

MESSAGE : Modélisation et Evaluation des composantes de la réSiStance Au GEI des céréales

Jean-Charles DESWARTE^{1*}, Elyse CHAMPIGNEULLE², Valérie DUFAYET³, Guillaume BARRAL-BARON⁴, Gemma MOLERO⁴, Gabriel BEUDIN⁵

1 - ARVALIS – Station de Villiers-le-Bâcle – ZA des Gravières, Route de Châteaufort, 91190 VILLIERS-LE-BACLE

2 - ARVALIS – Station de Châlons-en-Champagne – Complexe agricole du Mont Bernard, 51035

CHALONS-EN-CHAMPAGNE

3 - INRAE Unité expérimentale du Domaine d'Epoisses – Domaine expérimental d'Epoisses, 21110 BRETENIERE

4 - KWS-MOMONT – 7 Rue de Martinval, 59246 MONS-EN-PEVELE

5 - RAGT 2n – 1 route d'Epincy, 28150 LOUVILLE-LA-CHENARD

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

INTRODUCTION

Les céréales à paille sont sensibles aux froids importants tout au long de leur cycle, avec des variations notables en fonction du stade et des conditions d'apparition du froid. En France, les gelées hivernales intenses et/ou brutales sont celles susceptibles d'être les plus pénalisantes à l'échelle de la culture, tel qu'en 2003 et 2012.

La résistance des céréales au froid n'est pas entièrement constitutive, elle s'acquiert chez les céréales dont le génotype le permet, au gré des expositions à des températures progressivement froides (entre 0 et 10°C (Fowler *et al.*, 1999)) qui jouent le rôle de stimulus (Jan *et al.*, 2009).

► Effets physiologiques du froid sur les plantes et adaptations

Lorsque la température devient négative, de la glace se forme dans l'espace intercellulaire (Pearce, 2001). La formation de glace induit une diminution du potentiel osmotique en dehors des cellules, entraînant un transfert d'eau. Les températures négatives créent ainsi une déshydratation cellulaire (Jan *et al.*, 2009). La résistance au froid passe ainsi notamment par l'accumulation de protéines impliquées dans la synthèse des sucres solubles. Les variétés de blé résistantes au gel présentent un faible contenu hydrique et des concentrations importantes en proline et sucres solubles. A ce jour, la résistance au stress osmotique est la cause de résistance au froid la plus développée (Bao *et al.*, 2022).

La rupture de la membrane plasmique est également citée comme une cause importante des dommages causés par le froid sur les plantes (Dowgert and Steponkus, 1984; Jan *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2014). En effet, les faibles températures impactent la fluidité membranaire.

► La résistance au froid : un caractère quantitatif qui évolue

La résistance au froid est permise par la co-expression de gènes de fonction et de régulation (Chen *et al.*, 2014). Des centaines de gènes ont été identifiés comme impliqués dans la résistance au gel pour certaines espèces sans pouvoir toutefois toujours comprendre leur rôle spécifique. On trouve à la fois des gènes codant des protéines de structure protégeant directement la plante du stress thermique et des gènes de régulation codant des facteurs de transcription, des enzymes et des kinases en lien avec la synthèse d'hormones (Winfield *et al.*, 2010). Les gènes de résistance au froid regroupés sous l'acronyme COR

(Cold regulated) ont été identifiés dans plusieurs espèces. Cependant, les protéines codées par ces gènes sont différentes d'une espèce à l'autre, bien que leur expression confère toujours une résistance au froid (Chen *et al.*, 2014).

Des gènes bien connus impliqués dans la vernalisation semblent aussi avoir un effet sur la résistance au froid. Le gène *vrn1*, ou d'autres gènes proches de celui-ci sur le chromosome 5A notamment, seraient impliqués dans les processus de la résistance au froid (Fowler *et al.*, 1999). La tolérance au froid peut donc être envisagée comme un facteur quantitatif (Fowler *et al.*, 1999). La résistance au gel d'une variété ne peut se résumer simplement à son génotype : l'historique des stimuli reçus par la plante conditionne son niveau de résistance.

► Evolution et modélisation de la résistance au froid au cours du cycle

Les évolutions de température engendrent des modifications de niveau de résistance au froid :

- L'*acclimatation* ou *endurcissement* est un phénomène long et progressif accentuant les mécanismes de résistance au froid. Il peut durer quelques jours à quelques semaines, avec des températures froides mais positives, de 0 à environ 10°C (Vaitkeviciūtė *et al.*, 2022). Il existe une relation inverse entre la vitesse d'acclimatation et la température (Lecomte *et al.*, 2003). Lorsque l'acclimatation est complète, le froid négatif auquel la plante peut résister atteint un minimum appelé « *résistance seuil* », dépendant du stade de développement et du génotype. Pour les variétés de blé tendre cultivées en France, la résistance seuil s'étend de -12°C pour les variétés les moins résistantes à -32°C pour les variétés les plus résistantes. Le nombre de jours nécessaires à l'acclimatation complète est lui aussi génotype dépendant (Lecomte *et al.*, 2003).
- Le *désendurcissement* est une diminution partielle ou complète de la capacité à résister au froid, induite par des températures plus douces (>10°C) (Winfield *et al.*, 2010). Gusta and Fowler (Gusta and Fowler, 1976) suggèrent une désacclimatation complète après 5 jours à 20°C. Même en maintenant les conditions propices à l'acclimatation, la capacité de plantes à résister au froid diminue progressivement après un certain temps (Gusta & Fowler, 1976). Cette désacclimatation progressive de céréales témoigne de l'incapacité à maintenir la suractivation des gènes d'expression de la tolérance au froid (Mahfoozi, 2001).

- Le *réendurcissement* ou *réacclimatation* est possible si des épisodes de froid se présentent à nouveau (Vaitkevičiūtė *et al.*, 2022). Néanmoins, Gusta et Fowler (1976) ont montré que la résistance au froid acquise par réacclimatation est inférieure à celle acquise initialement lors de la première acclimatation. Par ailleurs, la réacclimatation ne semble possible seulement si le processus de vernalisation n'est pas achevé (Trischuk *et al.*, 2014). En effet la transition florale est reconnue comme une étape charnière à partir de laquelle l'activation des gènes de tolérance au froid est nettement diminuée (Mahfoozi *et al.*, 2001).

La mise au point de modèles mécanistes sur la résistance au gel permet de faire la synthèse des connaissances sur ce sujet (Lecomte *et al.*, 2003; Fowler *et al.*, 2014) et de mieux comprendre le comportement des cultures au champs. En 2003, Lecomte *et al.* mettent au point un modèle qui vise à déterminer la résistance de la culture jour après jour, en fonction de la température moyenne du jour, de l'état journalier d'acclimatation et du stade de développement. Les principales limites de ce modèle sont la non-prise en compte des alternances de gel-dégel qui diminuent progressivement les capacités d'endurcissement des plantes et de l'approche de l'initiation florale qui réduit la résistance maximale pouvant être atteinte (Lecomte *et al.*, 2003).

