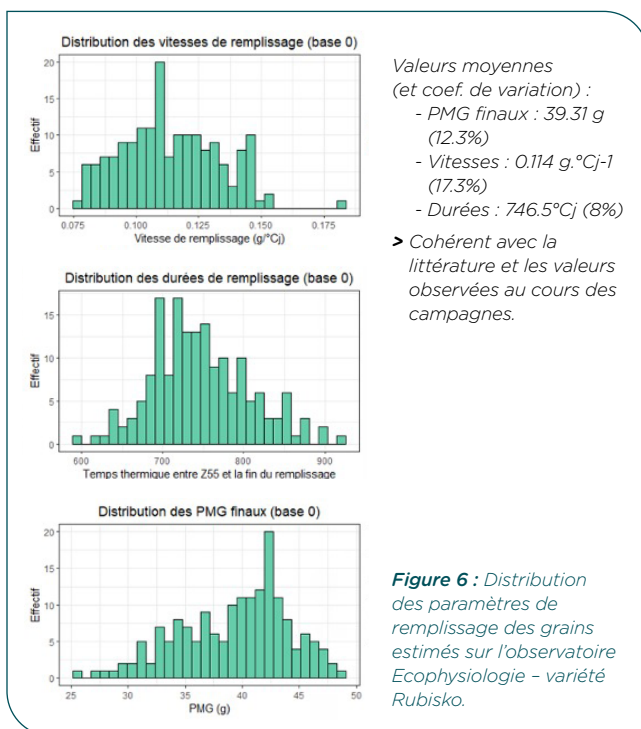
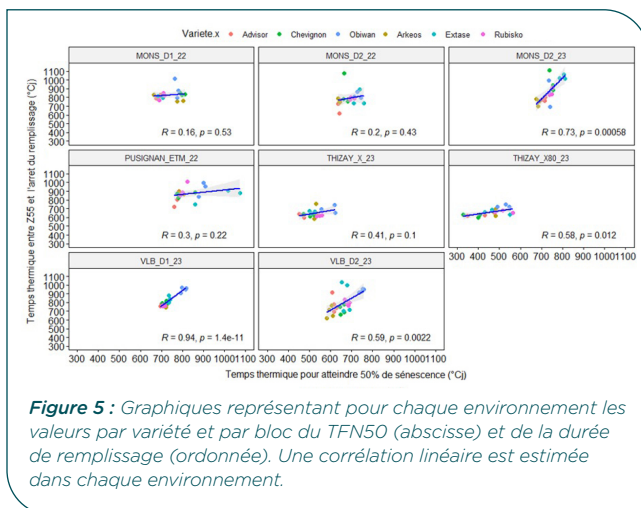
Figure 2 : tableau positionnant les variétés retenues en fonction de leur précocité à épiaison et leur précocité de sénescence.

cinétiques de remplissage et 11 pour les cinétiques de NDVI. L'analyse statistique des cinétiques de croissance des grains indique que l'estimation de la vitesse de remplissage est très bruitée, masquant tout effet variétal. Par contre, pour la durée de remplissage et le PMG final, l'analyse de variance indique un effet majeur de l'environnement, un effet variétal mineur mais significatif (fig 3), et une interaction G*E forte pour la durée. Le classement s'avère en effet variable entre essais.

Concernant la cinétique de sénescence, l'effet environnemental est nettement dominant, et l'effet variétal est faible (TFN_{50}) ou non significatif (SR, N_{max} , N_{final}). L'interaction G*E est élevée pour SR. En analyse globale sur le réseau, le classement variétal observé pour le TFN_{50} (fig 4) est cohérent avec celui observé dans le réseau de screening initial. Les valeurs absolues des valeurs de TFN_{50} présentent également une amplitude plus forte dans ce réseau d'essais que lors du screening variétal, sans doute en lien avec des conditions de croissance très fortement extrémissées.

Les valeurs de TFN_{50} dans un environnement donné sont inférieures à celles de durée de remplissage, ce qui





indique que la sénescence est bien antérieure à l'arrêt du remplissage.

Les moyennes variétales ajustées pour la date d'arrêt du remplissage et pour le TFN₅₀ sont fortement corrélées ($r=0.94$). Par contre, à l'échelle de l'essai et des blocs, les corrélations ne s'avèrent pas systématiquement significatives (fig 5) ; en particulier, les essais de 2022 présentent plus de bruit sur l'estimation variétale de la date d'arrêt du remplissage.

