



HAL
open science

Tolérance du blé tendre aux stress biotiques et abiotiques

D. Gouache, Marie-Odile Bancal, Pierre Bancal, B. de Solan, P. Gate

► **To cite this version:**

D. Gouache, Marie-Odile Bancal, Pierre Bancal, B. de Solan, P. Gate. Tolérance du blé tendre aux stress biotiques et abiotiques. *Innovations Agronomiques*, 2014, 35, pp.75-87. 10.17180/az58-g142 . hal-01192469

HAL Id: hal-01192469

<https://hal.science/hal-01192469>

Submitted on 27 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Tolérance du blé tendre aux stress biotiques et abiotiques

Gouache D.¹, Bancal M.O.², Bancal P.², de Solan B.¹, Gate P.¹

¹ : ARVALIS – Institut du végétal ;

² : UMR INRA-AgroParisTech Environnement et Grandes Cultures, Grignon.

Correspondance : D.GOUACHE@arvalisinstitutduvegetal.fr; bancal@grignon.inra.fr

Résumé :

Les divers stress biotiques et abiotiques qu'un peuplement rencontre au cours de son cycle ont souvent comme effet majeur la réduction de la surface foliaire verte. Des travaux préliminaires ont montré une certaine stabilité de la relation entre l'indice foliaire vert intégré pendant le remplissage du grain (IFVI) et le rendement. Ce projet avait pour objectif d'utiliser l'IFVI pour mettre au point un indicateur global de phénotypage "multistress", afin de caractériser le comportement variétal dans différents environnements et ITK. Il devait également approfondir la notion de tolérance, consistant au maintien des performances en présence de stress avéré, et jusqu'ici mal séparée du potentiel de rendement. En mobilisant des acteurs de la recherche (INRA, Lasalle), du développement (Arvalis) et du secteur privé (Saaten Union), une base de données importante a été construite. Les résultats de stations expérimentales ont permis l'élaboration de l'indicateur, tandis que son automatisation "haut débit" était travaillée par ailleurs. Le réseau INRA "ITK blés rustiques" a permis l'évaluation de l'ensemble.

On distinguera une tolérance intrinsèque, qui ne dépend que du niveau d'IFVI, donc du potentiel de la culture, et une tolérance spécifique, réponse variétale à un changement de milieu ou d'ITK. Potentiel et rusticité sont largement indépendants, et peuvent donc être sélectionnés conjointement. Par contre notre base de données suggère un trade-off entre les composantes de la rusticité: tolérance, et résistance + échappement, soulignant le besoin de recherche dans ce domaine.

A terme, l'indicateur proposé pourra être utilisé pour caractériser les variétés les plus adaptées à un milieu donné et pour aider à la conception de couverts de céréales écologiquement intensifs.

Mots-clés : indicateurs, tolérance variétale, traits de tolérance, rusticité, résistance, potentiel de rendement, phénotypage, trade-off

Abstract: Bread wheat tolerance to biotic and abiotic stresses

Wheat crops undergo multiple biotic or abiotic stresses during their development cycle, the main effect of which is a reduction of green leaf area. Preliminary studies showed a stable relationship between Area Under the Green Leaf Area Index (AUGLAI) during the grain filling period and yield. This study aims at establishing a global index characterizing multi stress effects to assess genotype response to environments and practices. It would help identifying if tolerance (*i.e.* the capacity to maintain yield in stressed crops) and yield potential could be separated. Thanks to the collaboration of research (INRA, Lasalle), development (Arvalis) and industry (Saaten Union), a large data basis was built. The results in experimental stations made it possible to develop an index, while its "high-throughput" automation was tested elsewhere. Overall evaluation was obtained in the INRA network "ITK Blés rustiques".

Our work enabled distinguishing between an intrinsic tolerance, only dependent on the AUGLAI level, *i.e.* of the yield potential, and a specific tolerance, that characterizes a genotypic response to change in environment or agricultural practice. On the one hand, yield potential and losses due to stresses were found largely independent, and could be jointly selected in plant breeding. On the other hand, our data basis suggests a tradeoff between (resistance + escape) and tolerance, underlying the needs for further research.

The proposed index of multi stress tolerance appears useful both to characterize varieties best suited to any given environment and to help designing ecologically intensive cereal crops.

Keywords: indicators, tolerance of genotypes, traits of tolerance, rusticity, resistance, yield potential, phenotyping trade-off

1. Contexte et hypothèses de travail

En réponse aux stress multiples que subit une culture au cours de son cycle, les couverts végétaux peuvent mettre en place trois types de stratégies: "échapper" à la contrainte en plaçant les stades ou les organes sensibles hors période ou lieu de stress, "résister", ce qui se traduit par une réduction des symptômes, et/ou enfin, "tolérer" la contrainte en développant des mécanismes qui malgré les symptômes visibles minimisent son impact sur le résultat de la culture.

La notion de tolérance, complémentaire à résistance et échappement, est donc liée à celle de résultat; on l'entend en général comme la capacité à maintenir un niveau de production (et/ou de qualité) élevé en présence avérée de stress (Ney *et al.*, 2013). L'étude de la tolérance apparaît inévitable dans le contexte actuel et à venir de l'agriculture, du fait de deux facteurs extérieurs : la pression sur les intrants (pesticides, eau et engrais) et le changement climatique. Ce dernier implique des stress peu prévisibles, plus fréquents, et d'autant moins contrôlables que les intrants sont limités.

De nombreux stress de fin de cycle (azoté, hydrique, biotique) se manifestent *via* la réduction prématurée de la surface verte des limbes. Un indicateur a donc été mis au point : l'IFVI (indice foliaire vert intégré), qui correspond à l'intégrale de l'indice foliaire vert au cours du remplissage du grain (Figure 1). L'intérêt de cet indicateur est notamment sa capacité à appréhender des stress multiples. Il ouvre ainsi la voie à une caractérisation variétale plus multicritère.

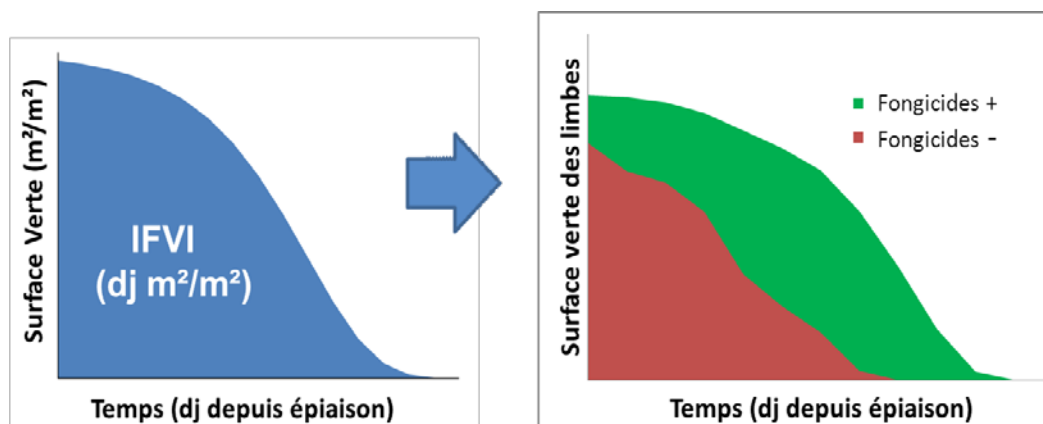


Figure 1 : L'indice foliaire vert intégré est l'intégrale sous la courbe de surface foliaire verte (m^2 feuille/ m^2 sol) calculé entre l'épiaison à la récolte. Il diminue lorsque des stress biotiques attaques les feuilles.