L'utilisation des modèles rend possible la simulation de nombreux scénarii climatiques différents pour une grande diversité d'idéotypes adaptés aux conditions de différentes régions, notamment dans un contexte de changement climatique (Fowler *et al.*, 2014).

► Evaluation de la résistance au froid pour l'inscription

Lors de l'inscription d'une nouvelle variété de blé tendre, sa résistance au gel est évaluée (notée de 1 : très sensible à 9 : très résistant). Elle est notamment testée pendant 2 années en conditions semi-contrôlées, sur le site de Chaux-des-Près (39). Ce site a été choisi car sa situation géographique et topologique permet des hivers froids, avec des températures minimales annuelles souvent inférieures à -20°C. En général, la dynamique d'évolution des températures au cours de l'hiver permet que les plantes soient acclimatées au moment où une vague de froid intense se déclare et les températures, alors assez négatives, assurent de pouvoir tester la résistance des différentes variétés. Des toits mobiles y sont installés, permettant une couverture provisoire des essais en cas de chute de neige.

L'utilisation parallèle du modèle dynamique de Lecomte *et al.* (2003) permet de qualifier le scénario de froid, et notamment le niveau d'endurcissement théorique. Les écarts de comportement des variétés au modèle peuvent ainsi renseigner sur des particularités de vitesse d'endurcissement ou de résistance maximale.

► Conséquences du changement climatique sur la résistance variétale

Le changement climatique actuel implique une hausse tendancielle des températures, y compris hivernales. Plusieurs études menées sur différents indicateurs climatiques (températures, taux de CO₂, etc) mettent en avant un effet "rupture" de l'impact du changement climatique sur l'évolution de ces indicateurs, en Europe

notamment, grâce à différentes méthodes statistiques (Brulebois *et al.*, 2015; Reid *et al.*, 2016; Castel *et al.*, 2017).

Le facteur climatique impactant le plus le développement de la résistance au gel est la température. Son évolution devrait donc modifier les dynamiques d'endurcissement-désendurcissement et ainsi impacter les risques de dégâts de gel par défaut d'endurcissement (Vaitkevičiūtė *et al.*, 2022). De plus, l'augmentation des températures favorise un développement phénologique plus rapide des céréales d'hiver et donc une transition florale plus précoce. Or la résistance au gel est diminuée une fois ce stade passé. Des dégâts de gel tardif, en fin d'hiver, pourraient donc devenir plus fréquents dans le futur (Lamichane, 2021). La campagne agricole 2011-2012 a été particulièrement marquée par ce phénomène : après un automne et début d'hiver plutôt doux, une vague de gel soudaine est survenue, générant des dégâts importants.

Selon une étude menée sur pois (Castel *et al.* en 2017), le réchauffement climatique a un effet plus complexe qu'il n'y paraît sur la dynamique de gel. L'intensité en température des gelées devrait diminuer mais la fréquence d'événements de gel devrait s'accroître faute d'endurcissement suffisant (Castel *et al.*, 2017). Ce maintien du risque de gel malgré le réchauffement climatique est qualifié d'effet « paradoxe » du réchauffement climatique (Castel *et al.*, 2017).

► MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le projet MESSAGE a combiné plusieurs approches : le recours à un réseau d'essais au champ, le développement de tests en conditions contrôlées et l'amélioration et l'utilisation de modèles.

► Matériel végétal

27 variétés de blé tendre d'hiver (*Triticum aestivum*) ont été utilisées : 20 variétés commerciales modernes (anonymisées, de niveau de résistance connu) et de 9 témoins utilisées à Chaux-des-Près (par ordre croissant de résistance au froid, chacun représentatif d'une note sur l'échelle de résistance CTPS): Rex (1), Magali (2.5), Champlain (3), Cappelle (4.5), Capitole (6), Moisson (7), Korelli (7.5), Comtal (9) et Cheyenne (9+). Pour les essais en conditions contrôlées, Cheyenne n'a pas été incluse.

► Réseau d'essais au champ ou en conditions semi-contrôlées

Les 29 variétés ont été exposées à des conditions hivernales contrastées dans 8 sites distincts (fig 1) :

Conditions	Site	20-21	21-22	22-23
Champ	Varsovie (PL)	X	X	X
Champ	Zosin (PL)	X	X	
Champ	Radawiec (PL)	X	X	
Champ	Cicibor (PL)			X
Champ	Champaign (USA)			X
Champ	St Hilaire en W (F)	X	X	X
Bacs exté.	Hohenheim (All)	X	X	X
Altitude, couv. mob.	Chaux-des-Près (F)	X	X	X

Figure 1 : tableau récapitulatif des dispositifs utilisés pour l'évaluation multisite en conditions de plein champ ou semi-contrôlées.

Les conditions de conduite des essais étaient standard (dates de semis, conduite). Les notations de dégâts de gel consistaient en une intensité de nécroses foliaires, et étaient réalisées entre 2 et 4 fois au cours de l'hiver. Les données climatiques disponibles pour caractériser le scénario climatique étaient soit issues de capteurs situés sur le site, soit de stations météorologiques proches. Seuls les essais présentant des dégâts de gel sur les témoins variétaux de résistance de niveau 7 ou plus ont été retenus. Un premier modèle à l'échelle de l'essai est établi pour estimer une moyenne ajustée des dégâts par variété. Un second modèle linéaire mixte est ensuite mis en œuvre en prenant en compte un effet variétal fixe et un effet essai aléatoire.

► Essais en conditions contrôlées

Deux ensembles d'enceintes climatiques ont été mobilisées sur le site de Boigneville (91) :

- une enceinte Strader (température réglable de +5 à +30°C, humidité relative entre 80 et 95%), utilisée pour la croissance préalable au stress, et la reprise de végétation
- deux enceintes Aria (température réglable de -30°C à +20°C) utilisées pour imposer un stress froid

Des plateaux en polystyrène extrudé perforés ont été utilisés pour cultiver des plantes individuelles : chaque plateau (env. 30x45 cm) contient 24 puits remplis de terreau (env. 100cm³) dans lequel pousse une plante. Chaque enceinte Aria pouvant recevoir 6 plateaux, 144 plantes sont testées simultanément (fig 2). Pour corriger l'hétérogénéité interne à chaque chambre Aria, un dispositif en alpha-plan avec répétition des variétés témoins a été appliqué.

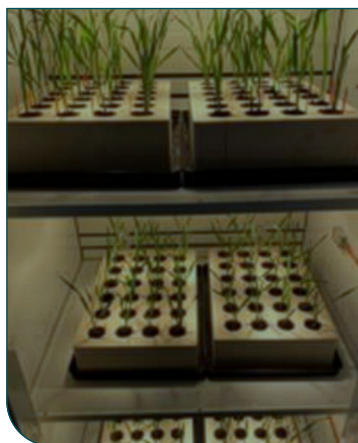


Figure 2 :
illustration des plateaux
de culture des plantes
lors de leur transfert
dans les enceintes
pour application
du stress froid.