L'effet variétal sur le rendement a été évalué dans le réseau d'essais : il est significatif (p value <0.01) ; les effets Environnement et Variété*Environnement sont encore plus marqués et significatifs (p value <0.001). Cette forte interaction V*E, concrétisée par des inversions complètes de classements variétaux entre essais, et des moyennes générales peu différenciées, ne permet pas d'établir un lien entre les caractéristiques de durée de remplissage ou de maintien de la surface verte et la performance d'une variété.

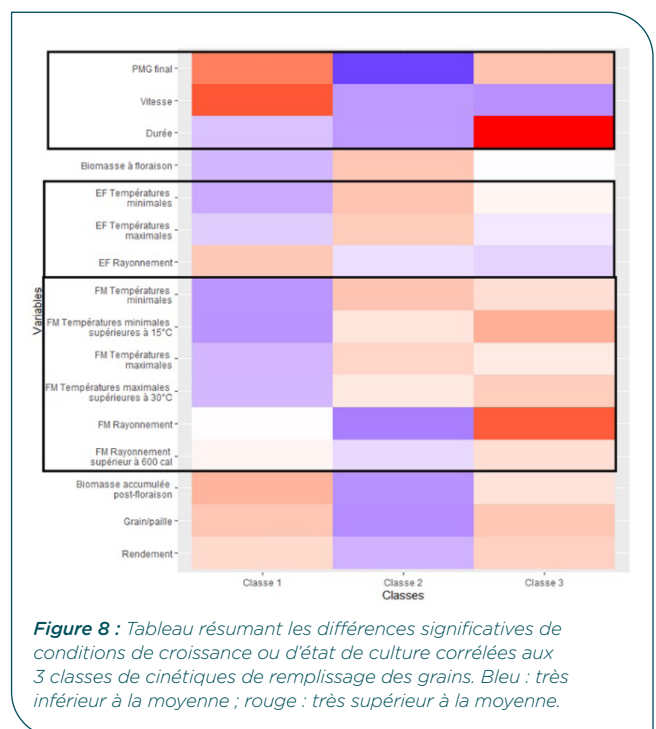
Enfin, il n'y a pas de lien évident entre la durée de remplissage et/ou l'inflexion de la sénescence et la précocité à épiaison des variétés : dans le cas de cette expérimentation, Obiwan (précoce à épiaison) tout comme KWS Extase (plutôt tardif à épiaison) présentent un remplissage long et une sénescence retardée.

► Observatoire monovariétal pluriannuel : effets environnementaux sur les paramètres de remplissage des grains

Les dynamiques de remplissage modélisées présentent une forte variabilité de paramètres, qu'il s'agisse de durée ou de vitesse de remplissage, aboutissant in fine à des PMG finaux très contrastés (fig 6).

L'étape de classification des cinétiques a conduit à définir 3 situations distinctes (fig 23) :

- Classe 1 (61 environnements) : PMG finaux et vitesses élevées, durées classiques.
- Classe 2 (66 environnements) : PMG finaux faibles, vitesses et durées classiques.
- Classe 3 (45 environnements) : PMG finaux plutôt élevés, vitesses classiques et longues durées de remplissage.



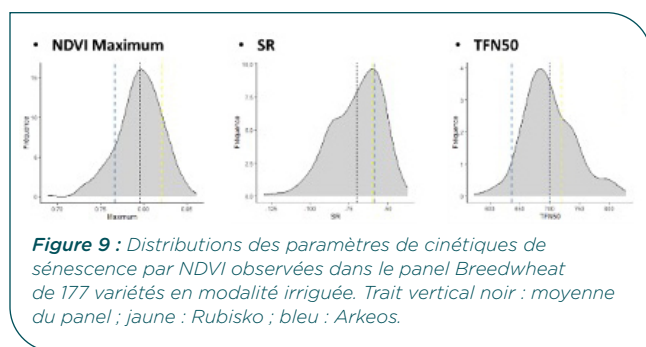
Le tableau ci-dessous (fig. 8) résume les caractéristiques discriminantes entre les classes de remplissage (seules les variables discriminantes sont référencées).

Ces analyses permettent donc de mettre en évidence l'effet de l'environnement sur le remplissage à variété constante : sa durée, sa vitesse, et au final le PMG. On constate notamment que l'effet de l'environnement est marqué, avec des variations sur les durées et/ou vitesses de remplissage, mais qu'il existe une diversité de scénarii pour établir le PMG final.