Ce projet se propose d'approfondir la relation entre le rendement et l'IFVI pour différentes variétés de blé tendre soumises à des stress variables. Une première série de travaux à Arvalis avait en effet montré que cet indicateur se relie bien au rendement, mais de manière différenciée selon les variétés (Gate *et al.*, 2006 ; Figure 2).

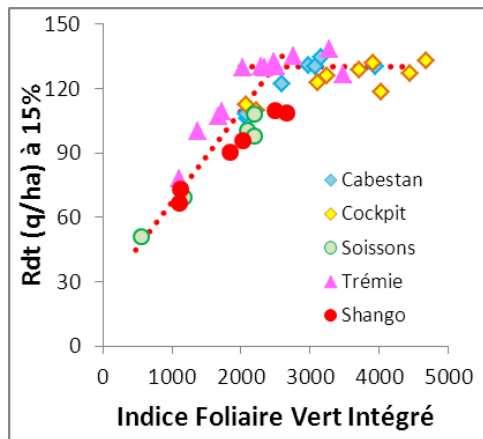


Figure 2 : Relation entre rendement et IFVI pour plusieurs variétés (d'après Gate et al., 2006)

Ainsi, pour un même IFVI, la variété Trémie a un rendement plus élevé que Shango par exemple. Ces deux types variétaux se distinguent par leur mode d'élaboration du rendement : Shango élabore des biomasses et tallages élevés alors que Trémie compense une croissance plus faible par une fertilité des épis et un PMG potentiel élevé. Par ailleurs, la variété Cockpit qui atteint des IFVI très élevés semble pouvoir perdre de la surface verte sans impact en termes de rendement. La relation entre IFVI et rendement et sa forme particulière, le caractère saturant de la relation, peuvent être expliquées et analysées par la décomposition de l'élaboration du rendement d'après la loi de Monteith.

La Figure 3 permet de faire apparaître trois étapes durant lesquelles il est possible de voir la tolérance se manifester : l'interception de la lumière, puis sa conversion en biomasse et enfin l'allocation de cette biomasse aux organes récoltés, les grains.

Des approches similaires, toutes basées sur la prise en compte de la dynamique de surface verte pendant la phase de remplissage du grain, ont permis d'élaborer un certain nombre d'hypothèses supplémentaires. En Angleterre, il a été proposé que la tolérance et le potentiel de rendement seraient négativement corrélés (Paveley *et al.*, 2001; Parker *et al.*, 2004; Foulkes *et al.*, 2006). Cependant, ces approches considèrent implicitement la relation IFVI – Rendement comme linéaire, alors qu'on a vu que celle-ci a un caractère "saturant". La taille de la feuille drapeau est évoquée comme une source possible de tolérance. Au contraire, la force de puits ou les réserves carbonées des tiges, pourtant souvent évoquées comme sources de tolérance dans le cas des stress hydriques, sont étonnamment négativement corrélées à la tolérance à la septoriose par ces auteurs (Bingham *et al.*, 2009). Enfin, Bancal *et al.* (2008) ont abordé la question de la tolérance de la teneur protéique des grains ; ils montrent que l'IFVI permet également d'expliquer la variabilité de l'absorption post floraison et de la remobilisation, les deux sources du rendement en azote.

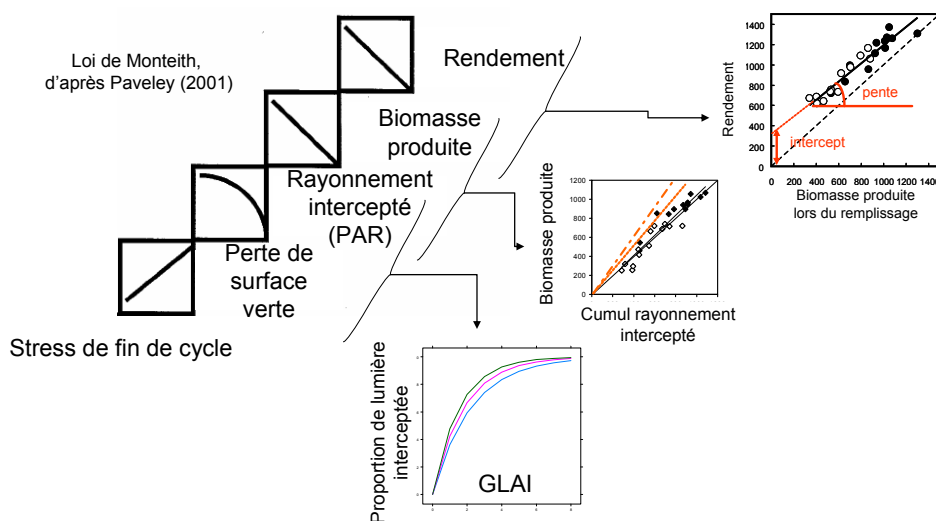


Figure 3 : Cascade de mécanismes permettant de rendre compte de l'impact de stress tardifs sur le fonctionnement d'un couvert de céréales en phase de remplissage des grains

Il est important cependant de noter que la loi de Monteith évoquée ci-dessus correspond à une hypothèse d'élaboration du rendement dans des situations où l'interception lumineuse est le principal facteur limitant. Or, ce cas n'est pas systématique. Il faudrait plutôt imaginer la relation IFVI – Rendement comme une "courbe enveloppe". C'est-à-dire que, pour un IFVI donné, les valeurs maximales de rendement correspondant s'approchent du potentiel dicté par la loi de Monteith, mais que les rendements réels peuvent être inférieurs selon les situations agropédoclimatiques.

Les données acquises par Arvalis avant le contrat de branche montrent en effet ce type de comportement. La Figure 4 ci-dessous résume les hypothèses à tester dans le cadre de la présente étude quant à la capacité de construire un indicateur pour rendre compte de l'effet de plusieurs stress, et caractériser les variétés avec une vertu diagnostique.