Après 21 jours de croissance (10-15°C) post-semis en enceinte Strader, les plateaux sont transférés dans les enceintes Aria pour une période d'acclimatation au froid (21 jours à 2-4°C), avant l'application du stress froid pendant 2 jours (descente progressive de la température jusqu'à -17°C), puis 7 jours de sortie de stress (2-4°C) et une phase de reprise de végétation (14j à 10-15°C). Les notations de dégâts, visuelles, sont réalisées à 1, 2 et 3 semaines après l'application du stress.

Chaque expérimentation (144 plantes) a été répétée 8 fois ; ainsi, chaque génotype a été observé entre 36 et 43 fois pour les variétés commerciales et 47 à 48 fois pour les témoins. Les résultats ont été analysés à l'aide d'un modèle mixte intégrant la spatialisation

dans les enceintes climatiques, l'essai et le génotype ; la comparaison entre génotypes a été réalisée à l'aide des packages emmeans et multcomp sous R.

► Amélioration du modèle dynamique de résistance au froid (d'après Lecomte et al, 2003)

Différents jeux de données ont été combinés pour permettre de tester et d'améliorer le modèle dynamique de Lecomte et al (2003) :

- l'historique des observations sur les variétés témoins sur le site de Chaux-des-Prés (2004 à 2018)
- des données d'essais au champ issus d'Arvalis, lors d'hivers froids avec des dégâts observés (1997 à 2012)
- les données d'essais au champ collectées pendant le projet MESSAGE
- des observations dédiées réalisées à Chaux-des-Prés sur des modalités dédiées : variation de la date de semis et ombrage

Pour chaque situation, les données climatiques journalières (Tmin et Tmax, Rayonnement) et les notations de dégâts foliaires ont été rassemblées.

Les modifications du modèle portaient sur 2 aspects, traités simultanément :

- la prise en compte du rayonnement
- l'intégration de la transition florale

Les améliorations ont été évaluées par validation croisée, en calculant la sensibilité, la spécificité et le taux de bonnes prédictions du modèle enrichi par rapport au modèle initial.

► Evolution temporelle des dégâts de froid sur les blés français

Les données climatologiques de 1955 à 2022 ont été mobilisées sur 11 stations météorologiques Météo France d'un grand quart Nord-Est de la France. Plutôt que d'analyser des données climatiques brutes, le choix a été fait d'avoir recours au modèle de Lecomte et al (2003) pour évaluer l'existence et l'intensité des dégâts. Les hypothèses de date de semis ont été établies pour chaque station sur la base des dates de semis moyennes déclarées dans les enquêtes réalisées par le Service Central d'Etude et d'Enquêtes Statistiques (SCEES) du Ministère de l'Agriculture de 2006 et 2011, et étendues à l'ensemble de la période de simulation.

Une première étape a consisté en l'analyse temporelle, et l'identification d'une discontinuité dans la chronologie des dégâts d'après la méthode décrite par Rodionov (2004), en travaillant sur 12 combinaisons de niveau de résistance x durée d'endurcissement. La seconde a été de simuler, pour chaque période historique, 27 idéotypes différents (9 niveaux de Rseuil x 3 durées d'endurcissement) pour chaque station afin d'identifier l'impact respectif des paramètres de résistance au froid pour limiter les dégâts.

➤ RÉSULTATS

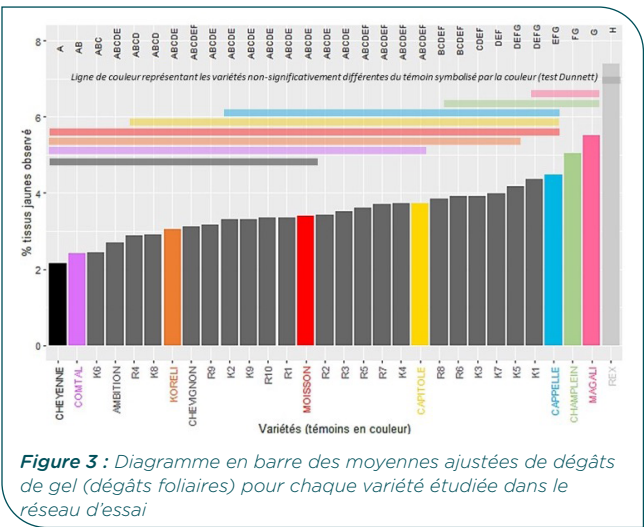
► Screening variétal multisite

Les essais réalisés au champ ont été globalement faiblement affectés voire complètement épargnés par les dégâts de gel, en particulier pour ceux réalisés en Pologne et en Lorraine, rendant la distinction variétale impossible. Par conséquent, sur les 12 essais menés au

champ, 5 d'entre eux sont totalement inutilisables pour la discrimination variétale.

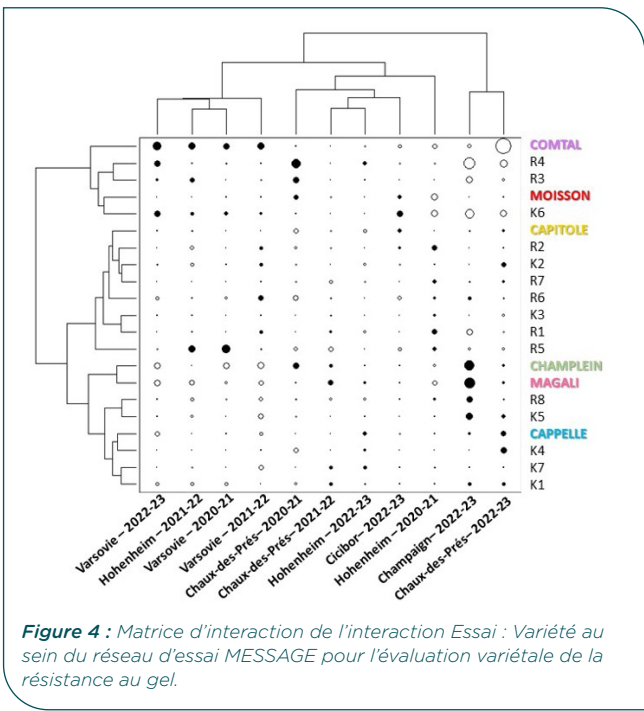
Les essais en conditions semi-contrôlées, menés à Chaux-des-Prés et Hohenheim présentent des dégâts de gel importants permettant la notation des variétés sur leur capacité à résister au gel à partir de leurs symptômes.

A l'échelle du réseau, l'effet essai explique 73% de la variance des notations, contre 17% pour l'effet variétal et 9% pour l'interaction Essai : Variétés. L'effet variétal est par conséquent faiblement significatif (p value = 0.1). Les notations sur ce réseau permettent donc difficilement d'obtenir des groupes de résistance au gel significativement différents (fig 3). Ainsi le réseau d'essais mis en œuvre au cours des 3 années du projet MESSAGE est davantage représentatif de la variabilité de dégâts de gel entre les lieux d'essais, que de la capacité des différentes variétés à résister au gel.