► Essai de validation sur panel variétal élargi

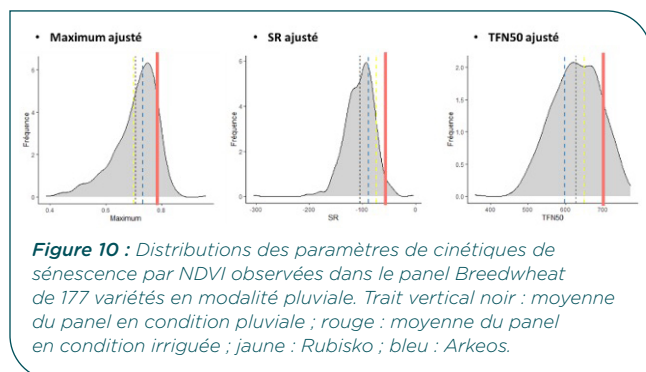
Dans un premier temps, les cinétiques de sénescence ont été établies uniquement sur la modalité irriguée, pour éviter tout biais potentiel lié aux hétérogénéités du terrain provoquant des niveaux de stress hydriques contrastés.

L'analyse met en évidence un effet variétal significatif au sein de l'environnement irrigué : on observe bien une variabilité pour $N_{\max}$, SR comme pour TFN_{50} . Pour ces 3 paramètres, la gamme des valeurs observées dépasse les valeurs de nos variétés de référence Arkeos et Rubisko (Arkeos ayant des valeurs faibles, moyennes et faibles respectivement pour $N_{\max}$, SR et TFN_{50} , alors qu'elles sont élevées/moyennes/élevées pour Rubisko, pour les 3 mêmes critères) (fig 9).

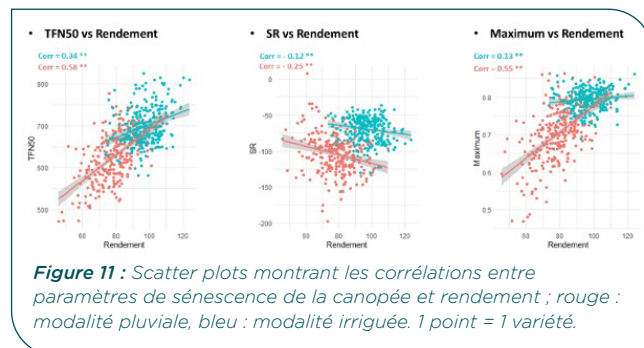


On peut noter une corrélation significative ($r=-0.50$) entre la date d'épiaison et la vitesse de sénescence (SR), tout comme entre la précocité de sénescence (TFN_{50}) et la vitesse de sénescence SR ($r=-0.42$) ; par contre, il n'y a pas de corrélation entre la date d'épiaison et TFN_{50} ($r=-0.12$).

Le stress hydrique s'est effectivement exprimé sur l'essai en conduite non irriguée, avec une intensité modérée : la perte de rendement est de l'ordre de 20 q/ha (97 q/ha en conduite irriguée, 78 en pluviale). Ce stress hydrique, exprimé dès la fin de la montaison, affecte la dynamique de sénescence (fig 10) : $N_{\max}$ moins élevé, SR plus faible, TFN_{50} plus précoce, ce qui est conforme à l'effet attendu d'un stress hydrique sur la canopée.



L'analyse des corrélations entre moyennes variétales pour le rendement et les critères de sénescence (en distinguant les environnements Pluvial et Irrigué) indiquent des relations significatives entre performance et sénescence de la canopée (fig 11) : les rendements élevés (en pluvial comme en irrigué) correspondent à des couverts denses ($N_{\max}$ élevé), avec une sénescence tardive (TFN_{50} élevé) et progressive (SR faible).



DISCUSSION

► Des différentes variétales significatives observées pour la cinétique de sénescence de la canopée

Un réseau d'essais multisite (9 essais) comparant 30 variétés a validé un effet variétal significatif sur les paramètres de sénescence (N_f : NDVI en fin de sénescence ; TFN_{50} : moment d'inflexion de la dynamique de NDVI ; SR : vitesse de sénescence au moment de l'inflexion). La gamme de valeurs (moyennes ajustées) pour TFN_{50} varie de 630 à 720°Cj entre variétés extrêmes : ceci correspond à un différentiel de durée d'activité potentielle de la canopée de 4 à 6 jours dans les conditions françaises. TFN_{50} et SR ne semblent pas significativement corrélés, ce qui a permis de distinguer des typologies variétales contrastées, combinant des durées de maintien de la surface verte avec des vitesses de sénescence.