Les hypothèses testées dans ce travail sont les suivantes :

- 1) Il est possible de dériver de la relation IFVI–Rendement un ou des indicateurs de comportement variétal en réponse aux stress (principalement maladies foliaires, azote et eau);
- 2) En particulier, est-il possible de décorrélérer le potentiel d'une variété, sa résistance et sa tolérance aux stress;
- 3) Enfin, des mesures non destructrices haut-débit de l'IFVI doivent permettre à terme le phénotypage des variétés en cours d'évaluation multi locale.

Ces travaux doivent aboutir à une meilleure caractérisation du comportement variétal, voire de préconiser des variétés adaptées à des contextes pédoclimatiques et techniques particuliers.

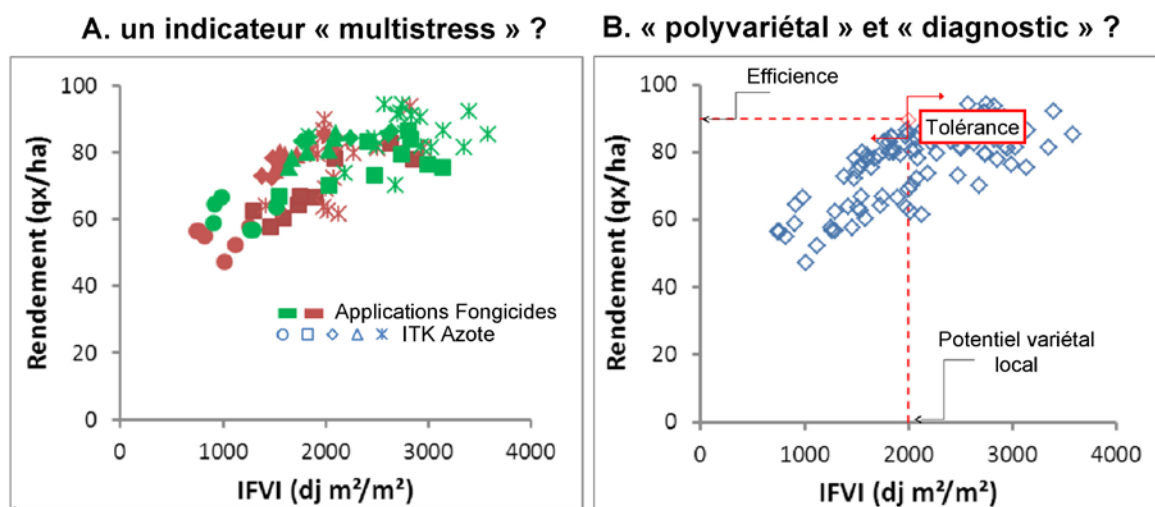


Figure 4 : A partir des données acquises par le projet pour la variété Soissons, deux questions sont abordées. La relation IFVI – Rendement peut-elle rendre compte de l'effet de plusieurs stress d'origine différente jouant sur la baisse de surface verte (4.A) ? Peut-on caractériser une variété dans un milieu donné (4.B) par le potentiel de rendement permis par son IFVI local, son efficacité en tant que conversion de cet IFVI local en rendement et sa tolérance, ici exprimée par la pente $\Delta Rdt/\Delta IFVI$?

2. Partenariat en réseau et acquisition d'une base de données

Le projet coordonné par Arvalis - Institut du Végétal a regroupé plusieurs structures afin de déployer deux types d'expérimentations complémentaires. D'une part, des essais en stations expérimentales (INRA EGC, Arvalis, et Lasalle-Beauvais) ont permis la mise en œuvre de mesures détaillées et fréquentes afin de décomposer finement l'élaboration du rendement et de la tolérance. Un jeu de variétés

communes différant par leur réponse aux stress (septoriose et azote) a été identifié en concertation avec un sélectionneur privé (Saaten Union) et des protocoles communs de suivi en parcelles et mesures réalisées élaborés par l'ensemble des partenaires. Ces données acquises dans des conditions de milieu proches (trois sites du bassin parisien de 2008-2009 à 2010-2011) et sur une gamme variétale restreinte (8-10 variétés) ont été complétées de jeux de données historiques d'Arvalis et de l'INRA EGC. En tout, les données relatives à 560 parcelles d'essai ont pu être retenues.

D'autre part, la participation au projet de l'équipe mixte Arvalis-INRA d'Avignon (EMMAH) a permis d'affiner l'élaboration de mesures indirectes de l'IFVI par photographies verticales du couvert, et de tester ainsi la faisabilité et la fiabilité des dynamiques d'IFVI obtenues à haut débit. Nous avons également, avec la coordination de l'unité APBV (INRA Rennes), mobilisé les Unités Expérimentales INRA de Rennes (Le Rheu), du Moulon et de Lusignan qui ont appliqué de 2009 à 2011 des protocoles simplifiés permettant de tester les bases d'une acquisition haut-débit de l'IFVI. Les essais implantés dans ces unités appartenaient au réseau "ITK Blés Rustiques" où une trentaine de géotypes sont cultivés avec des ITK à niveaux d'intrants très différents. L'acquisition de données IFVI – Rendement a ainsi été étendue sur une plus large gamme de géotypes et d'interactions géotype × environnement (IGE).

En station expérimentale, des variables à l'échelle du couvert végétal sont acquises en dynamique au cours de remplissage des grains par prélèvements destructifs. Ce sont essentiellement des mesures de développement, de surfaces foliaires totale et verte, de biomasse et d'azote des parties végétatives et des grains, ainsi que les composantes du rendement. Dans le réseau "ITK Blés rustiques", les données de biomasse et de composantes du rendement sont acquises à la récolte, la surface foliaire maximale est estimée par mesure LICOR à l'épiaison, et les dynamiques de suivi de maladies et de % de surface verte sont obtenues respectivement par quatre notations en cours de remplissage et quatre prises de photo verticale.

L'ensemble des données expérimentales acquises dans le cadre du projet a été regroupé en une base de données mise à disposition des partenaires. La base contient pour chaque année × site × variété les caractéristiques de l'essai, les données météo et l'élaboration du rendement et de l'IFVI de manière dynamique.

3. Résultats obtenus en stations expérimentales

3-1. Description des données expérimentales d'IFVI et rendement

La relation IFVI-Rendement est figurée ci-dessus (Figure 5A) pour 560 parcelles INRA et Arvalis collectées de 2008 à 2011. Les valeurs d'IFVI varient de 455 à 4807 dj m²/m² et les rendements de 37 à 114 qMS/ha. Son aspect saturant, qui traduit la saturation de l'interception du rayonnement à fort indice foliaire, peut être rendu par l'utilisation d'équations logarithmiques: Rendement = a Ln(IFVI) + b. Si l'on se restreint à la courbe enveloppe, le r² atteint ainsi 0.97, tandis que l'ensemble du nuage de points s'ajuste avec un r² de 0.58, sans disjonction entre les couverts traités ou non par les fongicides. Sur notre base de données, la variabilité explorée reste faible en termes d'années × sites. Le paramétrage de l'équation ci-dessus pour chaque variété permet de rendre compte de 75% de la variabilité totale.