La matrice d'interaction ci-dessous (fig 4) précise l'effet de l'interaction Essai x Variété pour chaque modalité d'essai (Lieu x année) et pour chaque variété. Comtal, témoin très résistant au gel, est ainsi classé plus résistant dans certains essais (disques creux : Chaux-des-Prés, Champaign) et moins résistant pour d'autres (disques noirs pleins : Varsovie et Hohenheim 2022). L'instabilité variétale de la résistance au gel mise en évidence par ce réseau d'essai s'explique par la diversité des scénarii de gel que représentent les différents essais du réseau.

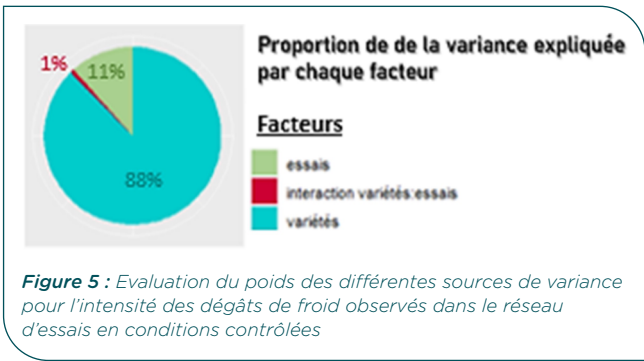
La modélisation du développement de la résistance au gel grâce au modèle permet d'interpréter les différences entre ces deux groupes d'essais en termes de scénarii de gel. Le groupe d'essai Chaux-des-Prés 2023 et Champaign est climatiquement caractérisé par un pic de froid précoce dès le début de la période hivernale sans mise en place progressive des températures négatives. En effet, le nombre de jours avec une température permettant l'acclimatation ($0 < T_{moy} < 10^{\circ}\text{C}$) est trop faible pour permettre un développement suffisant de la résistance au gel. Le regroupement des essais de Varsovie et de Hohenheim 2021 se caractérise quant à lui par des températures négatives moins faibles que pour l'autre groupe. Les gels sont globalement moins intenses et, lorsqu'ils se produisent, la température moyenne des jours précédents a permis l'acclimatation au froid ce qui limite donc les dégâts.



Finalement, les scénarii climatiques contrastés entre ces deux regroupements d'essais mettent en évidence d'une part des situations d'essais propices au classement variétal sur la résistance au gel et d'autre part des situations où des gels peu intenses ne permettent pas d'obtenir une hétérogénéité de dégâts de gels suffisantes pour permettre une discrimination variétale corrélée avec le classement variétal officiel.

► Validation d'un protocole en conditions contrôlées

Les 8 essais réalisés en conditions contrôlées avaient pour but de valider l'aptitude de ces tests à discriminer les 27 variétés sur leur capacité à résister au gel. Seuls les résultats des notations 14 jours après le stress de gel sont présentés car ce sont les plus discriminants et ceux pour lesquelles la variance est principalement expliquée par l'effet variétal plutôt que par l'effet essai (fig 5).



Sur la figure 6, les variétés sont classées à partir de la moyenne ajustée de dégâts foliaires tous essais confondus. La variabilité des nécroses attestée par les écart-types conduit à une faible capacité de discrimination des variétés entre elles (tests de Tukey). La comparaison des variétés aux huit témoins, par un test de Dunnett, ne permet pas de déterminer des groupes de variétés significativement distincts les uns des autres. En effet, les séries de variétés significativement

différentes de chaque témoin se superposent. Pour autant, 4 groupes de résistance semblent se distinguer :

- un groupe très sensible avec le témoin Rex seul,
- un groupe plutôt sensible correspondant aux témoins Champlain, Magali et Capitole et les variétés commerciales qui n'en sont pas significativement distinctes d'après le test Dunnett,
- un groupe plutôt résistant avec les témoins Korelli, Comtal et Moisson et d'autres variétés commerciales
- un groupe avec la variété K6, très résistante, seule

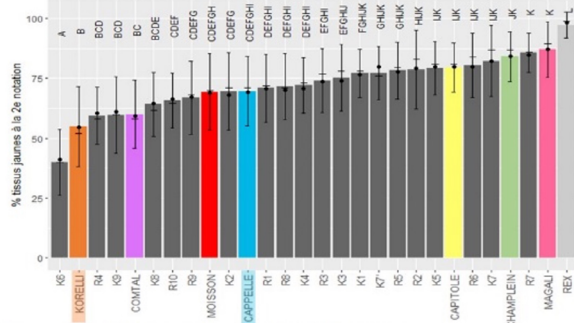


Figure 6 : diagramme de représentation du classement variétal en fonction des niveaux de nécroses observés au terme des essais en conditions contrôlées. Les lettres permettent d'identifier les variétés statistiquement différentes d'après le test de Tukey.

On observe que les dégâts foliaires observés ne sont pas exactement cohérents avec la note de résistance au froid attribuée par le CTPS à chaque variété (fig 7) : Cappelle et Capitole d'une part, et Korreli et Comtal d'autres part présentent des classements différents selon les 2 méthodes.

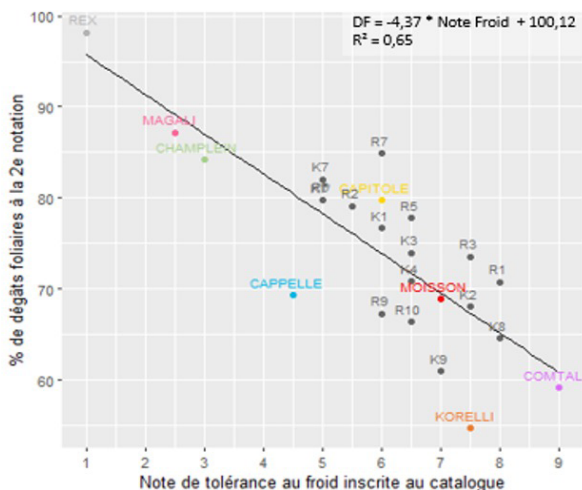


Figure 7 : scatter plot représentant pour chaque variété les niveaux de dégâts foliaires moyens ajustés observés dans les essais en condition contrôlées en fonction de la note de tolérance au froid CTPS

Le protocole tel qu'il a été mis en place ici présente donc une capacité assez limitée à discriminer des variétés : un test de Dunnett appliqué aux données indique, pour le jeu de données accumulé avec 8 essais, une plus petite différence significative de 9% de dégâts foliaires soit environ 2 points de note de froid. Il est possible d'estimer a posteriori le nombre d'essais qui auraient été nécessaires, selon la méthodologie développée ici, pour permettre une

discrimination plus nette entre variétés (fig 8) : entre 12 et 25 essais sont requis pour pouvoir distinguer des variétés avec une « résolution » d'un point de notation CTPS.