Ces résultats s'avèrent concordant avec des précédentes publications sur blé tendre adossées à la caractérisation de la cinétique de sénescence à partir de NDVI : il existe une variabilité génétique avérée (Christopher *et al.*, 2014, 2016; Ali *et al.*, 2023). Certains travaux analogues valorisent d'autres indices de végétation pour décrire la sénescence du couvert (Brunner *et al.*, 2024; Treier *et al.*, 2025) ; cependant, le recours à l'indice NDVI et à des outils commerciaux tels que le Greenseeker nous ont semblé être une solution technologique limitant les biais liés aux spécifications des capteurs (Bancal *et al.*, 2025).

Le réseau d'essais a notamment permis d'identifier un ensemble de recommandations concernant l'acquisition des cinétiques de sénescence par NDVI :

- une succession de mesures s'étalant de floraison/début remplissage à sénescence terminée
- 8 mesures bien positionnées sont requises pour convenablement décrire l'ensemble des variétés dans un essai, en tenant compte des différences de précocité présentes
- plusieurs essais pour consolider les classements variétaux et estimer l'interaction G*E sur la dynamique de sénescence.

► Des durées de remplissage des grains variables entre variétés

La durée de remplissage a été estimée sur 6 variétés à cinétiques de sénescence contrastées à l'aide de mesures successives de Poids Moyen des Grains au cours de la phase de remplissage. En échantillonnant 150 épis par parcelle à 5 dates courant remplissage, un modèle logistique a pu être ajusté aux données (Darroch and Baker, 1990) et des différences significatives ont été observées entre variétés ; l'enjeu de la durée de remplissage entre variétés extrêmes suivies est de l'ordre de 100°Cj, base 0°C à environnement identique. Ceci correspond à une différence de 4 à 5 jours d'activité ; ramené à une durée moyenne de remplissage (intervalle floraison-maturité d'environ), ceci représente un écart de [-7% ; +7%]. Ces résultats sont cohérents avec de précédents travaux menés de manière préalable au projet Phedre. Ces différences variétales significatives sont néanmoins associées à une interaction GxE significative, et le classement variétal peut être partiellement modifié dans certains essais. La gamme de variation de durée de remplissage des grains entre variétés dans un même environnement est du même ordre de grandeur que de précédentes études (Darroch and Baker, 1990; Robert *et al.*, 2001; Dias and Lidon, 2009) ; le formalisme descriptif de la cinétique de PMG n'est cependant pas identique dans toutes ces publications, et il a été démontré que le choix du formalisme peut influencer les paramètres de durée et de vitesse estimés (Robert *et al.*, 1999).

La durée de remplissage ne semble cependant pas corrélée à la précocité à épiaison : il s'agirait donc bien de 2 paramètres phénologiques distincts, et donc potentiellement combinables.

Le choix de la méthode utilisée ici se démarque nettement de travaux antérieurs, qui utilisent la texture du grain (TG)(Clarke *et al.*, 2012), la couleur du pédoncule (CP)(Chapman *et al.*, 2021) ou la teneur en eau des épis (TEE)(Clarke *et al.*, 2012) ; en effet, ces méthodes ont été testées en amont ou pendant le projet, et ont toutes été écartées pour une ou plusieurs des raisons suivantes :

- La faiblesse de l'échantillonnage (TG, CP, TEE) (quelques grains ou tiges pour représenter un couvert)
- La soudaineté du changement (TG, CP) (couleur du pédoncule, modification de texture) qui impose une fréquence élevée de revisite sur l'essai
- La subjectivité des mesures (TG, CP), qui implique un potentiel effet notateur.

Les approches utilisées par ces auteurs restent cependant pertinentes lors que les effectifs de plantes sont faibles et que les mesures destructives ne sont pas envisageables.

► Une corrélation entre durée de remplissage des grains et date de sénescence de la canopée

Dans un réseau d'essais combinant 6 variétés contrastées et 11 environnements, le double suivi de la cinétique de remplissage des grains et de la sénescence a été réalisé pour valider la corrélation entre l'arrêt du remplissage et l'inflexion de la sénescence (TFN₅₀) monitorée par NDVI. En valeurs moyennes ajustées sur l'ensemble du réseau, il y a bien une cohérence

de classement variétal pour les 2 paramètres, et une corrélation significative ($r=0.94$). A l'échelle de chaque essai indépendamment : 4 situations présentent une corrélation positive significative ($p \text{ value} < 0.05$), 1 une corrélation positive faiblement significative ($p \text{ value} < 0.1$) et 3 situations une corrélation positive non significative.

Il est à noter que si la date de maturité des grains et la date d'inflexion de la sénescence sont corrélées, elles ne sont cependant pas synchrones : l'inflexion de la sénescence (TFN₅₀) intervient 100 à 150°Cj avant l'arrêt du remplissage des grains.