Quand on ne considère qu'une seule année × site, par exemple Grignon 2009 (Figure 5B), la variabilité de la relation IFVI-Rdt est restreinte et permet de mettre en évidence des effets variétaux ou ITK. Ainsi Lona, blé de force non sélectionné pour un haut rendement, est largement en dessous de la relation moyenne observée en 2009 chez les autres variétés, ce qui traduit la mauvaise conversion de son IFVI en rendement, tandis qu'Hysun, blé hybride est légèrement au-dessus du nuage de points général. Les combinaisons variété × ITK s'alignent légèrement en dessous de la courbe enveloppe générale suivant une relation IFVI-Rdt nettement curvilinéaire.

En conséquence, cette relation fortement curvilinéaire remet en cause l'usage de la pente $\Delta(\text{Rdt})/\Delta(\text{IFVI})$ proposée dans la littérature comme indicateur de tolérance.

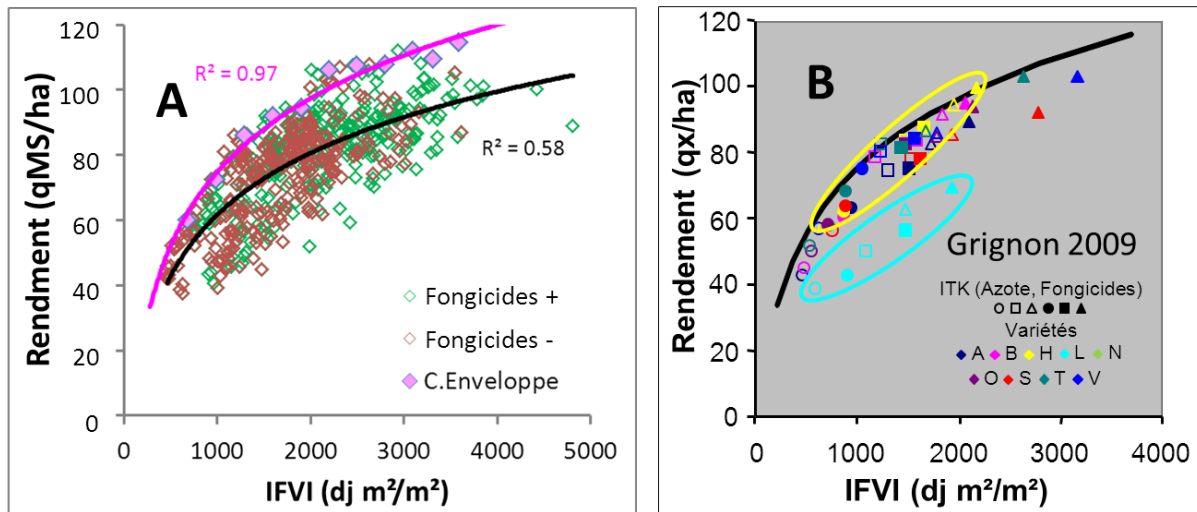


Figure 5 : Relation IFVI-Rendement obtenue sur l'ensemble des données en stations expérimentales (5.A) et sur un sous-ensemble de données (5.B): Grignon, 2009 ; 9 variétés x 6 itk combinant fertilisation azotée et traitements fongicides

3-2. Construction d'un indicateur de tolérance

Du fait de relation curvilinéaire reliant IFVI et rendement (Figure 6), une même perte de surface verte aura peu d'impact sur le rendement à IFVI élevé et beaucoup d'impact à IFVI faible, toutes choses égales par ailleurs. Or un IFVI élevé constitue également un potentiel de rendement important. On peut donc définir une tolérance "intrinsèque" qui augmente avec le niveau d'IFVI et donc de potentiel de rendement. Cette tolérance intrinsèque sera identique pour toute combinaison année x site x variété conduisant au même potentiel (IFVI). On notera que la question de savoir si les couverts à fort IFVI exprimeront plus ou moins de symptômes pour une même épidémie ne relève pas de la tolérance, mais de la résistance/échappement. D'autre part, pour décorrélérer potentiel et tolérance, on peut imaginer qu'il existe également une tolérance "spécifique" résiduelle, sensible à l'année x site x variété qui s'exprime une fois prise en compte la tolérance intrinsèque.

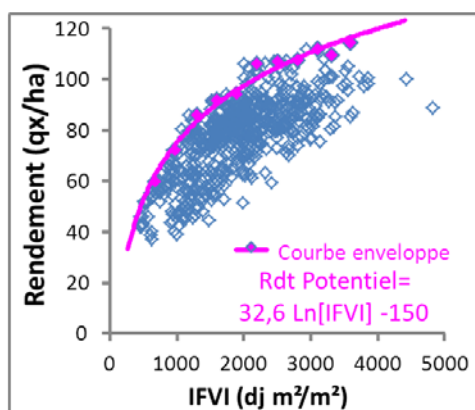


Figure 6 : Courbe enveloppe construite sur l'ensemble des 560 parcelles d'essais de la base de données

Pour distinguer tolérances intrinsèque et spécifique, nous proposons d'établir une courbe de référence permettant de quantifier la tolérance intrinsèque. La courbe enveloppe générale de la relation IFVI - rendement constitue une référence potentielle (Figure 6). En effet, l'analyse des données a permis de montrer que les différentes variétés ne génèrent pas des courbes enveloppe ayant des paramètres significativement différents.

La Figure 7A illustre les difficultés à surmonter pour distinguer potentiel et tolérance, ce qui nécessite de séparer les tolérances spécifique vs. intrinsèque. Soient deux variétés A et B soumises à deux ITK (1 ou 2), quel indicateur utiliser pour statuer sur leur degré de tolérance, sachant qu'elles n'ont ni le même potentiel (niveau d'IFVI $A1 \neq B1$) ni la même gamme de variation d'IFVI en réponse au stress ($A1-A2 \neq B1-B2$) ? Le problème se complexifie encore si l'on considère plus de deux variétés ou ITK et si l'on prend en compte plusieurs années \times sites sachant que la réponse des couverts végétaux va se faire tant sur l'IFVI que sur le rendement et compliquer la définition même du potentiel variétal.

Nous proposons d'utiliser comme référence de potentiel la courbe enveloppe définie en Figure 6: $Rdt_{référence} = 32,6 \ln(IFVI) - 150$. On peut quantifier la tolérance intrinsèque de chaque culture par la pente $\Delta Rdt_{référence} / \Delta IFVI$ calculable pour tout IFVI par la dérivée de la courbe référence.