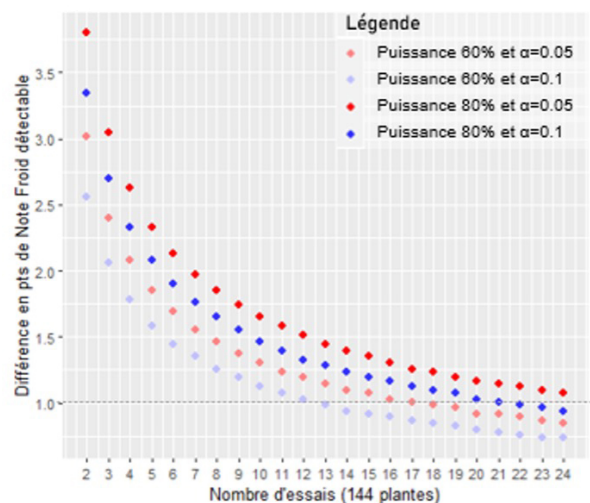


Figure 8 : estimation par simulation de la capacité de discrimination de résistance au froid selon le nombre d'essais conduits en conditions contrôlées

► Amélioration d'un modèle dynamique de résistance au froid

Le modèle publié par Lecomte et al (2003) s'appuie essentiellement sur des données recueillies sur le site de Chaux-des-Prés, où les conditions de culture, de croissance et d'endurcissement au froid s'éloignent sensiblement des épisodes de gel destructeurs en plaine. Pour cette raison, il présente un taux de bonnes prédictions de 85% à Chaux-des-Prés contre 16% sur un jeu de données d'essais au champ Arvalis (Lecomtes, comm. pers.)(particularité des données Arvalis : ne sont incluses que des données issues d'essais ayant présentés quelques dégâts de gel). Plusieurs hypothèses sont avancées : l'approche de la transition florale, les niveaux de rayonnement et les alternances-gel-dégel ne sont pas intégrées et peuvent conduire à une fragilisation du couvert. Les deux premières sont explorées à l'aide d'expérimentations dédiées à Chaux-des-Prés.

Une première expérimentation modulant le rayonnement a été mise en œuvre en 2021-2022 puis 2022-2023, en positionnant un filet d'ombrage, par comparaison au reste du dispositif dépourvu de filet.

L'effet de l'ombrage est dépendant de l'année (fig. 9), les deux scénarios climatiques étant eux-mêmes très différents. Sur la base de la bibliographie, il est dès lors supposé que l'effet du rayonnement n'est pas linéaire : des rayonnements trop faibles limitent la photosynthèse et donc l'accumulation d'osmolytes et par conséquent ralentissent le processus d'acclimatation (Pocock et al., 2001), alors que des rayonnements trop élevés entraînent de la photoinhibition et la production de ROS.

L'effet date de semis sur les deux années et toutes les notations (effets aléatoires) est significatif au seuil de 5% (fig. 10). L'analyse post-hoc révèle qu'un semis tardif n'engendre pas des dégâts de gel significativement différents d'une date de semis normale, alors qu'un semis précoce conduit à des dégâts foliaires plus importants (+7.5% par rapport au semis normal).

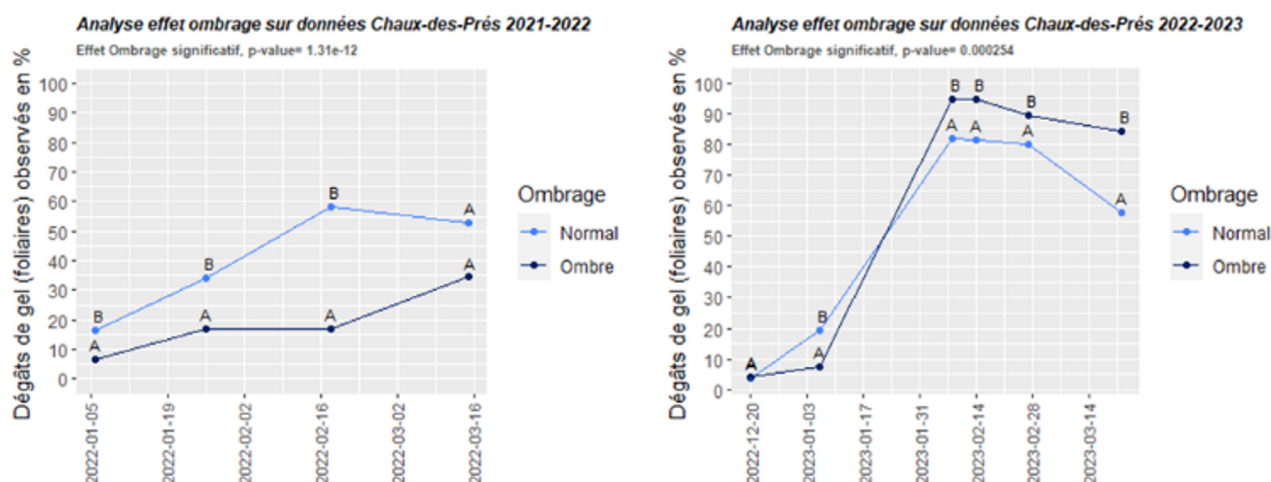


Figure 9 : évolutions chronologiques des dégâts foliaires observés avec et sans ombrage à Chaux des Prés (21-22 et 22-23) (moyennes ajustées avec ou sans ombrage, à chaque notation)

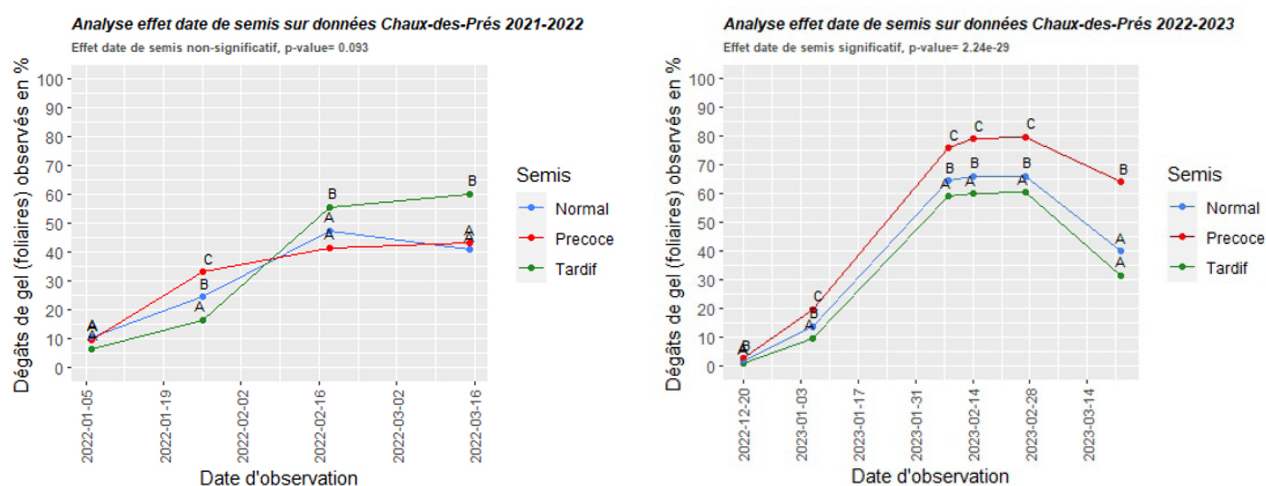


Figure 10 : effet de la date de semis sur les niveaux de dégâts foliaires observés à Chaux-des-Prés (20-21 à 22-23). n=84 par notation (dont 28 pour chaque modalité)