Même s'il est fréquemment considéré que le maintien de la surface verte est corrélé au remplissage des grains (Brunner *et al.*, 2024), nous n'avons pas connaissance d'étude à la méthodologie équivalente établissant une corrélation entre la durée effective de remplissage des grains et la sénescence décrite via NDVI.

► Impact des paramètres de sénescence sur le rendement

Un jeu de données historique (projet Breedwheat) a permis de mieux explorer la diversité variétale pour la cinétique de sénescence présente dans les variétés françaises récemment commercialisées, en situation stressante comme irriguée. Les acquisitions de phénotypage à haut débit ont été réanalysées pour extraire des valeurs de NDVI parcellaires ; ces données acquises à 8 dates successives ont permis de décrire la cinétique de sénescence d'un large panel de variétés commerciales. Il a confirmé des différences significatives entre variétés, avec une diversité sans doute encore supérieure à celle évaluée dans un panel indépendant de 30 variétés (>100°Cj d'écart entre variétés des centiles 5 et 95, >80°Cj entre décile 1 et décile 9). Il n'y a pas de corrélation entre le TFN₅₀ et la précocité à épiaison ($r=-0.12$), mais il y en a une entre TFN₅₀ et SR ($r=-0.42$). Il est également observé que les variétés présentant les meilleurs rendements en conditions irriguées comme en conditions sèches sont celles présentant les TFN₅₀ les plus élevées (corrélations de 0.34 en conditions irriguées et 0.58 en conditions sèches). On peut aussi noter une corrélation positive et significative entre la valeur de N_{max} et le rendement, en conditions stressées. Les variétés les plus performantes dans cette expérimentation sont donc celles qui présentent une sénescence retardée (TFN₅₀ élevé), qu'il s'agisse de conditions favorables ou modérément stressées ; en transposant l'analyse reliant la durée de remplissage et la date de sénescence, il est donc probable que les variétés présentant un remplissage plus long aient été favorisées.

Cette corrélation positive entre maintien de la surface verte et rendement est régulièrement mentionnée dans la bibliographie (Silva *et al.*, 2003; Foulkes *et al.*, 2007; Christopher *et al.*, 2014, 2016; Brunner *et al.*, 2024) ; un résultat similaire a d'ailleurs été observé sur blé dur en France (M. Marguerie, pers. Comm.). Pour cette raison, la prise en compte d'une durée de canopée verte étendue est mise en avant comme une piste d'adaptation variétale, en particulier vis-à-vis du stress hydrique (Senapati *et al.*, 2019; Antonietta *et al.*, 2024; Wingler and Souliou, 2025).

Par ailleurs, une corrélation positive a été observée entre le rendement et la valeur de NDVI_{max}, notamment

en conditions stressantes, ce qui est cohérent avec des travaux australiens. Cette observation ne renvoie pas explicitement à un aspect phénologique de prolongation de la durée d'activité post-floraison, mais présente une nette facilitation méthodologique : une ou deux acquisitions autour de floraison seraient suffisantes pour accéder à une estimation de $NDVI_{max}$, à la différence d'une estimation du TFN_{50} ou du SR qui requiert l'obtention d'une cinétique complète. Les différences variétales peuvent cependant être difficiles à mettre en évidence en conditions pédo-climatiques favorables (saturation du NDVI face à de forts indices foliaires)

Pour finir, ces conclusions peuvent sembler contradictoires avec des conceptions a priori sur la nécessité de privilégier des variétés « qui finissent vite » dans des milieux stressants. Les conditions observées en pluvial à Gréoux en 2016 doivent être considérées comme suffisamment stressantes pour être représentatives de situations à faible disponibilités

hydriques fréquemment rencontrées en France, sans pour autant être extrêmes ; les conclusions présentées ci-dessus mériteraient donc d'être consolidées, notamment dans des scénarios de stress de fin de cycle (hydrique et thermique) plus intenses. D'autre part, la sénescence du couvert a été surtout décrite via le TFN_{50} qui indique une durée de maintien de la surface vert, mais le critère SR correspond davantage à la « soudaineté » de la sénescence. Il serait donc nécessaire d'avoir recours à des descripteurs similaires entre phénotypage à haut-débit et estimations visuelles de terrain pour clarifier la définition des idéotypes pertinents.

Les caractéristiques de fin de cycle (sénescence ou durée de remplissage) ne sont apparemment pas corrélées à la précocité à épiaison. Il est donc envisageable de combiner la meilleure stratégie de précocité à épiaison avec une durée d'activité courant remplissage allongée pour assumer la meilleure performance des variétés.