La quantification de la tolérance spécifique nécessite de conduire chaque variété dans au moins deux conditions générant une $\Delta IFVI$. On calculera alors le rapport de la pente $\Delta Rdt_{référence} / \Delta IFVI$ prévue par la courbe de référence à la pente $\Delta Rdt_{mesuré} / \Delta IFVI$ obtenue dans un essai (Figure 7B). Etant donné que ces deux pentes sont obtenues pour une même $\Delta IFVI$, l'indicateur se résume à $[\Delta Rdt_{référence} / \Delta Rdt_{mesuré}]$ pour la $\Delta IFVI$ considérée. On s'affranchit donc bien du niveau d'IFVI initial (indicateur du potentiel de rendement) et de la gamme de variation d'IFVI générée par un ITK (indicateur de la sensibilité au stress).

Si l'indicateur de tolérance spécifique est inférieur à 1, la tolérance est alors inférieure à la tolérance intrinsèque; s'il est supérieur à 1, la tolérance est alors supérieure à la tolérance intrinsèque, comportement variétal que nous recherchons tout particulièrement à favoriser.

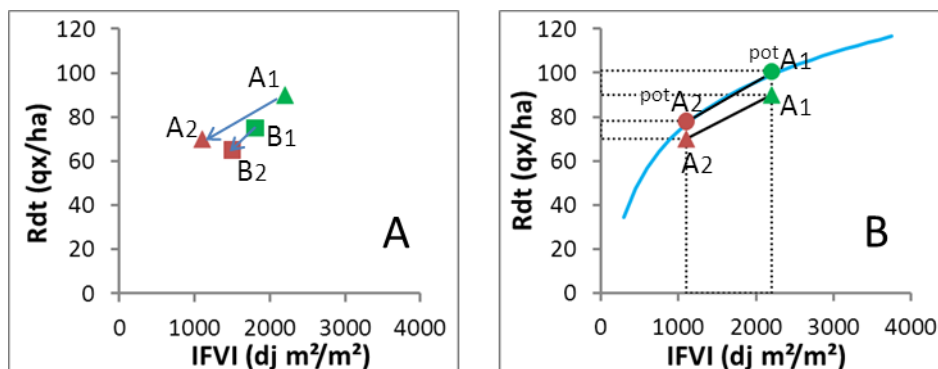


Figure 7 : Intérêt d'une référence (7.B) pour comparer la tolérance de deux variétés (A, B) dans deux milieux (1, 2), sachant que leur potentiel, leur efficacité et leur tolérance varient (7.A).

3-3. Utilisation de l'indicateur de tolérance pour l'évaluation des variétés

L'indicateur de tolérance spécifique a donc été calculé dans le cas des stress biotiques (septoriose et rouille brune) en comparant des couverts avec ou sans couverture fongicide. Comme plusieurs combinaisons années \times site \times ITK ont été testées pour chaque variété, l'indicateur a pu être calculé chaque fois.

La Figure 8 illustre les différences variétales constatées dans l'articulation entre potentiel (IFVI des parcelles traitées) et tolérance spécifique. Ainsi Lona et Autan sont des variétés à faible potentiel (leur IFVI n'atteint jamais 3000 dj m²/m²); mais alors que Lona montre une tolérance généralement supérieure à sa tolérance intrinsèque, Autan montre une intolérance systématique (Figure 8A). Un autre couple de variétés à potentiel de rendement plus élevé, Soissons et Hysun (variété hybride), semble indiquer que des différences de comportement peuvent apparaître avec la gamme d'IFVI, c'est-à-dire avec le potentiel généré par l'année \times site \times ITK: alors qu'Hysun présente des valeurs de tolérance spécifique également réparties autour de 1 pour toute la gamme d'IFVI, la tolérance de Soissons

semble se dégrader dans les situations à faible potentiel (Figure 8B). On pourrait donc distinguer certaines variétés pour leur tolérance spécifique stable dans tous les milieux alors que d'autres exprimeraient plus de tolérance dans des milieux à fort ou à faible potentiel.

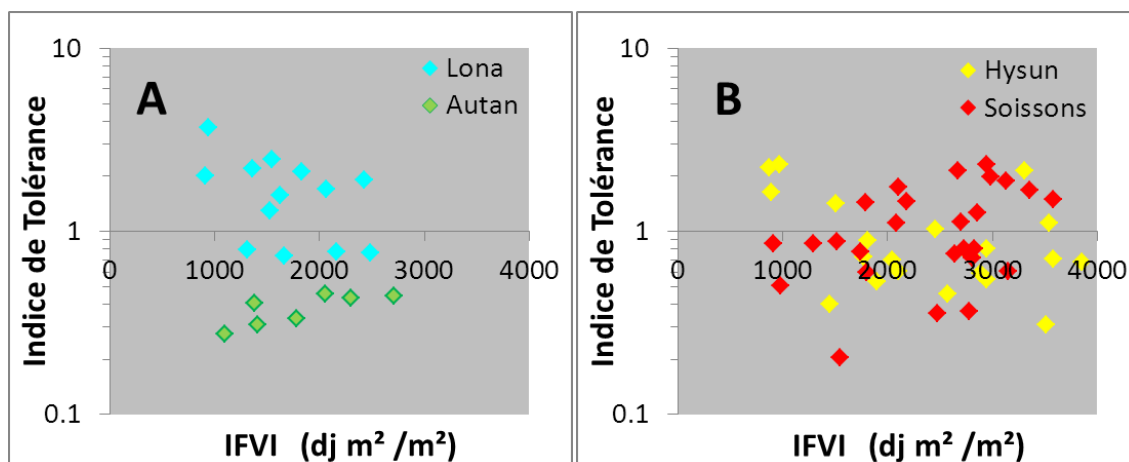


Figure 8 : Indice de tolérance spécifique aux maladies foliaires de fin de cycle calculé pour les variétés Lona et Autan (8.A), et Hysun et Soissons (8.B) pour l'ensemble des années x sites x ITK de la base. Pour chaque condition, le rendement de référence est celui de la parcelle ayant une couverture fongicide maximale.

L'indicateur de tolérance spécifique peut aussi être calculé dans le cas des stress abiotiques (stress azotés tardifs ou précoces), voire en croisant les stress biotiques et abiotiques. On a ainsi comparé sur un sous échantillon de parcelles la tolérance au stress azoté selon l'application de fongicides (Figure 9A), et réciproquement la tolérance aux maladies foliaires selon la fertilisation azotée (Figure 9B). Toutes variétés confondues, les gammes de potentiel et de tolérance varient largement avec les pratiques fongicides ou de fertilisation azotée. Les traitements fongicides augmentent le potentiel, mais semblent diminuer l'indice de tolérance à l'azote. Réciproquement, des apports sous-optimaux d'azote diminuent le potentiel mais favorisent la tolérance aux maladies. En conséquence, des leviers variétaux et agronomiques semblent conjointement mobilisables pour générer un comportement tolérant à l'azote ou à la septoriose.