Cependant, en séparant les années d'étude, l'effet date de semis n'est en réalité pas significatif au seuil de 5% en 2021-22 mais l'est largement en 2022-23. Pour 2022-23 les différentes dates de semis ont des effets significatifs 2 à 2 : la date de semis normale entraîne des dégâts de gel 11,5% plus faibles que le semis précoce, mais 5% plus important qu'en semis tardif. L'interaction entre l'effet date de semis et l'effet variétal n'est pas significative. Les dégâts de gel plus importants en 2023, en fin de période hivernale, pour un semis précoce peuvent s'expliquer par une transition florale avancée par rapport aux autres modalités de dates de semis et donc une résistance au gel diminuée.

Deux modules d'amélioration ont été mis au point au cours de ce projet :

- Module de rayonnement : en fixant 2 valeurs de rayonnement seuil décrivant les situations où le rayonnement est limitant à l'acclimatation ou au contraire les cas où le rayonnement, trop important, est source de stress ralentissant l'acclimatation voire causant la désacclimatation.
- Module de passage de la transition florale : A partir de la prédiction du stade épi 1 cm la date de transition florale est estimée et la résistance au gel progressivement réduite.

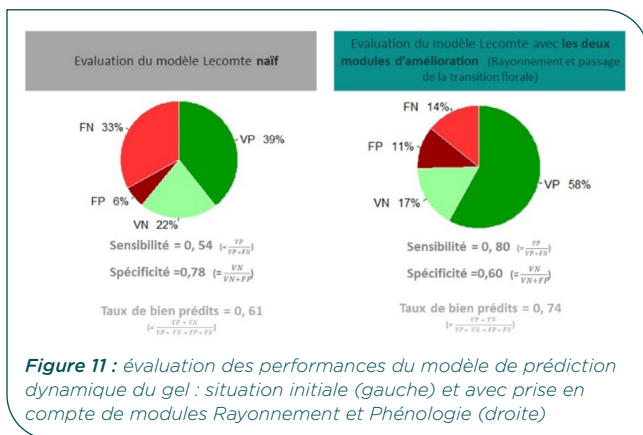
L'intérêt de ces deux modules est testé par validation croisée sur un rassemblement de jeux de données, comptant des essais historiques réalisés par Arvalis en plaine (de 1997 à 2012) et à Chaux -des-Prés (de 2004 à 2018) et tous les essais menés dans le cadre du projet MESSAGE. Les prédictions du modèle sont jugées en fonction de la cohérence des prédictions avec les observations, toutes évaluées de manière qualitative (présence ou absence de dégâts).

En ajoutant ces deux modules au modèle Lecomte, les capacités de prédiction des dégâts de gel sont améliorées, avec 13% de bien prédits en plus (fig 11).

L'intérêt de chaque module a aussi été testé individuellement en réalisant une évaluation des capacités de prédiction avec le modèle original amélioré par l'un ou l'autre de ces deux modules. Il résulte de cette analyse que le module d'approche de la transition florale n'améliore presque pas les prédictions. Ainsi l'amélioration du modèle de prédiction des dégâts de gel repose surtout sur la prise en compte du rayonnement.

► Evolution temporelle des dégâts de froid sur les blés français et réflexions sur les idéotypes requis

Pour la majorité des stations, le cumul de dégâts de gel



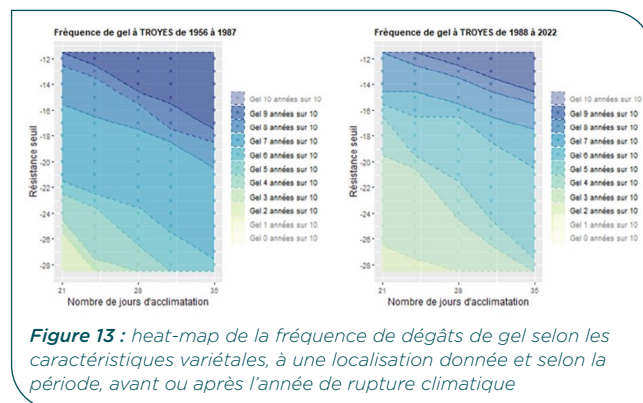
annuel prédit a tendance à diminuer de 1956 à 2022. Plus qu'une tendance globale de diminution, pour certaines localisations, les dégâts de gel semblent fortement diminuer aux alentours du début des années 90, avec des cumuls annuels de dégâts de gel importants avant cette période et nettement plus faibles après celle-ci (fig 12).

Une analyse statistique a été menée en vue de déterminer l'existence d'années de rupture dans la série chronologique des dégâts de gels prédits entre 1956 à 2022, aux 11 localisations choisies. Différentes années de rupture ont été mises en évidence pour chaque cas de figure (Idéotype X localisation). L'année 1987 est celle qui est ressortie pour quasiment tous les cas de figure.

Pour vérifier l'importance de cette rupture dans l'évolution des dégâts de gel, une analyse statistique des dégâts de gel modélisés (cumul sur l'année) avant 1987 et après 1988 est réalisée (modèle linéaire généralisé avec loi binomiale négative). Elle s'avère systématiquement significative (12 idéotypes simulés) pour Strasbourg, Lyon, Bourges, Melun et Trappes, et fréquemment significative (>50% des idéotypes testés) pour Besançon et Metz. Le profil des idéotypes testé influence évidemment le test : les variétés avec une

résistance seuil < -24°C montrent moins souvent d'effets significatifs, étant moins affectés par le gel.

Les dégâts de gel, pour les périodes de passé ancien 1956-1987 et de passé récent 1988-2022, sont prédits et permettent de déterminer les fréquences de gel à ces deux périodes en fonction des caractéristiques variétales, pour chaque station étudiée. Ces fréquences de dégâts de gels peuvent être résumées pour chaque période et chaque localisation présentant pour chaque idéotype, c'est-à-dire la combinaison entre une résistance-seuil donnée et une durée d'acclimatation, le risque de gel en nombre d'années de dégâts de gel sur 10 ans. L'exemple pour Troyes est présenté ci-dessous (fig 13).