Références bibliographiques

Abdoli, M., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S., and Ghobad, M. E. (2016). Effects of photosynthetic source limitation and post-anthesis water deficiency on grain filling rate, photosynthesis and gas exchange in bread wheat cultivars. *Environ. Stress. Crop Sci.* 8, 131-147. doi: 10.22077/escs.2016.210

Ali, A., Ullah, Z., Sher, H., Abbas, Z., and Rasheed, A. (2023). Water stress effects on stay green and chlorophyll fluorescence with focus on yield characteristics of diverse bread wheats. *Planta* 257, 104. doi: 10.1007/s00425-023-04140-0

Antonietta, M., Martinez, D., and Guamet, J. J. (2024). Delayed senescence and crop performance under stress: always a functional couple? *J. Exp. Bot.* 75, 4244-4257. doi: 10.1093/jxb/erae174

Baillet, N. (2019). Distribution de la masse individuelle du grain de blé tendre: analyse de la variabilité de la masse en fonction de la position au sein de l'épi.

Bancal, P., Bancal, M.-O., Heers, M., and Deswartes, J. C. (2025). Using Virtual Drones to Mitigate the Bias Introduced by Sensor Wavelength Approximations in Crop Monitoring with Drones. *Agronomy* 15, 2665. doi: 10.3390/agronomy15112665

Bogard, M., Hourcade, D., Piquemal, B., Gouache, D., Deswartes, J.-C., Throude, M., et al. (2021). Marker-based crop model-assisted ideotype design to improve avoidance of abiotic stress in bread wheat. *J. Exp. Bot.* 72, 1085-1103. doi: 10.1093/jxb/eraa477

Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., et al. (2003). An overview of the crop model. *Eur. J. Agron.* 18, 309-332.

Brunner, S. M., Dinglasan, E., Baraibar, S., Alahmad, S., Katsikis, C., Van Der Meer, S., et al. (2024). Characterizing stay-green in barley across diverse environments: unveiling novel haplotypes. *Theor. Appl. Genet.* 137, 120. doi: 10.1007/s00122-024-04612-1

Chapman, E. A., Orford, S., Lage, J., and Griffiths, S. (2021). Delaying or delivering: identification of novel NAM-1 alleles that delay senescence to extend wheat grain fill duration. *J. Exp. Bot.* 72, 7710-7728. doi: 10.1093/jxb/erab368

Chapman, S. C., Zheng, B., Potgieter, A. B., Guo, W., Baret, F., Liu, S., et al. (2018). "Visible, Near Infrared, and Thermal Spectral Radiance On-Board UAVs for High-Throughput Phenotyping of Plant Breeding Trials," in *Biophysical and Biochemical Characterization and Plant Species Studies*, eds. P. S. Thenkabail, J. G. Lyon, and A. Huete (CRC Press), 275-299. doi: 10.1201/9780429431180-10

Charmet, G., Robert, N., Branlard, G., Linossier, L., Martre, P., and Triboï, E. (2005). Genetic analysis of dry matter and nitrogen accumulation and protein composition in wheat kernels. *Theor. Appl. Genet.* 111, 540-550. doi: 10.1007/s00122-005-2045-1

Chen, J., Liang, Y., Hu, X., Wang, X., Tan, F., Zhang, H., et al. (2010). Physiological characterization of 'stay green' wheat cultivars during the grain filling stage under field growing conditions. *Acta Physiol. Plant.* 32, 875-882. doi: 10.1007/s11738-010-0475-0

Christopher, J. T., Christopher, M. J., Borrell, A. K., Fletcher, S., and Chenu, K. (2016). Stay-green traits to improve wheat adaptation in well-watered and water-limited environments. *J. Exp. Bot.* 67, 5159-5172. doi: 10.1093/jxb/erw276

Christopher, J. T., Veyradier, M., Borrell, A. K., Harvey, G., Fletcher, S., and Chenu, K. (2014). Phenotyping novel stay-green traits to capture genetic variation in senescence dynamics. *Funct. Plant Biol.* 41, 1035-1048. doi: 10.1071/FP14052

Christopher, M., Chenu, K., Jennings, R., Fletcher, S., Butler, D., Borrell, A., et al. (2018). QTL for stay-green traits in wheat in well-watered and water-limited environments. *Field Crops Res.* 217, 32-44. doi: 10.1016/j.fcr.2017.11.003

Clarke, Sarah, Sylvester-Bradley, R., Foulkes, M. J., Ginsburg, D., Gaju, O., Wemer, P., et al. (2012). Adapting wheat to global warming: 'ERYCC' - Earliness and Resilience for Yield in a Changing Climate. HGCA.