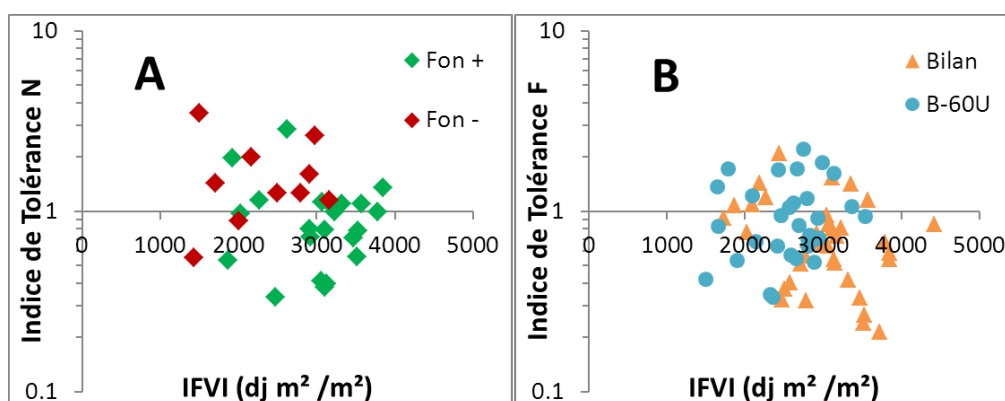


Figure 9 : Interaction entre stress dans l'expression de la tolérance spécifique. (9.A) Tolérance spécifique au stress azoté pour des couverts traités aux fongicides ou non ; (9.B) Tolérance spécifique au stress biotique pour des couverts fertilisés à la dose bilan ou 60 unités en dessous.

Ce travail nous semble constituer la première approche de l'interaction azote x maladie en terme de tolérance, les travaux sur ce thème focalisant leurs interprétations en termes de résistance/échappement. Malheureusement dans cette base, nous disposons de trop peu de points par

variété pour analyser les interactions variété × azote × fongicides aboutissant aux comportements les plus tolérants ou intolérants, voire aux comportements neutres.

Les remarques ci-dessus n'ont pas encore fait l'objet de validation statistique. On notera que du fait de son mode de calcul "marginal", la tolérance spécifique ne peut être mesurée avec une grande précision, ce qui se traduit par l'usage d'échelles logarithmiques sur les figures. Concrètement, un seul couple de parcelles ne sera pas suffisant pour caractériser une variété. Notre première approche montre d'une part le besoin de travail en réseau pour l'acquisition de données suffisantes, mais aussi la possibilité de mieux articuler les données issues de ces réseaux grâce à la possibilité de distinguer entre potentiel et tolérance spécifique.

3-4. Vers une caractérisation multicritère des variétés

Le réseau ITK Blés rustiques offre précisément l'occasion de comparer ITK et variétés dans des contextes pédoclimatiques conduisant à une forte variabilité des potentiels. La première question à laquelle s'adresse ce réseau, est la possibilité de sélection de variétés rustiques à forts potentiels. Sur 6 années × site, on constate l'absence de corrélation globale (Figure 10A) entre le "potentiel" variétal local (le rendement obtenu par l'ITK le plus intensif sur la combinaison année × site considérée) et la rusticité (la différence avec l'ITK le moins intensif). Cela suggère la possibilité de sélection de variétés rustiques à fort potentiel. Une corrélation négative semble se dessiner pour certains sites comme Lusignan, mais les rendements "potentiels" y sont très médiocres à cause d'une carence azotée précoce induite par le manque de pluie. En réalité, les cultures de Lusignan sont un peu hors de notre propos de la tolérance de fin de cycle; il faudrait plutôt y considérer l'IFVI dès la montaison, ce qui sort du cadre de cette étude.

La deuxième question, soulevée par Parker *et al.* (2004), est celle de l'existence d'une corrélation négative entre potentiel de rendement et tolérance. Or même si l'on substitue l'indice de tolérance spécifique (telle que définie en 3-2) à celui utilisé par Parker *et al.* (2004), l'existence d'une corrélation négative entre potentiel et tolérance (Figure 10B) semble plus liée à la variabilité entre sites qu'à la réponse des variétés en un même site. Par contre, la Figure 10C montre qu'un trade-off intra-site existe entre les deux composantes de la rusticité : d'une part la résistance/échappement des couverts aux maladies, (estimée par la baisse d'IFVI entre les ITK intensif et extensif), et d'autre part la tolérance spécifique. Il est possible que la tolérance ait été contre-sélectionnée par le processus historique de sélection variétale. Nous reviendrons sur ce point en conclusion. Néanmoins, la variabilité résiduelle autour des tendances observées suggère que, grâce à notre outil permettant de quantifier séparément potentiel, résistance et tolérance, il est envisageable de s'attaquer au véritable défi technique et scientifique que constitue la sélection des combinaisons favorables.

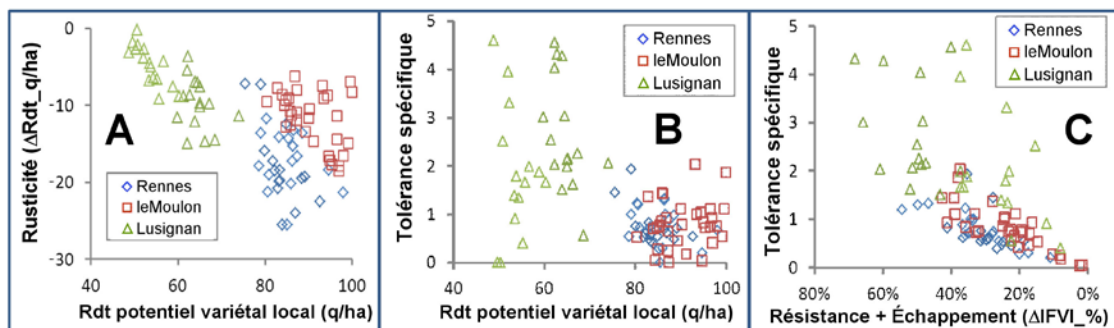


Figure 10 : Trade-off entre rendement potentiel variétal local et rusticité (10.A) ou tolérance spécifique (10.B), puis entre résistance et tolérance spécifique (10.C)

Pour conclure, plusieurs critères peuvent caractériser une variété quant à ses réponses à son environnement biotique et abiotique: (1) son rendement potentiel, défini ici par son niveau d'IFVI (d'autres critères interviennent aussi pour définir l'efficacité de conversion de ce potentiel en rendement; on ne les abordera pas ici dans un souci de simplicité), (2) sa résistance, définie par la Δ IFVI en cas de stress, et (3) sa tolérance spécifique correspondant au rapport $[\Delta Rdt_{référence} / \Delta Rdt_{mesuré}]$ en réponse à cette Δ IFVI. Une meilleure connaissance et utilisation des IGE passent probablement par la quantification de ces critères pour les variétés en évaluation, mais aussi par l'IFVI pour caractériser l'environnement d'évaluation dans lequel on se situe.