Pour déterminer quel paramètre est le plus critique pour limiter les dégâts de froid, la comparaison d'idéotypes variant ces deux critères a été testée :

- Référence : variété Capitole de résistance seuil -22°C (Note Froid=6) et de durée d'acclimatation 4 semaines
- Modification de la résistance seuil de +/-6°C, ce qui équivaut à modifier la note Froid de +/-3 points
- Modification de la durée d'acclimatation de +/-1 semaine

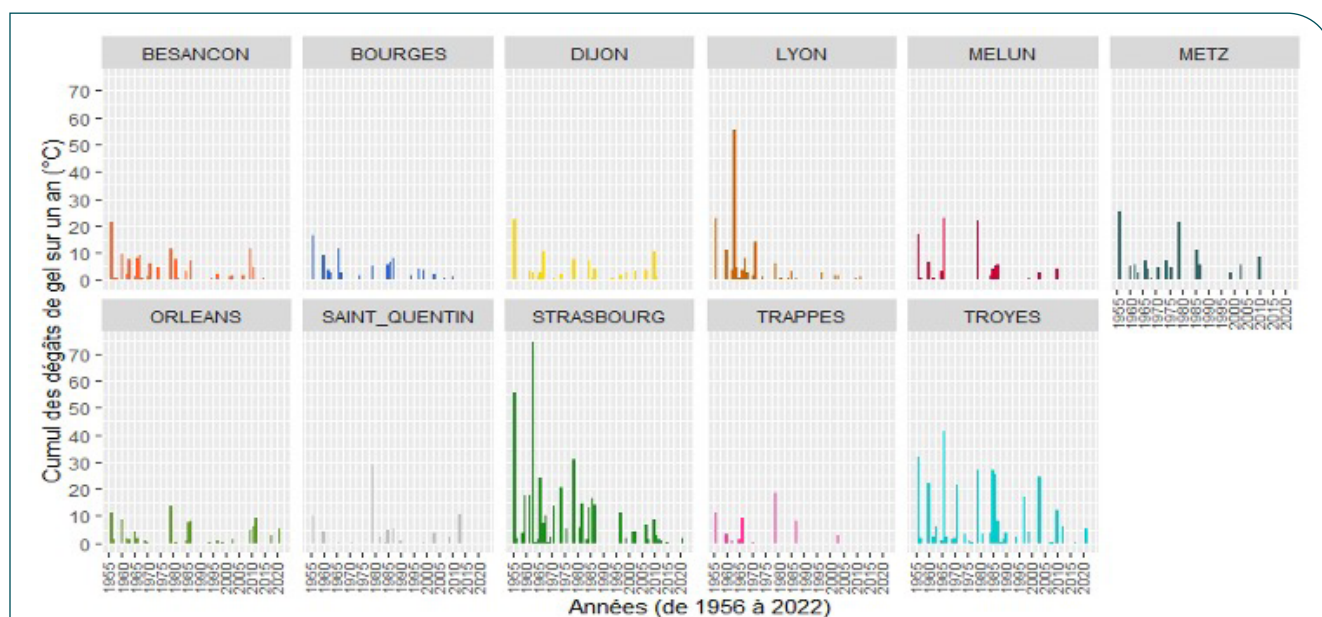


Figure 12 : Evolution du cumul annuel de dégâts de gel dans 11 stations du Nord-Est français de 1956 à 2022, pour la variété Capitole (Résistance seuil = -18°C et Durée d'acclimatation=28 jours)

Diminuer la résistance seuil ou la durée d'acclimatation permet de réduire significativement la fréquence de dégâts de gel par rapport à la référence Capitole, d'environ 1 année de gel sur 10 ans. Qu'elle porte sur l'un ou l'autre des paramètres, cette modification conduit à une réduction du même ordre de grandeur. Ces observations sont valables pour la période avant 1987 comme pour la période après 1988.

DISCUSSION

► Un risque de gel en baisse tendancielle, mais qui ne disparaît pas

Le changement climatique oriente les températures à la hausse, y compris pendant l'hiver. Cette tendance peut laisser présager des températures minimales moins basses dans le futur qu'au cours du 20^e siècle, et l'analyse réalisée sur un sous-ensemble de stations météorologiques française démontre que cela se traduit par une baisse théorique des dégâts. Il est cependant nécessaire de rappeler que les effets du froid ne sont pas uniquement liés aux minimales atteintes, mais également aux conditions d'abaissement des températures, qui conditionnent l'ampleur de l'endurcissement des cultures. Il faut d'ailleurs noter que les deux dernières grandes séquences de froid en France (2003 et 2012) ont notamment été destructrices par défaut d'endurcissement.

Il n'a pas été possible d'utiliser les projections climatiques futures (DRIAS) pour estimer le risque de dégâts ; en effet, les températures minimales disponibles dans les simulations présentent un biais qui affecte très directement les sorties du modèle de dégâts ; néanmoins, l'analyse rétrospective démontre que les risques de gel en France ont évolué à la fin du 20^e siècle, sans pour autant disparaître ; ces résultats sont d'ailleurs cohérents avec des travaux analogues conduits sur pois (Castel *et al.*, 2017).

► Les limites de la modélisation pour identifier les idéotypes adaptés

L'utilisation d'un modèle dynamique de résistance au froid est un outil précieux pour raisonner les risques de dégât ; le modèle utilisé ici a surtout été entraîné sur des données de Chaux-des-Prés, et s'avère moins pertinent en plaine. Certaines limitations ont été identifiées : impact des niveaux de rayonnement, effet aggravant des alternances gel-dégel (Willick *et al.*, 2021), impact de la fin de la vernalisation (Bergjord *et al.*, 2008) et de l'approche de la transition florale. Certains de ces éléments ne peuvent cependant pas être aisément explorés -a fortiori au champ- compte-tenu de la non-maîtrise des conditions climatiques. Pour ces raisons, la modélisation des dégâts de gel reste imparfaite, notamment dans l'optique d'une projection climatique qui induirait une anticipation phénologique. De plus, les paramètres variétaux du modèle sont peu nombreux (Rseuil et durée d'endurcissement), et la variabilité génétique existante pour la durée d'endurcissement semble relativement restreinte. Ceci limite la gamme d'idéotypes à tester pour identifier des comportements moins fragiles vis-à-vis des stress froids futurs.

► Des réseaux d'essais peu efficaces, qui requièrent d'être envirotypés pour les scénarii de gel

L'expérimentation en plein champ comme en conditions semi-contrôlées est aléatoire et peu efficace : les risques de ne pas avoir de niveau de froid discriminant (trop ou trop peu de gel), d'avoir une protection neigeuse ou une hétérogénéité spatiale conduisent à ne pas pouvoir valoriser certains essais (5 sur 12 essais au champ dans le cadre de ce projet). Par ailleurs, les conditions d'apparition du froid génèrent des interactions Génotype x Environnement significatives, partiellement expliquées par une aptitude à s'endurcir différente.

Le recours à un modèle descriptif de l'endurcissement des plantes présente malgré tout une solution pour envirotyper les scénarii de froid et permettre de décortiquer partiellement l'interaction Génotype x Environnement. Cette approche semble néanmoins encore assez peu utilisée dans les analyses génétiques s'intéressant à la résistance au gel (Lohwasser, 2018; Soleimani *et al.*, 2022).