Darroch, B. A., and Baker, R. J. (1990). Grain Filling in Three Spring Wheat Genotypes: Statistical Analysis. *Crop Sci.* 30, 525-529. doi: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000030009x

- Dias, A. S., and Lidon, F. C.** (2009). Evaluation of Grain Filling Rate and Duration in Bread and Durum Wheat, under Heat Stress after Anthesis. *J. Agron. Crop Sci.* 195, 137–147. doi: 10.1111/j.1439-037X.2008.00347.x
- Fahy, B., Siddiqui, H., David, L. C., Powers, S. J., Borrill, P., Uauy, C., et al.** (2018). Final grain weight is not limited by the activity of key starch-synthesising enzymes during grain filling in wheat. *J. Exp. Bot.* 69, 5461–5475. doi: 10.1093/jxb/ery314
- Farooq, M., Bramley, H., Palta, J. A., and Siddique, K. H. M.** (2011). Heat Stress in Wheat during Reproductive and Grain-Filling Phases. *Crit. Rev. Plant Sci.* 30, 491–507. doi: 10.1080/07352689.2011.615687
- Fischer, R. A.** (2011). Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop Pasture Sci.* 62, 95. doi: 10.1071/CP10344
- Foulkes, M. J., Sylvester-Bradley, R., Weightman, R., and Snape, J. W.** (2007). Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Res.* 103, 11–24. doi: 10.1016/j.fcr.2007.04.007
- Girousse, C., Inchboard, L., Deswarte, J.-C., and Chenu, K.** (2021). How does post-flowering heat impact grain growth and its determining processes in wheat? *J. Exp. Bot.* 72, 6596–6610. doi: 10.1093/jxb/erab282
- Gouache, D., de Solan, B., Fournier, A., Comar, A., Frederic, B., Cormier, F., et al.** (2016). High throughput phenotyping for complex traits : case study for nitrogen response in wheat based on the PhénoBlé project., (San Diego, USA).
- Jameson, P. D., Semenov, M. A., Brooking, I. R., and Francis, G. S.** (1998). Sirius: a mechanistic model of wheat response to environmental variation. *Eur. J. Agron.* 8, 161–179. doi: 10.1016/S1161-0301(98)00020-3
- Jiang, D., Wang, N., Yang, X., and Wang, J.** (2003). Study on the interaction between NDVI profile and the growing status of crops. *Chin. Geogr. Sci.* 13, 62–65. doi: 10.1007/s11769-003-0086-4
- Kamaluddin, Singh, R. M., Abidin, M. Z., Khan, M. A., Alam, T., Khan, S., et al.** (2007). Inheritance of grain filling duration in spring wheat (*Triticum aestivum* L. em thell). *J. Plant Biol.* 50, 504–507. doi: 10.1007/BF03030690
- Lopes, M. S., and Reynolds, M. P.** (2012). Stay-green in spring wheat can be determined by spectral reflectance measurements (normalized difference vegetation index) independently from phenology. *J. Exp. Bot.* 63, 3789–3798. doi: 10.1093/jxb/ers071
- Luo, P., Ren, Z., Wu, X., Zhang, H., Zhang, H., and Feng, J.** (2006). Structural and biochemical mechanism responsible for the stay-green phenotype in common wheat. *Chin. Sci. Bull.* 51, 2595–2603. doi: 10.1007/s11434-006-2175-0
- Moraga, F., Alcaíno, M., Matus, I., Castillo, D., and del Pozo, A.** (2022). Leaf and Canopy Traits Associated with Stay-Green Expression Are Closely Related to Yield Components of Wheat Genotypes with Contrasting Tolerance to Water Stress. *Plants* 11, 292. doi: 10.3390/plants11030292
- Mou, B., and Kronstad, W. E.** (1994). Duration and Rate of Grain Filling in Selected Winter Wheat Populations: I. Inheritance. *Crop Sci.* 34, 833–837. doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400040003x
- Nasehzadeh, M., and Ellis, R. H.** (2017). Wheat seed weight and quality differ temporally in sensitivity to warm or cool conditions during seed development and maturation. *Ann. Bot.* 120, 479–493. doi: 10.1093/aob/mcx074
- Panozzo, J. F., and Eagles, H. A.** (1999). Rate and duration of grain filling and grain nitrogen accumulation of wheat cultivars grown in different environments. *Aust. J. Agric. Res.* 50, 1007. doi: 10.1071/AR98146