4. Vers un phénotypage haut-débit de l'IFVI en réseau de parcelles

L'utilisation de ces indicateurs en diagnostique, dans les dernières étapes de sélection, à l'inscription, en post-inscription ou pour des études de génétique passe obligatoirement par la simplification de l'acquisition des variables nécessaires à leur construction. Les méthodes destructives d'acquisition de l'IFVI (par prélèvements successifs puis numérisation couleur suivie d'un traitement d'images) utilisées en stations expérimentales ne sont plus envisageables dès lors qu'on multiplie variétés et ITK pour chaque année \times site. C'est pourquoi le projet incluait l'évaluation du suivi de la sénescence foliaire par photographie verticale au-dessus du couvert pour l'estimation de l'IFVI (Arvalis - INRA Avignon). Les deux méthodes ont été comparées sur les essais Arvalis de Villiers.

Les photographies verticales (Figure 11A) montrent bien intuitivement le principal problème rencontré par l'utilisation des méthodes indirectes à haut débit. Celles-ci estiment en fait un GAI (Green Area Index) qui ne distingue pas les limbes, mais prend en compte tous les organes verts, et en particulier les épis. Tous ces organes ont chacun leur dynamique de sénescence propre selon les stress rencontrés. En particulier, dans les cas de maladies foliaires, on peut obtenir des photos où le vert se situe presque exclusivement dans les tiges et les épis.

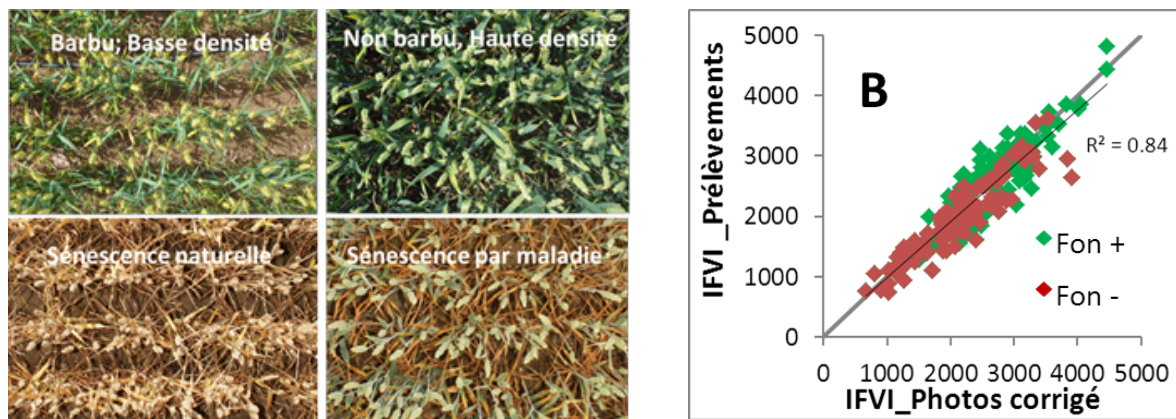


Figure 11 : Illustration des problèmes posés par l'estimation indirecte de l'IFVI par prise de photos verticales (11.A) et corrélation de cette estimation une fois corrigée à une mesure directe destructive (11.B)

Cela a pour conséquence une corrélation biaisée entre les mesures directes et indirectes en particulier dans le cas des blés malades. On pourrait penser, puisque c'est la loi de Monteith qui justifie l'utilisation de l'IFVI, qu'il vaudrait mieux utiliser l'intégrale du IPAR intercepté par le GAI, qui est bien plus simple à déterminer par mesures indirectes. Malheureusement, la relation entre IPAR intercepté et Rendement fait intervenir les caractéristiques de la photosynthèse des limbes. Or si les performances photosynthétiques des tiges et épis sont mal connues, on sait déjà qu'elles ne s'extrapolent pas directement de celles des limbes. Des études complémentaires sont donc inévitables pour shunter l'IFVI comme étape conceptuelle. En attendant, afin de corriger le biais entre IFVI "vrai" et IFVI "photo", deux

voies sont en cours. La première, empirique, décale le point d'inflexion de la courbe du vert des photos à partir du taux de couverture donné par ces mêmes photos: $T_{\text{corrigé}} = 0.87T_{\text{photo}} + 4.3T_c$. L'IFVI photo recalculé avec cette correction simule sans biais l'IFVI vrai avec une bonne précision ($r^2 = 0.84$, Figure 11B): c'est cette voie qui a été utilisée pour l'utilisation des données du réseau ITK Blés rustiques. A plus long terme, l'équipe d'Avignon explore plusieurs méthodes pour distinguer la strate épi des limbes sous-jacents, soit en combinant des prises de vues verticales et à 57° , soit par mesure par Lidar de l'interception lumineuse pour réaliser des profils d'interceptions en fonction de la profondeur dans le couvert.

5. Conclusions, limites et perspectives du projet.

Grâce à l'acquisition coordonnée en réseau de mesures d'élaboration du rendement de 8 à 30 variétés par année \times site \times (3 ans et 5 sites), ce projet a permis de constituer une base de données conséquente permettant de séparer le potentiel de rendement et la tolérance des variétés de blé aux stress biotiques et abiotiques.

Ce travail a mis en évidence la relation curvilinéaire entre IFVI et rendement, puis a permis de distinguer entre tolérance intrinsèque et spécifique. Un indicateur de tolérance spécifique des variétés dans leur environnement a été élaboré en se basant sur la courbe enveloppe du rendement selon l'IFVI. Cet indicateur permet (1) de caractériser le potentiel de rendement d'une variété et la tolérance intrinsèque qui en résulte, tous deux dépendants de son niveau d'IFVI. Ce potentiel peut ensuite être distingué de la réponse variétale au stress en fonction (2) de sa résistance (quantifiable par la différence ΔIFVI) et (3) de sa tolérance spécifique (rapport $\Delta R_{dt_{\text{référence}}} / \Delta R_{dt_{\text{mesuré}}}$ pour le même ΔIFVI); tolérance et résistance sont deux composantes de la rusticité d'une variété, exprimée par la perte de rendement occasionnée par un stress.

Rendement potentiel élevé et rusticité ne semblent pas incompatibles. Ces composantes constituent des indicateurs potentiels de sélection permettant de mieux décortiquer les IGE. En effet, l'IFVI semble avoir une valeur diagnostique correspondant clairement à la notion "d'état du milieu" (du peuplement en l'occurrence) définie par Sébillote : il permet en effet d'intégrer de manière quantitative les effets conjoints des pratiques et du pédoclimat, exprimés selon la spécificité de chaque variété. Les développements rapides en phénotypage de l'IFVI au champ permettront une validation plus exhaustive de sa capacité à décrire la réponse des variétés à leur milieu.