► L'utilisation de conditions contrôlées : une option pour sécuriser l'évaluation, mais potentiellement coûteuse

Le recours à des conditions (semi-)contrôlées pour évaluer la résistance du matériel végétal au froid a fait l'objet de développements récents (Geves, comm. pers.). Le protocole développé dans le cadre du projet MESSAGE avait pour vocation à 1. compléter voire se substituer aux procédures standard d'évaluation de la résistance au gel, 2. Créer un outil permettant d'explorer des hypothèses physiologiques de résistance au froid, utilisables pour consolider les modèles dynamiques, 3. Evaluer la faisabilité d'évaluer des panels variétaux pour identifier les facteurs génétiques de résistance au froid. Ainsi, la méthode proposée conduit à des résultats assez bien corrélés ($r^2=0.65$) aux références historiques acquises en conditions semi-contrôlées. Elle reste encore largement perfectible sur les effectifs testés (possibilité de travailler sur des lignes de semis plutôt que sur des plantes individuelles) et sur la méthode de phénotypage (possibilité de valoriser de l'analyse d'image pour objectiver et automatiser l'estimation des dégâts, utilisation d'imagerie hyperspectrale). Elle permet également de procéder à une évaluation rapide (2 mois) et désaisonnalisée de matériel végétal. Les scénarios d'acclimatation et de stress peuvent également être ajustés pour trier les variétés sur leur vitesse d'endurcissement (non testé).

Le recours aux conditions contrôlées peut donc s'avérer être une méthode efficace pour tester du matériel végétal en limitant le nombre d'expérimentations non discriminantes comme elles peuvent l'être au champ. Il s'agit cependant d'expérimentations coûteuses en temps de suivi, en équipement de laboratoire et en fluides et consommables.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Isabelle Lejeune-Hénaut et son équipe d'avoir permis d'établir une collaboration méthodologique entre le projet FSOV MESSAGE et le projet LEGHIVER

Références bibliographiques

- Bao, Y., Xing, J., Liang, Y., Ren, Z., Fu, L., Yu, J., *et al.* (2022). Analysis of overwintering indexes of winter wheat in alpine regions and establishment of a cold resistance model. *Field Crops Res.* 275, 108347. doi: 10.1016/j.fcr.2021.108347
- Bergjord, A. K., Bonesmo, H., and Skjelvåg, A. O. (2008). Modelling the course of frost tolerance in winter wheat: I. Model development. *Eur. J. Agron.* 28, 321–330. doi: 10.1016/j.eja.2007.10.002
- Brulebois, E., Castel, T., Richard, Y., Chateau-Smith, C., and Amiotte-Suchet, P. (2015). Hydrological response to an abrupt shift in surface air temperature over France in 1987/88. *J. Hydrol.* 531, 892–901. doi: 10.1016/j.jhydrol.2015.10.026
- Castel, T., Lecomte, C., Richard, Y., Lejeune-Hénaut, I., and Larmure, A. (2017). Frost stress evolution and winter pea ideotype in the context of climate warming at a regional scale. *OCL* 24, D106. doi: 10.1051/ocl/2017002
- Chen, L.-J., Xiang, H.-Z., Miao, Y., Zhang, L., Guo, Z.-F., Zhao, X.-H., *et al.* (2014). An Overview of Cold Resistance in Plants. *J. Agron. Crop Sci.* 200, 237–245. doi: 10.1111/jac.12082
- Dowgert, M. F., and Steponkus, P. L. (1984). Behavior of the Plasma Membrane of Isolated Protoplasts during a Freeze-Thaw Cycle¹. *Plant Physiol.* 75, 13.
- Fowler, D. B., Byrns, B. M., and Greer, K. J. (2014). Overwinter Low-Temperature Responses of Cereals: Analyses and Simulation. *Crop Sci.* 54, 2395–2405. doi: 10.2135/cropsci2014.03.0196
- Fowler, D. B., Limin, A. E., and Ritchie, J. T. (1999). Low-Temperature Tolerance in Cereals: Model and Genetic Interpretation. *Crop Sci.* 39, 626–633. doi: 10.2135/cropsci1999.0011183X003900020002x
- Gusta, L., and Fowler, D. (1976). Effect of temperature on dehardening and rehardening of winter cereals. *Can. J. Plant Sci. - CAN J PLANT SCI* 56, 673–678. doi: 10.4141/cjps76-107
- Jan, N., Ul-Hussain, M., and Andrabi, K. I. (2009). Cold resistance in plants: A mystery unresolved. *Electron. J. Biotechnol.* 12, 0–0. doi: 10.2225/vol12-issue3-fulltext-3
- Lamichhane, J. R. (2021). Rising risks of late-spring frosts in a changing climate. *Nat. Clim. Change* 11, 554–555. doi: 10.1038/s41558-021-01090-x
- Lecomte, C., Giraud, A., and Aubert, V. (2003). Testing a predicting model for frost resistance of winter wheat under natural conditions. *Agronomie* 23, 51–66. doi: 10.1051/agro:2002068
- Lohwasser, U. (2018). Searching for Frost Tolerance in Wheat (*Triticum aestivum* L.) – A Genome Wide Association Study.
- Mahfoozi, S. (2001). Developmental Regulation of Low-temperature Tolerance in Winter Wheat. *Ann. Bot.* 87, 751–757. doi: 10.1006/anbo.2001.1403
- Pearce, R. S. (2001). Plant Freezing and Damage. *Ann. Bot.* 87, 417–424. doi: 10.1006/anbo.2000.1352
- Pocock, T. H., Hurry, V., Savitch, L. V., and Huner, N. P. A. (2001). Susceptibility to low-temperature photoinhibition and the acquisition of freezing tolerance in winter and spring wheat: The role of growth temperature and irradiance. *Physiol. Plant.* 113, 499–506. doi: 10.1034/j.1399-3054.2001.1130408.x
- Reid, P. C., Hari, R. E., Beaugrand, G., Livingstone, D. M., Marty, C., Straile, D., *et al.* (2016). Global impacts of the 1980s regime shift. *Glob. Change Biol.* 22, 682–703. doi: 10.1111/gcb.13106
- Soleimani, B., Lehnert, H., Babben, S., Keilwagen, J., Koch, M., Arana-Ceballos, F. A., *et al.* (2022). Genome wide association study of frost tolerance in wheat. *Sci. Rep.* 12, 5275. doi: 10.1038/s41598-022-08706-y
- Trischuk, R. G., Schilling, B. S., Low, N. H., Gray, G. R., and Gusta, L. V. (2014). Cold acclimation, de-acclimation and re-acclimation of spring canola, winter canola and winter wheat: The role of carbohydrates, cold-induced stress proteins and vernalization. *Environ. Exp. Bot.* 106, 156–163. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.02.013
- Willick, I. R., Tanino, K. K., and Gusta, L. V. (2021). The impact of global climate change on the freezing tolerance of winter cereals in Western Canada. *J. Agron. Crop Sci.* 207, 88–99. doi: 10.1111/jac.12447
- Winfield, M. O., Lu, C., Wilson, I. D., Coghill, J. A., and Edwards, K. J. (2010). Plant responses to cold: transcriptome analysis of wheat. *Plant Biotechnol. J.* 8, 749–771. doi: 10.1111/j.1467-7652.2010.00536.x