- Pask, A. J. D.** (2012). “Determining key developmental stages,” in *Physiological Breeding II: a field guide to wheat phenotyping*, eds. A. J. D. Pask, J. Pietragalla, D. M. Mullan, and M. Reynolds (Mexico, D.F.), 72–77.
- Pinto, R. S., Lopes, M. S., Collins, N. C., and Reynolds, M. P.** (2016). Modelling and genetic dissection of staygreen under heat stress. *Theor. Appl. Genet.* 129, 2055–2074. doi: 10.1007/s00122-016-2757-4
- Robert, N., Berard, P., and Hennequet, C.** (2001). Dry matter and nitrogen accumulation in wheat kernel. Genetic variation in rate and duration of grain filling [*Triticum aestivum* L.]. *J. Genet. Breed. Italy*. Available at: https://scholar.google.com/scholar_okup?title=Dry+matter+and+nitrogen+accumulation+in+ wheat +kernel.+Genetic+variation+in+rate+and+duration+of+ grain +filling+%5BTriticum+aestivum+L.%5D&author=Robert%2C +N.&publication_year=2001 (Accessed March 22, 2023).
- Robert, N., Berard, P., and Hennequet, C.** (2002). Dry matter and nitrogen accumulation in wheat kernel. Genetic variation in rate and duration of grain filling [*Triticum aestivum* L.]. *J. Genet. Breed.* 55, 297–305.
- Robert, N., Huet, S., Hennequet, C., and Bouvier, A.** (1999). Methodology for choosing a model for wheat kernel growth. *Agronomie* 19, 405–417. doi: 10.1051/agro:19990507
- Semenov, M. A., and Stratonovitch, P.** (2013). Designing high-yielding wheat ideotypes for a changing climate. *Food Energy Secur.* 2, 185–196. doi: 10.1002/fes3.34
- Senapati, N., Stratonovitch, P., Paul, M. J., and Semenov, M. A.** (2019). Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. *J. Exp. Bot.* 70, 2549–2560. doi: 10.1093/jxb/ery226
- Silva, S. A., Carvalho, F. I. F. D., Nedel, J. L., Cruz, P. J., Peske, S. T., Simioni, D., et al.** (2003). Seed filling in near-isogenic lines of wheat with presence and absence of the stay-green trait. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 38, 613–618. doi: 10.1590/S0100-204X2003000500009
- Silva, S. A., de Carvalho, F. I. F., da R. Caetano, V., de Oliveira, A. C., de Coimbra, J. L. M., de Vasconcellos, N. J. S., et al.** (2001). Genetic Basis of Stay-Green Trait in Bread Wheat. *J. New Seeds* 2, 55–68. doi: 10.1300/J153v02n02_05
- Slafer, G. A., and Whitechurch, E. M.** (2001). “Manipulating wheat development to improve adaptation,” in *Application of physiology in wheat breeding*, eds. M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, and A. McNab (CIMMYT), 160–170.
- Sofield, I., Evans, L., Cook, M., and Wardlaw, I.** (1977). Factors Influencing the Rate and Duration of Grain Filling in Wheat. *Funct. Plant Biol.* 4, 785. doi: 10.1071/PP9770785
- Spano, G.** (2003). Physiological characterization of “stay green” mutants in durum wheat. *J. Exp. Bot.* 54, 1415–1420. doi: 10.1093/jxb/erg150
- Tottman, D. R.** (1987). The decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Ann. Appl. Biol.* 110, 441–454. doi: 10.1111/j.1744-7348.1987.tb03275.x
- Treier, S., Vuille-dit-Bille, N., Visse-Mansiaux, M., Liebisch, F., Aasen, H., Roth, L., et al.** (2025). Comparison of PhenoCams and drones for lean phenotyping of phenology and senescence of wheat genotypes in variety testing. *Plant Phenome J.* 8, e70039. doi: 10.1002/ppj2.70039

Ullah, A., Nadeem, F., Nawaz, A., Siddique, K. H. M., and Farooq, M. (2022). Heat stress effects on the reproductive physiology and yield of wheat. 208, i-iv, 1-126. doi: 10.1111/jac.12572

Wiegand, C. L., and Cuellar, J. A. (1981). Duration of Grain Filling and Kernel Weight of Wheat as Affected by Temperature.

Wingler, A., and Soualiou, S. (2025). Overcoming physiological trade-offs between flowering time and crop yield: strategies for a changing climate. *J. Exp. Bot.* 76, 2646-2658. doi: 10.1093/jxb/eraf110