Notre base de données fait apparaître un trade-off entre tolérance spécifique et résistance. Plus qu'un déterminisme biologique, cette relation défavorable pourrait être une conséquence du processus de sélection variétale. En effet, la résistance, qui jusqu'ici était plus facile à caractériser, a été historiquement favorisée au détriment de la tolérance. Nos travaux permettent de mieux quantifier la tolérance et indiquent une variabilité autour de sa relation avec la résistance qui laisse augurer d'une sélection possible de combinaisons doublement favorables. Si on aboutissait à une méthode permettant de phénotyper largement et simplement la tolérance, il deviendrait utile de faire évoluer les modalités d'inscription pour y faire figurer un bonus tolérance en plus du bonus résistance actuel...

Les résultats montrés dans ce rapport ne représentent que le début de l'exploitation de la base de données acquise.

Une perspective à court terme est de relier les composantes de la rusticité à des traits d'élaboration du rendement ou des comportements physiologiques des variétés, en termes de carbone (fertilité des épis par ex) ou d'azote (besoins en N, effet "stay green", etc.) souvent révélateurs de dynamiques de mise en place des relations source-puits (Figure 12).

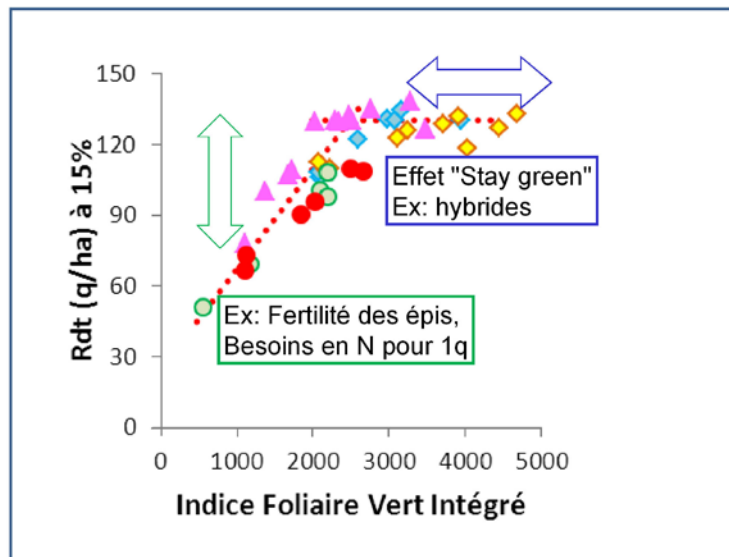


Figure 12 : Traits variétaux susceptibles de jouer sur l'efficience ou le potentiel variétal

Seule la tolérance en termes de rendement a été analysée dans le cadre de ce projet; le déploiement des indicateurs obtenus pour analyser la tolérance qualitative (essentiellement la teneur protéique des grains) aux stress peut également être envisagée, étant donné le lien fort existant entre IFVI et gestion de l'azote par les couverts (Bancal *et al.*, 2008).

On peut aussi envisager d'utiliser rétrospectivement les indicateurs que nous présentons pour revisiter des données historiques acquises en réseau de parcelles sous réserve de disposer de données permettant un calcul de l'IFVI. En élargissant la gamme de stress analysée, en particulier les stress hydriques et/ou thermiques tardifs, on quantifierait plus finement les fonctions de réponse des variétés aux stress biotiques et abiotiques subis.

A partir des traits variétaux à identifier pour conférer plus de résistance, de tolérance et de potentiel, on peut espérer évaluer les trade-off entre traits et dans un deuxième temps construire plusieurs combinaisons possibles optimisant rusticité et potentiel de rendement. La prise en compte plus fine de l'effet des IGE conduirait à créer des variétés adaptées soit à une large gamme de milieux soit alternativement à des niches (pédoclimatiques et/ou de pratiques) particulières.

Enfin le concept d'IFVI tel qu'utilisé dans cette étude (une intégrale entre épiaison et récolte) pourrait être élargi dans deux directions complémentaires. Tout d'abord un même IFVI peut correspondre à des combinaisons différentes d'indice foliaire et de durée de vie des feuilles. Ces combinaisons générant sans doute des résultats différents en termes de rusticité devraient être étudiées d'un point de vue dynamique et non plus seulement intégratif. D'autre part, il serait utile de prendre en compte la mise en place précoce de l'indice foliaire en estimant l'IFVI depuis le début montaison jusqu'à la récolte, afin d'identifier les trajectoires (Génotypes \times Environnement \times ITK) combinant rendement élevé, économie des ressources et rusticité, l'objectif étant bien de construire des couverts écologiquement intensifs.

Références bibliographiques

Bancal M.O., Roche R., Bancal P., 2008. Nitrogen yield largely depends on post-anthesis N uptake in wheat crops suffering or not from late foliar diseases. *Annals of Botany* 102, 579-590.

Bancal M.O., Bancal P., Ben Slimane R., Gate P., Gouache D., 2009. Tolérance du blé à la septoriose. In *9ème Conférence internationale sur les maladies des plantes*. Tours (France): AFPP.

Bancal P., Gouache D., Souldard T., Bancal M.O., 2010. A general cultivar tolerance to stresses and its modeling in the case of wheat affected by STB (*Septoria tritici*). In: Wery J., Shili-Touzi I., Perrin A.

(Eds.), Proceedings of Agro2010 - the XIth ESA Congress, Agropolis International Editions, Montpellier, France, pp101-102.

Bingham I.J., Walters D.R., Foulkes M.J., Paveley N.D., 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. *Annals of Applied Biology* 154, 159-173.

Foulkes M.J., Paveley N.D., Worland A., Welham S.J., Thomas J., Snape J.W., 2006. Major genetic changes in wheat with potential to affect disease tolerance. *Phytopathology* 96, 680-688.

Gate P., Gouache D., Robert C., Bancal M.O., Lannou C., Ney B., 2006. Quel indicateur plante pour rendre compte de la nuisibilité de la septoriose ? In *8ème Conférence internationale sur les maladies des plantes*. Tours (France): AFPP.

Gouache D., Andrieu B., Bancal M.O., Bancal P., Chelle M., Fournier C., Gate P., Robert C., Ney B., 2009. Modélisation des interactions épidémie-couvert végétal: de la recherche à la mise au point d'outils opérationnels pour la protection intégrée des cultures. In *9ème Conférence internationale sur les maladies des plantes*. Tours (France): AFPP.

Ney B., Bancal M.O., Bancal P., Bingham I., Foulkes J., Gouache D., Paveley N.P., Smith J.D., 2013. Crop architecture and crop tolerance to fungal diseases and insect herbivory. Mechanisms to limit crop losses. *European Journal of Plant Pathology* 135, 561-580.

Parker S.R., Welham S., Paveley N.D., Foulkes J., Scott R.K., 2004. Tolerance of septoria leaf blotch in winter wheat. *Plant Pathology* 53, 1-10.

Paveley N.D., Sylvester-Bradley R., Scott R.K., Craigon J., Day W., 2001. Steps in predicting the relationship of yield on fungicide dose. *Phytopathology* 9, 708-716.